

Die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Tribus Gnorimoschemini im Weltraumen (Lepidoptera, Gelechiidae)

DALIBOR POVOLNÝ

(Lehrstuhl für Zoologie der Landwirtschaftlichen Hochschule, Brno)

Im Jahre 1950 wurde ich zum ersten Male im Rahmen meiner Dienstverpflichtungen aufgefordert, meine Aufmerksamkeit dem Studium der Rübenmotte [*Scrobipalpa ocellatella* (Boyd)] zu widmen. In den nächsten Jahren untersuchte ich zuerst vorwiegend die Oekologie und Gradologie dieses Rübenschädlings, und zusammen mit meinen Mitarbeitern veröffentlichte ich eine Reihe von Beiträgen, aus denen später die monographische Bearbeitung der Rübenmotte hervorging (Povolný & Weismann, 1960). Auch der Kastoffelmotte [*Phthorimaea operculella* (Zeller)] haben wir eine ökologische Studie gewidmet (Povolný & Weismann, 1958). In allen diesen Veröffentlichungen wurde die notwendige Aufmerksamkeit auf die taxonomischen Probleme der beiden Arten konzentriert, weil ich schon im Jahre 1950 (Povolný & Zakopal, 1951) bemerkte, daß die ganze Gelechiidengruppe, aus welcher die beiden Formen (und noch mehrere Schädlinge) stammen, ungemein konfusionsvoll ist. In den späteren Jahren entschied ich mich zu einer systematischen Erforschung der ganzen ehem. Sammelgattung „*Lita* auct.“, und erhielt dazu zahlreiche Anregungen von Prof. Dr. Erich M. Hering aus Berlin und Dr. H. G. Amsel aus Karlsruhe. Um das Jahr 1960, nachdem ich schon reichliche Erfahrungen gewinnen konnte, fiel die Entscheidung, diese ganze konfusionsvolle Gruppe monographisch für das geplante Lieferungswerk „*Microlepidoptera palaeartica*“ zu bearbeiten. Ich unternahm deswegen die notwendigen Typenuntersuchungen, welche zur Zeit praktisch abgeschlossen sind, sowie die Bearbeitung des reichlichen Materiales, welches mir von verschiedenen Institutionen und Privatforschern zur Verfügung gestellt wurde. Ich konnte danach einige vorläufige Resultate stufenweise veröffentlichen (siehe Verzeichnis der Literatur). Doch muß die taxonomische Monografie der ganzen Gruppe noch verschoben werden, weil ihre augenblickliche Veröffentlichung im Rahmen der „*Microlepidoptera palaeartica*“ nicht möglich ist. Es steht außerdem fest, daß es unmöglich ist, im Rahmen dieser rein taxonomischen Bearbeitung der Tribus ausführliche phylogenetische Schlußfolgerungen zu ziehen. Doch sehe ich den eigentlichen Sinn meiner jahrelangen Tätigkeit auf diesem Gebiete in einer allgemeineren Einschätzung der rein taxonomischen Resultate meiner Forschungen. Ich will deswegen versuchen, die erworbenen taxonomischen Resultate auch phylogenetisch zu interpretieren, wodurch die ganze Arbeit auf eine höhere wissenschaftliche Ebene gehoben wird. Ich bin mir der Mängel und Lücken in

meinen Kenntnissen und auch im vorhandenen Material bewusst. Wenn ich mich trotzdem zu diesem Schritt entschieden habe, so tue ich das vor allem aus zwei Gründen:

1. Obzwar weitere Entdeckungen neuer Arten und möglicherweise auch neuer Gattungen der Tribus Gnorimoschemini nicht ausgeschlossen sind (vor allem in der neotropischen, südaethiopischen und orientalischen Regionen), wird dies wahrscheinlich den taxonomischen Status der Tribus als Ganzes nicht mehr wesentlich beeinflussen, weil die wesentlichen Entwicklungszweige der Tribus mit den artenreichsten Gruppen schon gut bekannt sind. Es kann erwartet werden, dass vor allem in den Gattungen *Scrobipalpa*, *Ephysteris*, *Gnorimoschema* usw. noch mehrere neue Arten auftauchen. Soweit noch neue Gattungen aufgestellt werden müssten, werden diese meist auf artenarme, ausgesprochen relikte und wahrscheinlich auch stärker edemische Gruppen beschränkt sein, die aber von den schon bestehenden Entwicklungszweigen abgeleitet werden können.

2. Ich will den augenblicklichen taxonomischen Zustand der Tribus, wie ich ihn größtenteils entworfen hatte, phylogenetisch begründen und dadurch auch auf die Motive hinweisen, die mich zu meiner taxonomischen Auffassung dieser Tribus im Weltraum geführt haben. Dadurch soll allen Interessenten eine wissenschaftliche Basis für ihre eigenen Forschungen auf diesem Gebiete geboten werden. Schließlich sollen auch die phylogenetischen Schlußfolgerungen aus meiner jahrelangen taxonomischen Forschung gezogen werden.

Der heutige Wissenstand spiegelt also eindeutig die grundsätzliche Wandlung in der Auffassung der ganzen Gruppe, die noch im Lepidopterorum Catalogus (Gaede, 1937) eigentlich als zwei scheinbar sehr homogene grosse Gattungen — *Gnorimoschema* Busek und *Phtorimaea* Meyrick eingeschätzt wurde. Heute wissen wir, daß es sich um einen etwicklungsgeschichtlich selbständigen Zweig im Rahmen der Familie handelt, und dass diese zwei ursprünglichen und größtenteils homogenen Gattungen nur einen unrichtig interpretierten Bruchteil dieses Zweiges darstellten. Gleichzeitig konnten die früher gänzlich ungeklärten Fragen der Futterpflanzen, der Zoogeografie und andere allgemeine Probleme im Weltraum gelöst werden. Am wichtigsten ist wohl die Feststellung, daß die Tribus vorwiegend holarktisch ist, und daß sie fast in alle wärmeren Teile unserer Erde aus der Holarktis ausstrahlt. Das ermöglichte eine Lösung von prinzipiellen Fragen auf dem Gebiete der Evolutionslehre.

Vom lepidopterologischen Standpunkt betrachtet sind die von mir durchgeführten taxonomisch-phylogenetischen Untersuchungen eine der bisher in der Literatur so seltenen vergleichenden Bearbeitungen einer homogenen Lepidopterengruppe im Weltraum. Es gibt zwar in der letzten Zeit größere monographische Bearbeitung mehrerer Lepidopterengruppen: z. B. Adamczewski, 1951 (*Oxyptilus*, Alucitidae), Bleszynski, 1965 (Crambidae), Petersen, 1957 (Tineidae), Friese, 1960, (Yponomeutidae), Whalley, 1963 (*Endotricha*, Pyralidae), Heinrich, 1963 (Phycitinae), Vari, 1961 (Lithocolletidae), Hanneemann, 1953 (*Depressaria*, Gelechiidae), für die tortricoiden Familien haben wir eine Reihe von monographischen Studien im breiten Rahmen zur Verfügung (Obrazcov, Diakonov, Razowski, Kuzněcov, Danilevsky usw.). Für diese Studien ist typisch, daß sie sich entweder auf die palaearktischen, nearktischen,

aethiopischen usw. Angehörigen der Familien konzertrieren, oder daß sie im Weltraumen phylogenetisch sehr beschränkte Gruppen, wie z. B. nur eine Gattung behandeln. Selbst unter den sog. Großschmetterlingen ist die Lage ähnlich, sodaß die bedeutsame Arbeit von Alberti, 1954 über die stammesgeschichtliche Gliederung der Zygaenidae noch sehr vereinzelt ist. Durch diese Umstände werden vielfach die sonst natürlichen Gruppen besonders holarktischer Lepidopteren (und anderer Tiegruppen) phylogenetisch unabhängig bearbeitet, wodurch unnötige taxonomische Komplikationen entstehen. Ich habe mich auch überzeugt, daß die sepatare und unabhängige Untersuchung der palaearktischen und nearktischen Gnorimoschemini notwendigerweise zu bedeutsamen Fehlern hätte führen müssen, weil besonders die generischen Taxone unbedingt als holarktische Gruppen untersucht werden müssen. Deshalb scheint mir die Gegenüberstellung wenigstens der wichtigsten Vertreter der in diesen zwei Teilen der Holarktis (Palaearktis und Nearktis) lebenden Gattungen für zukünftige Arbeiten unerlässlich zu sein. Ich hielt es deswegen für wichtig, einen Versuch zu unternehmen, eine homogene Lepidopterengruppe im Rahmen ihrer gesamten holarktischen Verbreitung zu untersuchen. In dieser Hinsicht gibt es leider nur wenige Beispiele in der Literatur, sodaß die vorgelegte Darstellung einen der ersten Versuche auf diesem Gebiete darstellt.

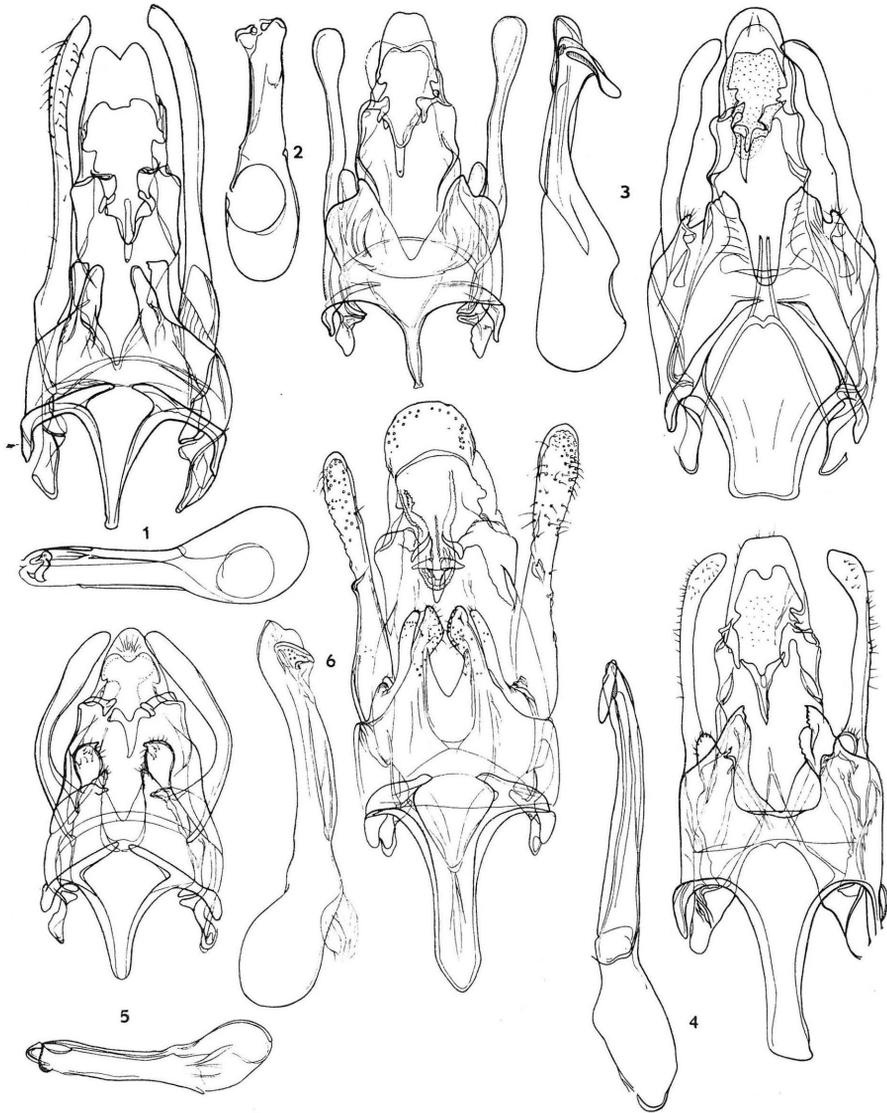
Ich habe mich bemüht, hier sämtliche Schlußfolgerungen ohne unnötige Spekulationen zu interpretieren, und die ganze Problematik ohne Erwähnung der zahlreichen diesbezüglichen Literaturzitate darzustellen, um die Uebersichtlichkeit zu wahren. Auch aus Platzmangel muss ich darauf verzichten, mich mit sonstigen Einzelheiten der Literatur näher zu befassen. Das dürfte für den Zweck der vorliegenden Arbeit von Vorteil sein, die ja meine Auffassungen als Produkt meiner eigenen wissenschaftlichen Tätigkeit darstellen soll.

Die Charakteristik der Gattungen

1. Gattung *Scrobipalpa* Janse, 1951

Die Gattung habe ich schon früher mehrfach charakterisiert (z. B. Povolný, 1964). Die Falter sind meist kleine (Vflänge 4 mm), bis mittelgroße (Vflänge um 7 mm), nur selten große (Vflänge fast 1 cm) Gnorimoschemini. Habituell (Fig. 7,8) sind die Falter derart uniform, daß man selbst bei den relativ auffallend gefärbten Arten (z. B. *Scr. costella*, *Scr. hyoscyamella* — Fig. 8) nie mit Sicherheit ihre Artspezifität ohne Genitaluntersuchung bestätigen kann. Diese Uniformität ist andererseits nicht so ausgesprägt, daß sie jede taxonomische Aussage unmöglich machte, und nach einer gewissen Erfahrung kann man mit relativ hohem Wahrscheinlichkeitsgrad wenigstens den Bezirk von näher verwandten Formen einschätzen. Diese starke Uniformität wird noch durch die offenbare Polytypie zahlreicher Arten kompliziert. Die Polytypie kommt meist bei den weit verbreiteten Arten vor, wo ausgeprägte geographische Rassen entstehen (z. B. bei *Scr. artemisiella*), oder sie ist typisch für zahlreiche, an halophile Chenopodiaceae gebundene Arten, die in ihrem zersplitterten Areal mannigfaltige geographische Rassen bilden, sodaß in diesen Fällen eine Unmenge von Synonymen entstand. Man muß daher sorgfältig nachprüfen, welche dieser Namen wenigstens im subspezifischen Sinne anwendbar

sind (*Scr. salinella-salicorniae* und ihr Komplex). Es scheint, daß diese Polytypie in vielen Fällen auch durch die Oligophagie der einzelnen Lokalformen verstärkt wird, und daß sie also auch trophisch bedingt ist (verschiedene Komplexe von Futterpflanzen). Diese Polytypie selbst der trivialen Arten erschwert jede Determination (z. B. *Scr. acuminatella*, *Scr. atriplicella*, *Scr. artemisiella* usw.). Auch die rein individuelle Variabilität ist bei manchen Arten stark entwickelt, so daß selbst in einer Population stark unterschiedlich gefärbte Individuen vorkommen können (*Scr. ocellatella* u. a.). Die Frage des Saisondimorphismus wurde bei dieser Gattung noch nicht eingehend untersucht. Sie erlangt jedoch nach meinen Erfahrungen auch eine gewisse Bedeutung vor allem in den Gebieten mit ausgesprägten vier Jahreszeiten, wo nicht nur die Temperatur, sondern auch der Fotoperiodismus eine wichtige Rolle spielen kann (z. B. auch bei *S. ocellatella*). Die habituelle Uniformität der Falter hat ihren Gegenspieler in der oft überraschenden morphologischen Uniformität der Genitalien beider Geschlechter (Abb. 1—4, 25—28). Sie ist zwar nicht so gross wie z. B. bei manchen Rhopaloceren, aber in der Familie Gelechiidae ist sie recht einmalig. Andererseits muß betont werden, daß nur eine oberflächliche Untersuchung der Genitalien zum Übersehen der sonst guten spezifischen Merkmale führen kann. Meine jahrelangen Untersuchungen beweisen, daß diese Gattung, trotz der habituellen und morphologischen Uniformität als Ausdruck einer eindeutigen Monophylie, nur scheinbar uniform ist. In Wirklichkeit handelt es sich um äusserst gut differenzierte Arten eines stark homogenen Entwicklungszweiges der Gelechiidae. Solche Erscheinungen sind keinesfalls Ausnahmen unter den Lepidopteren, wo wir ähnliche Beispiele auch bei anderen Gruppen kennen (z. B. bei den Procridinae — siehe Alberti, 1954). Die männlichen Genitalien (Abb. 1—4) sind durch den kurzen oder nur leicht vorgezogenen Saccus, durch die krallenförmige Gnathos, weiter durch einfache keulenförmige schmale Valven mit einem kurzen proximalen Basalfortsatz und durch den mittellangen Aedoeagus mit einem subterminalen hakenförmigen Gebilde charakterisiert. Die weiblichen Genitalien (Fig. 25—28) haben meist eine auffallende schaumförmige Struktur in der Periostialgegend, oder die Subgenitalplatte (8. Sternit) ist mit anderen chitinisierten Gebilden (z. B. Leisten, membranös gewölbten Flächen) versehen. Das Signum bursae ist ein hakenartiges, leicht gebogenes, oft am Innenrande gezähntes Gebilde, das aus der Wand der Bursa copulatrix, meist nahe dem Ductus bursae, herausragt. Aus der sonst äußerst homogenen Gattung weichen nur einige wenige Arten ab. Dies ist vor allem die typische Art der Gattung, *Scr. heliopa* (Low.) selbst, die sowohl morphologisch (auffallend verkürzte Basalfortsätze der Valven, grosse stark sekundär umgebildete paarige Fortsätze des Sacculus, langer schlanker Aedoeagus, vorgezogener Vorderrand des 8. Sternits — Abb. 4, 28), als auch habituell (eigenartige fuchsbräunliche Färbung) und ökologisch (die Art ist eine der wenigen ausgesprochen subtropischen bis tropischen Formen, welche nicht so auffallend an Steppen- oder Halbwüstenpflanzen, wie die übrigen Gnorimoschemen, gebunden ist), recht isoliert steht. Ihr authochtones Vorkommen ist bisher sicher nicht bekannt, sie ist meist nur als Schädling verschiedener Solanaceae in den Subtropen und Tropen der Alten Welt weit verbreitet und oft schädlich. Die Länge und Form des Aedoeagus, die kleinen verkümmerten Fortsätze der Val-



Tafel 1: — Abb. 1, 2 — Männliche Genitalien von *Scrobipalpa atriplicella* und *S. brahmiella* als Vertreter der zwei wichtigsten Artgruppen im Rahmen der Gattung *Scrobipalpa*. Abb. 3, 4 — Männliche Genitalien von *Scrobipalpa ergasima* und *S. heliopa* als Vertreter von stark isolierten *Scrobipalpa*-Arten, wobei *S. ergasima* eine hochspezialisierte, *S. heliopa* dagegen eine primitivere Form darstellt. Abb. 5 — Männliche Genitalien von *Ilseopsis peterseni*, als Beispiel einer selbständigen scrobipalpoiden Gattung (stark gebogene Valven, stark reduzierte Fortsätze der Sacculusfalte usw.). Abb. 6 — Männliche Genitalien der Gattung *Scrobipalpopsis* (*tetradymiella*) als Beispiel einer sehr primitiven Form der Gnorimoschemini (alle für die Tribus typischen morphologischen Genitalienmerkmale sind vorhanden ohne Andeutung einer besonderen Spezialisierung. Die Genitalien sind groß und plump).

ven und die vorgezogene Vorderkante der Subgenitalplatte scheinen anzudeuten, daß diese Art eine gewisse Affinität zu der vorwiegend nearktisch-neotropischen Gattung *Scrobipalpa* (Abb. 45, 46, 53, 54) hat, wodurch diese beiden Gattungen phylogenetisch gegenseitig natürlich verknüpft wären. Auch die trophische Bindung dieser Art an die Solanaceae ist bedeutsam, weil sich auf dieser Pflanzenfamilie nur einige wenige, sonst offenbar nur spezialisierte und stärker abgeleitete Arten konzentrieren, oder sie wird im Gegenteil von stark spezialisierten, endemischen, vorwiegend neuweltlichen Arten der Tribus Gnorimoschemini bevorzugt. Unter diesen Umständen dürfte *Scrobipalpa heliopa* als eine recht altertümliche *Scrobipalpa*-Art betrachtet werden, die sich wenigstens subgenerisch von der Mehrzahl der altweltlichen *Scrobipalpa*-Arten unterscheidet. Die übrigen aus dem Rahmen der Gattung *Scrobipalpa* etwas abweichenden Arten sind auch Solanaceae-Minierer. Es sind vor allem die offenbar westeuropäisch endemischen Schwesterarten *Scr. costella* und *Scr. hyoscyamella*, die trotz ihres äußerst ähnlichen Habitus, auf Grund dessen sie nie mit Sicherheit unterschieden werden können, im Genitalienbau recht auffallende Unterschiede aufweisen. Während sie jedoch als noch echte *Scrobipalpa*-Arten angesehen werden können, die vielleicht nur als selbständiger Zweig (Gruppe) im Rahmen der Gattung einzuschätzen sind, fällt die Art „*Scrobipalpa*“ *ergasima* [syn. „*Lita*“ *epithymella* Stgr. (auctorum)] schon gänzlich aus dem morphologischen Rahmen der Gattung *Scrobipalpa* (Abb. 3, 27). Dieser berühmte Schädling der Eierfrucht (*Solanum melongena*) ist heute ebenfalls stark sekundär, vor allem in den Subtropen der Alten Welt, verbreitet. Man dürfte aber vermuten, daß sein autochthones Areal wahrscheinlich das europäische Mediterraneum ist (wo diese Art offenbar auch autochthon auf wildwachsenden Solanaceen vorkommt). Die Genitalien dieser Art (Povolný, 1964, a, b) betrachte ich als sekundär abgeleitet (bes. die verstärkte Saccularfalte, Teguminalpartie, Saccus und Ädeagus des Männchen, und die eigenartige Form des 8. Sternites des Weibchen), sodaß sie im Gegensatz zu *Scrobipalpa heliopa* als eine verhältnismäßig isolierte überspezifische Einheit (Untergattung) einzuschätzen wäre. Die übrigen wenigen Solanaceae-Minierer aus der Gattung *Scrobipalpa* sind echte obzwar recht charakteristische *Scrobipalpa*-Arten (*Scr. gallincolella*-Gruppe). Sonst lassen sich im Rahmen der Gattung *Scrobipalpa* in Bezug auf ihre phylogenetische Homogenität nur mit grossen Schwierigkeiten engere verwandtschaftliche Gruppen unterscheiden. Die auffallendste von ihnen ist zweifellos die maritim-halophile *Scr. salinella-instabilella* Gruppe mit einer Unmenge von Lokalformen und nahe verwandten guten Arten. Diese vorwiegend an die Chenopodiaceae gebundene Gruppe von Arten dürfte den jüngsten Entwicklungszweig der Gattung darstellen, was vor allem dadurch dokumentiert werden kann, daß eben im Rahmen des *Scr. salinella-instabilella*-Komplexes die Artbildung (speciation) offenbar im Gange ist. Diese Artbildung findet vor allem im Raume des Mediterraneums, der atlantischen und der Nordseeküste Europas und in den angrenzenden Salzgebieten statt. Allgemein formuliert kommen diese Arten in allen günstigen (salzhaltigen) Biotopen der spätterziären Meeresküsten der subtropischen westlichen Palaearktis vor. Ausser den geographischen, manchmal stark ausgeprägten lokalen Unterarten (*Scr. salinella-instabilella*-Komplex), die in dem zersplitterten Areal der Salz-

biotope auf halophilen Chenopodiaceen leben, gibt es in dieser Gruppe zwei sehr nahe verwandte (und oft verwechselte) Arten — *Scr. obsoletella* und *Scr. nitentella* —, von welchen die erste weit (Europa, Nordafrika, der Mittlere Osten und offenbar auch Südafrika) verbreitet ist. *Scr. obsoletella* gehört zu den ausgesprochenen Kulturfolgern des Menschen, und sie kommt nicht nur überall in der europäischen Kultursteppe und besonders typisch auf ruderalen Standorten vor, sondern sie bürgerte sich durch Verschleppung der Unkräuter aus der Familie Chenopodiaceae (z. B. *Chenopodium murale*) auch in den USA ein. Dagegen ist die äußerst nahe verwandte Art *Scr. nitentella* an halophile Chenopodiaceae (vor allem *Atriplex nitens*, *Salicornia*, *Suaeda* — vide Povolný, 1965 b, Pierce Metcalfe, 1935, Hering, 1963) gebunden. Sie kommt sowohl auf den Britischen Inseln, als auch auf dem europäischen Kontinent nur auf den typischen salinen Enklaven vor. In Bezug auf die große morphologische Verwandtschaft der beiden Arten, muß diese Erscheinung als eine Art ökologischer Vikarianz betrachtet werden, welche wahrscheinlich auf der trophischen Basis (Spezialisierung auf verschiedene Chenopodiaceae) entstand und durch die nachfolgende räumliche Isolierung verstärkt wurde. In die nahe Verwandtschaft des Komplexes geographischer Rassen von *Scr. salinella-instabilella* und der Schwersterarten *Scr. obsoletella* — *Scr. nitentella* gehört eine Reihe von primär halophilen Arten (*Scr. suaedella*, *Scr. stangei*, *Scr. ocellatella*) mit einem ähnlichen stark polytypischen Bild isolierter Lokalformen oder geographischer Unterarten (*S. ocellatella*). Eine parallele Erscheinung zu der Schwesterart *Scr. obsoletella* — *Scr. nitentella* bildet hier die halophile Art *Scr. plantaginella* mit der nicht halophilen *Scr. samadensis* und ihrem Formenkreis (die manchmal hoch ins Gebirge steigen). Im Rahmen dieser Halophilie werden nicht nur die halophilen Chenopodiaceae, sondern auch andere halophile Pflanzen angenommen (*Plantago maritima* — *Scr. plantaginella*). Alle diese relativ jungen halophilen Formen und ihre nichthalophilen Verwandten (Vikarianten) gehören zum ausgedehnten Entwicklungszweig der Gattung, den ich als *Scr. atriplicella*-Gruppe bezeichne (Fig. 1). Diese Arten sind durch die schaumförmige Struktur der Subgenitalplatte der Weibchen und durch die relativ schlanken und schmalen männlichen Genitalien charakterisiert. Nach meiner Meinung bilden diese Arten den Hauptstamm der Gattung *Scrobipalpa*, der ausser den weit verbreiteten und meist polytypischen Arten (z. B. *Scr. atriplicella*, *Scr. artemisiella*, *Scr. obsoletella*) noch zahlreiche mehr lokal beschränkte, vor allem im Mediterranraume und in den Steppen Vorder- und Zentralasiens auftretende Arten umfasst. Die entwicklungsgeschichtlich ausgesprägte Gruppe der jungen halophilen Chenopodiaceae-Minierer geht also fließend in die offenbar älteren Arten der *Scr. atriplicella*-Gruppe über, die zahlreiche im Mediterranraume und vor allem weiter westlich in den Steppen und Halbwüsten Asiens deutlich isolierte und auch endemische Arten bilden. Eine andere schwer abgrenzbare Gruppe im Rahmen der Gattung *Scrobipalpa* ist die *Scr. acuminatella*-Gruppe (zu der ich u. a. z. B. die Arten *Scr. chrysanthemella*, *Scr. brahmiella* usw. rechne). Es handelt sich um Arten, die im weiblichen Geschlecht durch die breit membranöse, fast strukturlose Fläche des 8. Sternites hinter der chitinisierten Vorderkante der Subgenitalplatte und durch weniger schlanke, sondern plumpere männliche Genitalien gekennzeichnet sind (Abb. 2, 26). Diese Arten sind keine

echten Steppentiere wie die meisten *Scrobipalpa*-Arten, sie sind an feuchtere Vegetation gebunden und kommen oft auch im Gebirge vor. Sie dürften ebenfalls eine ältere phylogenetische Gruppe bilden und sind meist europäisch (oder west- und nordpalaearktisch). Die anderen entwicklungsgeschichtlich bedingten Gruppen der Gattung sind nur schwer deutbar und können zur Zeit ohne Kenntnis der Bionomie der Mehrzahl der bekannten Arten (was an sich eine sehr schwierige künftige Aufgabe darstellt) nicht geklärt werden.

Die Futterpflanzen der Gattung stammen aus den Familien Compositae, Chenopodiaceae, Solanaceae, Plantaginaceae und Labiatae. Doch scheinen es eindeutig vor allem Compositae und Chenopodiaceae zu sein, wo sich mehrere Arten konzentrieren, während sich bei den Solanaceae als Futterpflanzen nur um wenige und verschiedenartig spezialisierte Zweige der Gattung *Scrobipalpa* handelt. Das stimmt überraschend mit der von mir theoretisch vorausgesetzten phylogenetischen Differenzierung der Gattung *Scrobipalpa* überein. Den Hauptstamm der Gattung (die *Scr. atriplicella*-Gruppe) bilden nämlich Arten, die vor allem an Compositae und Chenopodiaceae gebunden sind, und von diesen können auch die an maritime oder im breiteren Sinne halophile Chenopodiaceae gebundenen jüngeren Arten der *Scr. salinella-instabilella* Gruppe abgeleitet werden. Wir wissen allerdings, daß sowohl Compositae (Astreales) und Chenopodiaceae recht alte Pflanzengruppen sind. Die Compositae waren schon im Miozän häufiger, ebenso wie die maritimen halophilen Chenopodiaceae (*Salsola*, *Atriplex*). Während sich aber die Compositae im Späterziär (Pliozän) reichlich differenzierten, blieben die Chenopodiaceae stark reduziert und sind erst rezent in voller Entwicklung. Deswegen sind auch die an Compositae gebundenen *Scrobipalpa*-Arten (und im breiteren Sinne alle Gnorimoschemini) tiefer differenziert und also älter, während die maritimen und halophilen *Scrobipalpa*-Arten den jüngsten und sich noch entwickelnden Zweig der Gattung darstellen. Auch die vorwiegend tropischen Solanaceae konzentrieren tatsächlich tropische und ältere (z. B. *Scr. heliopa*, *Scr. blapsigona*, *Scr. ergasima*) oder wenigstens wärmeliebende und dann jüngere (*Scr. costella* und *Scr. hyoscyamella* und die *Scr. gallincolella*-Gruppe) Arten. Labiatae und Plantaginaceae (und ev. andere Familien) können offenbar im Rahmen einer induzierten (sekundären) Polyphagie angenommen werden. So z. B. kann das Minieren der halophilen *Scr. plantaginella* auf *Plantago maritima* durch die Bindung dieser *Scrobipalpa*-Art an saline Lokalitäten, also als eine sekundäre und rein ökologisch bedingte Anpassung erklärt werden. Nach meiner Meinung sollten vor allem die Compositae als recht ursprüngliche Gruppe der Futterpflanzen der Gattung betrachtet werden, weil sie unabhängig von mehreren Entwicklungszweigen der Tribus Gnorimoschemini häufig benützt werden, und zwar auch in der Neuen Welt. Auch scheinen solche Arten der Tribus phylogenetisch älter zu sein, weil sie oft höheren taxonomischen Kategorien angehören. Dagegen scheinen vor allem die Chenopodiaceae als Futterpflanzen der Gattung viel jünger zu sein und mehr oder weniger spezifisch für diese Gattung in der (west) palaearktischen Region.

Die Anzahl der Arten ist zur Zeit noch immer nicht endgültig bekannt. Ich kenne nach langen Untersuchungen zur Zeit mehr als 100 Arten, von diesen sind ungefähr 40% beschrieben, während 60% neu für die Wissenschaft sind.

Sie müssen stufenweise bearbeitet und beschrieben werden. Die zoogeographische Analyse zeigt eindeutig, daß die Mehrzahl (ungefähr 45) der Arten in den ariden Steppen bis Halbwüsten des Nahen und Mittleren Ostens (Kleinasien, Libanon, Palästina, Arabien, Irak, Iran, Afganistan, Pakistan und in den benachbarten Gebieten), welche zweifellos die ursprüngliche Umwelt dieser Gattung darstellen, konzentriert sind. Weitere ungefähr 25 Arten leben in ähnlichen Biotopen des Pontomediterraneums. Wenn man zu diesen Arten noch die 5 tropischen und vielleicht dieselbe Anzahl südafrikanischer Arten rechnet, so bilden rund 70 % dieser Gattung solche Formen, die meist an die ariden Steppen bis Halbwüsten der wärmeren (vor allem der subtropischen) Zone der Alten Welt gebunden sind. Dabei liegt ihr Schwerpunkt in der Palaearktischen Region und zwar in den Bergplateaus der Länder des Mittleren Ostens (zwischen Pakistan und Syrien). Als eurosibirisch dürften vorläufig ungefähr 10 Arten bezeichnet werden, so daß die Artenzahl in der gemäßigten Zone der palaeraktischen Region stark abnimmt. Etwas grösser (ungefähr 15) ist die Artenzahl der scheinbar europäischen Arten, die vorläufig als westpalaerktisch eingeschätzt werden sollten. Dies entspricht der komplizierten Geschichte dieses Kontinentes, welche zahlreiche Möglichkeiten zur Entstehung von Endemismen bot. Obzwar im Mittleren Osten mehrere Arten hoch in den dortigen Gebirgen (z. B. im Hindukush, Nord-Iran, Pamir und Tibet) leben — manche von ihnen erreichen dort mehrfach Höhen zwischen 2500—3000 m, und zwei Arten [eine von diesen ist offenbar in den Hochgebirgen von Nordost- und Nordafghanistan (z. B. Anjuman-Pass, Andarab) zwischen 3500—4200 m verbreitet, die andere (*Scr. aganophthalma* Meyrick) lebt in Tibet um 4000 m Höhe] sind ausgesprochene Gebirgsformen — sind doch echte Hochgebirgsarten in dieser Gattung kaum vorhanden, meist handelt es sich in solchen Fällen eher um trophische als um abiotische Bindungen. Auch in Europa gibt es in der Gattung keine ausgesprochenen Hochgebirgsarten, wie wir sie in manchen anderen Gattungen der Tribus kennen. Die scheinbar montanen europäischen Arten *Scr. murinella* und *Scr. samadensis* können offenbar auch in ziemlich niedrigen Lagen vorkommen, und sie haben auch in anderer Hinsicht eine viel breitere ökologische Valenz, als daß man sie als echte Gebirgsarten bezeichnen könnte.

Die Gattung ist also vorwiegend vorderasiatisch-pontomediterran geprägt. Dieser Raum, vor allem die steppigen Bergplateaus von Afghanistan und Iran müssen als historisches Entfaltungszentrum dieser Gruppe betrachtet werden, aus dem die Ausstrahlung der Arten in die entsprechende Umwelt stattfand. Einer dieser Ausstrahlungswege ist vor allem die westliche Richtung wo die Gattung ein sekundäres Entfaltungszentrum im Mediterranraum hat, von wo sie weiter durchdringen konnte. Ein sehr kleiner Teil der Gattung drang (wahrscheinlich durch die ariden Steppen der Gebirge Ostafrikas) bis nach Südafrika vor, wo uns die dortige Fauna der Tribus und die genaue Anzahl der dort lebenden *Scrobipalpa*-Arten (selbst nach der Monographie von Janse, 1949 bis 1963) leider noch nicht genau bekannt ist (Povolný, 1964). Trotzdem kann die Artenzahl nicht sehr erheblich sein, und manche Arten wurden offenbar sekundär eingeschleppt (*Scr. ergasima*, *Scr. heliopa*). In der tropischen Zone der Alten Welt leben nach der bisherigen Kenntnis nur einige wenige Arten (*Scr. heliopa*, *Scr. ergasima*, *Scr. blapsigona*, *Scr. subroseata*), die mit Ausnahme

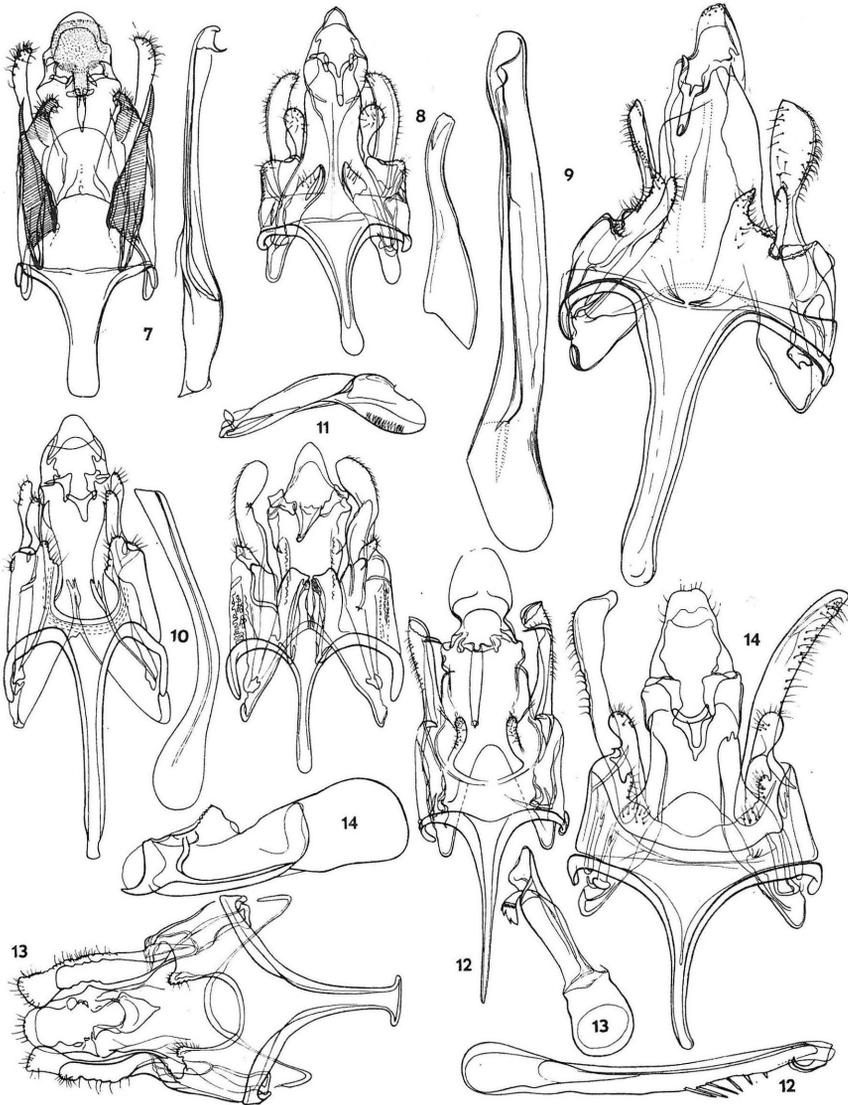
von *Scr. subroseata* Schädlinge der wärmeliebenden Solanaceae sind und als solche in alle wärmeren Gebiete weit verschleppt werden konnten. Auch in der natürlichen Waldzone der Palaeartischen Region fehlen die Arten offenbar gänzlich. Die Artenzahl nimmt also vom Mittleren und Nahen Osten und dem Mediterranraum praktisch in allen Richtungen ab. Man könnte mit Recht einwenden, daß uns besonders die Tierwelt Ostasiens und Australiens noch zu wenig bekannt ist, als daß man derartige Aussagen wagen könnte. Die bisherigen Erfahrungen scheinen jedoch etwa das Folgende anzudeuten: wir dürfen voraussetzen, daß noch höchstens $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ der bestehenden *Scrobipalpa*-Arten unbekannt sind. Aber auch dabei ist eine gewisse Relation im oben dargelegten Sinne zu erwarten, das heißt, daß ihre Mehrzahl vor allem im Raume des Mittleren Ostens zu suchen sein wird. Sehr mangelhaft sind die Vertreter der Gattung in Ostasien bekannt, doch sind dort nicht mehr als ungefähr 20 Arten zu erwarten, von denen manche eurosibirisch sein dürfen. Obzwar alle diese Erwägungen noch nicht endgültig sind, scheinen doch bereits einige wesentliche Tatsachen nachweisbar zu sein: Das Entfaltungszentrum der Gattung liegt ungefähr in den ariden Steppen und Halbwüsten Zentralasiens, von wo die Gattung in alle geeigneten Umwelttypen, vor allem aber in westlicher Richtung in den pontomediterranen Raum ausstrahlte. In diesen beiden Räumen leben ungefähr 70 % der bekanntesten *Scrobipalpa*-Arten. Ihre Futterpflanzen sind vorwiegend Compositae, welche wohl ihre ursprünglichen Wirtspflanzen darstellen. Im phylogenetischen Prozeß wurden auch andere Pflanzenfamilien zu Nahrungspflanzen der Gattung (hauptsächlich Chenopodiaceae). Solanaceae konzentrieren auf sich ein heterogenes Konglomerat von *Scrobipalpa*-Arten, die verschiedenen Entwicklungslinien der Gattung angehören.

Gattung *Ilseopsis* Povolný, 1965

Ilseopsis ist eine scrobipalpoide Gattung, welche sowohl habituell, als auch genitalmorphologisch der Gattung *Scrobipalpa* nahesteht. Ihre Beziehung zur Gattung *Scrobipalpa* kann wohl mit der Stellung anderer isoliert stehender Arten der Gattung *Scrobipalpa* verglichen werden, welche ebenfalls wenigstens subgenerisch selbständig sein dürften (z. B. *Scr. heliopa*, *Scr. ergasima*). Die zarten Genitalien (Abb. 5, 29) sind durch die basal gebogenen Valvae, durch die Reduktion des ersten Paares der Saccularfortsätze, durch den kurzen und kleinen Saccus wie auch durch die kurzen Apophysen gekennzeichnet. Die Gattung ist monotypisch und stellt eigentlich eine stark veränderte *Scrobipalpa*-Art dar. Die Art ist aus Zentralarabien bekannt.

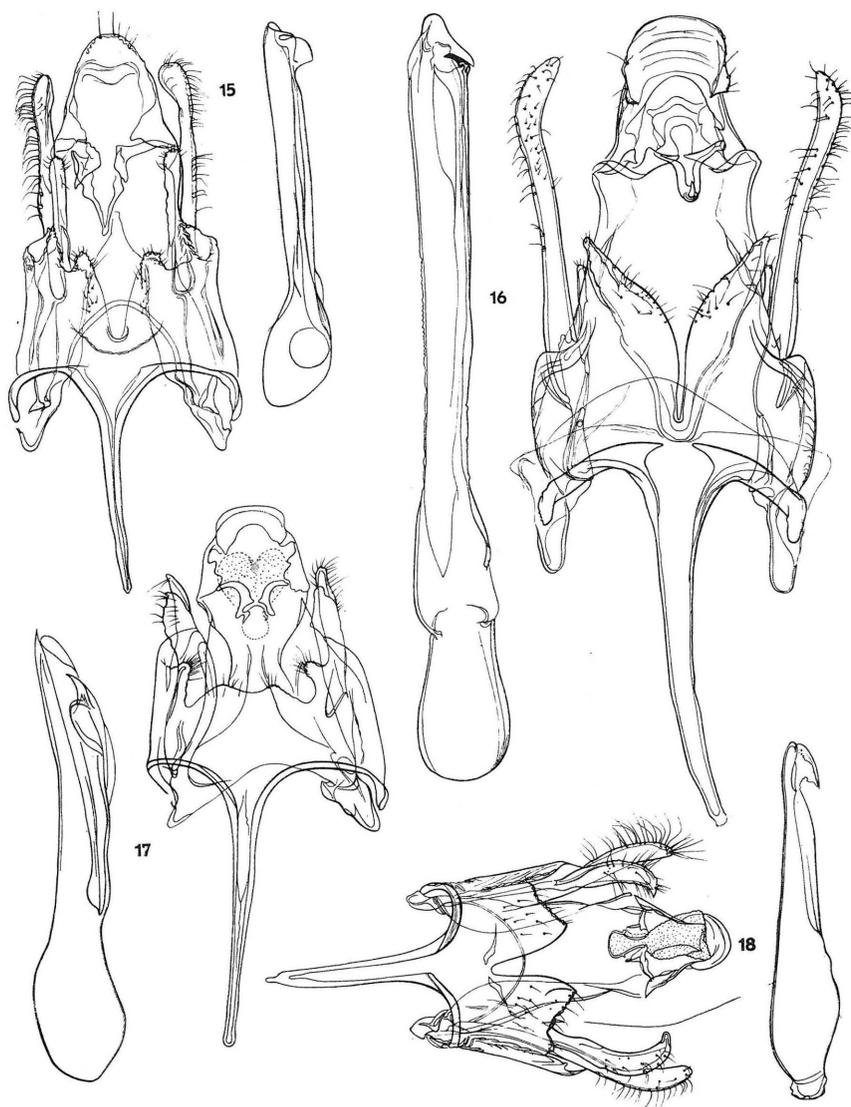
Gattung *Scrobipalpopsis* Povolný, 1966

Diese Arten sind auf den ersten Blick scheinbar mit der Gattung *Scrobipalpa* kongenerisch (Abb. 6, 30). Doch kann heute kein Zweifel bestehen, daß es sich nicht nur aus morphologischen, sondern auch aus zoogeographischen und ökologischen Gründen um eine selbständige Reliktgruppe der Tribus Gnorimoschemini handelt, die mit *Scrobipalpa* verwandt, aber beträchtlich älter ist. Die Falter sind recht grosse (Vorderflügelänge bis 1 cm) Formen mit einer



Tafel 2: — Abb. 7 — Männliche Genitalien von *Sattleria (dzieduszycki)*. Beispiel einer von der Gattung *Scrobipalpopsis* abgeleiteten jüngeren Gattung mit mehreren stark spezialisierten Merkmalen (der lange schlanke Aedeagus, Spaltung der Valven, Reduktion der Falte des Saccus). Abb. 8–14 — Männliche Genitalien der ephysteriden Gnorimoschemini mit markanten Merkmalen einer parallel verlaufenden Spezialisierung auf dem Prinzip der Bergmann-Allen'schen Regel (Vorziehung der Genitalien in Längsachse, schlanker Saccus und teilweise Aedeagus, Spaltung der Valvenfläche, Verjüngung der unco-teguminalen Partie der Genitalien). Abb. 8 — *Ephysteris (Ephysteris) promptella*. Abb. 9 — *Ephysteris (Opacopsis) inustella*. Abb. 10 — *Ephysteris (Ochrodia) subdiminutella*. Abb. 11 — *Phloeocecis cherregella*. Abb. 12 — *Megalocypha micradelpha*. Abb. 13, 14 — Männliche Genitalien von *Vladimirea (zygophylli und zogyphyllivorella)*.

auffallend eintönigen Färbung (weißlich bis dunkelgrau) und mit einer auffallend vereinfachten Zeichnung (Fig. 1, 2). Diese besteht aus drei winzigen inselartigen Punkten (Fig. 1), von denen zwei hintereinander in der Flügelachse liegen, der dritte, näher der Flügelwurzel, ist mehr zum Hinterrande des Flügels vorgeschoben. Der äussere Punkt ist entweder vorgezogen oder leicht pfeilförmig. Im Saume des Flügelapex befindet sich eine Reihe von ovalen Randflecken. Diese Art der Flügelzeichnung stellt nach meiner Meinung die Urform der Flügelzeichnung der Tribus dar, von welcher alle übrigen gnorimoschemoiden Zeichnungen abgeleitet werden können. Besonders typisch ist diese primitive Zeichnung bei den Arten *S. petasitis*, *S. hungariae*, *S. petrella* und *S. arnicella* entwickelt. Dagegen ist sie bei der auch sonst spezialisierten Art *S. tetradymiella* sekundär verwischt (Fig. 2) und durch longitudinale Schattenstreifen der Flügel verändert; doch sind auch bei dieser Art die marginalen Punkte gut erkennbar. Genitalmorphologisch sind alle diese Arten am einfachsten als vergrösserte und plumpe *Scrobipalpa*-Arten charakterisierbar. Doch gibt es derartig plumpe *Scrobipalpa*-Arten nicht. Unter Beibehaltung aller für *Scrobipalpa* typischen männlichen Genitalmerkmale, scheint die Mehrzahl von ihnen bei dieser Gattung in einer besonders plumpen und mächtigen („akromegalischen“) Form aufzutreten. Dagegen weisen die weiblichen Genitalien im Vergleich mit *Scrobipalpa* wesentliche Abweichungen auf, vor allem eine eigenartige konkave und beiderseitige Einbuchtung der Subgenitalplatte dicht über den vorderen Apophysen und eine auffallende Tendenz zur Reduktion des Signum bursae. Sonst sind alle Genitalmerkmale stark *Scrobipalpa*-ähnlich. Die geographische Verbreitung der Arten ist sehr bemerkenswert. Die beiden in Europa vorkommenden Arten — *S. petasitis* und *S. hungariae* — sind auf die Alpen beschränkt (Bayerische Alpen, Macugnaga, Wallis, Graubünden, Zermatt). *S. petasitis* kommt dann stark disjunkt in den Vereinigten Staaten vor. Alle drei übrigen nearktischen Arten (*S. arnicella*, *S. petrella* und *S. tetradymiella*) kommen ebenfalls stark disjunkt (*S. petrella* in New Hampshire, *S. tetradymiella* und *S. arnicella* in Kalifornien) vor. Die kleine Artenzahl, die primitive Flügelzeichnung, die scrobipalpoiden Genitalien und die stark disjunkte Verbreitung in der Holarktis mit einer sichtbaren Affinität zu den Hochgebirgslagen zeugen vom ausgesprochenen Reliktcharakter dieser Gruppe. In der nearktischen Region vertreten die *Scrobipalpopsis*-Arten die rein altweltliche Gattung *Scrobipalpa*, welche zur Zeit in Nordamerika nur durch einige eingeschleppte Arten repräsentiert wird. Die Arten der Gattung *Scrobipalpopsis* sind wahrscheinlich die älteste noch lebende Gruppe der Tribus, von der alle scrobipalpoiden Gnorimoschemini ableitbar sind. Die Arten der Gattung *Scrobipalpa*, die an *Scrobipalpopsis* direkt anschliesst, dürften durch eine spätere Entfaltung ihrer Urformen (die mit den *Scrobipalpopsis*-Arten nahe verwandt sein dürften) in der palaearktischen Region und nachfolgend in mehreren Teilen der Alten Welt entstanden sein. Die einzige bekannte Futterpflanze der Gattung *Scrobipalpopsis* (*S. tetradymiella*) ist *Tetradymia canescens* aus der Familie Compositae. Die Gattungen *Scrobipalpa*, *Scrobipalpopsis* und *Scrobipalpula* gehören einem gemeinsamen Entwicklungszweig der Tribus Gnorimoschemini an.



Tafel 3: — Abb. 15 — Männliche Genitalien von *Vladimirea (Distinxia) amseli*. Abb 16. — Männliche Genitalien von *Exceptia neopetrella* (ein klassisches Beispiel einer von den ephyrestiden Gnorimoschemini unabhängig aber parallel in der Nearktis verlaufenden Verlängerung der Genitalien in der Längsachse auf dem Bergmann-Allen'schen Prinzip). Abb. 17, 18 — Männliche Genitalien der caryocoliden Gnorimoschemini (*Caryocolum* und *Klimeschiopsis*) mit sich vertiefenden Spezialisierungsmerkmalen (Reduktion der Gnathos, sekundäre Erweiterung der teguminalen Region).

Gattung *Exceptia* Povolný, 1966

Schon Keifer, 1936, der die einzige Art dieser monotypischen Gattung beschrieb, wies auf ihre spezielle taxonomische Stellung hin. Die Art ist schon habituell durch die abstehenden Schuppen der Labialpalpen und des Kopfes gekennzeichnet. Die männlichen Genitalien (Abb. 16) sind im wesentlichen scrobipalpoid, was besonders der Bau des Uncus, die Krallen der Gnathos und, trotz ihrer morphologischen Spezialisierung, auch die sacculäre Falte (der paarige Fortsatz) und der Aedoeagus beweisen. Die weiblichen Genitalien (Abb. 43) sind dagegen gänzlich *Scrobipalpa*-ähnlich, bes. das Signum bursae ist von den scrobipalpoiden Signa kaum zu unterscheiden. Der lange schlanke Sacculus ähnelt den Verhältnissen bei der palaearktischen Gattung *Ephysteris*. Die Art ist aus Kalifornien bekannt. Diese Gattung ist neben der Gattung *Scrobipalpopsis* die zweite taxonomische Gruppe der Tribus Gnorimoschemini, die in der nearktischen Region (zusammen mit der Gattung *Scrobipalpopsis*) die vorwiegend palarktischen scrobipalpoiden (s. str.) Gnorimoschemini (*Scrobipalpa* und *Ephysteris*) repräsentiert.

Gattung *Sattleria* Povolný, 1965

Die taxonomische Stellung der Art, *Gelechia* "dzieduszyckii" blieb mir jahrelang unklar, obzwar ich vermutete, daß diese Art höchstwahrscheinlich eine Gnorimoschemine darstellt (siehe Sattler, 1960). Die Neubeschreibung einer selbständigen Gattung für sie hielt ich für unmöglich, solange ihre phylogenetische Beziehung zu den anderen Gnorimoschemini nicht geklärt war. Zu dieser Klärung brachte mich unglücklich ein Zufall (Povolný, 1965). Ich habe bemerkt, daß die Flügelzeichnung der Art *S. dzieduszyckii* (Fig. 5) zweifellos von der noch einfacheren Zeichnung der Gattung *Scrobipalpopsis* (Fig. 1) abzuleiten ist. Auch fiel mir plötzlich der ganze äusserst ähnliche Habitus von *G. dzieduszyckii* und der *Scrobipalpopsis*-Arten (vor allem *S. petasitis*) auf. Die nachfolgende nähere Untersuchung anderer anatomisch-morphologischen Merkmale führte schliesslich zu meiner festen Ueberzeugung, daß für diese Art eine neue Gattung aufgestellt werden muß (Povolný, 1965). Die Art hat eine ziemlich einfache, aus drei typischen Punkten bestehende Zeichnung (ausser den Marginalpunkten im Flügelapex). Während aber diese bei der Gattung *Scrobipalpopsis* ganz winzig sind, beobachten wir bei *S. dzieduszyckii* eine Tendenz zur Vergrößerung dieser Punkte. Der erste Punkt verlängert sich zur Flügelbasis, der dritte wird größer und pfeilartig, und hinter ihm bildet sich bei manchen Formen (z. B. bei der ssp. *basistrigella*) die äussere Querbinde und andere offenbar sekundär entstandene Zeichnungen. Die männlichen Genitalien (Abb. 7) sind ebenso plump wie bei *Scrobipalpopsis* (Abb. 6), doch weisen sie stark ausgeprägte generische Merkmale auf. Dies sind vor allem die einmaligen schlanken säbelförmigen Basalfortsätze der Valven, die auffallend hohe (breite) aber vorn tief ausgeschnittene Partie des Sacculus, der äusserst schlanke und lange Aedoeagus usw. Die weiblichen Genitalien (Abb. 31, 32), haben ein kompliziert gerunzeltes Sterigma, der Ductus bursae ist teilweise chitinisiert und das Signum bursae fehlt (sekundäre Reduktion).

Sattleria dzieduszyckii ist in den europäischen Hochgebirgen endemisch (Pyrenäen, Alpen, Apenninen, Karpathen, Balkan), wo sie ein recht polytypisches Bild von äußerst stark räumlich isolierten Populationen bietet. Die Weibchen sind brachypter und leben unter Steinen. Es handelt sich in diesem Falle um eine typische caenogenetische Anpassung an die Hochgebirgsumwelt. Die Existenz dieser Art hat eine einmalige phylogenetische Bedeutung. Weil wir nämlich mit aller Sicherheit die phylogenetische Abwandlung dieser Gattung von der holarktischen Reliktgattung *Scrobipalopsis* voraussetzen können, mußte diese Art von den notwendigerweise alpinen Hochgebirgsformen dieser Gattung (bes. von *Scrobipalopsis petasitis*) abstammen. Dafür spricht nicht nur ihre habituelle und morphologische Ähnlichkeit und Verwandtschaft, sondern auch ihr gemeinsamer alpiner Charakter. Dabei muß *Sattleria dzieduszyckii* wesentlich jünger sein als jede *Scrobipalopsis*-Art. Diese Gattung ist also ein Produkt des weiteren Artbildungsprozesses von *Scrobipalopsis*-Arten in den europäischen Hochgebirgen (höchstwahrscheinlich in den Alpen, wo sie beide noch heute leben), der u. a. zum sekundär induzierten Verlust des Flugvermögens im weiblichen Geschlecht führte. Unter diesen Umständen konnte sich die Art nicht anders als im Zusammenhang mit der holozänen Rückwanderung der voreiszeitlichen Hochgebirgsfauna aus der europäischen Tundra in verschiedene Hochgebirgssysteme Europas verbreiten. Man dürfte also etwa das folgende Bild der Phylogenese von *Sattleria dzieduszyckii* entwerfen. Die Art stellt einen Seitenzweig der Gattung *Scrobipalopsis* dar, die offenbar in den Hochgebirgen der holarktischen Region schon im Terziär weit verbreitet sein mußte (wie es die heutige inselartige Verbreitung dieser Gattung in diesen Gebirgen beweist). In den Alpen entstand aus diesem Zweige eine hochspezialisierte Hochgebirgsform unter Reduktion der Flügel im weiblichen Geschlecht. Diese Form wurde in den pleistozänen Glazialeiszeiten infolge der Vergletscherung in die Tundra der europäischen Niederungen verdrängt, von wo sie im Holozän nicht nur in die Alpen, sondern auch in die geeigneten Hochgebirgssysteme Europas migrierte. In diesen Gebirgen befinden sich ihre isolierten rezenten Populationen im intensiven Artbildungsprozess. *Sattleria dzieduszyckii* ist also der in den europäischen Gebirgen jüngste endemische Zweig der altertümlichen terziären Reliktarten der holarktischen Gattung *Scrobipalopsis*. Die Angabe von Gozmány, 1955 (Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 6:307—320) über das Vorkommen von „*Gelechia pyrenaica*“ (ein Synonym von *S. dzieduszyckii*) in Ungarn ist gewiß sachlich unrichtig. Die Art kann in Ungarn nicht leben.

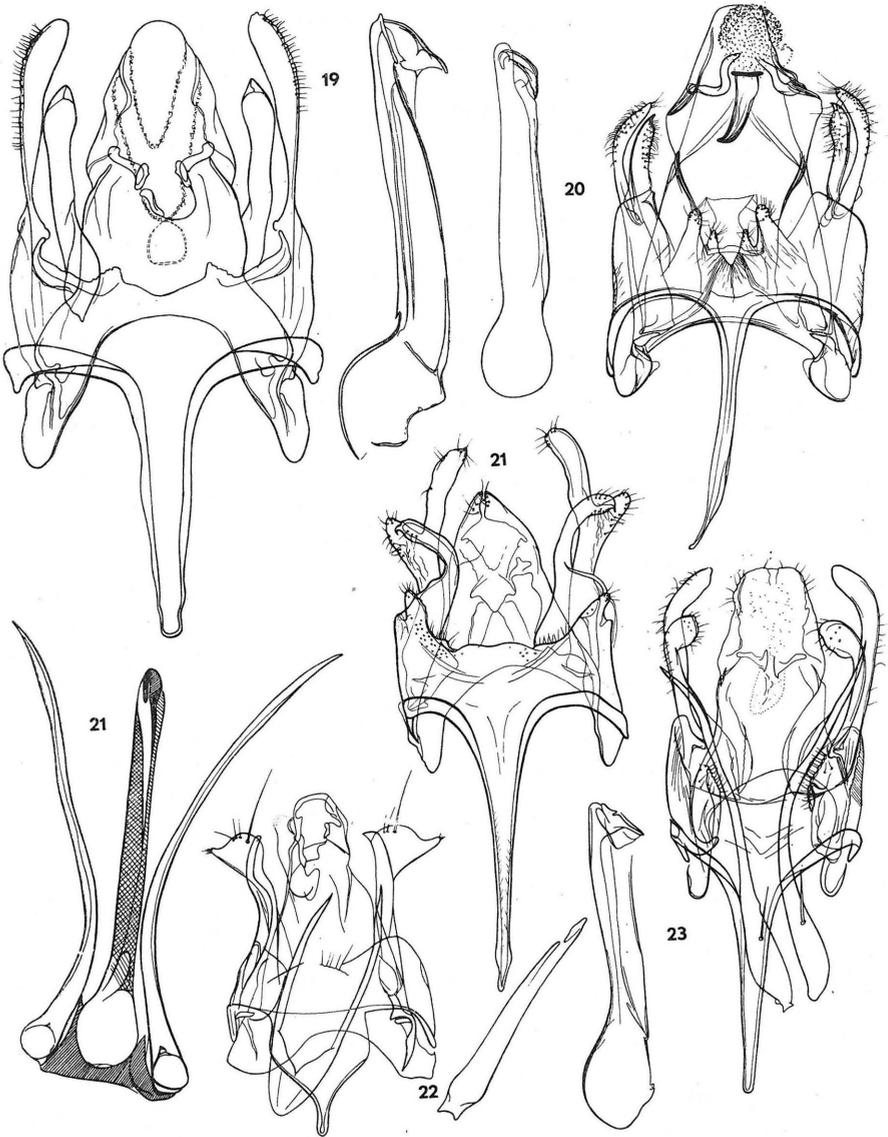
Gattung *Ephysteris* Meyrick, 1908

Diese Gattung wurde lange Zeit als monotypisch betrachtet. Wie ich zeigen konnte (Povolný, 1964), handelt es sich tatsächlich um einen ziemlich ausgedehnten und ganz selbständigen altweltlichen Zweig der Tribus Gnori-moschemini. Seine Homogenität ist nicht derart ausgeprägt wie z. B. bei der Gattung *Scrobipalpa*, aber das ist teilweise auch eine methodische Frage, denn wenn wir die zwei monotypischen Untergattungen (*Ephysteris* s. str. und *Ochrodia*) als selbständige Gattungen abtrennen würden, so gehörten in die dritte ausgedehnte Untergattung (*Opacopsis*) mehr als 25 äußerst nahe ver-

wandte und zweifellos streng monophyletische Schwesterarten (offenbare Monophylie, starke morphologische Homogenität), die in dieser Hinsicht den Verhältnissen in der stark homogenen Gattung *Scrobipalpa* in einer anderen Ebene entsprechen. Es steht allerdings fest, daß die Untergattungen *Ephysteris* und *Ochrodia* und sogar die Gattungen *Phloeocecis*, *Vladimirea* und möglicherweise auch die Gattung *Megalocypha* in den gemeinsamen (ephysteriden) Entwicklungszweig der Tribus in der Alten Welt gehören. Wenn wir also die Untergattungen *Ephysteris*, *Ochrodia* und *Opacopsis* als selbständige Gattungen behandeln würden, so müssten sie zusammen mit den Gattungen *Phloeocecis*, *Vladimirea* und *Megalocypha* zum ephysteriden Zweige der Tribus Gnorimoschemini gerechnet werden. Es handelt sich um kleine (Vfllänge um 4 mm — Fig. 11—13) bis mittelgrosse (Vfllänge um 8 mm — Fig. 14) Gelechiidae mit der meist ganz typischen gnorimoschemoiden Punktzeichnung, die nur selten sekundär verwischt wird (*Vladimirea*, *Megalocypha*). Die gattungstypische Art *Ephysteris* (*E.*) *promptella* ist eine kleine kaffeebräunliche Form (Fig. 11), bei der die typischen schwärzlichen Punkte manchmal gänzlich fehlen, während sie bei manchen Populationen (z. B. Puglie, Macedonien) gut entwickelt sind. Bei der monotypischen Untergattung *Ochrodia* [*E.* (*O.*) *subdiminutella*] sind die typischen Zeichnungen (Fig. 15) meist stark ausgeprägt aber punktlos. Morphologisch ist diese Gattung durch die relative Schmalflügeligkeit (im Vergleich mit der Gattung *Scrobipalpa*), vor allem aber durch den charakteristischen Bau der Genitalien (Abb. 8—15, 33—39), unterschiedlich. Die männlichen Genitalien haben einen vergezogenen Uncus, die Valven sind kürzer und oben flacher als bei *Scrobipalpa* und leicht zur Genitalienachse gebogen. Aus ihrer vorderen Basis ragt ein stäbchenartiges Gebilde vor. Der Aedoeagus ist beträchtlich länger und schlanker (Abb. 8,9). Das Signum bursae ist eine trapezoide sklerotisierte Platte mit einer vorragenden axialen Kante, die manchmal krallenförmig ist (Abb. 33, 34, 35). Bei der nominaten Untergattung *Ephysteris* (Abb. 8) sind der Saccus und Aedoeagus noch relativ kurz, der Ductus bursae ist nur membranös, nicht chitiniert. Für die Untergattung *Ochrodia* (Abb. 10) ist die auffallende Verlängerung des Saccus und die Verkürzung der Valven charakteristisch, so daß die basalen Valvenfortsätze fast gleich lang wie die Valven sind. Für die weiblichen Genitalien (Abb. 35) ist die krallenförmig vorgezogene Kante der dreieckigen Basalplatte und die stärkere Sklerotisierung des Ductus bursae charakteristisch. Die drei Untergattungen sind aber nicht nur morphologisch, sondern auch ökologisch und teilweise auch trophisch einwandfrei definiert. Die gattungstypische Art *Ephysteris promptella* Stgr. (syn. *chersaea* Meyrick, Fig. 11, Abb. 8, 33, weitere Synonyme siehe Povolný, 1964) ist wohl die am weitesten verbreitete altweltliche Gnorimoschemine. Ich selbst untersuchte reichliche Serien aus Südafrika, Nordafrika, Arabien, Syrien, den Kanarischen Inseln, Spanien, Südtirol und Norditalien, Ungarn, Macedonien, Jugoslawien, Bulgarien, Iran, Afganistan und Pakistan. Nach Meyrick, 1925 ist die Art auch in Indien, Ceylon, Neu Guinea und Australien verbreitet. Zusammenfassend dürfte man die Art als ein stark wärmeliebendes kosmopolitisch-altweltliches Element mit Schwerpunkt der Verbreitung in den ariden Steppen- und Halbwüstengebieten Europas, Afrikas, Asiens und Australiens bezeichnen. Ich habe nie ein gezüchtetes Exemplar gesehen. Nach

Meyrick, 1925 handelt es sich aber um einen Minierer der Stengel von verschiedenen wildwachsenden und kulturellen Gramineae, ursprünglich aus Indien. Ich bin jedoch der Meinung, daß diese polytypische Art trotz der möglichen Verschleppung ursprünglich auch ziemlich weit verbreitet sein mußte. Zu dieser Stellungnahme zwingt mich der Umstand, daß sie z. B. in Europa immer nur in den berühmtesten Enklaven der mediterranen Tierwelt und in Naturschutzgebieten selten erbeutet wird [z. B. Topolka-Schlucht, Treska-Schlucht, Veles (Macedonien), Nessebar, Chiclana usw.], was teilweise auch von manchen Fundorten in Asien (Vanak bei Teheran) behauptet werden kann. Auch die andere isolierte Art dieser Gattung (Untergattung *Ochrodia*) — *Ephysteris subdiminutella* (Fig. 15, Abb. 10, 35) — hat eine ähnliche ausgedehnte geographische Verbreitung in fast allen wärmeren Gebieten der ganzen Alten Welt: Südafrika, Nordafrika, Palästina, Sudan, Arabien, Aethiopien, Iran, Afghanistan, Pakistan. Im Gegensatz zu *E. promptella* ist sie bisher nicht aus Südostasien, Australien und Südeuropa bekannt, sie wurde aber dagegen auch in Jamaica entdeckt (Povolný, 1965). Dieses Verbreitungsbild hängt wohl mit der typischen Verbreitung der Futterpflanzen zusammen, die ausnahmslos der Familie Zygophyllaceae angehören. Die Art tritt in zahlreichen Farbformen auf, von hellen fast zeichnungslosen, bis zu dunkelgrauen Individuen mit einer typischen Punktzeichnung mit allen farbigen Uebergängen (gelblich bis bräunlich gezeichnete Individuen). Das Vorkommen aller dieser individuellen Formen ist fast bei jeder Population dieser Art möglich, was auf einen Polymorphismus deutet, der möglicherweise genetisch fixiert sein mag. An der Ursprünglichkeit dieser Art in allen erwähnten Gebieten dürfte gewiss mit Recht gezweifelt werden, jedenfalls ist sie wenigstens auf Jamaica höchstwahrscheinlich nicht authochton und auch in manchen größeren Gebieten der heutigen Verbreitung kann sie wahrscheinlich sekundär vorkommen. Alle diese Umstände werden ähnlich wie bei *E. promptella* am besten durch die Unmenge von Synonymen dokumentiert, die ich festgestellt habe (Povolný, 1965, 1966).

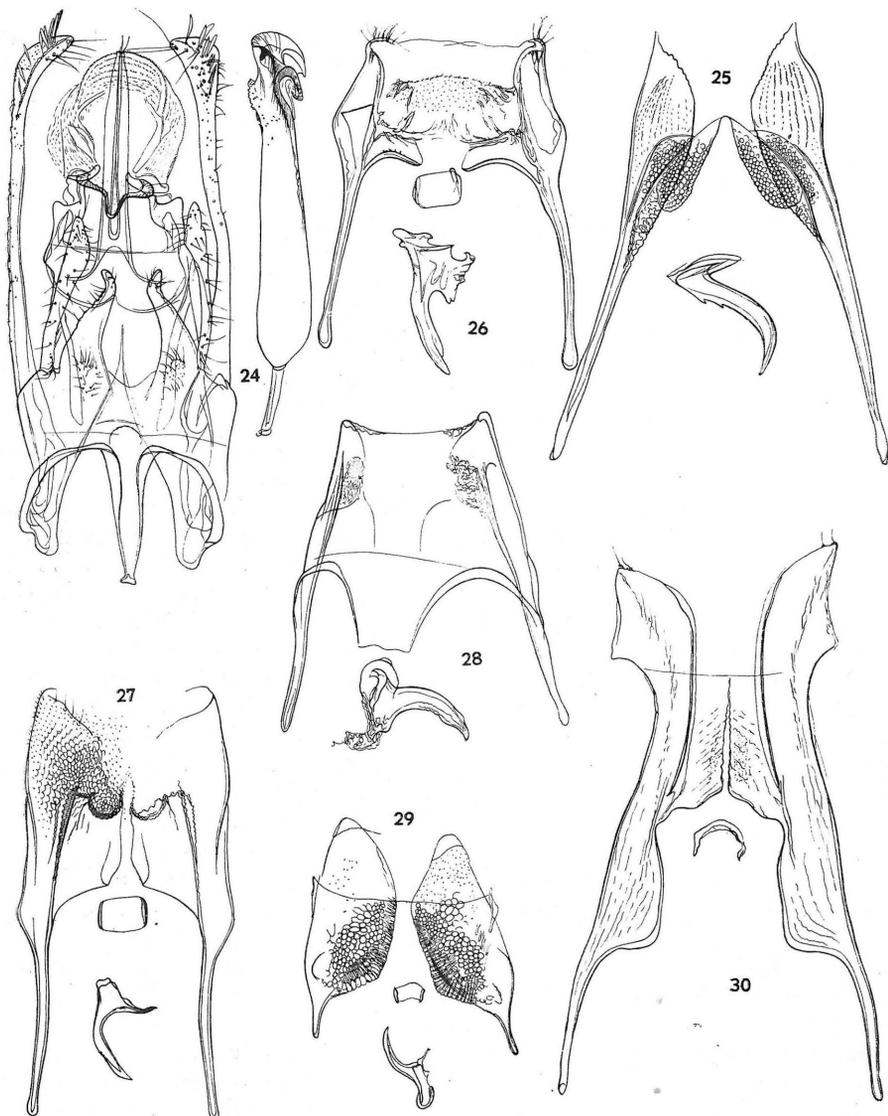
Die dritte Untergattung — *Opacopsis* (Fig. 12, 13, 14, Abb. 9, 34,) zählt ungefähr 25—30 Arten, von denen nur etwa die Hälfte schon beschrieben sind (*inustella*, *insulella*, *atalopis*, *diminutella*, *subcaerulea*, *silignitis*, *curtipennis*, *deserticolella*, *gredosensis*, *treskensis*, *brachypogon*, *eremaula*, *synecta*, *infirma* usw.) während die übrigen (hauptsächlich aus Südeuropa, Arabien und Afghanistan) neu sind. Diese Arten sind alle äusserst nahe verwandt, was vor allem ihre Genitalien beweisen. Die männlichen Genitalien sind auffallend lang und schlank, mit langem und schlankem Saccus, mit kurzen, oben leicht verbreiterten und flacheren Valven und mit einem langen und schlanken Aedoeagus mit geschwollener Basis. Die weiblichen Genitalien haben eine lange Chitinisierung des Ductus bursae, und das trapezoide Signum bursae mit der typischen Krallen hat eine auffallende Tendenz zu einer longitudinalen Vergrößerung. Habituell zerfallen die Arten dieser Untergattung in zwei Gruppen. Die erste Gruppe von kleinen Arten (Vflänge 4—6 mm) hat die typische Punktzeichnung der Vorderflügel, wie sie bei den meisten Gnorimoscheminen üblich ist (z. B. *E. inustella*, *E. treskensis*, *E. deserticolella*, *E. diminutella* — siehe Povolný, 1964). Zu ihr gehören die Mehrzahl der Arten (Fig. 12, 13). Die zweite Gruppe besteht aus deutlich größeren Formen (Vflänge 7—8 mm), bei



Tafel 4: — Männliche Genitalien von monotypischen, vorwiegend scrobipalpoiden Gattungen. Abb. 19 — *Lutilabria (lutilabrella)*. Abb. 20 — *Cosmardia (moritzella)* mit intermediären Merkmalen scrobipalpoider (Anwesenheit der Gnathos) und caryocolider (alle übrigen Merkmale) Gnorimoschemini. Abb. 21 und 23 — *Sautereopsis (terrestrella)* und *Agonochaetia (incredibilis)*, zwei monotypische Gattungen mit offenbar konvergenten anatomischen Merkmalen (die säbelförmigen periphallischen Nadeln, das Fehlen der Gnathos, Spaltung der Valven, der lange schlanke Saccus). Abb. 22 — *Tila (capso-philella)*, eine vom Rahmen der altweltlichen Gnorimoschemini stark abweichende monotypische Gattung.

denen die dunkleren Schuppen, die meist entlang der Flügeladern der Vorderflügel liegen, längliche dunkle schattenförmige Streifen bilden (Fig. 14), unter denen die ursprüngliche Punktzeichnung verwischt wird. Als Vertreter dieser Gruppe kann *E. insulella* dienen. Weitere zwei neue Arten sind mir aus Arabien (Riad) und Bahrein bekannt.

Im Vergleich mit den Vertretern der beiden monophyletischen Untergattungen [*E. (E.) promptella* und *E. (O.) subdiminutella*] beobachten wir im Rahmen der Untergattung *Opacopsis* eine offensichtliche Neigung zur Bildung von streng endemischen Formen. Obzwar die geographische Verbreitung der Untergattung selbst dieselbe ist wie bei den Arten *E. promptella* und *E. subdiminutella* (sie erstreckt sich von den Kanarischen Inseln und Madeira über den Mittelmeerraum und über die Halbwüsten des Mittleren Ostens bis nach Pakistan, Indien und Australien, und andererseits reicht sie von Mitteleuropa über die ostafrikanischen Gebirge bis nach Südafrika), ist uns bisher keine einzige Art der Untergattung *Opacopsis* bekannt, die in diesem ganzen Areal vorkäme. Meist sind die Areale der einzelnen Arten wesentlich beschränkt. Am auffallendsten ist wohl der strenge Endemismus der Art *Ephysteris (Opacopsis) curtipennis* (Zerny), der noch durch die einmalige Brachypterie in beiden Geschlechtern betont wird. Die Art wurde im Jahre 1933 im Gr. Atlas (Tiziñ Tachdirt) in Marokko in der Höhe über 3000 m entdeckt und nach einer kleineren Serie beschrieben. Sie lebt aber auch auf der Insel Madeira (Cova Grande, 1400 m), wo sie im Jahre 1964 entdeckt wurde. Ich dachte ursprünglich, daß es sich um eine unabhängige Konvergenzerscheinung bei verschiedenen Arten handeln dürfte, doch beweisen die Genitalien ebenso wie die Brachypterie der Falter in beiden Populationen ihre fast absolute artspezifische Identität. Dieser stark ausgeprägte Endemismus, der noch von der so starken und in der ganzen Tribus seltenen sekundären Umwandlung (Brachypterie) dieser Art begleitet wird, ist natürlich nur bei *E. curtipennis* so auffallend. Andererseits ist aber die Tendenz zum endemischen Auftreten für mehrere Arten der Untergattung *Opacopsis* mehr oder weniger charakteristisch, indem auch andere Arten eine Neigung zu Insel- und Gebirgsendemismen aufweisen. So ist die Art *E. (O.) subcaerulea* nur von den Kanarischen Inseln bekannt, die Art *E. (O.) diminutella* nur aus Messina, und Mistretta. *E. (O.) deserticolella* bildet auf den Mittelmeerinseln wahrscheinlich endemische geographische Unterarten (z. B. die von Rebel beschriebene „*Lita*“ *albocapitella* aus Cypern). Die Art „*Lita*“ *gredosensis* Rebel ist wohl nur eine endemische spanische Gebirgsunterart der mediterranen auch in Mitteleuropa inselartig vorkommenden *E. (O.) inustella*. Eine auffallende endemische *Opacopsis*-Art entdeckte Dr. Kasy auf den Hängen des Olympos (2700 m), und derselbe Forscher fand eine offenbar endemische *Opacopsis*-Art — *E. (O.) treskensis* — in der macedonischen Matka Treska-Schlucht bei Skoplje. Die europäische Art *E. (O.) insulella* ist durch ihre inselartige Verbreitung in warmen Enklaven (Sarepta, Nessebar, Baden, Wallis) gekennzeichnet, und die nächstverwandten Arten leben inselartig in Arabien. Auch in Spanien (Albaracin), Nordafrika (Biskra) und Afghanistan konnte ich weitere endemische Formen der Gattung entdecken. Nach meinem heutigen Wissenstand sind ungefähr 30 Arten der Untergattung *Opacopsis* bekannt. Von diesen leben 6 in den Halbwüsten des Mittleren Ostens (Pakistan, Afghanistan, Iran) und nur



Tafel 5: — Abb. 24 — *Synthesiopalpa (fornacaria)*, eine monotypische hochspezialisierte altweltliche Gattung des scrobipalpoiden Zweiges. Abb. 25, 26 — Weibliche Genitalien von *Scrobipalpa atriplicella* und *S. brahmiella* als Vertreter der zwei wichtigsten Artgruppen im Rahmen der Gattung *Scrobipalpa*. Abb. 27, 28 — Weibliche Genitalien von *Scrobipalpa ergasima* und *S. heliopa* als Vertreter von stark isolierten *Scrobipalpa*-Arten, wobei *S. ergasima* eine hochspezialisierte, *S. heliopa* dagegen eine primitivere Form (Verlängerung des Vorderrandes des 8. Sternites) darstellt. Abb. 29 — Weibliche Genitalien von *Ilseopsis peterseni*, als Beispiel einer selbständigen scrobipalpoiden Gattung (stark verkürzte Apophysen, aber sonst die typische schaumförmige Struktur des 8. Sternites). Abb. 30 — Weibliche Genitalien der Gattung *Scrobipalpopsis (petrella)* mit konkav eingeschnittenen Rändern des 8. Sternites über den Apophysen und mit stark reduziertem Signum bursae.

zwei von diesen strahlen entweder in den pontomediterranen Raum [*E. (O.) deserticolella* von Afghanistan bis nach Südrussland und das Mittelme erbecken], oder östlich bis Burma [*E. (O.) atalopis* von Ost-Afghanistan, Pakistan, Indien, Ceylon bis Burma] aus. Weitere 9 Formen leben im Mediterra nraum, aber nur 2 von ihnen [*E. (O.) insulella* und *E. (O.) inustella*] sind weiter verbreitet (inselartig bis nach Mitteleuropa und im pontischen Raume), während die übrigen 7 nur von einer oder von zwei Lokalitäten bekannt sind. Einige von ihnen stehen jedoch morphologisch den Arten *E. (O.) inustella* und *E. (O.) deserticolella* so nahe, daß es sich nur um lokale Unterarten handeln dürfte. Zwei Arten sind mir nur aus Arabien bekannt. Je eine Art lebt auf den Kanarischen Inseln [*E. (O.) subcaerulea*] und in Australien [*E. (O.) silignitis*]. Die südafrikanischen Vertreter der Gattung sind nicht genau bekannt, aber nach der Veröffentlichung von Janse, 1949—1961 dürfte angenommen werden, daß in Südafrika ungefähr 8—10 weitere *Ephysteris*-Arten aus der Untergattung *Opacopsis* leben, deren taxonomische Stellung allerdings noch näher untersucht werden müßte. Manche von ihnen [*E. (O.) infirma*] dürften stark spezialisiert sein (Saccus ausserordentlich lang und schlank). Von den ungefähr 30 Arten der Untergattung *Opacopsis* lebt also die Mehrzahl fast in demselben Raume, wie die *Scrobipalpa*-Arten. Die zoogeographischen Unterschiede zwischen den beiden Gruppen sind aber trotzdem deutlich. Vor allem leben autochthone und offenbar endemische *Opacopsis*-Arten sowohl auf den Kanarischen Inseln, Madeira und Marokko als auch in Australien. Dies konnte für die Gattung *Scrobipalpa* noch nicht nachgewiesen werden. Außerdem neigen fast alle *Opacopsis*-Arten zur Bildung teilweise streng endemischer Formen nach dem Prinzip der geographischen Isolation, wobei sie alle gegenseitig so nahe verwandt sind, daß die geographische Isolation als die einfachste logische und natürliche Erklärung der Artbildung im Rahmen dieser Gruppe nahe liegt. Die Untergattung ist auch morphologisch so homogen, daß sie als eine klassisch monophyletische Gruppe charakterisiert werden kann. Der historische Schwerpunkt der Gattung muß also im pontomediterranen Raume und in den Steppen des Mittleren Ostens gesucht werden, von wo die Arten in die Südaethio pische, Orientalische und Australische Region ausstrahlen, wobei Artenreich tum in allen diesen Richtungen abnimmt. Die Futterpflanzen der Untergattung *Opacopsis* sind gänzlich unbekannt. Ich bin jedoch der Meinung, daß man sie aus ökologischen Gründen (die Falter sind ausgesprochene Begleitarten von trockenen bis felsigen Grassteppen (Stipeta)] unter den Poales suchen sollte. Zusammenfassend muß man die Gattung *Ephysteris* als eine ziemlich alter tümliche Gruppe einschätzen. Die ältesten Arten (zweifellos aus der Terziär zeit) können in den heutigen typischen Vertretern der einzelnen Untergattun gen gesucht werden. Sehr alt ist vor allem die Art *Ephysteris (Ephysteris) promptella*, was sowohl ihre ausgedehnte Verbreitung (kosmopolitisch in den ganzen Subtropen der Alten Welt, von wo sie in die benachbarten Trocken gebiete ausstrahlt), als auch die Futterpflanzen beweisen (Poales). Diese Art hat eine direkte phylogenetische Fortsetzung in den mit ihr äußerst nahe ver wandten und stark homogenen Arten der Untergattung *Opacopsis* (mit Schwer punkt im westasiatisch-pontomediterranen Raume und einem sekundären Entfaltungszentrum in Südafrika), die sich wahrscheinlich seit der spätter-

ziären Zeit (Pliozän) und später nach dem Prinzip der geographischen Isolation (Vikarianz) im Arbiltdungsprozeß befinden. Die Art *Ephysteris (Ochrodia) subdiminutella* ist wahrscheinlich ein frühzeitig entstandener Seitenzweig der Gattung, dessen Ursprung und dessen grosse geographische Verbreitung durch die trophische Anpassung an eine andere Pflanzenfamilie (Zygophyllaceae) erklärbar wären. Wie weit diese theoretischen Voraussetzungen richtig sind, muß die zukünftige Forschung zeigen. Die Artenzahl im Rahmen der Untergattung *Opacopsis* dürfte noch höher sein als wir heute wissen, und es ist nicht ausgeschlossen, daß noch weitere sekundäre Entfaltungszentren entdeckt werden können. Sehr wichtig für alle phylogenetischen Schlußfolgerungen wäre die Kenntnis der Futterpflanzen der Untergattung *Opacopsis*.

Gattung *Phloeocecis* Chrétien

Diese monotypische Gattung gehört sowohl habituell (Fig. 17) als auch genitalmorphologisch (Abb. 11, 36) in die nahe Verwandtschaft der Gattung *Ephysteris*. Wenn die Männchen dieser Gattung (die einzige Art *Phloeocecis cherregella*) nicht die recht einmaligen flügelartigen Gebilde in der Juxta besäßen, so müßte man diese Art auf Grund der weiblichen Genitalien direkt in die Gattung *Ephysteris* s. lat. überführen. Besonders die Gestaltung des Signum bursae und des 8. Sternites ähnelt sehr auffallend den weiblichen Genitalien von *Ephysteris (E.) promptella*. Diese Art ist an die Zygophyllaceae trophisch gebunden (*Fagonia*). Wie die zwei bisher bekannten Verbreitungsräume der Art beweisen (Algerien und Süd-Pakistan), ist das Vorkommen dieser Art in den ariden Halbwüsten zwischen diesen zwei Gebieten noch zu erwarten. Die Gattung *Phloeocecis* gehört zweifellos zum ephysteriden Entwicklungszweig der Tribus Gnorimoschemini, der rein altweltlich ist.

Die übrigen Angaben viz. Povolný, 1965.

Gattung *Vladimirea* Povolný, 1966

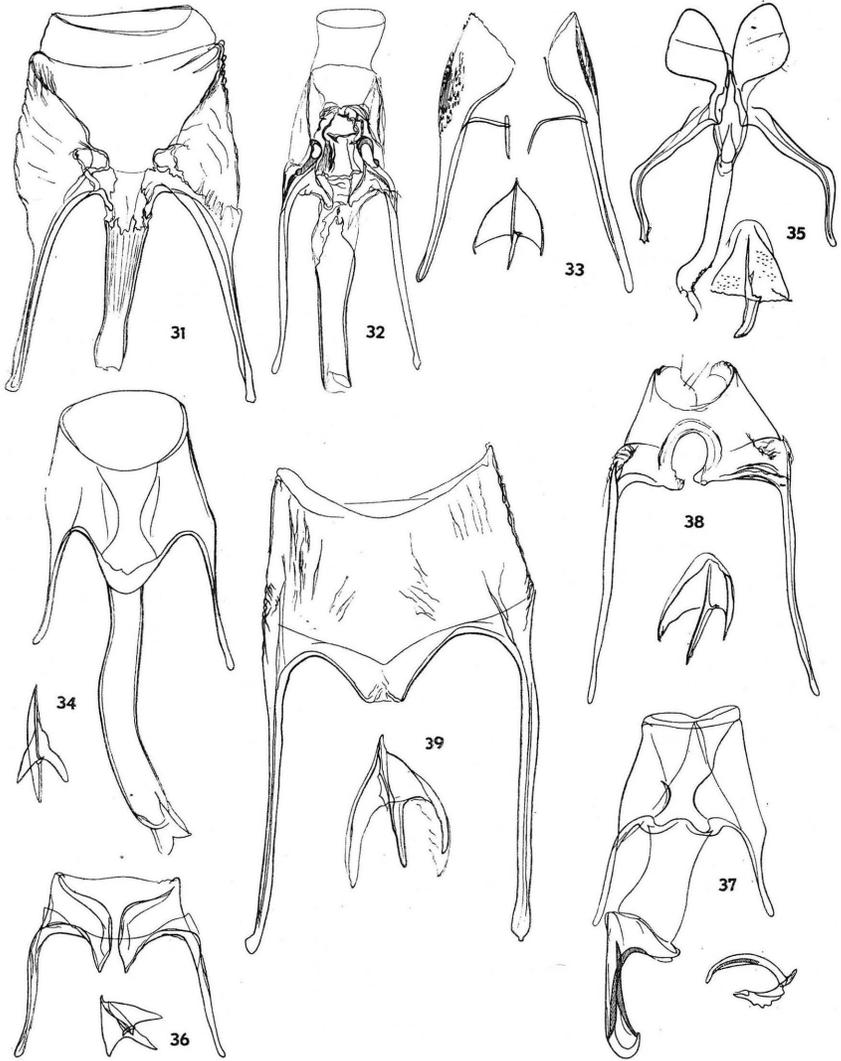
Dies ist die dritte bisher bekannte ephysteride Gattung der Gnorimoschemini. Es handelt sich um kleine (Vflänge 4—7) Falter mit bräunlicher oder gräulicher Färbung und einer ziemlich verwischten, für die Tribus typischen Punktzeichnung (Fig. 16), die meist auf nur zwei deutlichere Punkte in der Flügelfläche reduziert ist. Die ephysteriden Genitalien (Abb. 13, 14, 15) haben eine äusserst breite Teguminalpartie, der Uncus ist breit gewölbt, die Falte des Sacculus ist niedrig und seicht ausgeschnitten. Die vorderen Basalfortsätze der Valven zeugen von einer näheren Verwandtschaft dieser Gattung mit *Ephysteris*, doch sind die Valven meist flacher und nach vorne gebogen und die Basalfortsätze sind viel größer als bei *Ephysteris*. Für die weiblichen Genitalien (Abb. 38, 39) ist das trapezoide Signum bursae mit einer krallenförmigen Kante charakteristisch, der Ductus bursae ist aber nicht chitinisiert. Es sind bisher 8 Arten bekannt. Diese Anzahl ist gewiss nicht endgültig, weil die ersten zwei Arten erst im Jahre 1960 beschrieben wurden. Soweit ihre Futterpflanzen (für 3 Arten) bekannt sind, handelt es sich um Zygophyllaceae (*Zygophyllum* und *Fagonia*). Die geographische Verbreitung erstreckt sich von Turkmenien und Afghanistan über Iran und Arabien bis Bahrein, und in Nord-

afrika über Ägypten bis Algerien. Sie entspricht im wesentlichen wieder dem typischen Verbreitungstypus der älteren Gruppen der Tribus in der Alten Welt: es handelt sich um eine zentral- bis vorderasiatisch-mediterrane Gruppe.

Gattung *Megalocypha* Janse, 1960

Diese nach meiner Meinung streng monotypische Gattung ist ein stark abgeleiteter Seitenzweig der ephysteriden Gnorimoschemini. Dafür zeugen mehrere Genitalmerkmale. Vor allem ist das die für *Ephysteris* s. lat. typische Verzweigung der Valvenbasis (Abb. 12), der schlanke und lange Aedoeagus, die Form der sacculären Fortsätze, der schlanke Saccus, bei den weiblichen Genitalien (Abb. 37) die sekundär entstandene Chitinisierung des Ductus bursae (möglicherweise eine parallele Konvergenzerscheinung zu demselben Phänomen bei der Untergattung *Opacopsis* der Gattung *Ephysteris*). Auch das Signum bursae ist gnorimoschemoid, doch fehlt hier die trapezoide, für *Ephysteris* charakteristische Platte, sodaß nur eine schlanke Krallen blieb). Alle diese typischen ephysteriden Merkmale sind durch zahlreiche sekundär erworbene Spezialisierungen (die in der ganzen Tribus einmalige laterale Bedornung des Aedeagus, die sichelförmigen scharf zugespitzten Basalfortsätze der Valven, ein spezialisierter Umbau des Uncus usw.) teilweise verwischt. Sie müssen unbedingt auch auf Grund der wieder ganz unterschiedlichen Trophik dieser monotypischen Gattung interpretiert werden, die an subtropische bis tropische Solanaceae (*Hyoscyamus*, *Lycium*) gebunden ist, mit denen sie in den ariden Gebieten der Alten Welt weit verbreitet ist (Mediterranraum, Vorderasien bis Pakistan, Arabien und Südafrika). Die Falter sind winzige Formen (Vflänge 3—4 mm) von aschgrauer Färbung mit kleinen gnorimoschemoiden Punkten (Fig. 18) auf den Vorderflügeln. Die Art hat zahlreiche Synonyme (Povolný, 1964).

Die Gattungen *Ephysteris* (mit den Untergattungen *Ephysteris*, *Opacopsis* und *Ochrodia*), *Phloeocecis*, *Vladimirea* und *Megalocypha* stellen einen äußerst charakteristischen selbständigen Entwicklungszweig der Tribus Gnorimoschemini (Fig. 11—18, Abb. 8—15, 33—39) in der Alten Welt dar. Nach Konfrontation aller Merkmale und Eigenschaften dieser Gattung (soweit sie uns bekannt sind) dürften die monotypische Untergattung *Ephysteris* (*E. promptella*) und die polytypische Untergattung *Opacopsis* der Gattung *Ephysteris* als älter gelten. Besonders die ausserordentlich ausgedehnte Verbreitung von *E. (E.) promptella* [von Australien über Neu Guinea und Süd-Asien bis zum Mittelmeerraum und auf die Kanarischen Inseln, von Mitteleuropa (Ungarn) über die Gebirge Ostafrikas bis nach Südafrika], ihre ziemlich alten Futterpflanzen (Poales-Gramineae) und auch morphologische Eigenschaften (sie stellt zweifellos eine der möglichen Ausgangsformen aller ephysteriden Gnorimoschemini dar) scheinen anzudeuten, daß diese Art eine verhältnismäßig altertümliche Form ist. Wenn für die artenreichste Untergattung *Opacopsis* der Gattung *Ephysteris*, die gleichzeitig die artenreichste Gruppe der ephysteriden Gnorimoschemini darstellt, die Poales als Futterpflanzen nachweisbar wären, so müßte die Schlussfolgerung naheliegen, daß *Opacopsis* einen direkten Nachfolger von *Ephysteris* s. str. und gleichzeitig eine sich selbständig entfal-



Tafel 6: — Abb. 31, 32 — Weibliche Genitalien von *Sattleria (dzieduszyckii)*. Beispiel einer von der Gattung *Scrobipalopsis* abgeleiteten jüngeren Gattung mit mehreren spezialisierten Merkmalen (Signum bursae ganz reduziert, Ductus bursae sklerotisiert, sekundäre Umwandlung von Sterigma, gleichzeitig die morphologische Polytypie). Abb. 33–39 — Weibliche Genitalien der ephysteriden Gnorimoschemini mit markanten Merkmalen einer parallel verlaufenden Spezialisierung auf dem Prinzip der Bergmann-Allen'schen Regel (Verjüngung des 8. Sternites, Sklerotisierung des Ductus bursae, vorwiegend trapezoides Signum bursae mit einer vorragenden chitinisierten Kante). Abb. 33 — *Ephysteris (Ephysteris) promptella*. Abb. 34 — *Ephysteris (Opacopsis) gredosensis*. Abb. 35 — *Ephysteris (Ochrodia) subdiminutella*. Abb. 36 — *Phloeocecis cherreghella*. Abb. 37 — *Megalocypha micradelpha*. Abb. 38 — *Vladimirea (zygophylli)*. Abb. 39 — *Vladimirea (Distinxia) amseli*.

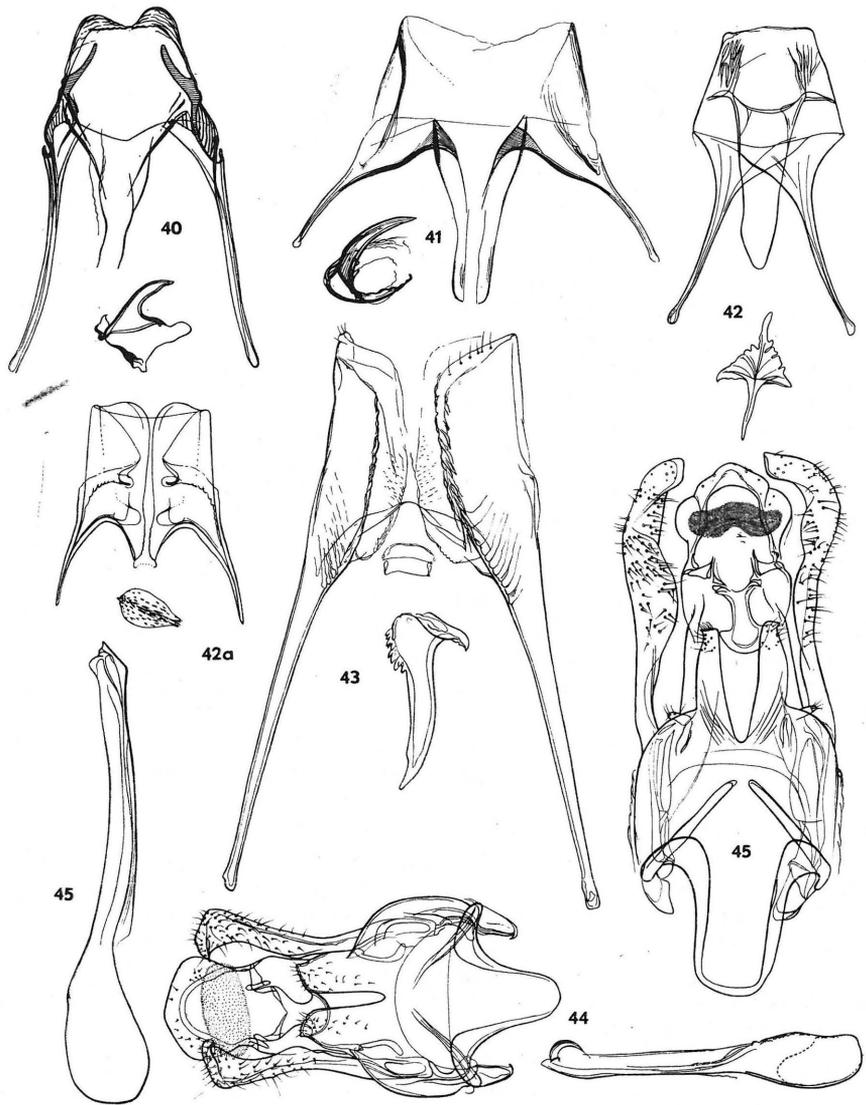
tende Entwicklungslinie darstellt, die sich vor allem im Mittelerraume, im Mittleren Osten und in Südafrika weiter entfaltet. Die strengen Lokalendemismen (bes. die einmalige brachyptere Art *E. (O.) curtipennis* aus dem Atlas und von Madeira), die wir bei dieser Untergattung beobachten, und ihre Zersplitterung in ihrem ganzen Areal deuten ebenfalls das beträchtliche Alter dieser Gruppe an. Andererseits beweist die reichlich beobachtete rezente Differenziation mancher jüngeren Arten, daß der Speziationsprozess nach dem Prinzip der geographischen Isolierung noch weiter vor sich geht. Man müßte also im Rahmen dieser Untergattung einerseits ältere inselartig vorkommende oder endemische Reliktarten, [die *E. (O.) insulella*-Gruppe], andererseits jüngere mehr verbreitete Arten [*E. (O.) inustella-desertella*-Gruppe] im geographischen Artbildungsprozeß unterscheiden. Von diesem Hauptstamm der ephysteriden Gnorimoschemini sind schon bald alle an Zygophyllaceae gebundenen Arten abgezweigt zu denken, vor allem die heute weit verbreiteten monotypischen Untergattungen oder Gattungen [*E. (O.) subdiminutella* und *Phloeocecis cherregella*], die aus dem ganzen Mittelerraum, Südafrika, Vorder- und Zentralasien bekannt sind. Ihre taxonomisch isolierte Stellung und die trophische Bindung an die Zygophyllaceae können nicht anders erklärt werden. Die Existenz der polytypischen Gattung *Vladimirea* ist dagegen ein Beweis, daß nach der Abzweigung der ephysteriden Gnorimoschemini im Zusammenhang mit ihrem Uebergang auf die jüngeren Zygophyllaceae (welche neben den Poales zu den häufigeren und ganz typischen Vertretern der ariden Vegetation von Halbwüsten gehören), diese nicht nur praktisch das ganze Areal der Pflanzenarten dieser Familie okkupierten, sondern daß eine dieser Arten (aus der heutigen Gattung *Vladimirea*) in dem wahrscheinlich ursprünglichen Speziationsraume von *Ephysteris* (Vorder- und Zentralasien) weiter im Artbildungsprozess blieb und von dort ausstrahlte. Es können also im Rahmen der ephysteriden Gnorimoschemini drei größere Gruppen von Arten und Gattungen unterschieden werden. Vor allem die älteste Gruppe, die wahrscheinlich trophisch an Gramineae gebunden ist. Ihr altertümlicher Vertreter ist die nominate, in den ariden Gebieten der Alten Welt kosmopolitische Art *Ephysteris (E.) promptella* (Abb. 8, 33, Fig. 11). An diese schliessen die Arten der Untergattung *Opacopsis* (Abb. 9, 34, Fig. 12—14) direkt an, die ihr Entwicklungszentrum im Mittleren Osten hatten, von wo sie in den Mittelerraum und in die südliche Aethiopis ausstrahlen. Der zweite Entwicklungszweig sind die an Zygophyllaceae gebundenen, wahrscheinlich jüngeren Arten und Gattungen. Von diesen dürften besonders die monotypische und weit verbreitete Gattung *Phloeocecis (cherregella)* (Abb. 11, 36, Fig. 17) und die polytypische Gattung *Vladimirea* (Abb. 13, 14, 15, 38, 39, Fig. 16) entfernt miteinander verwandt sein. Während aber *Phloeocecis cherregella* wieder die Tendenz zu einer ausgedehnten Verbreitung aufweist, ist *Vladimirea* in dem ganzen Verbreitungsraume stark in verschiedene Arten differenziert, wobei ihr Entwicklungszentrum wieder im vorderasiatisch-mittelerraunen Raume liegen dürfte. Die nächste monotypische Untergattung — *Ephysteris (Ochrodia) subdiminutella* (Abb. 10, 35, Fig. 15) ist mit den Zygophyllaceae der Alten Welt wieder weit verbreitet, und sie behielt noch in hohem Grade ihre morphologischen ephysteriden Merkmale. Die letzte ephysteride Gruppe ist die monotypische

Gattung *Megalocypha* (*micradelpha*), die eine stark veränderte und isoliert stehende ephysteride Gnorimoschemine darstellt (Abb. 12, 37, Fig. 18). Diese Tatsache stimmt gut mit der trophischen Bindung dieser Art an die Solanaceae überein. Die Art mußte also schon bald von den übrigen ephysteriden Gnorimoschemini divergieren, was wohl mit ihrem Uebergang auf die Solanaceae eng verknüpft sein dürfte. Diese Art stellt gleichzeitig den dritten selbständigen Entwicklungszweig der ephysteriden Gnorimoschemini dar.

Gattung *Caryocolum* Gregor et Povolný, 1954

Dies sind meist kleine bis mittelgroße Gnorimoschemini (Vflänge 5—8 mm), die sich schon habituell von allen anderen Gruppen der Tribus auf den ersten Blick unterscheiden lassen. Sie haben nämlich eine mehr oder weniger auffallende weißliche Flügelzeichnung (Fig. 19) auf der schwärzlichen Unterlage der Vorderflügel. Sie sind deswegen im Rahmen der meist unscheinbaren Gnorimoschemini eine phänotypisch ausgeprägte Gruppe. Auch genitalmorphologisch (Abb. 17, 40) weist die Gruppe äusserst eigenartige Merkmale auf. Zu den auffallendsten gehört die starke Reduktion der Gnathos, so daß die typische Kralle der Gnathos gänzlich fehlt. Eine andere Besonderheit ist die mächtige Entwicklung der sacculären Partie, wo sich eine breite und hohe Falte entwickelte, auf deren oberer Kante ein oder zwei symmetrische Einschnitte sichtbar sind. Die Valven sind meist kurz und erreichen nie das Niveau des Uncus, der deswegen sehr hoch auf ragt. Sie sind in zwei fingerartige Arme getrennt. Der Saccus ist meist lang und schlank, nur bei der *C. hübnerei*-Gruppe ist er hufeisenförmig breit. Der Aedoeagus ist lang und relativ stark mit nur leicht geschwollener Basis (Abb. 17). Die weiblichen Genitalien (Abb. 40) sind durch ein hohes und breites strukturloses 8. Sternit, durch den zum Ductus bursae vorgezogenen Vorderrand des 8. Sternites, durch die Chitinisierung des caudalen Abschnittes des Ductus bursae und endlich durch ein krallenförmiges Signum bursae charakterisiert. Diese Gruppe ist bisher die einzige wenigstens im europäischen Rahmen wissenschaftlich (Klimesch, 1953—1954) bearbeitete höhere taxonomische Einheit der Tribus, was in Bezug auf ihre vorwiegend europäisch-mediterrane Verbreitung sehr wichtig ist. Klimesch, 1953—1954 waren etwa 40 Arten der Gattung bekannt, womit höchstwahrscheinlich die entscheidende Mehrheit aller bestehenden Arten zusammenfaßt wurde. Man dürfte nach meiner Schätzung höchstens noch die Entdeckung von weiteren, vielleicht 10—15 Arten im breiteren Bezirk des pontomediterranen Raumes und im Nahen Osten erwarten. Der Schwerpunkt der bekannten Arten ist der europäische Mittelmeerraum und in diesem vor allem die von der mediterranen Tierwelt stark beeinflussten Täler der Alpen und der anderen südeuropäischen (Pyrenäen, Apenninen, Balkan-Gebirge) und vorder-bis zentralasiatischen Gebirge. Das steht in vollem Einklang mit der geographischen Verbreitung der Futterpflanzen, die ohne Ausnahme Silenales (Caryophyllaceae) sind — eine Pflanzengruppe, die ihr Entwicklungszentrum vor allem im Mittelmeerraume hat. Die *Caryocolum*-Arten sind dabei Gallenerzeuger, was eine spezialisierte und offenbar caenologische Anpassung darstellt. Gleichzeitig sind Silenales eine offenbar phylogenetisch junge Gruppe, deren grössere Entfaltung erst im Pleistozän erfolgte. Dies entspricht vollkommen auch der phylogenetischen

Stellung der Gattung *Caryocolum* im Rahmen der Gnorimoschemini, wo sie einen morphologisch sehr homogenen und offenbar den entwicklungsgeschichtlich jüngsten Zweig der Gnorimoschemini darstellt, dessen Glieder sich zur Zeit im vollen Artbildungsprozess befinden. Es handelt sich um sehr nahe verwandte Arten, bei denen der Artbildungsprozeß hauptsächlich durch zwei wichtige Faktoren beeinflußt wird: erstens durch die trophische Anpassung an die sich differenzierenden Futterpflanzen und zweitens durch die geographische Isolierung. Für das relativ geringe geologische Alter dieser Gruppe spricht auch der Umstand, daß sie auch ökologisch von dem stark xerothermophilen Charakter der Tribus abweicht. Die Standorte der Arten sind ökologisch nicht so homogen wie bei den scrobipalpoiden und in noch höherem Grade bei den ephysteriden Gnorimoschemini, die in ihrer Mehrzahl ausgesprochene Halbwüstentiere sind. Dagegen dringen die *Caryocolum*-Arten aus ariden Steppen der Niederungen bis in die alpinen und subarktischen Lagen vor. Dabei kommen manche Arten auch auf sumpfigen Biotopen (z. B. *C. junctellum*) und in Nadelwäldern (z. B. *C. moehringiae*) vor. Das ist eine im Rahmen der Gnorimoschemini sehr wesentliche ökologische Wendung, die als ein Resultat der sekundären Anpassung an die Futterpflanzen einzuschätzen ist. Andererseits wirkt scheinbar überraschend der Umstand, daß diese im Rahmen der Tribus Gnorimoschemini als entwicklungsgeschichtlich jung bezeichnete Gattung auch aus der nearktischen Region bekannt ist, während die sonst offenbar älteren Gattungen *Scrobipalpa* und *Ephysteris* und andere mit ihnen näher verwandte altweltliche Gnorimoschemini vorwiegend nur palaearktisch oder altweltlich sind. Das ist nur so weit nicht verständlich, solange wir nicht in Betracht nehmen, daß die Gattung *Scrobipalpa* durch die nahe verwandte und sehr altertümliche holarktische Gattung *Scrobipalpopsis* mit den nearktischen Gnorimoschemini entwicklungsgeschichtlich verbunden ist. Dagegen sind die amerikanischen Arten der Gattung *Caryocolum* mit den palaearktischen streng kongenerisch, und die Gattung ist in der nearktischen Region nur durch wenige Arten vertreten. Ausser dem ist sehr wichtig, daß die nearktischen *Caryocolum*-Arten in den ariden Steppen Nordamerikas leben, was den ursprünglichen stenotopen Charakter dieser Gattung bestätigt. Es ist gleichzeitig sehr wichtig, daß die Gattung *Caryocolum* die vierte holarktisch verbreitete Gattung der Gnorimoschemini darstellt (zusammen mit *Gnorimoschema*, *Scrobipalpopsis* und *Scrobipalpula*), wodurch die spätere kontinentale Verbindung West- und Nordeuropas mit Nordamerika unabhängig von vier entwicklungsgeschichtlich verschiedenen Gruppen der Gnorimoschemini bestätigt wird. Es entsteht noch die Frage, mit welcher der palaearktischen Gattungen oder Zweige der Gnorimoschemini (ob *Ephysteris* oder *Scrobipalpa*) die Gattung *Caryocolum* näher verwandt ist. In diesem Falle sollte man wieder nicht nur von der Morphologie der Gruppe ausgehen, sondern man muß unbedingt auch die trophischen Beziehung und die Oligophagie der behandelten Gruppen in Betracht nehmen. Es ist deswegen sehr wichtig, daß die Portulacales durch ihre Familie Dysphaniaceae die Ordnungen Chenopodiales (wichtige Futterpflanzen der Gattung *Scrobipalpa*) und Silenales (Caryophyllaceae) verbinden, von denen die letzten die einzigen Futterpflanzen der Gattung *Caryocolum* darstellen. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Chenopodiales und Silenales werden auch sonst allgemein anerkannt.



Tafel 7: — Abb. 40 — Weibliche Genitalien von *Caryocolum (maculeum)*. Abb. 41 — Weibliche Genitalien der monotypischen Gattung *Cosmardia (moritzella)*. Abb. 42 — Weibliche Genitalien der monotypischen Gattung *Sautereopsis (terrestrella)*. Abb. 42a — Weibliche Genitalien der monotypischen Gattung *Tila (capsophilella)*. Abb. 43 — Weibliche Genitalien der monotypischen Gattung *Exceptia (neopetrella)* mit auffallenden Merkmalen einer sekundären Umwandlung auf dem Prinzip der Bergmann-Allen'schen Regel (Verlängerung in der Längsachse, Vorziehung der Apophysen und des Signum bursae). Abb. 44, 45 — Männliche Genitalien der Gattung *Scrobipalpus (psilella und semirosea)* mit den typischen generischen Merkmalen (die bogenförmig gerundete Gnathos, flache Valven, die zäpfchenförmigen Reste der Basalfortsätze von Valven, der lange schlanke Aedeagus).

Morphologisch scheint aber die Gattung *Caryocolum* der Gattung *Ephysteris* näher als der Gattung *Scrobipalpa* zu sein. Für *Ephysteris* haben wir jedoch nur mangelhafte Futterpflanzenangaben, sicher sind nur Zygophyllaceae, die im Rahmen der Ordnung Geraniales sowohl den Compositae (den wichtigen Futterpflanzen von *Scrobipalpa*) als auch den Silenales (den Futterpflanzen von *Caryocolum*) nicht entfernt sind. Zusammenfassend dürfte man also erklären, daß die Gattung *Caryocolum* einen relativ jungen Zweig der palaearktischen Gnorimoschemini mit Schwerpunkt im Mediterranraum darstellt, dessen Urform jedoch auch beträchtlich alt sein muß, was das nearktische Vorkommen einiger *Caryocolum*-Arten beweist. Die Gattung *Caryocolum* ist zur Zeit im vollen Artbildungsprozess.

Gattung *Cosmardia* Povolný, 1965

Diese Gattung gehört zu den caryocoliden Gnorimoschemini (Fig. 22). Die Genitalien der beiden Geschlechter (Abb. 20, 41) und teilweise auch der Habitus dieser Art (Fig. 22) weisen gewisse Beziehungen zu der Gattung *Caryocolum* auf (Aedoeagus, Saccus, gespaltene Valvae, weibliche Genitalien). Wenn die Gnathos reduziert wäre, so müßte die Art *Cosmardia moritzella* noch im Rahmen der Gattung *Caryocolum* als eine isoliert stehende Art eingeschätzt werden. Die Anwesenheit der krallenförmigen Gnathos beweist dagegen, daß es sich um eine gute Gattung handelt, die eine sehr wichtige phylogenetische Stellung einnimmt. Sie muß als ein intermediäres Bindeglied eingeschätzt werden, das die Gattungen *Caryocolum* und *Scrobipalpa* natürlich verbindet. Dieser Vorstellung entspricht auch gut das stark inselartige Vorkommen dieser Art, die trophisch an die Gattung *Melandryum* gebunden ist. Manche Populationen dieser Art scheinen recht psammophil zu sein, und die Art ist an steppenartige Biotope gebunden.

Gattung *Frumenta* Busck, 1939

Ich habe den einzigen Vertreter dieser monotypischen Gattung nicht autopsisch untersuchen können. Nach der Abbildung der männlichen Genitalien (Busck, 1939) dürfte es sich um eine caryocolide Gnorimoschemine handeln. Doch beweisen die einfachen Valven und die vorhandene Gnathos-Kralle, daß es sich um eine weniger spezialisierte Form handelt als die anderen caryocoliden Gnorimoschemini. Die Art steht den neuweltlichen scrobipalpoiden Gnorimoschemini näher als den gnorimoschemoiden Gnorimoschemini. Eine endgültige Aussage über ihre taxonomisch-phylogenetische Stellung kann erst auf Grund ihrer näheren Untersuchung folgen.

Gattung *Pogochaetia* Staudinger, 1880

Diese Gattung ist ein weiteres Beispiel einer äußerst stark spezialisierten und isolierten altweltlichen Gnorimoschemine, welche trotz ihrem Habitus (Fig. 20) keine eindeutigen verwandtschaftlichen Beziehungen zu mancher der bekannten größeren Gruppen der Tribus aufweist. Trotzdem kann ziemlich eindeutig festgestellt werden, daß es sich um eine Gnorimoschemine han-

delt, weil diese Art fast alle morphologischen Elemente dieser Gattung demonstriert (besonders typisch Gnathos und Saccus der Männchen, der vergezogene Vorderrand und das Signum der Weibchen — Abb. 67, 68). Dagegen weisen die Genitalien der beiden Geschlechter ganz einmalige Merkmale auf. Bei den Männchen sind das die eigenartigen trapezoiden Basalfortsätze der Valven und die säbelförmigen periphallischen Nadeln. Die Weibchen haben ein rückgebildetes Signum bursae und einen stark vorgezogenen Vorderrand des 8. Sternites. Auch die eigenartigen schuppenförmigen, auffallend abstehenden Wimpern der Labialpalpen sind recht auffallend. Die Futterpflanze *Saponaria ocymoides* ist vor allem in den südeuropäischen Gebirgen endemisch. Die Art *Pogochaetia ocymoidella* kommt vor allem in den warmen Alpentälern vor. Nach meiner Feststellung dürfte sie aber offenbar auch in den Gebirgen des Mittleren Ostens verbreitet sein, weil ich sie in einer Ausbeute aus dem Elburs-Gebirge (Nordiran) entdecken konnte. Die Bindung dieser Art an die Silenales (Caryophyllaceae) und ihre gewisse morphologische Ähnlichkeit mit manchen *Caryocolum*-Arten lassen die Affinität zu dieser Gattung vermuten. Es scheint, als ob es bei den scrobipalpoiden Gnorimoschemini in der Vergangenheit eine mehrfache Tendenz zu unabhängigen Artbildungsversuchen gäbe, die mit einem gleichzeitigen Übergang auf die Silenales verknüpft wären. Dabei mußten die heutigen *Caryocolum*-Arten wohl die erfolgreichsten Formen sein, während die übrigen an die Caryophyllaceae gebundenen und habituell teilweise ähnlichen monotypischen Gattungen (*Cosmardia*, *Tila*, *Pogochaetia*) nur die entwicklungsgeschichtlich weniger entfaltungsfähigen und deswegen stark spezialisierten Arten darstellen.

Gattung *Lutilabria* Povolný, 1965

Diese monotypische Gattung wurde für eine stark isolierte scrobipalpoide Art [*lutilabrella* (Mann)] aufgestellt. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den übrigen Gnorimoschemini kann nichts Genaueres gesagt werden. Die Art ist äußerst selten, sie ist wahrscheinlich eine altertümliche Reliktart, die einem selbständigen Zweige der palaearktischen Gnorimoschemini angehört, weil sie manche morphologische Eigentümlichkeiten (Abb. 19) der Gattungen *Caryocolum* (die Form von *Uncus* und *Gnathos*) und *Ephysteris* (Valvae und Saccus) synthetisiert. Habituell (Fig. 6) fällt sie zusammen mit den altertümlichen und isolierten Gattungen *Agonochaetia* und *Sautereopsis* gänzlich aus dem Rahmen der Gnorimoschemini.

Gattung *Sautereopsis* Povolný, 1965

Schon Sauter, 1960 bemerkte, daß es sich wohl um eine stark isolierte Gnorimoschemine handle. Ich habe nach langen Untersuchungen diese Ansicht völlig bestätigt. Weil die Futterpflanze der Art *Sautereopsis terrestrella* unbekannt ist, muß vor allem die Morphologie dieser eigentümlichen Art hin zugezogen werden. Die Genitalien (Abb. 21, 42) weisen einerseits (im männlichen Geschlecht) eine gewisse Ähnlichkeit mit den *Caryocolum*-Arten auf (Form des *Uncus*, Reduktion der *Gnathos*, Spaltung der *Valvae*, der lange schlanke

Saccus), andererseits sind sie (im weiblichen Geschlecht) ephysterid geprägt (die trapezoide Platte des Signum bursae, der chitinisierte Ductus bursae, die säbelförmigen periphallischen Gebilde — Abb. 42). Die dritte morphologische Tendenz ist ähnlich wie bei den Arten *Pogochaetia ocymoidella* und *Agonochaetia incredibilis*, die offenbar phylogenetisch unabhängig sind, so daß man notwendigerweise eine Konvergenzescheinung in Betracht nehmen muß. Habituell (Fig. 3) läßt sich diese Art ähnlich wie *Lutilabria lutilabrella* noch kaum als eine Gnorimoschemine unterscheiden, so daß jeder Versuch einer phylogenetischen Interpretierung dieser monotypischen Gattung versagt. Wenn die Futterpflanzen bekannt wären, oder wenn es sich um Silenales oder um ihre nahen Verwandten handelte, so müsste man annehmen, daß auch diese Art einen selbständigen, nicht sehr erfolgreichen Artbildungsversuch im Rahmen der alweltlichen Gnorimoschemini darstellt, der sich im Zusammenhang mit dem Übergang auf eine trophisch für diese Gruppe neue Pflanzengruppe unter gleichzeitiger räumlicher Isolation im Alpengebiete abspielte. Die Existenz der ähnlich isolierten und unabhängig ähnlichen *Agonochaetia incredibilis* in Zentralasien läßt dies vermuten. Ähnliche Beispiele sind auch bei anderen Hochgebirgslepidopteren bekannt (die wesentlich boreoalpine Gattung *Psodos* in Europa und die mit dieser morphologisch konvergierende aber nicht näher verwandte Gattung *Gnophopsodos* in Asien).

Gattung *Agonochaetia* Povolný, 1965

Die caryocoliden Genitalien (Fehlen der Gnathos, Spaltung der Valven, Form des Aedeagus — Abb. 23) dieser Art stehen im Widerspruch zum Habitus der Falter (ähnlich wie bei *Sautereopsis terrestrella*). Außerdem hat die Art die bei *Pogochaetia ocymoidella* und *Sautereopsis terrestrella* offenbar unabhängig auftretenden säbelförmigen periphallischen Gebilde. Die Art dürfte eine entwicklungsgeschichtliche Sackgasse im Rahmen der altweltlichen Gnorimoschemini darstellen, und als eine solche muß sie ähnlich wie *Pogochaetia ocymoidella*, *Tila capsophilella*, *Lutilabria lutilabrella* und *Sautereopsis terrestrella* eingeschätzt werden. Von diesen steht sie bes. *Sautereopsis terrestrella* näher.

In die nahe Verwandtschaft der Gattung *Caryocolum* gehören noch die Arten *Gelechia discontinuella* Rbl., „*Lita*“ *terroris* Htg., und *Gelechia kiningrella* H.-Sch., worauf schon Klimesch, 1953—1954 richtig aufmerksam machte (Abb. 18). Sie stellen nach meiner Ansicht einen nicht so stark wie die Gattung *Caryocolum* spezialisierten Seitenzweig der caryocoliden Gnorimoschemini dar. Ihre Saccularfalte ist nur einmal median eingeschnitten, die Gnathos ist schaufelförmig, die Valven sind relativ lang und tief verzweigt, die Flügelzeichnung besteht aus ununterbrochenen weißen Streifen auf dunkler Unterlage. Ich gründe für diese Gruppe eine neue Gattung unter dem Namen *Klimeschiopsis*. Typusart ist *Gelechia discontinuella* Rebel.

Gattung *Tila* Povolný, 1965

Diese monotypische Gattung ist ein vollkommen fremdartiges Element in den palaearktischen Gnorimoschemini. Sie hat jedenfalls keine Affinität zu den bisher bekannten natürlichen Gruppen der palaearktischen Gnorimo-

schemini. Wenn es sich um eine neuweltliche Art handelte, so müßte sie als eine stark isolierte *Symmetrischema*-Art betrachtet werden, was sie als eine Reliktform charakterisieren dürfte. Das Verbreitungsareal der Art ist stark disjunkt. Der Schwerpunkt ihrer Verbreitung liegt in den wärmeren Tälern und Hängen der Alpen, bes. ihrer südlicheren Teile. Dann kommt sie stark disjunkt im Kyffhäusergebirge (Thüringen) vor. Die Futterpflanze ist *Gypsophila (repens)*. Trotz mancher morphologischer Ähnlichkeiten (die trapezoid erweiterten Valvenenden, die weiblichen Genitalien mit reduziertem Signum bursae — Abb. 22, 42a) mit der Gattung *Symmetrischema*, muß diese Art als ganz isoliert betrachtet werden, weil es sich um eine mögliche Konvergenzerscheinung handelt. Die Art dürfte aber aus einem sehr altertümlichen Zweige der Gnorimoschemini abzuleiten sein. In diesem Zusammenhang ist wohl nicht uninteressant, daß sie ähnlich absteifend behaarte Palpen hat wie *Pogocheatia ocymoidella*. Außerdem kommen auch bei dieser einsam stehenden Art die eigenartigen säbelförmigen Gebilde nahe der Phallobasis vor. Die Art kann als eine lebende Reliktform aus einem ziemlich heterogenen Komplex von Arten gelten, die wahrscheinlich unabhängig aus verschiedenen westpalaearktischen Gnorimoschemini durch die trophische Spezialisierung auf die Silenales entstanden, und von denen sich nur die heutige Gattung *Caryocolum* als eine besonders erfolgreiche Gruppe weiter entwickeln konnte.

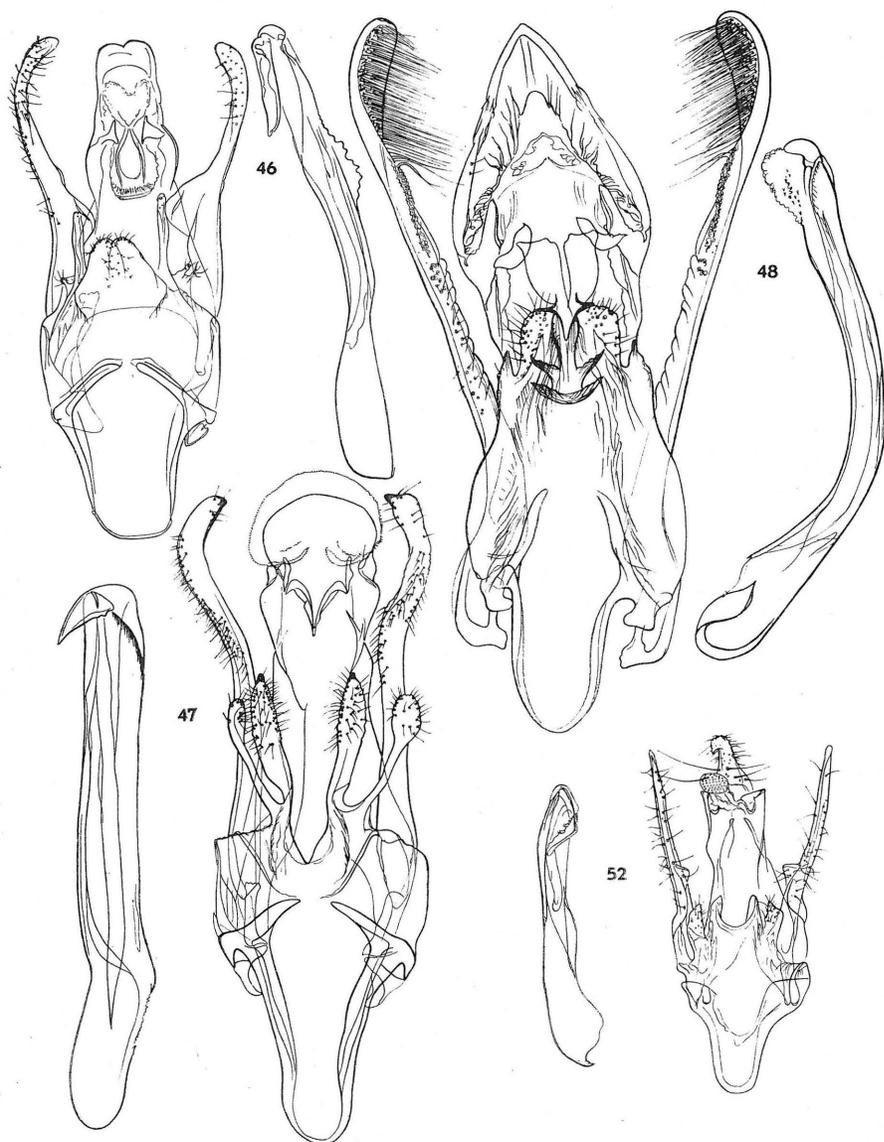
Gattung *Synthesiopalpa* Povolný, 1965

Ich habe diese Gattung kürzlich (Povolný, 1965) für die Art *Phthorimaea fornacaria* Meyrick eingeführt. In gewisser Hinsicht dürfte diese Art mit den gleichermassen von der Tribus Gnorimoschemini stark abweichenden südamerikanischen „*Phthorimaea*“ oder „*Gnorimoschema*“ — Arten verglichen werden. Das Gemeinsame ist natürlich keine morphologische Ähnlichkeit, sondern nur eine rein äußerliche Erscheinung, daß wir diese offenbare Gnorimoschemine mit keiner der bisher bekannten größeren Gruppen vergleichen können. Die genitalmorphologischen Merkmale (Abb. 24) dieser Art (besonders der lange zungenförmige unpaarige Teguminalfortsatz, die reduzierte Gnathos, die eigenartigen Basalfortsätze der Valven und der Aedoeagus) sind derart einmalig, daß die Art als ein Vertreter einer ganz selbständigen, offenbar hochspezialisierten Gruppe der Tribus eingeschätzt werden muß. Diese von der neotropischen Region gänzlich unabhängig existierende und stark spezialisierte Form scheint anzudeuten, daß sich in den südlichen wärmeren Teilen der Kontinente ein unabhängiger Artbildungsprozeß bei verschiedenen Entwicklungszweigen der Tribus Gnorimoschemini abspielte, bei dem mehrere stark isolierte und gänzlich divergierende Formen dieser Tribus entstanden.

Gattung *Scrobipalpa* Povolný, 1964

Diese Gattung faßt meist kleine (Vflänge 4 mm), oder höchstens mittelgroße (Vflänge 6—7 mm) Gnorimoschemini (Fig. 9, 10) zusammen. Außer der typischen gnorimoschemoiden Punktzeichnung (in der Flügelfläche und im apikalen Rande des Vorderflügels) ist, besonders für die Arten der *S. psilella*-Gruppe, sekundäre Zeichnung aus länglichen Striemen kennzeichnend (Fig. 10), so daß

auf dem Vorderflügel grössere schattenförmige Flächen entstehen. Die Gattung ist besonders genitalmorphologisch (Abb. 45, 46, 53, 54) sehr eindeutig charakterisierbar. Die Gnathos hat eine stumpf gerundete breite Spitze und ist ganz eigenartig umgewandelt. Der Uncus ist rundlich gewölbt. Die Valven sind oft abgeflacht. Die Falte des Sacculus trägt meist ein Paar von grösseren, oft breit lanzettförmigen Fortsätzen, während das andere Paar von Fortsätzen ziemlich reduziert und in typischer Form in kleine bewimperte Zäpfchen umgewandelt ist. Für die Weibchen (Abb. 53, 54) sind die vorgezogene Vorderkante der Subgenitalplatte, die beiderseits eine eingenartige schaumförmige Struktur trägt, und das recht subtile schlanke Signum bursae charakteristisch. Dieser generischen Charakteristik entsprechen vollkommen die Arten des westpalaearktisch — nearktischen *Scrobipalpula psilella*-Komplexes, zu dem in Europa die Formen *psilella*, *diffuella*, *tussilaginella*, *ramosella*, *compositella* und in Nordamerika die Formen *artemisiella*, *potentella*, *henshawiella* gehören. Es handelt sich um einen polytypischen Komplex, dessen taxonomischer Status ohne Intersterilitätsforschung wahrscheinlich nicht geklärt werden kann. Genitalmorphologisch sind alle diese Formen weitgehend konform. Diesem polytypischen Komplex stehen noch zwei äusserst ähnliche Formen nahe, und zwar *S. semirosea* und *S. ochroschista* aus Texas. Weitere kongenerische Formen sind noch die nearktischen und neotropischen Arten *S. gregariella*, *S. daturae*, *S. lutescella*, *S. stirodes* und *S. gregalis*. Auch die schon etwas umgebildeten Arten *S. chiquitella* und *S. trichinaspis* weisen noch, besonders im weiblichen Geschlecht, die generisch typischen Merkmale der Gattung auf. Alle übrigen Arten, die ich in meiner Arbeit (Povolný, 1965) unter Vorbehalt zu dieser Gattung gestellt hatte, zeigen dagegen schon mehr oder weniger spezialisierte Merkmale, so daß ihre Zugehörigkeit zu dieser Gattung noch nicht endgültig ist. Deswegen habe ich zunächst die am meisten abweichenden und offenbar isoliert stehenden Arten *S. melanocampta* und *S. aulorrhoea* von der Gattung *Scrobipalpula* subgenerisch abgetrennt (Untergattungen *Eurysacca* und *Magnificacia*), obzwar es sich höchstwahrscheinlich um selbständige Gattungen handelt. Wenn ich trotzdem alle diese fraglichen Arten in der sonst homogenen Gattung *Scrobipalpula* belassen habe, so tat ich das in der Überzeugung, daß sie alle einem gemeinsamen entwicklungsgeschichtlichen Zweige der südamerikanischen Gnorimoschemini angehören, ähnlich wie wir im Rahmen der altweltlichen ephysteriden Gnorimoschemini ausser der Gattung *Ephysteris* noch weitere mehr oder weniger verwandte Untergattungen und Gattungen unterscheiden können. Während der europäisch-palaearktische Formenkreis von *S. psilella* auf Vertretern der Familie Compositae (Asterales) ziemlich polyphag erscheint, treten bei den neuweltlichen Arten auch Rosaceae und Scrophulariaceae als Futterpflanzen der echten *Scrobipalpula*-Arten auf. Für die Mehrzahl der Arten haben wir allerdings noch keine Angaben über ihre Futterpflanzen. Die geographische Verbreitung der *Scrobipalpula*-Arten ist äusserst interessant und phylogenetisch ungemein wichtig. Der palaearktische, stark polytypische Formenkreis hat seinen Schwerpunkt in Europa, wo die Art *S. psilella* nach meinen Untersuchungen von Südengland und Norddeutschland bis nach Südfrankreich verbreitet ist. Trotzdem ist aber recht auffallend, daß vor allem in den Hochgebirgslagen der Pyrenäen, Alpen, und der balkanischen Gebirge die Formen



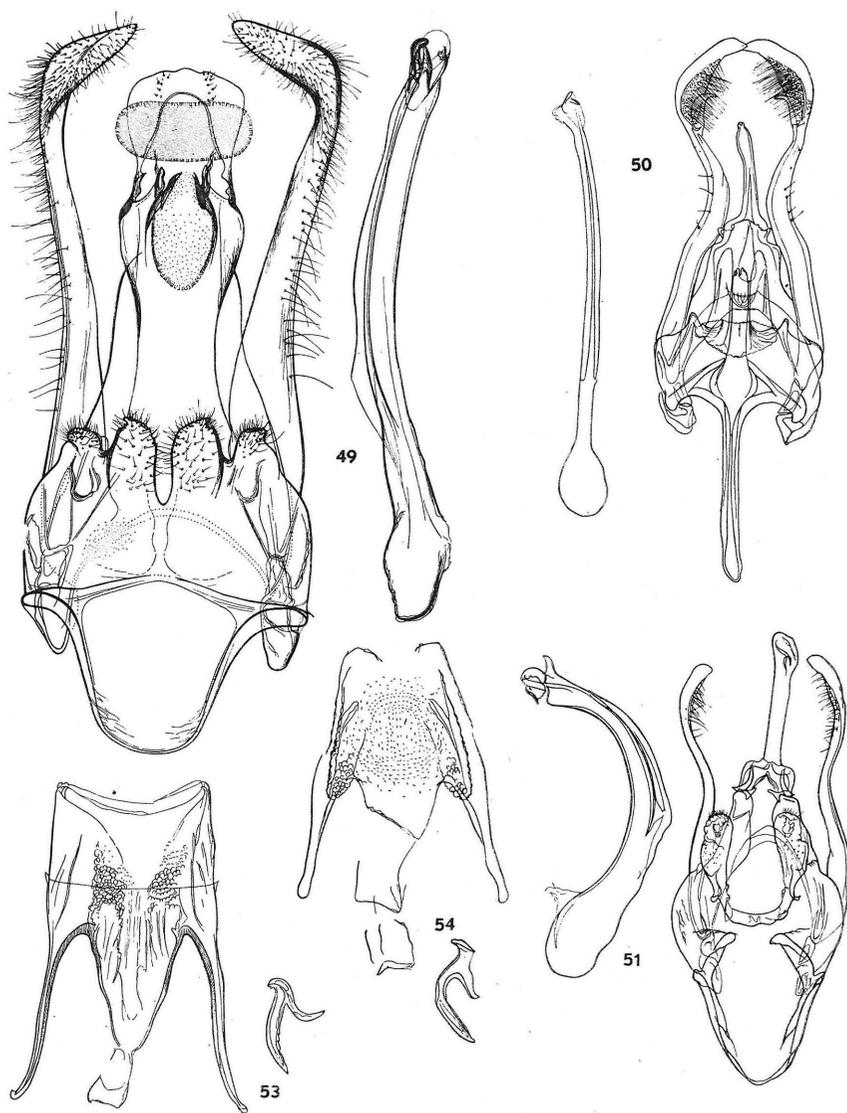
Tafel 8: — Männliche Genitalien der scrobipalpuloiden Gnorimoschemini. Abb. 46 — *Scrobipalpula lutescella*. Abb. 47 — *Scrobipalpula (Eurysacca) melanocampta*. Abb. 48 — *Scrobipalpula (Magnificia) aulorrhoea*. Abb. 52 — *Barticeja epitricha*.

dieses Komplexes nicht nur häufiger und in einer offenbar grösseren Populationsdichte vorkommen, sondern daß sie vorwiegend in diesen Gebirgsbiotopen zur Bildung habituell recht auffallender Formen neigen (z. B. *f. compositella*) unter gleichzeitiger Spezialisierung auf gewisse Bezirke von Futterpflanzen (z. B. *Ptarmica ageratifolia*, *Centaurea pindicola*, *Tussilago farfara*). Ausserhalb Europas sind mir die Angehörigen des *S. psilella*-Komplexes auch aus Marokko (Gr. Atlas — 2200—2700 m), aus der Umgebung von Teheran (Derbend und Vanak, 1600—2000 m) und Afghanistan (Umg. von Kabul, 2100 m, Gulbahar, 1700 m, Polichomri, 700 m) bekannt, wo sie überall vorwiegend in Hochgebirgslagen vorkommen. Die mit *S. psilella* nächstverwandten und ebenfalls polytypischen Formen des *S. artemisiella-henshawiella* Komplexes sind in der nearktischen Region ebenfalls weit verbreitet (südlich bis Texas und Kalifornien). Gleichzeitig kommen aber dortselbst auch die von diesem habituell polytypischen und morphologisch stark homogenen Komplex stark unterschiedlichen Arten (*S. lutescella*) vor. Der Schwerpunkt der hochspezialisierten *Scrobipalpula*-Arten ist aber vorwiegend in Südamerika, also in der neotropischen Region zu suchen, wo diese Arten hauptsächlich in den westlichen Hochgebirgen (Peru) konzentriert sein dürfen.

Die Gattung *Scrobipalpula* ist demnach vorwiegend westpalaearktisch und nearktisch — bis neotropisch — montan. Diese riesige Verbreitung von den südamerikanischen Kordilleren über Nordamerika, West- und Mitteleuropa nach Nordafrika und Zentralasien zeugt von einem beträchtlichen Alter dieser Gattung. Andererseits ist äusserst auffallend, daß diese Verbreitung nur bei dem polytypischen Komplex der nahe verwandten Formenkreise *S. psilella-henshawiella* vorhanden ist (mit Ausnahme von Südamerika), während die Mehrzahl der tiefer spezifisch differenzierten Arten in den Gebirgen von Südamerika konzentriert ist. Es scheint, als ob der holarktische *S. psilella-henshawiella*-Komplex ursprünglich nur eine recht altertümliche Form umfasste, die erst nach ihrer ausgedehnten Verbreitung nach dem Prinzip der geographischen Isolation unter gleichzeitiger trophischer Spezialisierung zur regenten Artbildung neigte. Dagegen scheint die Gattung in der nearktischen und hauptsächlich in den Gebirgen der neotropischen Region schon lange vorher tief differenziert gewesen zu sein. Im Rahmen der Tribus Gnorimoschemini stellt die Gattung *Scrobipalpula* (zusammen mit der praktisch monotypischen altweltlichen Gattung *Keiferia*) einen selbständigen entwicklungsgeschichtlich bedingten Zweig dar, der dem scrobipalpoiden Zweig nähersteht als dem gnorimoschemoiden.

Gattung *Keiferia* Busck, 1939

Dies ist eine monotypische Gattung, zu der ein polytypischer Artkomplex gehört. Es handelt sich um mittelgrosse (Vflänge 6 mm) eintönig gefärbte Kleinschmetterlinge, die habituell (Vorderflügelzeichnung) teilweise manchen Formen des *Scrobipalpula psilella*-Komplexes ähneln (Fig. 28). Die weiblichen Genitalien (Abb. 56) dieser Gattung bieten einen einmaligen Beweis, daß diese Gattung trotz der stark veränderten männlichen Genitalien (Abb. 50), die fast ganz aus dem Rahmen der Tribus fallen, nicht nur eindeutig zu den Gnorimoschemini gehört, sondern daß sie sogar mit der Gattung *Scrobipalpula* verwandt



Tafel 9: — Abb. 49 — Männliche Genitalien von *Phthorimaea (operculella)* mit der membranösen Gnathos, mit auffallend niedriger Falte des Sacculus, mit den flachen oben gebogenen Valven und dem langen Aedeagus. Abb. 50 — Männliche Genitalien von *Keiferia (lycopersicella)* mit den Merkmalen einer äußerst starken Spezialisierung (die S-förmigen Valven, Uncus mit einem Dorn), sodaß man ohne Kenntnis der weiblichen Genitalien die Zugehörigkeit dieser Art zu den Gnorimoschemini bezweifeln müßte. Abb. 51 — Männliche Genitalien von *Tildenia (gudmannella)* mit weiteren Erscheinungen einer sich vertiefenden Spezialisierung. Abb. 53, 54 — Weibliche Genitalien von *Scrobipalpa (psilella und lutescella)*.

ist. Davon zeugt die ganz charakteristische Form des Signum bursae, das mit dem Signum bursae (Abb. 56) von *Scrobipalpula* gänzlich übereinstimmt. Sonst sind (mit Ausnahme der Flügelzeichnung) praktisch alle morphologischen Merkmale der Falter von den übrigen Gnorimoschemini abweichend: der lange Dorn des Uncus, die eigenartige Gestaltung des Sacculus, die S-förmigen Valven, der äusserst schlanke und lange Aedoeagus, der auffallend vorgezogene Vorder- rand des 8. Sternites der Weibchen usw. Diese monotypische Gattung hat eine ausserordentliche phylogenetische Bedeutung. Wenn die Form des Signum bursae und der Habitus der Falter ihre eindeutige Zugehörigkeit zu dieser Tribus nicht einwandfrei beweisen würden, so müsste sie als eine gänzlich isoliert stehende Gelechiiden-Gattung ohne jede Affinität zu den übrigen Gelechiiden betrachtet werden. Auch wäre ohne die typische Form des Signum bursae jede genauere und natürliche Unterbringung dieser Art im Rahmen der Tribus Gnorimoschemini sehr problematisch. Dagegen ermöglichen uns diese zwei Merkmale (Flügelzeichnung und Signum bursae) nicht nur eine ziemlich genaue Lösung der natürlichen taxonomischen Stellung dieser Art (ihre nachweisbare Verwandtschaft mit der Gattung *Scrobipalpula*), sondern sie bringen einen wichtigen Beweis von der starken Umgestaltung der scrobipalpuloiden Gnorimoschemini in der Neuen Welt. Diese Umstände sind für die Beurteilung anderer hochspezialisierter Arten des scrobipalpuloiden Zweiges sehr wichtig, sie bieten die theoretische Grundlage für weitgehende Erwägungen über den Charakter dieser tiefen Umwandlungen der scrobipalpuloiden Gnorimoscheminen, die wahrscheinlich auf Mutationen zurückzuführen sind. Die Artbildung der scrobipalpuloiden Gnorimoschemini dürfte also in zwei unterschiedlichen und voneinander unabhängigen Prozessen vor sich gegangen sein. Bei den phylogenetisch älteren Arten der nördlichen Holarktis handelt es sich (im Pleistozän) vorwiegend um eine geographische Speziation. Dagegen spielte sich unter den Bedingungen der südlichen Nearktis und der neotropischen Region ein viel tieferer Artbildungsprozess ab, der wahrscheinlich die Entstehung von stark differenzierten und höheren Taxonen zur Folge hatte. Einen solchen Prozess müssen wir uns zur Zeit als eine Reihe von Mutationen erklären, die zur Entstehung neuer Qualitäten führten. Die Gattung *Keiferia* ist ein besonders auffallendes Beispiel einer solchen Artentstehung in der Neuen Welt. Die Gattung *Keiferia* wird zur Zeit von einer polytypischen Art (*lycopersicella*) repräsentiert, die ein wichtiger Schädling mancher *Solanum*-Arten („tomato-pinworm“) ist. Die Art ist dabei in Bezug auf die *Solanum*-Arten ziemlich oligophag (sie wurde von *S. lycopersicum*, *S. xanthii* und *S. umbelliferum* gezüchtet). Ausserdem hat Keifer, 1936 festgestellt, daß die Populationen der Art von wildwachsenden autochthonen Solanaceae von den Populationen, die *S. lycopersicum* als Schädlinge befallen, sowohl morphologisch als auch ethologisch unterschiedlich sind. Er hat deswegen die ersteren als eine selbständige Art-*Keiferia elmorei* — beschrieben. Trotzdem muß diese Gattung, streng morphologisch betrachtet, prinzipiell als monotypisch eingeschätzt werden, besonders bei vergleichend morphologischer Betrachtung der Taxonomie dieser Tribus. Dieser Umstand ist natürlich auch vom trophischen Standpunkt sehr interessant, weil dadurch die Liste der scrobipalpuloiden Gnorimoschemini um die Familie Solanaceae erweitert wird. Auch ist dies ein Beweis, daß solche größeren morphologischen

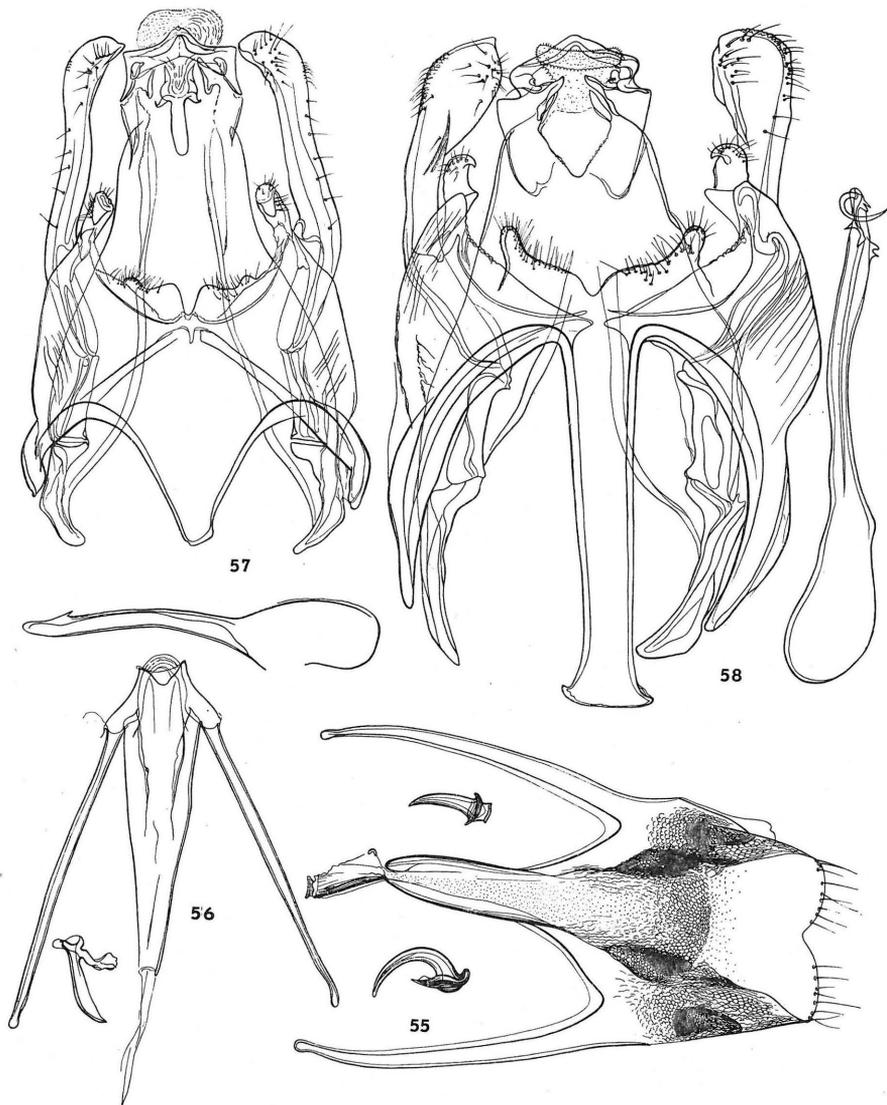
Umwandlungen immer mit Veränderungen der Trophik (siehe Futterpflanzen von *Scrobipalpula*) eng zusammenhängen. Die Art *Keiferia lycopersicella* ist in der subtropischen und tropischen Zone der Neuen Welt und auf den benachbarten Inseln (Hawaii, Westindische Inseln) weit verbreitet. Sie dürfte als eingeschleppter Schädling in mehreren Bezirken sekundär vorkommen. Die Gattung *Keiferia* kann als ein typisches Beispiel stark isolierter und spezialisierter neuweltlicher Gnorimoschemini (des scrobipalpuloiden Zweiges) dienen.

Gattung *Phthorimaea* Meyrick, 1902

Diese rein nearktisch-neotropische Gattung ist vor allem durch eine gewisse Disproportionalität der Genitaliendimensionen charakterisiert (Abb. 49, 55). Während nämlich die Falte des Sacculus und ihre Fortsätze auffallend verkürzt sind, kam es zu einer auffallenden Verlängerung der teguminalen Partie und der Valven, unter gleichzeitigem Umbau der Gnathos, die einem membranösen Trögelchen mit chitinisierten Rändern ähnlich ist. Die weiblichen Genitalien (Abb. 55) (8. Sternit) sind, ähnlich wie die männlichen, stark verlängert. Dazu tritt noch die auffallende Vorziehung des Vorderrandes der Subgenitalplatte, der fließend in den Ductus bursae übergeht. Die oben gebogenen Valven und hauptsächlich die stark entwickelte schaumförmige Struktur der Subgenitalplatte wie auch die Form des Signum bursae (eine Kralle) deuten an, daß diese Gattung in die Reihe der scrobipalpoid-scrobipalpuloiden Gnorimoschemini gehört. Die Schmetterlinge sind scrobipalpuloid (vor allem die Flügelzeichnung-Fig. 27) und die gattungstypische Art (*Ph. operculella*) ist im männlichen Geschlecht durch zwei auch makroskopisch merkbare Haarbüschel beiderseits des achten Segmentes (Coremata) gekennzeichnet. Die Gattung umfaßt wohl ausschließlich Solanaceae-Minierer. Ihr geographisches Zentrum liegt wahrscheinlich in der neotropischen Region. Die Anzahl der Arten ist noch nicht endgültig bekannt, sie sind aber höchstwahrscheinlich nicht sehr zahlreich (im Vergleich mit anderen neuweltlichen Gattungen wie *Gnorimoschema*, *Symmetrischema* und *Scrobipalpula*). Der wichtige Schädling *Phthorimaea operculella* (Kartoffelmotte) ist zur Zeit in den wärmeren Zonen der ganzen Welt offenbar sekundär mit dem Kartoffelbau weit verbreitet.

Gattung *Tildenia* Povolný, 1966

Diese Gattung ist ein typisches Beispiel der starken sekundären Umwandlung von Vertretern der neuweltlichen Gnorimoschemini in der Umwelt der südlichen Nearktis und der neotropischen Region. Die Gattung ist im Gegensatz zu dem anderen auffallenden Prozess der Genitalienumwandlung (Abb. 51) bei den neuweltlichen Gnorimoschemini (die auffallende Verlängerung der teguminalen Partie der männlichen Genitalien bei *Phthorimaea* und *Keiferia*) durch die Verkürzung des Tegumens, durch den Umbau des Uncus in einen langen Dorn und durch mehrere andere Merkmale (relativ kurzer gerundeter Saccus u. ä.) charakterisiert. Dagegen beweisen die sacculären Fortsätze und das Signum bursae (eine Kralle), daß es sich um Gnorimoschemini handelt. Diese Gattung ist, soweit bekannt, an Solanaceae gebunden. Sie ist südneark-



Tafel 10: — Abb. 57 — Männliche Genitalien einer primitiven *Gnorimoschema*-Art (aus der *valesiellum*-Gruppe). Abb. 58 — Männliche Genitalien einer stark spezialisierten *Gnorimoschema*-Art (*coquilletellum*). Abb. 55 — Weibliche Genitalien der Gattung *Phthorimaea* (*operculella*) mit den typischen stark entfalteten scrobipalpoiden Merkmalen (die auffallende Vorziehung der Vorderkante vom 8. Sternit, die intensive schaumförmige Struktur). Abb. 56 — Weibliche Genitalien von *Keiferia* (*lycopersicella*) mit sekundär sehr vereinfachten Merkmalen der *Gnorimoschemini* (Reduktion der eigentlichen Fläche des 8. Sternits) unter gleichzeitiger Spezialisierung (schlanke Apophysen, Ductus bursae außerordentlich schlank). Diese südliche Art bietet in den beiden Geschlechtern ein besonders gutes Beispiel des Bergmann-Allen'schen Phänomens.

tisch-neotropisch und stellt einen spezialisierten Seitenzweig der scrobipalpuloïden Gnorimoschemini dar, der bes. der Gattung *Keiferia* nahesteht. Es gehören hierher die Arten *T. glochinella*, *T. gudmanella* und *T. altisolani*. Die generische Zugehörigkeit der Art *T. vorax* zu dieser Gattung (Povolný, 1965) ist provisorisch.

Gattung *Gnorimoschema* Busck, 1900

Jede genauere Aussage über die Anzahl der neuweltlichen Arten dieser Gattung ist bisher unmöglich, was auch für die übrigen vorwiegend neuweltlichen Gattungen und Gruppen der Tribus Gnorimoschemini (wie z. B. *Phthorimaea*, *Symmetrischema*, *Scrobipalpula*, u. a.) allgemein gültig ist. Ich konnte von den ungefähr 100 neuweltlichen Arten, die bisher in den vielfach unrichtig interpretierten Gattungen *Gnorimoschema* und *Phthorimaea* zusammengefasst waren, mehr als 70 untersuchen und ihre generische Zugehörigkeit teilweise lösen (Povolný, 1965). Die Gattung *Gnorimoschema* besteht aus kleinen (Vflänge 4 mm) bis grossen Gnorimoschemini (Fig. 23). Manche nearktische Formen (*G. galleasolidaginis*-Gruppe) sind die größten bisher bekannten Gnorimoschemini (Vflänge bis 1 cm — Fig. 25). Die Gattung ist genitalmorphologisch (Abb. 57—59, 61, 62) gut definiert durch den breiten subtrapezoiden Uncus, durch die mächtige Gnathos, die dem Unterkiefer eines Vogelschnabels ähnelt. Die Valven sind lang und zylindrisch mit etwas verbreiterter Spitze. Die sacculäre Falte ist meist gut entwickelt, und kann zusammen mit den Basalfortsätzen der Valven komplizierte Strukturen bilden. Der Saccus ist meist groß und verschieden lang. Der Aedoeagus ist mittellang, aber plump und stark, oft mit einer gezähnten lateralen chitinierten Kante. Die weiblichen Genitalien haben eine recht breite Subgenitalplatte (8. Sternit) mit unterschiedlich tief ausgeschnittenem Vorderrande und oft mit verschiedenartig geformten sklerotisierten Leisten, aber stets ohne die schaumförmige Struktur, welche für die Gattungen *Scrobipalpa*, *Scrobipalpula* und *Phthorimaea* charakteristisch ist. Mir sind bisher 33 *Gnorimoschema*-Arten bekannt, die ich persönlich untersuchen konnte. Von diesen sind 19 nearktisch, 2 holarktisch und 12 vorwiegend westpalarktisch. Die wirkliche Anzahl der nearktischen Arten ist gewiß größer, als wir heute wissen. Von den bisher ungefähr 30 nicht untersuchten neuweltlichen Arten des *Gnorimoschema*-Komplexes (Tribus Gnorimoschemini) gehört gewiß ein Teil dieser Gattung (*Gnorimoschema*) an, und Neuentdeckungen sind nicht ausgeschlossen, so daß noch wenigstens weitere 10 *Gnorimoschema*-Arten in der nearktischen Region existieren dürften. Ein kompliziertes taxonomisches Problem bieten die kryptischen Arten der *G. galleasolidaginis*-Gruppe, das auf experimentell-genetischer Basis untersucht werden sollte.

Trophisch sind die *Gnorimoschema*-Arten wahrscheinlich überwiegend oder sogar ausschließlich an Asterales (Compositae) gebunden, also an eine entwicklungs geschichtlich alte Pflanzengruppe. Auch ist diese Gattung die einzige natürliche Gruppe im Rahmen der Tribus, die in den subarktischen und arktischen Zonen Nordeuropas und Amerikas vertreten ist und in diesen Zonen durch eine scheinbar endemische Art — *Gnorimoschema vibei* (Wolff) — einmalig repräsentiert wird. Die geographische Verbreitung der Gattung ist nach den heutigen Kenntnissen holarktisch-westpalaearktisch. Die westpalaearktischen

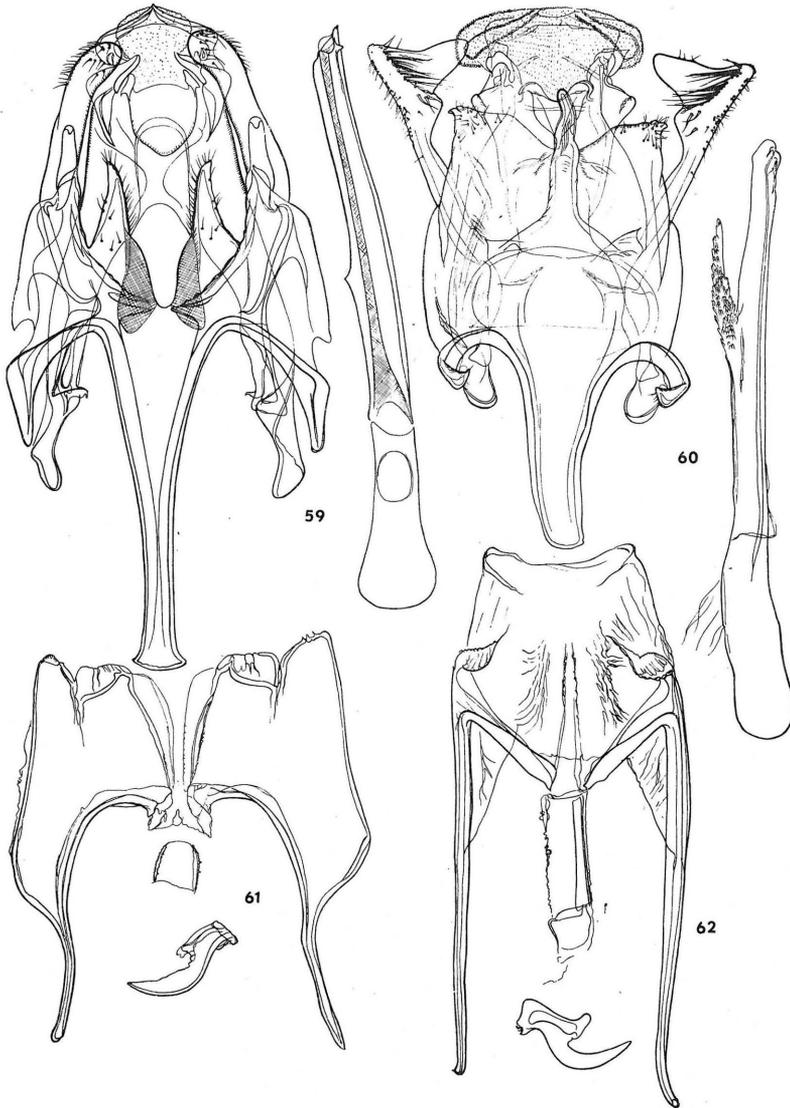
Arten müssen sowohl aus morphologischen Gründen als auch ökologisch in ihrer Mehrzahl als sehr altertümlich eingeschätzt werden. Sie gehören in die äußerst homogene Gruppe von Arten, die durch keine auffallenden und offenbar caenogenetischen Merkmale charakterisiert sind (wie wir dies bei manchen nearktischen Formen, z. B. *G. baccharisellum* und *G. coquillettellum*, beobachten können), so daß ihre Genitalien (Abb. 57) im Rahmen der Tribus wahrscheinlich als recht ursprünglich angesehen werden sollten. Auch die Flügelzeichnung dieser Arten (Fig. 23) ist offenbar primitiv, weil sie sich in dieser Hinsicht habituell nicht sehr wesentlich von den übrigen Gattungen der Tribus (bes. *Scrobipalpa*) unterscheiden. Die geographische Verbreitung dieser altertümlichen Formen ist so interessant und kennzeichnend, daß sie noch näher erläutert werden muß. Die holarktische Art *G. valesiellum* ist von Wallis über Nordeuropa, Island und Grönland bis nach Alaska verbreitet, wobei sie auf diesem Gebiet teilweise stark isolierte geographische Lokalformen bildet. In Europa ist ihre Verbreitung „boreoalpin“. Die zweite holarktische Art — *G. nordlandicollellum* — ist nach meinen Untersuchungen von Uzbekistan (Margelan), über Russland, Finnland und Norwegen bis in die Gebirge von Texas und Arizona inselartig verbreitet und bietet ebenfalls ein teilweise stark polytypisches Bild. Der Endemismus von *G. vibei* in Grönland dürfte nur scheinbar sein. Die westpalaearktische Art *G. streliciellum* kommt inselartig in Norddeutschland, Nordfrankreich, Holland, Dänemark und England auf verarmten Sandbodenbiotopen mit größeren Beständen von *Thymus* (ähnlich wie *G. valesiellum* und *G. nordlandicollellum*) vor. Mit *G. streliciellum* sind die alpinen Formen um *G. hoefneri* offenbar nahe verwandt. Schließlich hat auch *G. pasziczkyi* in ganz Europa, wo sie vorkommt (Finnland, Norddeutschland, Tschechoslowakei, Macedonien, Südfrankreich), ein stark disjunktes Areal. Sie bildet ausgesprochene Lokalformen (Polytypie), und ihre kleinsten Formen sind mir sogar aus Irak (Baghdad) bekannt. Auch diese Art kommt in Europa auf Sandboden mit Beständen vom *Thymus* vor. Vier von den westpalaearktischen Arten sind also inselartig verbreitet, stark polytypisch, und von diesen sind zwei auch aus der nearktischen Region bekannt. Dabei neigen sie zum Vorkommen in den Gebirgen, im europäischen Norden, oder auf armen Sandbodenbiotopen. Nur zwei von den westpalaearktischen Arten können als mediterran bezeichnet werden (*G. antiquum* und *G. epithymellum*). *G. antiquum* kommt dabei stark inselartig und selten vor (Südfrankreich, Kastilien, Albaracin, Nesselbar) und *G. epithymellum* ist bisher nur aus Chiclana, Stataga, Lambessa, Constantine und Sardinien bekannt. Auch diese Art bildet ausgesprochene Lokalformen (Sardinien). Alle bisher genannten Arten sind entweder selten oder sie existieren sogar nur in einigen wenigen Individuen. Die übrigen fünf palaearktischen Arten, die ich kenne, sind ausnahmslos nur in Einzelstücken aus verstreuten Lokalitäten zwischen Ural, Turkestan und Afghanistan bekannt. Sie dürften teilweise strenge Endemismen darstellen, deren Beziehungen zu den bereits beschriebenen Arten teilweise noch nicht geklärt sind. Die palaearktischen Arten bieten also ein ziemlich eindeutiges Bild. Sie sind vorwiegend westpalaearktisch, entweder inselartig und polytypisch, oder stark endemisch, manche sind ausgesprochene Gebirgstiere, andere sind boreoalpin oder nordeuropäisch. Alle sind selten. Zusammenfassend müssen diese Arten in

allen ihren Merkmalen als ausgesprochen altertümliche Reliktformen in der palaearktischen Tierwelt eingeschätzt werden. Für die nearktischen Arten haben wir bisher nicht genug ausführliche Angaben. Trotzdem dürfte allgemein festgestellt werden, daß die nearktischen *Gnorimoschema*-Arten dreierlei auffallende Tendenzen aufweisen: Bildung neuer Qualitäten im Bau der Genitalien (Abb. 58, 62), auffallende Änderung des Habitus (auffallend große Formen mit sekundär entfaltenen Flügelzeichnungen, die in der Tribus einmalig wirken — siehe *G. gallaesolidaginis*-Gruppe — Fig. 25) und gleichzeitig damit die spezielle Lebensweise (Bildung grosser Stengelgalen bei den Asterales) (Photo 2,3). Zoogeographisch ist die Gattung *Gnorimoschema* in der Neuen Welt rein nearktisch, die südlichsten Fundorte liegen in Kalifornien, Colorado, Arizona und New Mexico, weitere Funde im Raume von Sonora können erwartet werden. Dabei scheint ziemlich klar zu sein, daß in der nearktischen Region einige selbständige Zweige der Gattung bestehen [z. B. befindet sich die *G. gallaesolidaginis*-Gruppe im Artbildungsprozess in den Oststaaten und in Ost-Kanada, die stark abgeleiteten *Gnorimoschema*-Arten mit veränderten Genitalien (z. B. *coquillettelum*, *ericameriae*, *baccharisellum*) scheinen mehr in den ariden Gebieten von Kalifornien und Colorado aufzutreten].

Zusammenfassend dürfte die Gattung *Gnorimoschema* als eine uralte und sehr ursprüngliche natürliche (monophyletische) Gruppe der Gnorimoschemini eingeschätzt werden, deren Angehörige schon im Pliozän im damaligen Raume des nordatlantischen Kontinentes, von dem rezent die entsprechenden Inseln bestehen, reichlich differenziert waren. Von diesen blieb ein relativ reichliches Torso vorwiegend in Europa und einige Reste auf diesen Inseln und in Nordamerika (bis Alaska). Es mußte sich offenbar schon im Pliozän um ausgesprägt kälteliebende Hochgebirgsformen handeln. Deswegen müssen diese Arten, besonders *G. valesiellum*, *G. nordlandicolellum* und *G. pasziczkyi* als terziäre Relikte in der europäischen und nordamerikanischen Tierwelt betrachtet werden. Von diesen dürften unabhängig in südlicheren Teilen der beiden Räume (sowohl in der palaearktischen als auch in der nearktischen Region) später beträchtlich jüngere Formen entstanden sein (z. B. die Arten *G. epithymellum* und *Gn. antiquum* in Europa und praktisch alle südlicheren Arten in Nord-Amerika), wobei besonders in südlicheren ariden Gebieten Nordamerikas ein sekundäres Entfaltungszentrum der Gattung mit reichlich differenzierten Arten entstand. Die eumontanborealpin-circumpolare Verbreitung der altertümlichen *Gnorimoschema*-Arten beweist jedenfalls das beträchtliche geologische Alter dieser Gruppe, die zu den recht ursprünglich geprägten Gattungen im Rahmen der Tribus gehören dürfte.

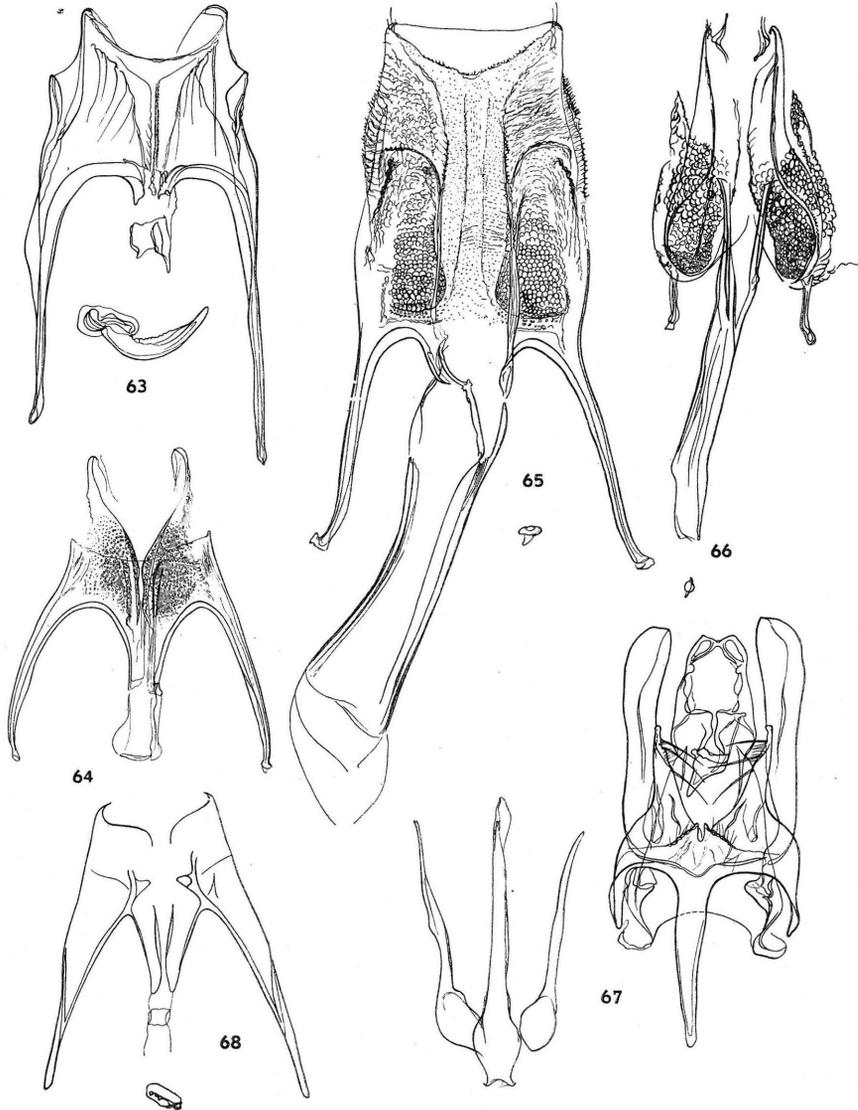
Gattung *Symmetrischema* Povolný, 1966

Ich habe diese Gattung für eine Reihe von kleinen bis grossen südnearktischen bis neotropischen Arten eingeführt, die trotz ihrer nahen Verwandtschaft mit der Gattung *Gnorimoschema* (was besonders die weiblichen Genitalien eindeutig beweisen) im männlichen Geschlecht sehr wesentliche und allen diesen Arten gemeinsame Abweichungen aufweisen (Abb. 60, 63, 64). Diese morphologische Selbständigkeit wird ausserdem auch trophisch und geographisch betont, so daß an der taxonomischen Berechtigung dieser Gattung keine Zweifel



Tafel 11: — Abb. 59 — Männliche Genitalien von *Gnorimoschema baccharisellum* als Beispiel einer auf dem Prinzip der Bergmann-Allen'schen Regel besonders stark umgewandelten Art der nearktischen Region (die Verlängerung der Genitalien in ihrer Längsachse, die Spaltung der Valven, die Verjüngung fast aller ihrer Bestandteile, wie der Fortsätze des Sacculus, weiter des Saccus, des Aedeagus usw.). Abb. 60 — Männliche Genitalien der Gattung *Symmetrischema* (*plaesiosema*) mit den typischen Merkmalen dieser Gattung (der eigenartige unpaarige Fortsatz der sacculären Falte, die trapezoiden Valvenspitzen, der lange Aedeagus mit einem Seitenfortsatz). Abb. 61 — Weibliche Genitalien einer primitiven *Gnorimoschema*-Art (aus der *G. valesiellum*-Gruppe). Abb. 62 — Weibliche Genitalien einer spezialisierten *Gnorimoschema*-Art (mit den Erscheinungen des Bergmann-Allen'schen Phänomens — bes. die Verjüngung der ganzen Genitalien, der Apophysen, Chitinisierung des Ductus bursae).

bestehen können. Die männlichen Genitalien weisen eine Reihe von Eingetümllichkeiten auf, die sämtlich bei allen hochspezialisierten Arten auftreten, während bei den anderen Arten wenigstens drei oder zwei solcher Merkmale vorhanden sind. Das auffallendste Merkmal ist der unpaarige zungenförmige Fortsatz, der zwischen dem mittleren Paar von Auswüchsen der sacculären Gegend in verschiedener Entfaltung vorragt. Dieser unpaarige Fortsatz ist entweder nur schwach entwickelt (*S. striatellum*, *S. ardeolum*, *S. lectuliferum*), oder man sieht ein mehr auffallendes mittelgroßes Gebilde (*S. loquax*, *S. laver-nellum*, *S. fercularium*), oder es handelt sich um eine lange und auffallende Keule (*S. plaesiosema* u. a.). Die Valven weisen eine recht auffallende Tendenz zur trapezoiden Erweiterung der Valvenenden auf, die mit einer Reihe von schräg angeordneten langen Wimpern besetzt sind. Die Gnathos neigt zu einer starken Reduktion. Die perianale Membran (Scaphium und Subscaphium) bildet eine reichlich entwickelte Falte, die oft weit über die uncale Partie herausragt. Sehr auffallend ist die eigenartige laterale Verzweigung des Aëagus, von dessen Wand bei verschiedenen *Symmetrischema*-Arten auf verschiedenem Niveau ein fingerförmiger Fortsatz ragt, der nur ausnahmsweise fehlt. Die weiblichen Genitalien sind ziemlich *Gnorimoschema*-ähnlich, doch weisen sie eine spezifische Tendenz zur Reduktion des Signum bursae auf. Vorderflügelmuster (Fig. 26) ist stark verändert und teilweise der Zeichnung der spezialisierten *Gnorimoschema*-Arten ähnlich (bes. durch die sekundären longitudinalen Zeichnungslinien). Die übrigen Arten der neuweltlichen Gnorimoschemini, die mir bekannt sind, gehören entweder den wenig geklärten und offenbar stark isolierten monotypischen Gattungen (z. B. *Barticeja* Povolný) an, deren taxonomisch-phylogenetische Stellung zur Zeit noch nicht gelöst werden kann, oder es handelt sich um bisher isoliert stehende Arten, die zu den Gnorimoschemini gehören, ohne daß ihre genauere generische Zugehörigkeit zur Zeit angegeben werden könnte. Die Existenz dieser meist sehr spezialisierten und vorwiegend südamerikanischen Arten läßt vermuten, daß besonders in der neotropischen Region noch mehrere unbekannte Arten dieser Tribus leben. Sie sind meist äußerst stark morphologisch spezialisiert, was von ihrem beträchtlichen Alter zeugt. Ohne die systematische Erforschung dieses Gebietes zur Beschaffung von weiterem Material kann ihr taxonomischer Status nicht festgestellt werden. Sie scheinen sowohl mit den scrobipalpoiden (s. lat.) als auch mit den gnorimoschemoiden Gnorimoschemini verwandt zu sein. Der zoogeographische Schwerpunkt der Gattung liegt in den südwestlichen Staaten der U. S. A. (Colorado, Texas, Kalifornien) und erstreckt sich bis Peru, wo mehrere Arten hoch in den Kordillern (über 3000 m) auftreten. Dies hängt wohl eng mit dem Umstand zusammen, daß diese Arten in ihrer Mehrzahl an Solanaceae (*Solanum*, *Physalis*, *Capsicum*) trophisch gebunden sind. Das ist auch ein wichtiger Unterschied gegenüber der an Compositae gebundenen Gattung *Gnorimoschema*. Manche der *Symmetrischema*-Arten sind Schädlinge (z. B. *plaesiosema* und *S. capsicum*), und sie dürften weit außerhalb ihres autochtonen Areales vorkommen. Dies ist vor allem bei *S. plaesiosema* der Fall, deren Vorkommen in der australischen Region zweifellos sekundär ist. Zusammenfassend dürfte erklärt werden, daß die Gattung *Symmetrischema* einen jüngeren Seitenzweig der gnorimoschemoiden Gnorimo-



Tafel 12: — Weibliche Genitalien von: Abb. 63 — *Symmetrischema plaesiosema* mit typischen gnorimoschemoiden Merkmalen. Abb. 64 — *Symmetrischema lavernellum* mit den Merkmalen einer auffallenden Spezialisierung dieser Gattung (Reduktion der eigentlichen Fläche des 8. Sternites, vollkommene Reduktion von Signum bursae). Abb. 65, Abb. 66 — Weibliche Genitalien von zwei neotropischen, wahrscheinlich scrobipalpuloiden Arten („*Scrobipalpopsis*“ *chili* und „*Phthorimaea*“ *urosema*) mit stark spezialisierten Merkmalen (Chitinisierung des Ductus bursae, reichliche Entfaltung der schaumförmiger Skulptur, Signum stark reduziert). Abb. 67, 68 — Männliche und weibliche Genitalien der wahrscheinlich monotypischen Gattung *Pogochaetia* (*ocymoidella*), die eine stark abgeleitete Gruppe der caryocoliden Gnorimoschemini darstellt.

schemini darstellt, und daß sie höchstwahrscheinlich durch eine Abspaltung von der Gattung *Gnorimoschema* entstand, wobei sowohl trophische (Spezialisierung auf die Solanaceae) Umstände als auch die räumliche Isolierung (Südteile der Nearktis, Gebirge der neotropischen Region) eine wichtige Rolle spielten. Die beiden Gattungen (*Gnorimoschema* und *Symmetrischema*) sind demnach typische Schwestergruppen. Die bisher bekannte Anzahl (12) der *Symmetrischema*-Arten (Povolný, 1965) ist wahrscheinlich nicht endgültig.

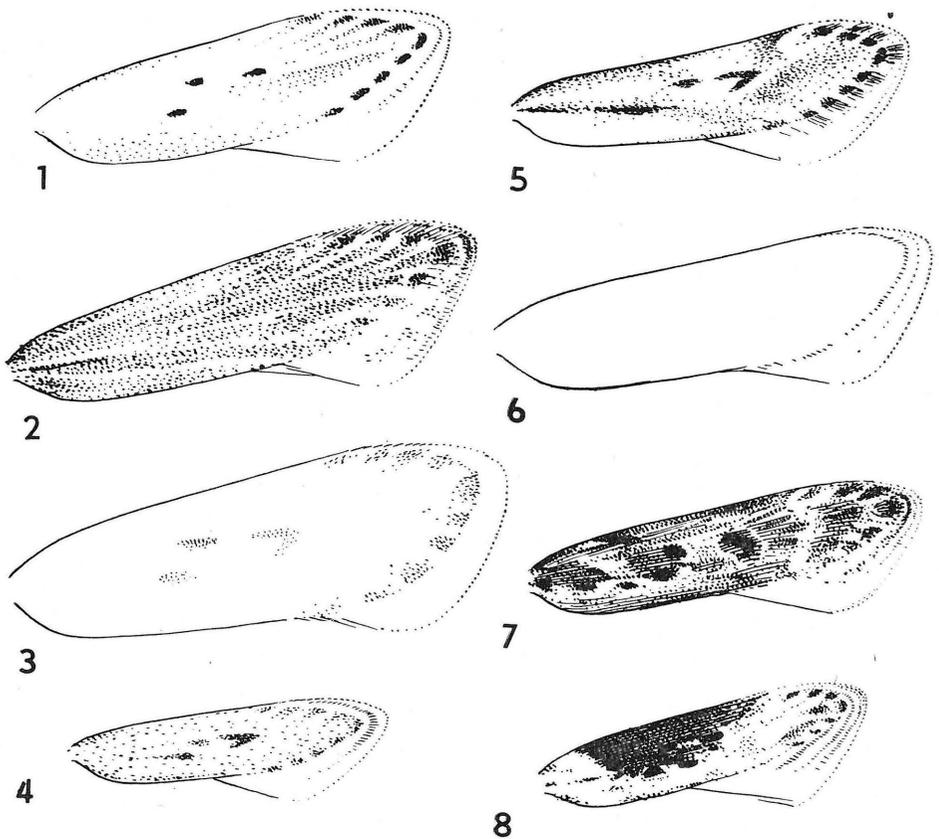
Die phylogenetischen Beziehungen der Gattungen

Aus den zusammengebrachten Tatsachen ergibt sich zwanglos die von mir schon längst verteidigte Ansicht, daß alle diese Gattungen einen relativ homogenen und auch taxonomisch im Rahmen der Familie Gelechiidae abgrenzbaren evolutionellen Zweig darstellen, den ich (Povolný, 1964) als eine selbständige Tribus — Gnorimoschemini Povolný, 1964 betrachte. Im Rahmen dieser Tribus dürften die folgenden natürlichen Gruppen von näher verwandten Gattungen unterschieden werden:

1. Die scrobipalpoiden Gattungen

Zu dieser Gruppe gehören vor allem die zwei ausgedehnten altweltlichen vorwiegend palaearktischen Gattungen *Scrobipalpa* und *Ephysteris*. Die Gattung *Scrobipalpa* zählt ungefähr 100 Arten mit Schwerpunkt der Verbreitung im zentral — bis vorderasiatisch-ostmediterranen Raume. Soweit die Arten auch in die benachbarten oder entfernten Räume ausstrahlen, ist dies auf drei Faktoren zurückzuführen: Erstens auf die Ausnützung der günstigen ökologischen Nische solcher Räume. Auf diese Weise dürfte vor allem die Anwesenheit einiger *Scrobipalpa*-Arten in Südafrika erklärt werden, die auf dem einzig denkbaren Wege dahin vordringen konnten, der auch für viele andere Elemente palaearktischer Prägung in Südafrika in Frage kommt: Über die Gebirge Ostafrikas, deren Hochgebirgslagen den klimatischen Bedingungen der ariden Gebiete der palaearktischen Region gut entsprechen. Diese theoretische Voraussetzung wird übrigens die faktische Anwesenheit scrobipalpoider Gnorimoschemini in diesen Gebirgen [wie z. B. *Megalocypha micradelpha* und *Ephysteris (Ochrodia) subdiminutella*] unterstützt, wodurch die natürlichen Verbreitungsgebiete dieser Arten im Mediterranraume, in Vorder- bis Zentralasien und in Südafrika verbunden werden. Wir können deswegen diesen Verbreitungsstrom der palaearktischen Fauna nach Südafrika auch historisch als nachweisbar einschätzen. Zweitens dürfte die vom evolutionellen und historischen Standpunkt sekundäre Verbreitung der *Scrobipalpa*-Arten ausserhalb ihres genetischen Schwerpunktes auf die sekundäre Anpassung mancher Formen an andere Gruppen von Wirtspflanzen zurückgeführt werden. Vor allem durch den Uebergang solcher Arten von den Compositae, die zweifellos die altertümlichste Futterpflanzenfamilie der Mehrzahl der Gnorimoschemini darstellen, auf Solanaceae und besonders auf die halophilen Chenopodiaceae, wäre diese Verbreitung zu erklären, die nicht nur jene im Pliozän in der westlichen Palaearktis breit auftretenden Salzsteppen sondern auch die Meeresufer Europas und Norsafrikas [mit Ausnahme der kältesten Küsten der Nordsee (Norwegen, Schottland)] umfasste. Gleichzeitig kam es in dieser neuen Umwelt

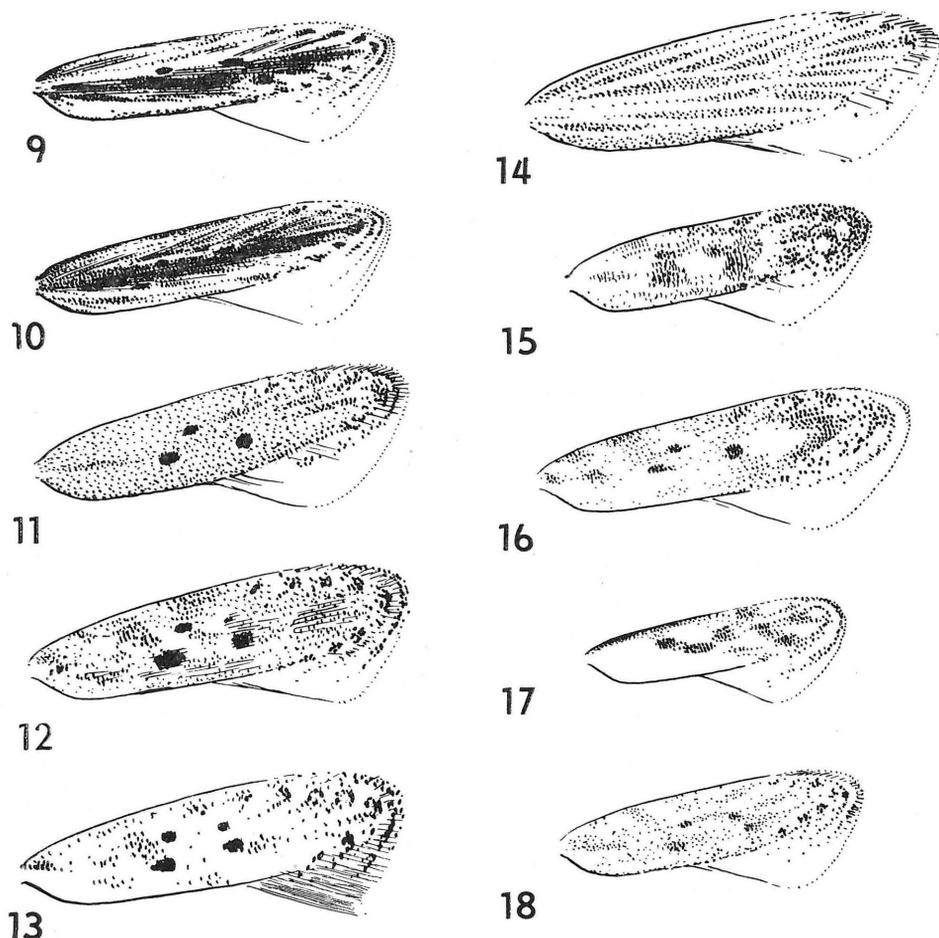
zu einem starken Speziationsprozeß nach dem Prinzip der Nahrungswahl unter einer gleichzeitigen geographischen Isolierung (*Scr. salinella* — *instabilella*-Gruppe). Auch diesen Vorgang können wir noch heute teilweise rekonstruieren. Der berühmte Rübenschädling — die sog. Rübenmotte — *Scrobipalpa ocellatella* (Bd.) — wurde längere Zeit und auch von berufenen Spezialisten (Povolný & Weismann, 1960) für eine autochthone Art der maritimen Lokalitäten und Salzsteppen gehalten. Sie galt an den maritimen Lokalitäten im Mittelmeergebiet und an der atlantischen Küste als autochthon verbreitet, während ihr Vorkommen im Gebiet des intensiven Anbaues der Zuckerrübe durch sekundäre Verbreitungen des Schädlings erklärt wurde. Diese Voraussetzung ist offenbar richtig, aber trotzdem kommt diese Art auch hoch im Elburs-Gebirge vor (Nordiran), wo sie an den nicht so stark ausgeprägt halophilen *Beta*-Arten oder deren Verwandten leben kann. Es ist also ersichtlich, daß sich das autochthone Areal von *Scrobipalpa ocellatella* auch weit im asiatischen Kontinent mit diesen Futterpflanzen deckt, wobei diese „wilden“ Populationen der Rübenmotte als Gebirgstiere angesehen werden müssen. Diese Populationen müssen auch im Vergleich mit den maritimen oder kontinentalen halophilen Populationen der Rübenmotte als wesentlich mehr altertümlich eingeschätzt werden. Die dritte Gruppe von Arten, die durch die allmähliche Anpassung an andere Umweltbedingungen entstand und auf diese Weise aus dem Rahmen der Gattung sowohl ökologisch als auch morphologisch herausfiel (wie z. B. die *Scr. gallincolella* oder *Scr. costella* — Gruppe) ist ziemlich artenarm. Wir können behaupten, dass sich der phylogenetisch wohl ziemlich ursprüngliche ökologische Charakter der Gattung (die Bindung an die Steppen- und Halbwüsten des ostmediterran-asiatischen terziären Kontinentes) bis heute nur unwesentlich geändert hat. Die Spezialisierung mancher Arten auf die vorwiegend tropischen Solanaceae führte zu keiner ausgedehnten Artbildung und blieb auf einige wenige stärker spezialisierte Formen beschränkt. Erfolgreicher scheint die Artbildung an den westpalaearktischen Chenopodiaceae zu sein, wo sich zahlreiche Formen noch im Spätpleistozän im Artbildungsprozess befanden. Nur selten kam es im Rahmen der Gattung *Scrobipalpa* zu einer tieferen Artbildung nach dem Prinzip der räumlichen Isolierung. Als Beispiel dürfte die stark isolierte und offenbar scrobipalpoide monotypische Gattung dienen (*Ilseopsis peterseni*), die in Zentralarabien (Riad) aus einer scrobipalpoiden Urform wahrscheinlich durch eine lange räumliche Isolierung (verursacht durch das sie umgebende Wüstenmeer) entstehen konnte. Die Gattung *Scrobipalpa* ist demnach im wesentlichen ausgeprägt palaearktisch. Trotzdem muss sie aber aus einer offenbar viel älteren scrobipalpoiden Gruppe der Gnorimoschemini entstanden sein. Ich sehe diese Gruppe in der holarktischen Gattung *Scrobipalpopsis*, die aus stark zersplitterten und teilweise typischen Gebirgs — bis Hochgebirgsarten zusammengesetzt ist, von denen eine (*Scrobipalpopsis petasitis*) in den Hochgebirgslagen der europäischen Alpen und in Nordamerika vorkommt. Der morphologische (Genitalien, Breitflügeligkeit, beträchtliche Grösse, Zeichnung) wie auch der ökologische Charakter (zersplittertes Areal, Vorkommen im Hochgebirge) dieser Arten deuten an, dass wir sie als Reliktformen ansehen müssen. An der morphologischen Ableitung der Gattung *Scrobipalpa* von der Gattung *Scrobipalpopsis* kann wohl kein Zweifel



Tafel 13: — Schematische Darstellung der Flügelzeichnung von: Fig. 1 — *Scrobipalpopsis petasitis*. Fig. 2 — *Scrobipalpopsis tetradymiella*. Fig. 3 — *Sautereopsis terrestrella*. Fig. 4 — *Agonochaetia incredibilis*. Fig. 5 — *Satleria dzieduszyckii*. Fig. 6 — *Lutilabria lutilabrella*. Fig. 7 — *Scrobipalpa* (primitiv). Fig. 8 — *Scrobipalpa* (abgeleitet). — Die primitive Flügelzeichnung der holarktischen Gattung *Scrobipalpopsis* (Fig. 1) weist verschiedene entwicklungsgeschichtliche Tendenzen auf. Bei der von *Scrobipalpopsis* abgeleiteten Gattung *Satleria* (Fig. 5) aus den europäischen Hochgebirgen wird die dritte Makel pfeilartig, die erste Makel verlängert sich zu der Flügelwurzel, und es bildet sich, offenbar sekundär, die Andeutung der äußeren Querbinde. Bei der südnearktischen *Scrobipalpopsis tetradymiella* schwinden die dunklen Punkte und es bilden sich sekundäre längliche Strichzeichnungen. Diese Tendenz ist mehreren natürlichen Gruppen der Tribus gemeinsam) z. B. bei *Ephysteris* — Fig. 14, *Gnorimoschema* — Fig. 24, 25, *Symmetrischema* — Fig. 26 und *Scrobipalpula* — Fig. 9, 10). Die primitive Zeichnung taucht auch bei anderen stark spezialisierten scrobipalpoideen Gattungen auf (Fig. 3, 4), wobei sie auch zu einer gänzlichen Reduktion neigen kann (Fig. 6). Bei der vorwiegend subtropischen Gattungen der ariden Gebiete sind dieselben Elemente der Flügelzeichnung vorhanden, es bilden sich aber ganz neue und offenbar sekundäre Muster.

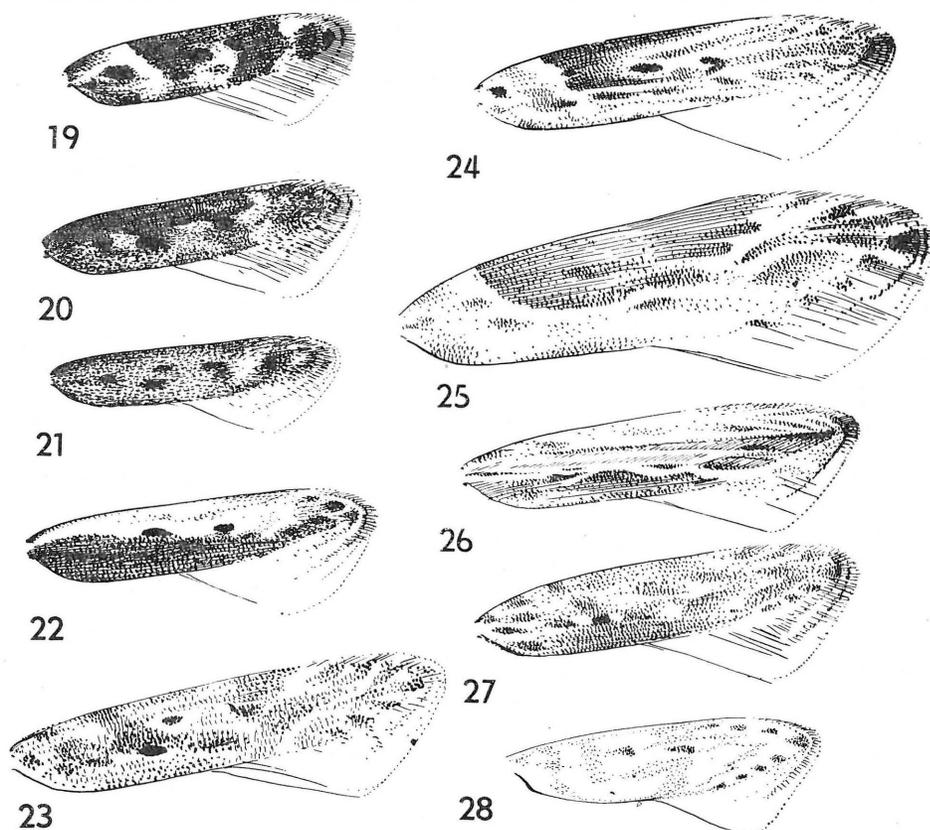
(Fig. 1,7) bestehen. Gleichzeitig vertritt die Gattung *Scrobipalpopsis* die Gattung *Scrobipalpa* in der nearktischen Fauna, in der echte *Scrobipalpa*-Arten fehlen (das Vorkommen von zwei *Scrobipalpa* - Arten in der nearktischen Region — nämlich *S. atriplicella* und *S. obsoletella* — muss auf ihre trophische Bindung an die ruderalen und weit verschleppten Chenopodiaceae zurückgeführt werden, die auch die ausgedehnte Verbreitung der beiden Arten in den sekundär entstandenen Biotopen, wie z. B. in der Kultursteppe und auf den Kehrichthaufen der palaearktischen Region beweist). Aus dem Formenkreis der heutigen *Scrobipalpopsis* — Formen (vor allem *S. petasitis*) muss auch die monotypische Gattung *Sattleria* (*dzieduszyckii*) abgeleitet werden (Fig. 5), die in den Hochgebirgen West und Mitteleuropas lebt, aber vorwiegend alpin geprägt ist. Davon zeugt einerseits ihre im Wesentlichen scrobipalpoide Form der Genitalien (abb. 7, 31, 32), die besonders quantitativ den plumpen Genitalien der *Scrobipalpopsis* (*petasitis*) ähnlich sind. (Abb. 6, 30). Andererseits ist die Vorderflügelzeichnung dieser Art (*Sattleria dzieduszyckii*) der Art *Scrobipalpopsis* (*petasitis*) so ähnlich (Fig. 1, 5), dass ihre enge Verwandtschaft naheliegt. Die Existenz von *Sattleria dzieduszyckii* ist phylogenetisch sehr wichtig, weil ihre phylogenetische Ableitung von der typisch scrobipalpoiden Gattung *Scrobipalpopsis* unter diesen Umständen geklärt ist, und weil uns die übrigen morphologischen Merkmale dieser hochalpinen Form zeigen, wie tief die Hochgebirgsumwelt die habituellen und morphologischen Merkmale der scrobipalpoiden Gnorimoschemini verändern kann. Hier führte sie zur Brachypterie der Weibchen, zur Reduktion des Signum bursae (was unabhängig davon auch bei manchen südamerikanischen Arten vorkommt) und zum Verlust und Umbau der teguminalen Partie der männlichen Genitalien.

Die zweite ausgedehnte scrobipalpoide Gruppe der Tribus bilden die Gattung *Ephysteris* (Fig. 11—14) und die mit dieser nahe verwandten Gattungen (Fig. 15—18). Es handelt sich offenbar um jüngere Schwestergruppen der Gattung *Scrobipalpa*. Unter Beibehaltung aller typischen morphologischen Elemente der Gattung *Scrobipalpa* kam es hier zu einer auffallenden Verlängerung (Abb. 8—15, 33—39) der Genitalien. Diesen Prozess beobachten wir in einer besonders auffallenden Form bei den am Rande des Verbreitungsareales der artenreichsten Untergattung *Opacopsis* (in Südafrika) auftretenden Arten, bei denen die äusserst langen und schlanken Genitalien mit sehr langem Saccus und Tegumen auffallen. Dagegen weisen die mit *Opacopsis* nahe verwandten Gattungen und Untergattungen (*Phloeocecis*, *Vladimirea*, *Megalocypha*, *Ephysteris* und *Ochrodia*), die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in den Steppen und Halbwüsten des mediterran-vorderasiatischen Raumes haben, dieselbe Stufe der Abwandlung der morphologischen Merkmale von *Scrobipalpa* auf, wie die meisten Vertreter der Untergattung *Opacopsis*. Die Futterpflanzen der ephysteriden Gattungen sind vor allem Zygophyllaceae (*Phloeocecis*, *Vladimirea*, *Ochrodia*), wahrscheinlich Gramineae (*Opacopsis*) und für eine einzige Art (*Megalocypha micradelpha*) Solanaceae. Trophisch sind also die Arten vorwiegend Gramineae- und Zygophyllaceae-Minierer. Das historische Entfaltungszentrum der Gattung *Ephysteris* und ihrer Verwandten ist im wesentlichen mit demjenigen der Gattung *Scrobipalpa* identisch, nur etwas mehr westlich vorgeschoben (Mediterranraum), wobei viele Vertreter dieselben



Tafel 14: — Schematische Darstellung der Flügelzeichnung von *Scrobipalpula* (Fig. 9, 10) und von den ephysteriden Gattungen und Untergattungen: *Ephysteris* s. str. (Fig. 11), *Opacopsis* (Fig. 12–14), *Ochrodia* (Fig. 15), *Vladimirea* (Fig. 16), *Phloeocecis* (Fig. 17) und *Megalocypha* (Fig. 18). Die primitiven *Scrobipalpula*-Formen haben noch die typischen scrobipalpoiden Punkte (Fig. 9). Bei den spezialisierten *Scrobipalpula*-Formen überwiegt die sekundäre longitudinale Flügelzeichnung (Fig. 10). Bei der altertümlichen *Ephysteris* (*E.*) *promptella* ist die Flügelzeichnung (Fig. 11) mit den elementären Verhältnissen bei *Scrobipalopsis* *petasitis* (Fig. 1) vergleichbar. Die mehr abgeleiteten Arten der Untergattung *Opacopsis* zerfallen in zwei Gruppen von Arten: Die erste Gruppe hat die typische Punktezeichnung, welche sich entweder weiter entfaltet (Fig. 12), oder welche sekundär wieder vereinfacht wird (Fig. 13). Die zweite Gruppe der südpalaearktischen *Opacopsis*-Arten weist dieselbe Tendenz (Fig. 14) auf, wie die südnearktische *Scrobipalopsis* *tetradymiella* (Fig. 2). Die übrigen ephysteriden Gattungen haben offenbar parallele Tendenzen der Flügelzeichnung, die alle auf ein gemeinsames Schema überführbar sind.

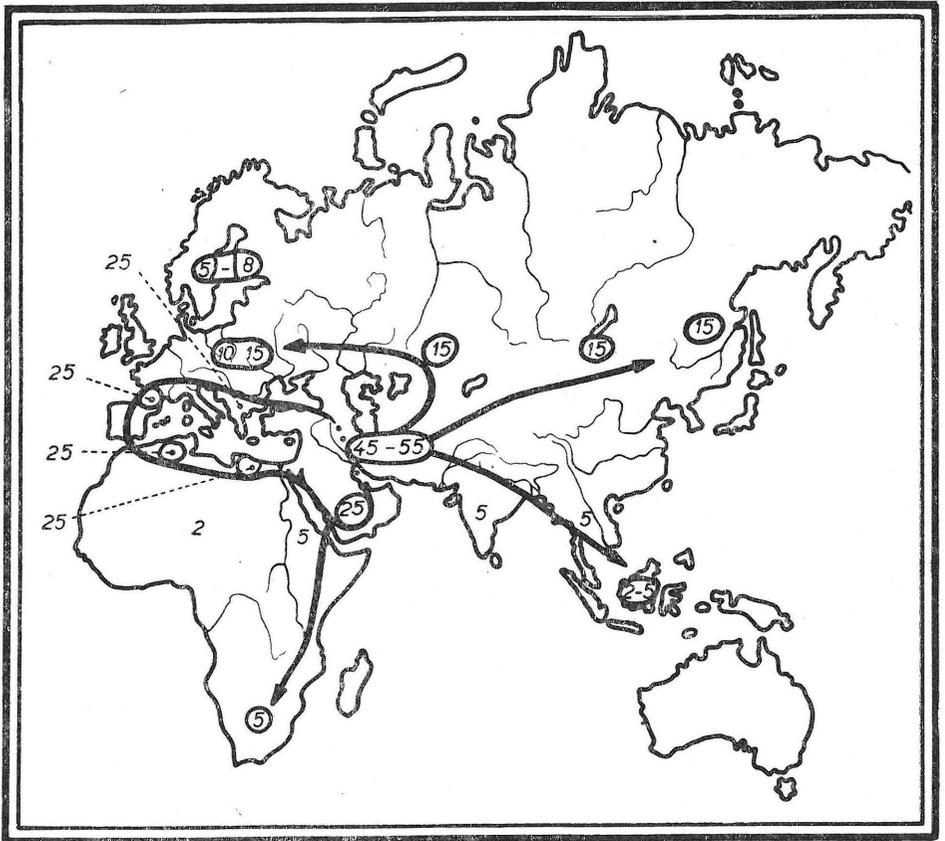
und auf gleiche Weise erklärbaren Neigungen zur Ausstrahlung (bes. nach Südafrika) aufweisen. Die Artenzahl der ephysteriden Arten ist wesentlich niedriger (ungefähr 40—50) als bei *Scrobipalpa* und sie scheinen besonders in der artenreichsten Untergattung *Opacopsis* der Gattung *Ephysteris* (etwa 30 Arten) streng nach dem Prinzip der räumlichen Isolierung entstanden zu sein. Die ephysteriden Gnorimoschemini bilden somit wohl einen Seitenzweig (Schwestergruppe) der altweltlichen Gattung *Scrobipalpa*, wobei ihre heutigen monotypischen oder artenarmen Gattungen zwar verwandte aber direkt unabhängige morphologische Varianten darstellen. Es scheint, als ob im Raume östlich des heutigen Mediterraneums parallel mehrere analog morphologische Varianten der heutigen Gattung *Scrobipalpa* entstanden sind, die alle durch die Verlängerung mancher Teile der männlichen Genitalien (bes. des Saccus, des Aedoeagus und des Tegumens — des Abb. 8—15) unter weiterer Spezialisierung der weiblichen Genitalien (Veränderung des Signum bursae in eine dreieckige Platte, Chitinisierung des Ductus bursae — Abb. 33—39) charakterisierbar sind. Die Entstehung dieser Formen fand unter gleichzeitiger Änderung der Futterpflanzenwahl (Zygophyllaceae, Gramineae, Solanaceae) statt, wobei eine sekundäre Entfaltung der ursprünglichen Arten auf den neuen Futterpflanzen in engeren Bezirken durch räumliche Isolierungen mehrere Arten entstanden (*Opacopsis*, *Vladimirea*). Im Rahmen der ephysteriden Gnorimoschemini beobachten wir also vom evolutionellen Standpunkt zwei Gruppen von Taxonen, die gleichzeitig zwei Typen des Artbildungsprozesses darstellen dürften. Es sind einerseits die heutigen monotypischen Gattungen und Untergattungen *Phloeocecis* (*cherregella*), *Megalocypha micradelpha*, *Ephysteris* (*Ephysteris*) *promptella*, *Ephysteris* (*Ochrodia*) *subdiminutella*, andererseits die artenreicheren Gruppen *Opacopsis* und *Vladimirea*. Die Existenz dieser verwandten Gattungen zeugt von einem älteren Artbildungsprozess, der entweder bald zum Stehen gebracht wurde, weil sich die durch ihn entstandenen Arten mit breiter ökologischer Valenz [*Phloeocecis cherregella*, *Ephysteris* (*Ochrodia*) *subdiminutella*, *Megalocypha micradelpha*, *Ephysteris* (*Ephysteris*) *promptella*] unter deren Beibehaltung, welche die Neigung zur geographischen Artbildung verhindert, weit verbreiteten, und die ihnen entsprechende ökologische Nische gänzlich ausfüllten. Oder es entstanden in engeren Räumen evolutionell erfolgreichere Formen, die nach dem Prinzip der geographischen Variabilität und Isolierung weiter im Artbildungsprozess blieben (*Opacopsis* und *Amselia*). Im Vergleich mit der äusserst stark homogenen, weil mehr altertümlichen Gattung *Scrobipalpa*, die sich ihre Homogenität erhielt, kam es bei der verwandten scrobipalpoiden Gattung *Ephysteris* kurz nach deren Entfaltung zum spontanen Artbildungsprozess (in den Räumen östlich des Mittelmeergebietes), durch den mehrere verwandte und ältere, heute als Gattungen eingeschätzte Arten entstanden, die sich entweder weiter (nach dem Prinzip der geographischen Isolierung ihrer Populationen im Raume des Nahen und Mittleren Ostens, im Mediterranraume und in Südafrika) entfalteten (die heutigen jüngere *Opacopsis*- und *Vladimirea*-Arten), oder hatte ihre Ausstrahlung in neue Räume unter Beibehaltung der unverminderten ökologischen Valenz keine geographische Artbildung zur Folge. Die Artbildung im Rahmen dieses jüngeren Zweiges wurde ebenfalls durch die Ausbreitung der Futterpflanzenwahl (Gramineae,



Tafel 15: — Schematische Darstellung der caryocoliden (Fig. 19–22), gnorimoschemoiden (Fig. 22–26) und scrobipalpuloiden (Fig. 27, 28) Flügelzeichnung. Die jüngste Gattung des scrobipalpuloiden Zweiges — *Caryocolum* — weist ganz neue und offenbar stark sekundäre Elemente der Flügelzeichnung (Fig. 19) auf. Diese Tendenz ist mehreren isolierten Gruppen spezialisierter oder moderner westpalaearktischer Gnorimoschemini gemeinsam (*Pogochaetia* — Fig. 20, *Tila* — Fig. 21, *Cosmardia* — Fig. 22). Die altertümlichen holarktischen *Gnorimoschema*-Arten aus der *G. valesiellum*-Gruppe (Fig. 23) haben wieder eine relativ primitive, allen ursprünglichen Gnorimoschemini gemeinsame Flügelzeichnung (vide Fig. 1, 7, 11, 23). Bei den mehr spezialisierten südnearktischen *Gnorimoschema*-Arten tauchen wieder neue Elemente der Flügelzeichnung auf (Fig. 24), besonders größere Flächen von dunklen Schuppen und Andeutungen der longitudinalen Zeichnung. Bei den modernsten *Gnorimoschema*-Arten der *G. gallaesolidaginis*-Gruppe (Fig. 25) entsteht aus dieser longitudinalen Zeichnung ein gänzlich neues, stark spezialisiertes Bild (vergl. Fig. 1 und 25). Diese Arten sind Gallenerzeuger und sie sind gleichzeitig die größten Arten der Tribus. Bei der südnearktischen bis neotropischen Gattung *Symmetrischema* überwiegt die stark veränderte longitudinale Flügelzeichnung (Fig. 26). Die scrobipalpuloiden Gattungen *Phthorimcea* (Fig. 27) und *Keiferia* (Fig. 28) aus der Neuen Welt haben entweder spezialisierte (Fig. 27 — mit nur einem ausgeprägten ursprünglichen scrobipalpuloiden Punkt), oder im Gegenteil ziemlich primitive scrobipalpoide Zeichnung (Fig. 28). Im Allgemeinen dürfte festgestellt werden, daß die ursprüngliche punktartige Zeichnung aller primitiven Gnorimoschemini eine unabhängige orthogenetische Tendenz zur Bildung einer longitudinalen Strichzeichnung bei den spezialisierten Arten fast aller Gattungen aufweist, wobei diese longitudinale Zeichnung vor allem bei den südlichen Formen der ariden Gebiete häufiger und mehr intensiv auftaucht.

Zygophyllaceae, Solanaceae) begleitet. Scheinbar ephysterid ist auch die zweite scrobipalpoide Gattung der nearktischen Region — *Exceptia (neopetrella)*. Bei der einzigen Art dieser Gattung beobachten wir dieselbe Verlängerung und Verjüngung der Genitalien (Abb. 16) wie teilweise bei den altweltlichen *Ephysteris* (s. lat.)-Arten. Doch sind die Genitalien sehr gross, so daß die Ableitung dieser Art von den mächtigen nearktischen *Scrobipalpoipsis*-Arten naheliegt. Diese Verlängerung der Genitalien ist auf die Umweltumstände (in diesem Falle vor allem auf die Wirkung der Bergmann'schen Regel) zurückzuführen. Die dritte scrobipalpoide Gruppe ist die vorwiegend westpalaearktische Gattung *Caryocolum*. Sie weist auffallend ähnliche Tendenzen auf, wie die ephysteriden Gattungen (Verlängerung der Genitalien, besonders des Saccus, die Spaltung der Valva — Abb. 17, 18). Morphologisch eigenartig für diese Gattung ist die Erhaltung der breiten Teguminalpartie und die Reduktion der Gnathos. Die Gattung ist wohl die jüngste evolutionelle Gruppe der palaearktischen Gnorimoschemini und der modernste Seitenzweig der scrobipalpoiden Gnorimoschemini überhaupt, was ihre trophische Spezialisierung auf die entwicklungs-geschichtlich jungen Silenales (Caryophyllaceae), ihre Verbreitung (vorwiegend in der mediterranen Gebirgen), ihre aus dem Rahmen der Gnorimoschemini stark abweichende Oekologie (die Gattung ist teilweise an die feuchtliebende Vegetation gebunden, was ihr geographisches Verbreitungsbild stark beeinflusst) und ihr Habitus (die Arten sind bunt weißlich gezeichnet) beweisen. Andererseits sollte man diesen Umstand nicht überschätzen, weil diese jüngste Gruppe der palaearktischen Gnorimoschemini gleichzeitig in der nearktischen Region durch absolut kongenerische, obzwar zahlenmässig stark beschränkte Formen vertreten ist, was auf das wenigstens spätpliozäne Alter der Gruppe hinweist. Man dürfte nämlich voraussetzen, daß die Anwesenheit der entwicklungs-geschichtlich beträchtlich jüngeren Gattung *Caryocolum* (im Vergleich mit den offenbar älteren Gattungen *Ephysteris* und bes. *S. Scrobipalpa*) auf die kontinentale Verbindung des spätpliozänen Europas mit Nordamerika zurückzuführen ist, was die Verbreitung von feuchtliebenden und psychrophilen Formen (wie manche *Caryocolum*-Arten) ermöglichte, nicht aber die Verbreitung von stenothermen Steppeninsekten (wie *Scrobipalpa*- und *Ephysteris*-Arten). Deshalb müssen selbst die im Rahmen ihrer Verwandten zweifellos jungen Gnorimoschemini (*Caryocolum*) immer als eine relativ alte Lepidopteren-gruppe beurteilt werden. Die Existenz dieser Gattung beweist, daß die Tendenz zur Verlängerung der Genitalienteile bei den jüngeren Seiten-ästen der altweltlichen (vorwiegend palaearktischen) Gnorimoschemini offenbar mehrfach unabhängig entstanden ist, und sie dürfte eine allgemeinere morphologische Richtung in der natürlichen Differenzierung der Genitalien im Rahmen der palaearktischen Gnorimoschemini darstellen. Die Gattung *Klimeschiopsis* stellt nur einen primitiven Seitenzweig der Gattung *Caryocolum* dar, oder sogar die Ausgangsgruppe dieser Gattung selbst. Sie ist jedenfalls mit *Caryocolum* nahe verwandt.

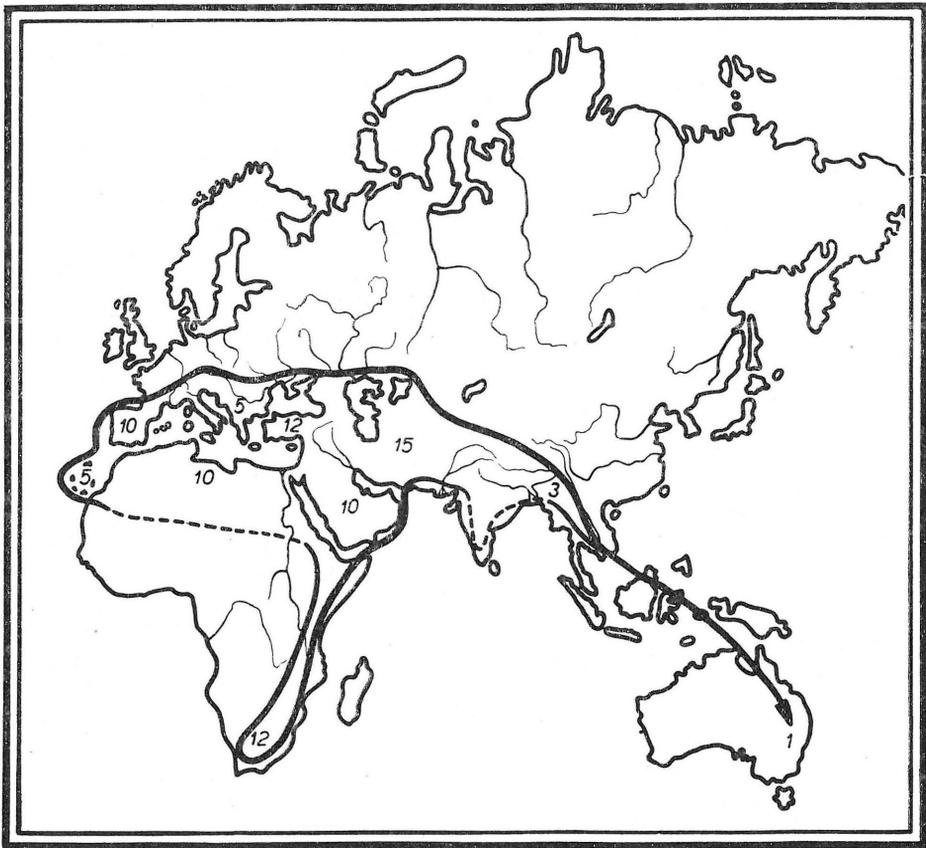
Dagegen bleibt die Stellung der neuweltlichen Gattung *Fru menta*, die mit den caryocoliden und im breiteren Sinne mit den scrobipalpoiden Gnorimoschemini näher verwandt sein dürfte, noch ungeklärt. Jedenfalls ist die Art *Fru menta nundinella* im Rahmen der scrobipalpoiden Gnorimoschemini recht



Karte 1: Die geographische Verbreitung der Gattung *Scrobipalpa* (incl. *Ilseopsis*) mit den wichtigsten Speziationsräumen und den wahrscheinlichen Artenzahlen. Gleichzeitig sind die möglichen Wanderwege dargestellt.

isoliert. Die übrigen, durchaus monotypischen Gattungen der altweltlichen Gnorimoschemini stellen eigentlich stark isolierte und wahrscheinlich ziemlich alte Arten dar, deren phylogenetische Interpretierung allerdings manchmal recht schwierig sein wird. Während *Cosmardia moritzella* wohl eine stark spezialisierte Form des *Caryocolum*-Komplexes darstellt (Fig. 22, Abb. 20, 41), und während etwas ähnliches auch teilweise von *Pogochaetia ocymoidella* gelten mag (wovon bei dieser Art ihr Auftreten auf einer Silenacee und ihre Flügelzeichnung zeugt), sind die übrigen monotypischen Gattungen fast ganz isoliert. Am meisten isoliert ist wohl die Art *Tila capsophilella*, die ein gänzlich fremdartiges Element im Rahmen der altweltlichen Gnorimoschemini darstellt, ohne jede vermutliche Beziehung zu ihnen. Wenn es sich um eine neuweltliche Art handelte, so müßte man sie in der Nachbarschaft der Gattung *Sym-*

metrischema unterbringen. Eine spezielle Frage stellen die Gattungen *Lutilabria* (*lutilabrella*), *Sautereopsis* (*terrestrella*) und *Agonochaetia* (*incredibilis*) dar (Fig. 6, 3, 4). Während *Lutilabria lutilabrella* als eine isoliert stehende, aber von den scrobipalpoiden Gnorimoschemini einwandfrei abteilbare Art interpretiert werden kann (was vor allem die Genitalien eindeutig beweisen — Abb. 19), ist die phylogenetische Stellung von *Sautereopsis terrestrella* und *Agonochaetia incredibilis* sehr schwer deutbar. Sie weisen beide die für die jüngeren scrobipalpoiden Gnorimoschemini typische Verlängerung der männlichen Genitalien (bes. den langen schlanken Saccus, Reduktion der Gnathos—Abb. 21, 22) auf, so daß sie bes. den Verhältnissen bei der Gattung *Caryocolum* s. lat. ähnlich sind. Auch ihre Verbreitung in den Alpen und in anderen westpalaearktischen Gebirgen steht in gutem Einklang mit dieser Voraussetzung. Doch handelt es sich um relikte und seltene Tiere mit einem sehr engen Areal, so daß die einzige mögliche Erklärung naheliegt: daß es sich um parallel mit den Urformen der heutigen Gat-



Karte 2: Die geographische Verbreitung der ephysteriden Gnorimoschemini mit den wichtigsten Speziationsräumen und den wahrscheinlichen Artenzahlen. Gleichzeitig sind die möglichen Wanderwege dargestellt.

tung *Caryocolum* entstandene Arten handelt, die in der weiteren Evolution keine erfolgreichen Typen repräsentierten, sodaß die entsprechende ökologische Nische von den sich weiter entfaltenden *Caryocolum*-Arten ausgefüllt wurde, während diese Arten weiter von den jüngeren scrobipalpoiden Gnorimoschemini divergierten. Dabei kam es bei diesen monotypischen Gebirgsgattungen unabhängig zu einer offenbaren Konvergenzerscheinung, nämlich zur Bildung von paarigen periphallischen parabasalen Gebilden, die unabhängig bei den nicht näher verwandten Gattungen *Pogochaetia* (*ocymoidella*), *Sautereopsis* (*terrestrella*) und *Agonochaetia* (*incredibilis*) auftreten. Die letzte monotypische altweltliche Gattung der Gnorimoschemini wird von der Art *Synthesiopalpa fornacaria* repräsentiert. Sie stellt eine eigenartige südafrikanische Gnorimoschemine dar. Obzwar sie eine monotypische Gattung ohne verwandtschaftliche Beziehungen zu den übrigen Gruppen der Gnorimoschemini (Abb. 24) ist, kann diese ihre heutige Stellung nur scheinbar sein. Es sollte nicht ausgeschlossen werden, daß eine bessere Erforschung der südafrikanischen Gnorimoschemini die Lösung ihrer Beziehung zu dieser Gruppe bringen wird. Nach meiner Meinung ist diese Art in diesem Sinne mit den einsam stehenden und offenbar isolierten neotropischen Arten der Tribus Gnorimoschemini vergleichbar, und ihre Entstehung wäre durch die für die meisten Gnorimoschemini ganz neuen Umweltbedingungen der südlichen Aethiopia erklärbar. Die Aethiopia muß für die Tribus ein spezielles Entfaltungszentrum darstellen, in dem die Bildung ganz neuer Qualitäten zu erwarten ist. Wir können also im Rahmen der altweltlichen Gnorimoschemini nur einen großen in der palaearktischen Region autochthonen stammesgeschichtlichen Zweig dieser Tribus unterscheiden: die scrobipalpoiden Gnorimoschemini mit drei größeren Gruppen, die gleichzeitig als drei Linien eines Zweiges der Tribus dargestellt werden sollten: die eigentlichen scrobipalpoiden Gattungen (mit der Gattung *Scrobipalpa*, *Scrobipalpopsis* und *Sattleria* — Fig. 1, 2, 5, 7, 8), die ephysteriden Gattungen (*Ephysteris* und ihre Untergattungen *Ephysteris* s. str., *Opacopsis* und *Ochrodia*, *Phloecesis*, *Megalocypha* und *Vladimirea* — Fig. 11—18) und die caryocoliden Gattungen (*Caryocolum*, *Cosmardia*, *Pogochaetia* (Fig. 19, 20, 22), teilweise auch *Lutlabria*, *Sautereopsis* und *Agonochaetia* — Fig. 3, 4, 6). Gänzlich aus dem Rahmen dieser Zweige fallen die monotypischen Gattungen *Tila* (*capsophilella*) und *Synthesiopalpa* (*fornacaria*). Während die erste wohl eine altertümliche Reliktart darstellt, ist die zweite eine wohl für Südafrika endemische und dort entstandene jüngere Gattung. Die nächste sehr wichtige Schlußfolgerung unserer phylogenetischen Erwägungen bringt der morphologische Vergleich der Genitalien aller scrobipalpoiden Gattungen. Es ist die weitgehende Bestätigung der Bergmann'schen Regel: es wirkt nämlich sehr auffallend, daß die Hochgebirgsformen [bes. aus der Gattung *Scrobipalpopsis* und *Sattleria* (*dzieduszyckii*)] durch mächtige und plumpe Genitalien charakterisiert sind (Abb. 6), während mehrere *Scrobipalpa*-Arten eine Tendenz zum graziilen Bau der Genitalien (Abb. 2) und sogar zum „Schlankwerden“ aufweisen. Diese Tendenz entfaltet sich dann weitgehend bei den Halbwüstenarten der ephysteriden Gnorimoschemini und teilweise auch bei den südlichen *Caryocolum*-Arten. Die in Nordeuropa vorkommenden Arten der *Caryocolum huebneri*-Sektion (vergleiche Klimesch, 1953—1954) haben wieder (sekundär) plumpe Genitalien mit

einem auffallend breiten und mächtigen Saccus und Vinculum (*Caryocolum hübnéri* und *C. knaggsiellum*). In der nearktischen Fauna sind die scrobipalpoiden Gnorimoschemini durch die holarktische Reliktgattung *Scrobipalopsis* und in der südlichen Nearktis durch die scrobipalpoide monotypische Gattung *Exceptia (neopetrella)* vertreten. Die Entstehung dieser morphologisch mit den ephysteriden Gnorimoschemini konvergierenden Art kann auf dieselben Faktoren wie bei den palaearktischen ephysteroiden Gnorimoschemini zurückgeführt werden: die Wiederspiegung des Bergmann'schen Phänomens (Verlängerung und das „Schlankwerden“ der scrobipalpoiden Genitalien).

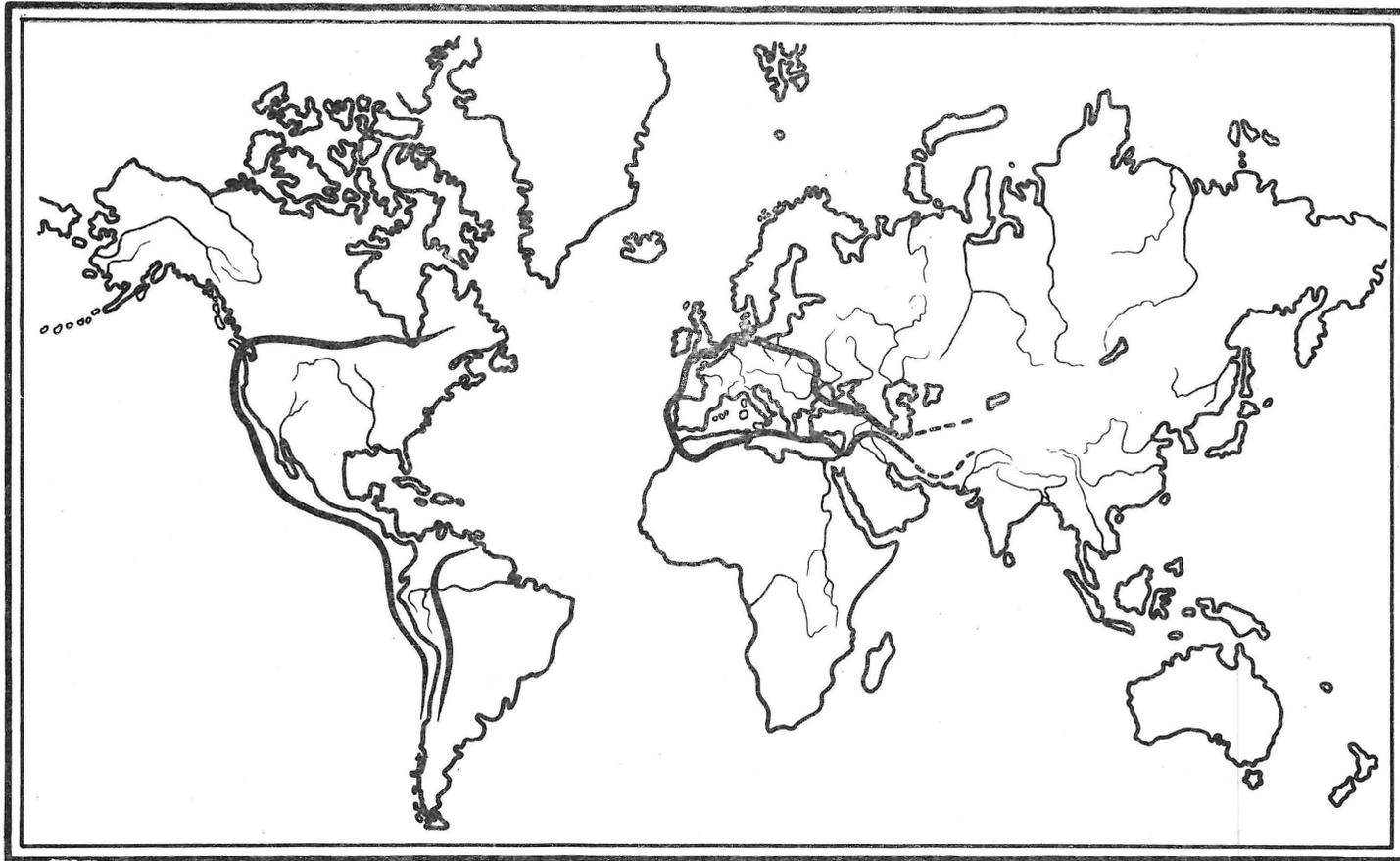
2. Die scrobipalpuloiden Gattungen

Die scrobipalpuloiden Gnorimoschemini bilden einen vorwiegend nearktischen Zweig der Tribus. Die Gattung *Scrobipalpula* s. str. muß teilweise als Vikarianzgruppe und Vertreter der Gattung *Scrobipalpa* in der Neuen Welt eingeschätzt werden. Von ihrer phylogenetischen Abwandlung von den scrobipalpoiden Gnorimoschemini zeugt vor allem die auffallende schaumartige Struktur in der Umgebung des Ostium bursae (Abb. 53, 54), und auch die männlichen Genitalien (Abb. 45—46) deuten auf eine nahe Verwandtschaft mit den Gattungen *Scrobipalpa* und *Scrobipalopsis*. Qualitativ von den eigentlichen scrobipalpoiden Gnorimoschemini stark unterschiedliche Merkmale dieser Gattung sind die breit bogenförmige Krallen der Gnathos, die Verkümmern der Basalfortsätze der Valven zu zäpfchenförmigen Gebilden und die vorgezogene Vorderkante des 8. weiblichen Sternits hinter dem Ostium bursae. Es entsteht dabei die Frage, warum auch diese Gruppe nicht direkt zu den scrobipalpoiden Gelechiidae gestellt wird. Wenn diese Gattung nur durch die äußerst homogenen Arten des holarktischen (nearktisch-westpalaearktischen) *Scrobipalpula psilella-henshawiella*-Komplexes repräsentiert würde, müßte man eine derartig artenarme und homogene Gruppe sicher zu den scrobipalpoiden Gnorimoschemini stellen. Doch bewies schon meine Revision der neuweltlichen Gnorimoschemini (Povolný, 1966), daß die Gattung *Scrobipalpula* in der nearktischen bis neotropischen Region durch ungefähr 15 mit der generisch typischen Form *Scrobipalpula psilella* kongenerische Arten vertreten ist. Zu diesen treten noch weitere 5 Formen, die ich teilweise von der Gattung *Scrobipalpula* s. str. vorläufig subgenerisch abgetrennt habe. Ich bin aber überzeugt, daß es sich um Vertreter selbständiger Gattungen des scrobipalpuloiden Komplexes handelt. Diese Arten weisen nämlich außer den typisch scrobipalpuloiden Merkmalen (siehe oben) zahlreiche weitere auf, die von einem tiefen Differenzierungsprozeß (Abb. 47, 48) der ganzen Gruppe in den westlichen Gebirgen Südamerikas zeugen. Dabei ist klar, daß diese zur Zeit bekannten Arten wahrscheinlich nur einen Teil der dort wirklich lebenden scrobipalpuloiden Gnorimoschemini darstellen. Daher muß man die Gattung *Scrobipalpula* s. lat. als einen sich in der Neuen Welt reichlich differenzierenden, morphologisch, ökologisch und zoogeographisch selbständigen Entwicklungszweig im Rahmen der Tribus einschätzen. Von diesem Differenzierungsprozeß zeugt teilweise auch die Existenz einer derart morphologisch und ökologisch vom Rahmen der Tribus abweichenden und dabei (wie dies das Signum bursae der weiblichen Genitalien sehr deutlich beweist) nachweisbar scrobipalpuloiden Gattung, wie *Keiferia (lycopersicella)* (Abb. 50, 56). Während also die offenbar mehr alter-



Karte 3: Die geographische Verbreitung der caryocoliden Gnorimoschemini mit dem wahrscheinlichen Entfaltungszentrum der Gattung *Caryocolum* in den Alpen mit den approximativen Artenzahlen und mit den möglichen Ausstrahlungsrichtungen. Beispiel einer besonders jungen Gruppe der Tribus Gnorimoschemini.

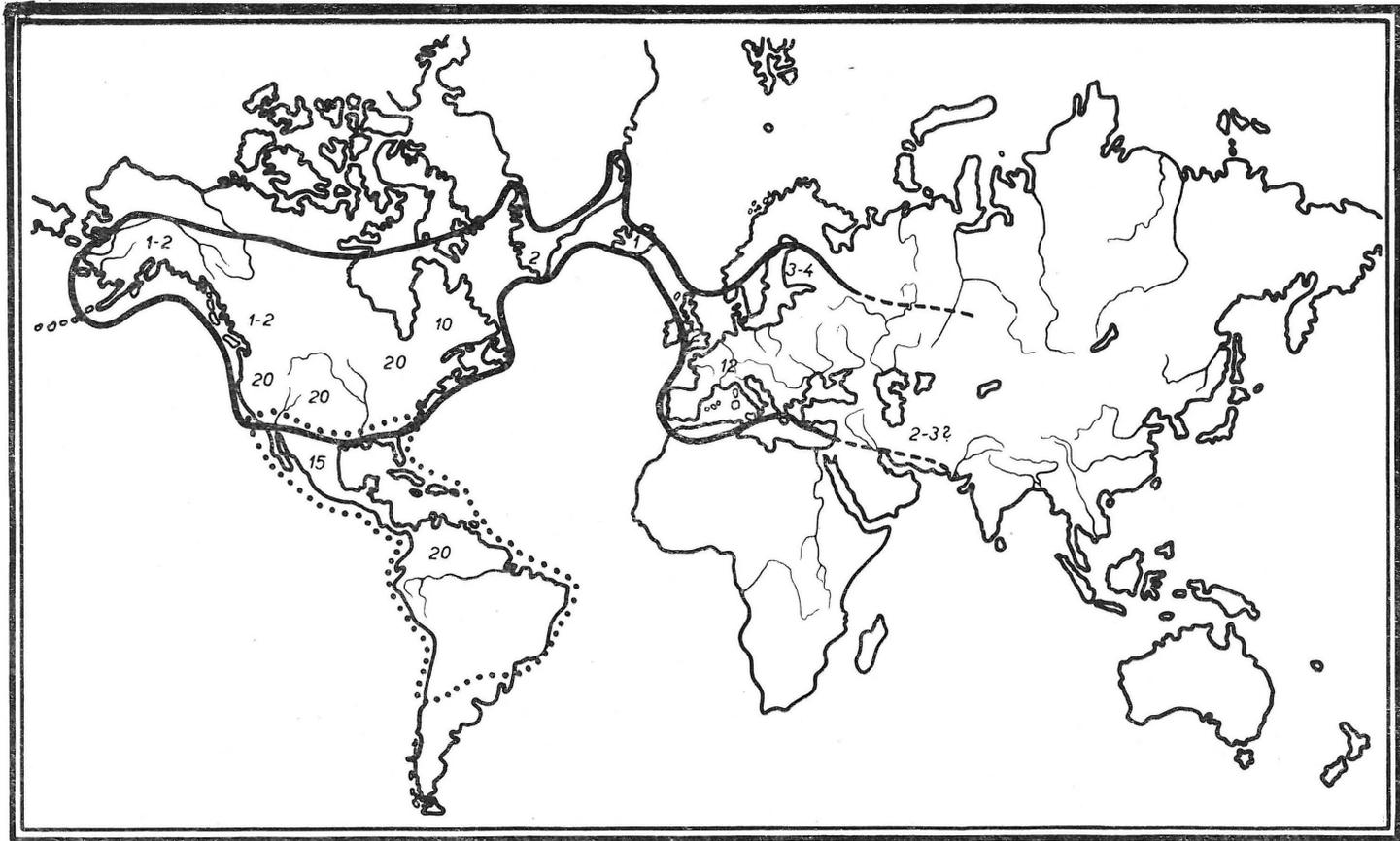
tümlichen Formen der Gattung *Scrobipalpula* s. str. (der westpalaearktisch-nearktische Komplex von *Scr. psilella-henshawiella*) den scrobipalpoiden Gnorimoschemini (Fig 7, 8, 9, 10) noch ähnlich sind, weisen die rein nearktischen und hauptsächlich die südnearktischen und die neotropischen Formen dieser Gattung derartige morphologisch-ökologische Umwandlungen auf, daß wir diesen ganzen Komplex höherer Taxone als eine phylogenetisch offenbar unabhängige phylogenetische Linie der Tribus betrachten müssen, deren tiefer Differenzierungsprozeß zur Bildung einer Reihe morphologisch vom Rahmen der Tribus stark divergierender Formen führt. Bei der Gattung *Keiferia* ist dieser Prozess mit einer tropischen Spezialisierung auf die Solanaceae verknüpft, wobei zwischen manchen Populationen von *Keiferia lycopersicella* im Zusammenhang mit ihrer tropischen Abhängigkeit von verschiedenen (wildwachsenden oder kultivierten) Solanaceae Andeutung von Sterilitätsbarrieren auftreten. Der Übergang der sonst an die Asterales-Compositae (welche wohl die älteste und allen altertümlichen Gruppen der Gnorimoschemini gemeinsame Futterpflanzengruppe darstellen dürften) gebundenen primitiveren scrobipalpuloiden Gnorimoschemini zu den endemischen neuweltlichen Solanaceae (vor allem *Solanum*) machte sich wahrscheinlich auch bei der Gattung *Phthorimaea* geltend. Diese Gattung dürfte aus mehreren ausschließlichen an die Solanaceae gebundenen Arten bestehen. Sie ist nach meiner Meinung ebenfalls von den scrobipalpuloiden Gnorimoschemini morphologisch ableitbar, was die oben gebogenen abgeflachten Valvae, die membranöse Gnathos, der hufeneisenförmige kurze Saccus, der lange schlanke Aedoeagus und vor allem die weiblichen Genitalien mit ihrer auffallend ausgedehnten schaumförmigen Struktur und mit dem vorgezogenen Vorderande des 8. Sternites anzudeuten scheinen (Abb. 49, 55). Doch trennte sich diese Gruppe schon zeitig von den sich weiter unabhängig differenzierenden scrobipalpuloiden Gnorimoschemini. Die Stellung der Gattung *Tildenia* bleibt noch unsicher, ich möchte sie aber trotzdem eher den scrobipalpuloiden als den äußerst homogenen gnorimoschemoiden Gnorimoschemini (Vergl. Fig. 9, 10, 27, 28) angliedern, weil im Rahmen der scrobipalpuloiden Gnorimoschemini eine deutliche morphologische Divergenz besteht, die selbst die Entstehung solcher anomaler Gruppen wie *Tildenia* im Rahmen der Tribus möglich macht. Dagegen sind die Gattungen *Gnorimoschema* und *Symmetrischema* so einheitlich gebaut, daß eine etwicklungsgeschichtliche Beziehung zu der Gattung *Tildenia* höchst unwahrscheinlich erscheint. Die altertümlichen scrobipalpuloiden Gnorimoschemini (Fig 9) (der holarktische Artkomplex) sind Asterales-Minierer mit Neigung zu einer breiteren Polyphagie (z. B. auch Rosaceae, Scrophulariaceae), während bei den stark spezialisierten und wahrscheinlich jüngeren Gattungen (*Keiferia*, *Tildenia*, *Phthorimaea* — Fig. 27, 28) die neuweltlichen Gattungen der Solanaceae (vor allem *Solanum*) überwiegen dürften. Das beträchtliche (wenigstens spätplioäne) Alter der *Scrobipalpula-psilella-henshawiella* Gruppe deutet die nearktisch-(west) palaearktische Verbreitung dieses Komplexes an, doch sind diese Arten außer in den Gebirgen auch in niederen Lagen Europas und Nordamerikas verbreitet, so daß dieser Artkomplex wahrscheinlich entwicklungsgeschichtlich jünger ist als z. B. die altertümliche und wesentlich ähnlich verbreitete aber mehr montane Gattung *Scrobipalopsis*.



Karte 4: Die geographische Verbreitung der scrobipalpoiden Gnorimoschemini. Die Artenzahlen sind nicht angegeben, weil sie auch schätzungsweise in der südnearktischen und bes. in der neotropischen Region zur Zeit kaum feststellbar sind. Die altweltlichen Formen müssen noch experimentell-taxonomisch untersucht werden.

3. Die gnorimoschemoichen Gattungen

Die gnorimoschemoiden Gattungen, *Gnorimoschema* Busck und *Symmetrischema* Povolný, sind eine homogene und wohl sehr altertümliche Gruppe der Tribus. Entwicklungsgeschichtlich am ältesten dürften die zwei relikten holarktischen und teilweise boreoalpiner Arten — *G. valesiellum* und *G. nordlandicolellum* sein, die in den nördlichen Teilen der westpalaearktischen und der nearktischen Region oder in ihren Gebirgen vorkommen. Diesen am nächsten stehen an erster Stelle die papaearktischen *Gnorimoschema*-Arten, die habituell (mit Ausnahme einer kleinen und sekundär habituell stark vereinfachten Art aus den Gebirgen von Iran und Afghanistan) grösstenteils die typische gnorimoschemoide Punktzeichnung aufweisen (*G. streliciellum* — *valesiellum* — Gruppe) (Fig. 23). Die Mehrzahl dieser Arten neigt zum endemischen Auftreten. Dagegen sind die meisten nordamerikanischen Arten der Gattung *Gnorimoschema*, die genitalienmorphologisch mit den (west)palaearktischen Arten der Gattung weitgehend konform sind, habituell (Fig. 24, 25) und auch ökologisch (Photo 2,3) stark verändert. Sie stellen nicht nur die größten, sondern auch hinsichtlich ihrer Flügelmorphologie (Form und Zeichnung) die am weitesten fortgeschrittenen Gnorimoschemini (Fig. 25) dar, was durch ihre spezielle Oekologie (Stengelgallenerzeuger) noch betont wird. Manche dieser Arten haben sich dieser endogenen Lebensweise so angepaßt, daß sie ihre Gallen sogar an den unterirdischen Teilen der Futterpflanzen hervorbringen (*G. subterraneum*). Diese modernen nearktischen *Gnorimoschema* — Arten sind auch zoogeographisch von ihren (west) palaearktischen Vikarianten stark unterschiedlich, weil sie meist mehr verbreitet sind und nicht so endemisch beschränkt auftreten, wie die letzteren. Im Süden der nearktischen Region kam es offenbar zu einem stärkeren Differenzierungsprozess der Gattung *Gnorimoschema*, wodurch einige isoliert stehende *Gnorimoschema*-Arten mit stark veränderten, aber immerhin deutlich gnorimoschemoiden männlichen Genitalien (Abb. 58, 59) entstanden, während sich die Weibchen selbst solcher spezialisierter Formen eine starke morphologische Konformität mit den generisch ganz typischen nördlichen Arten bewahren konnten (Abb. 61, 62). Durch den Uebergang solcher südlicher gnorimoschemoider Formen zur Familie Solanaceae dürfte die Entstehung der *Symmetrischema*-Arten bedingt sein. Diese Arten sind vorwiegend südnearktisch bis neotropisch verbreitet. Während manche von ihnen noch typisch gnorimoschemoide weibliche Genitalien haben (z. B. *Symmetrischema plaesiosema* — Abb. 63), neigen die weiblichen Genitalien der südlichsten *Symmetrischema*-Arten zum Verlust (Reduktion) des Signum bursae (Abb. 64). Es können also im Rahmen der sonst stark homogenen gnorimoschemoiden Gnorimoschemini zwei evolutionelle Linien unterschieden werden. Die holarktische Gattung *Gnorimoschema*, in deren Rahmen wir dreierlei entwicklungsgeschichtliche Tendenzen unterscheiden können: einerseits die sehr homogenen altertümlichen Arten von Reliktcharakter mit dem Schwerpunkt in den Gebirgen und nördlichsten Breiten der Holarktis (Fig. 23). Die mit ihnen offenbar verwandten, aber sekundär sich weiter entfaltenden plastischen nordamerikanischen Gallenerzeuger der *gallaesolidaginis*-Gruppe (Fig. 25), unter denen offenbar kryptische Arten existieren. Und die von diesen zwei Gruppen genitalmorphologisch



Karte 5: Die geographische Verbreitung der Gattungen *Gnorimoschema* (dicke Linie) und *Symmetrischema* (gepunktete Linie) der gnorimoschemoiden Gnorimoschemini. Beispiel einer besonders altertümlichen natürlichen Gruppe dieser Tribus. Die Verbreitung von *Gnorimoschema* deutet die terziäre kontinentale Verbindung Nordwesteuropas mit Nordostamerika an. Die Gattung *Symmetrischema* ist offenbar eine neotropische Vikariante von *Gnorimoschema*. Die wahrscheinlichen Artenzahlen sind angegeben.

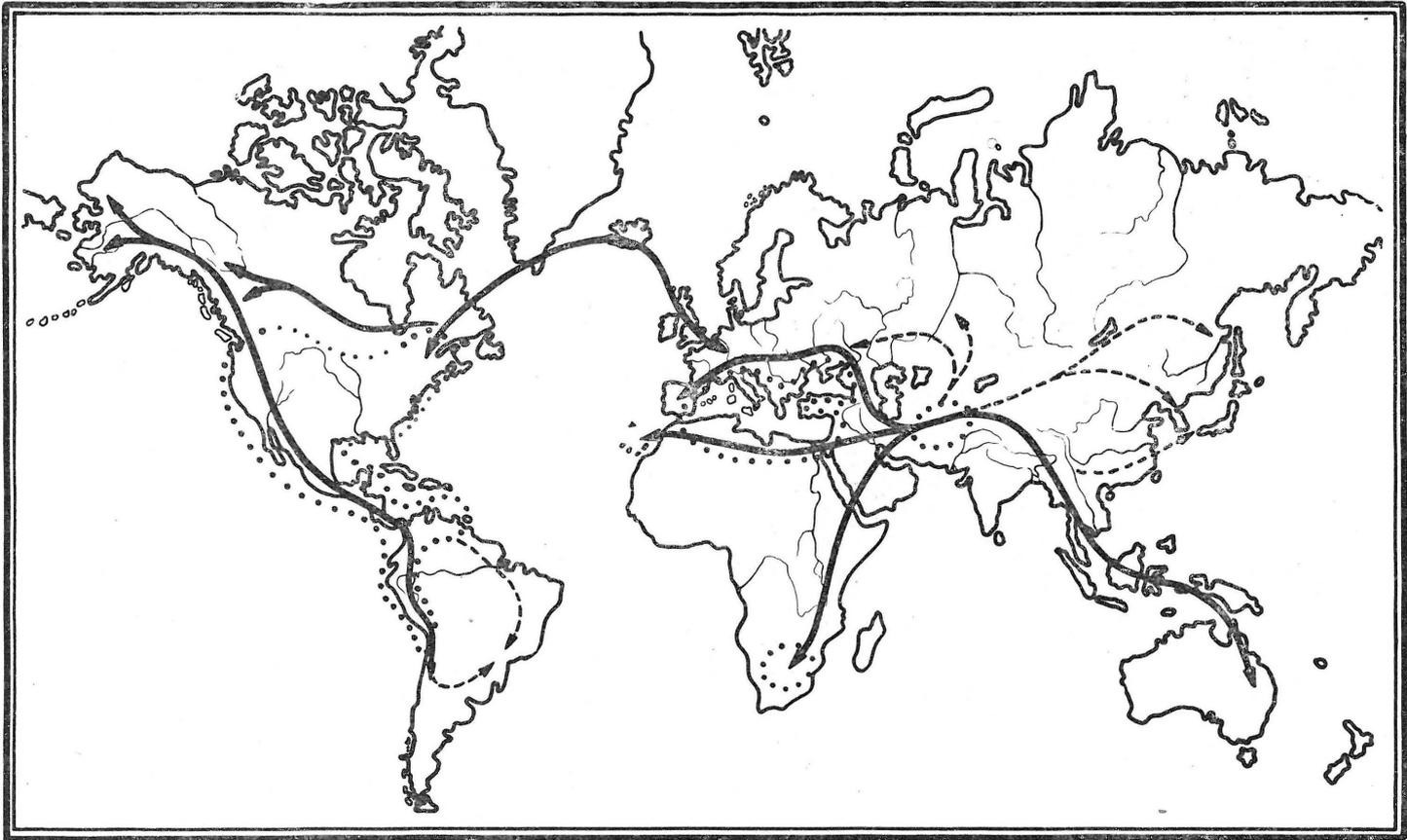
divergierenden südnearktischen Arten bilden die dritte Gruppe (Fig. 24, Abb. 58, 59). Die zweite evolutionelle Linie der gnorimoschemoiden Gnorimoschemini stellen die jüngeren *Symmetrischema*-Arten dar, die im sekundären Entfaltungszentrum der wärmeren Zonen der Neuen Welt unter gleichzeitiger trophischer Anpassung an die Solanaceae entstanden, die ihre morphologische Isolierung und Divergenz von den an die Asterales (Compositae) gebundenen *Gnorimoschema*-Arten weiter (Fig. 26, Abb. 60, 63, 64) unterstützt.

Im Rahmen der Tribus Gnorimoschemini können zusammenfassend drei große entwicklungsgeschichtlich bedingte Zweige unterschieden werden:

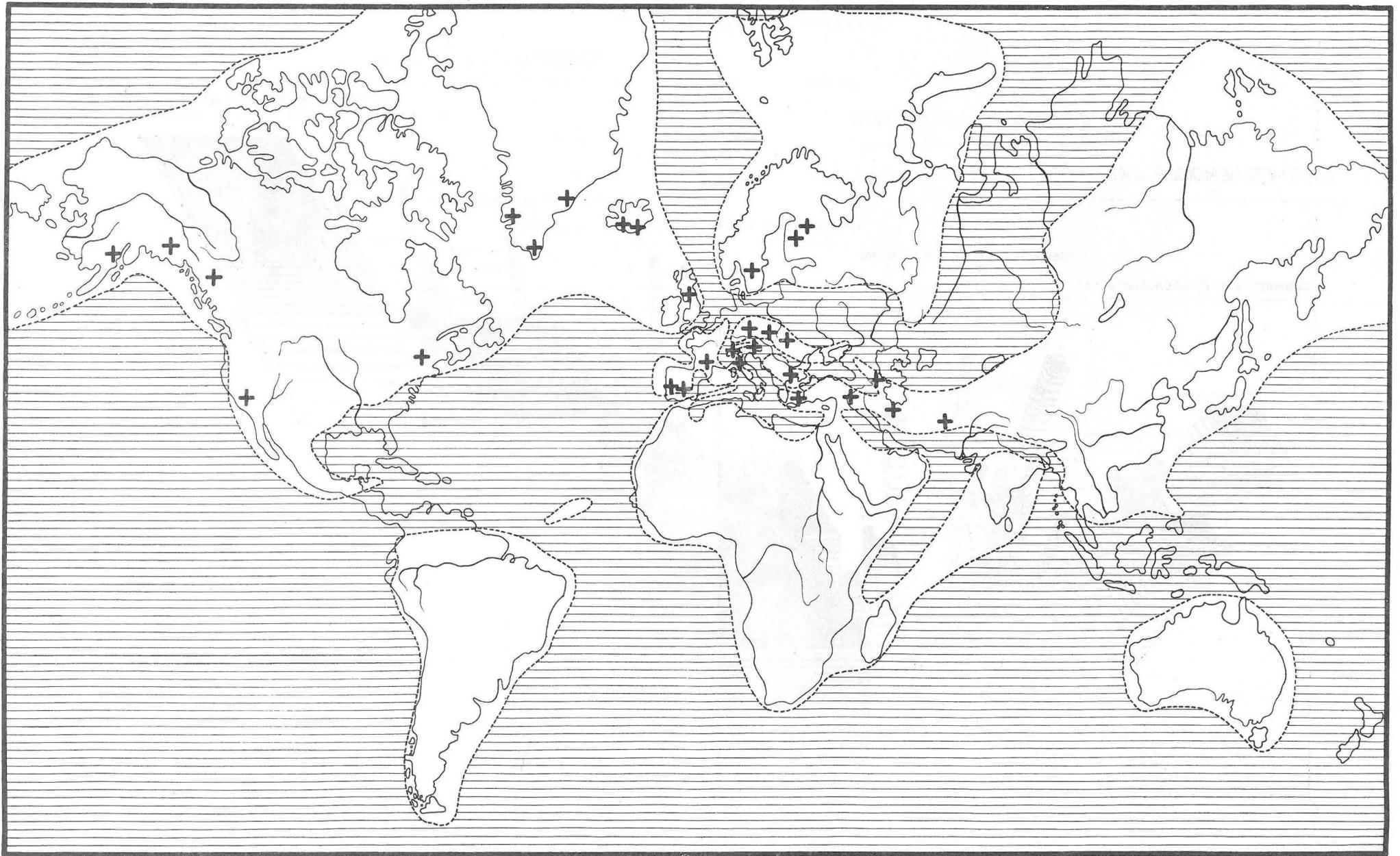
a) Die vorwiegend südwestpalaearktischen scrobipalpoiden Gattungen *Scrobipalpa*, *Ephysteris*, *Vladimirea* und *Caryocolum*, mit einigen kleineren bis monotypischen Gattungen, die aus ihrem natürlichen genetischen Zentrum im Raume des (östlichen) Mediterraneums und der Halbwüsten östlich von diesem Raume besonders in die südaethiopische Region (über die Gebirge Ostafrikas) und im beschränkten Masse auch in die orientalische (*Scrobipalpa* und *Ephysteris*) und nearktische (*Caryocolum*) Region ausstrahlen (Karte 1). Die altertümlichste Gruppe der scrobipalpoiden Gnorimoschemini ist die holarktisch-montane Gattung *Scrobipalpopsis* (Karte 7) mit äußerst primitiven Merkmalen. Die jüngeren Gattungen der scrobipalpoiden Gnorimoschemini (*Ephysteris*, *Vladimirea* und *Caryocolum*) (Karte 3) in der (west)-palaearktischen Region und *Exceptia* in der nearktischen Region sind morphologisch durch die auffallende Verlängerung aller Genitalien charakterisiert, was als eine Anpassung an die südlichen geographischen Breiten im Sinne der Bergmann'schen Regel erklärt werden kann. Ökologisch können diese Gattungen durch den Uebergang von den ursprünglichen Futterpflanzen der scrobipalpoiden Gattungen (vorwiegend Asterales-Compositae) auf die jüngeren Zygophyllaceae und Silenales-Caryophyllaceae charakterisiert werden.

b) Die vorwiegend nearktischen scrobipalpoiden Gattungen *Scrobipalpa*, *Phthorimaea* und *Keiferia* mit einigen kleineren Gruppen. Die ziemlich ursprüngliche Gattung *Scrobipalpa* besteht aus zwei evolutionellen Artengruppen: Aus der äusserst homogenen und offenbar älteren *Scrobipalpa psilella-henshawii*-Gruppe, die vorwiegend holarktisch submontan bis montan verbreitet und trophisch an die Asterales-Compositae gebunden ist (Karte 4). Aus der heterogenen Gruppe von südnearktischen bis neotropischen Arten, die teilweise hoch in die Kordilleren steigt unter gleichzeitigem Übergang auf Scrophulariaceae. Dieser Gattung dürften in der Vergangenheit noch weitere Gattungen (*Keiferia*, *Phthorimaea* und möglicherweise auch *Tildenia*) in verschiedenen Zeitabständen entsprungen sein, die sich heute unabhängig an den Solanaceae entwickeln (Karte 4, 6).

c) Die vorwiegend nearktischen gnorimoschemoiden Gattungen *Gnorimoschema* und *Symmetrischema*. Von diesen ist *Gnorimoschema* teilweise holarktisch (Karte 5). Diese holarktischen Arten sind teilweise sehr altertümlich mit einer Neigung zu Endemismen und zum disjunkt boreoalpiner Auftreten sowohl in der (west)palaearktischen als auch in der nearktischen Region. Die rein nearktischen *Gnorimoschema*-Arten (Karte 5) sind entweder morphologisch sehr homogen, aber ökologisch sehr plastisch und modern (Gallenerzeuger), oder morphologisch stark differenziert (im Südteil der nearktischen Region) und

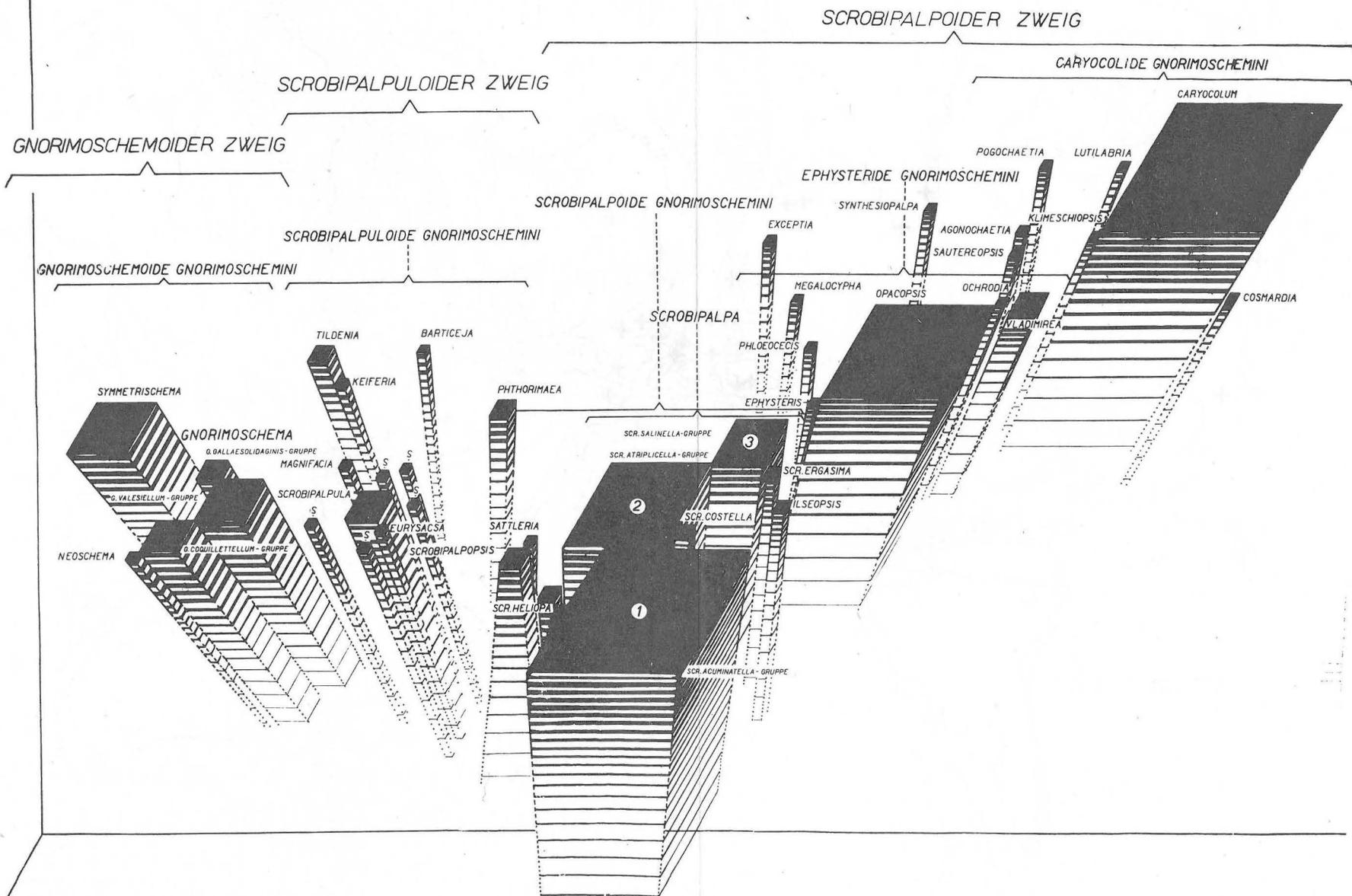


Karte 6: Die geographische Verbreitung der Tribus Gnorimoschemini mit den vermutlichen Entfaltungsräumen der einzelnen Gruppen (durch gepunktete Bezirke dargestellt). Dieses Verbreitungsbild zeugt vom überwiegend tertiären Alter der wichtigsten Gruppen dieser Tribus. Für die palaearktische Fauna der Tribus scheint dabei vor allem das iranisch-afghanische Entfaltungszentrum und der breitere pontomediterrane Raum entscheidend zu sein. In der Neuen Welt verlief die Artbildung in beträchtlich größeren Räumen. Dies scheint einer der wichtigsten Faktoren zu sein, welcher die relativ größere Homogenität der altweltlichen gegenüber der Heterogenität der neuweltlichen Gnorimoschemini erklären dürfte (vergl. das phylogenetische Schema).



Karte 7: Das heutige Vorkommen von ausgesprochen altertümlichen, oder streng endemischen Gnorimoschemini (Gattungen *Scrobipalopsis* und *Gnorimoschema* – dargestellt durch die Kreuze) und deren Konfrontation mit der vorausgesetzten Lage der Kontinente und Meere im Oligozän und mit den heutigen Kontinenten. Dieses Verbreitungsbild deutet einerseits das beträchtliche Alter der primitivsten Gnorimoschemini an und andererseits zeugt es von der Berechtigung der theoretisch vorausgesetztes-kontinentalen Verbindung Europas und Amerikas und von der Existenz der Tyrrhenin, Ägeis und der alpin-karpathischen terziären Insel in der Tethys. Das Vorkommen der sog. boreoalpinen Formen in Fennoskandien ist auf die postglaziale Wanderung zurück zu führen.

GNORIMOSCHEMINI



Schema: Versuch einer schematischen Darstellung der heutigen Kenntnis der phylogenetischen Beziehungen und gleichzeitig des natürlichen Systems der Tribus Gnorimoschemini. Alle bekannten natürlichen Gruppen der Tribus sind durch viereckige Säulen dargestellt, welche theoretisch in einer Ebene durchgeschnitten sind. Die ältesten Gruppen sind im Zentrum des Schemas um die altertümliche Gattung *Scrobipalopsis* versammelt. Die jüngsten Gruppen (*Caryocolum* und *Symmetrischema*) befinden sich divergierend auf den beiden Seiten. Die theoretisch notwendige Voraussetzung des Durchschnittes in einer Ebene mußte aus Gründen der Anschaulichkeit teilweise gestört werden.

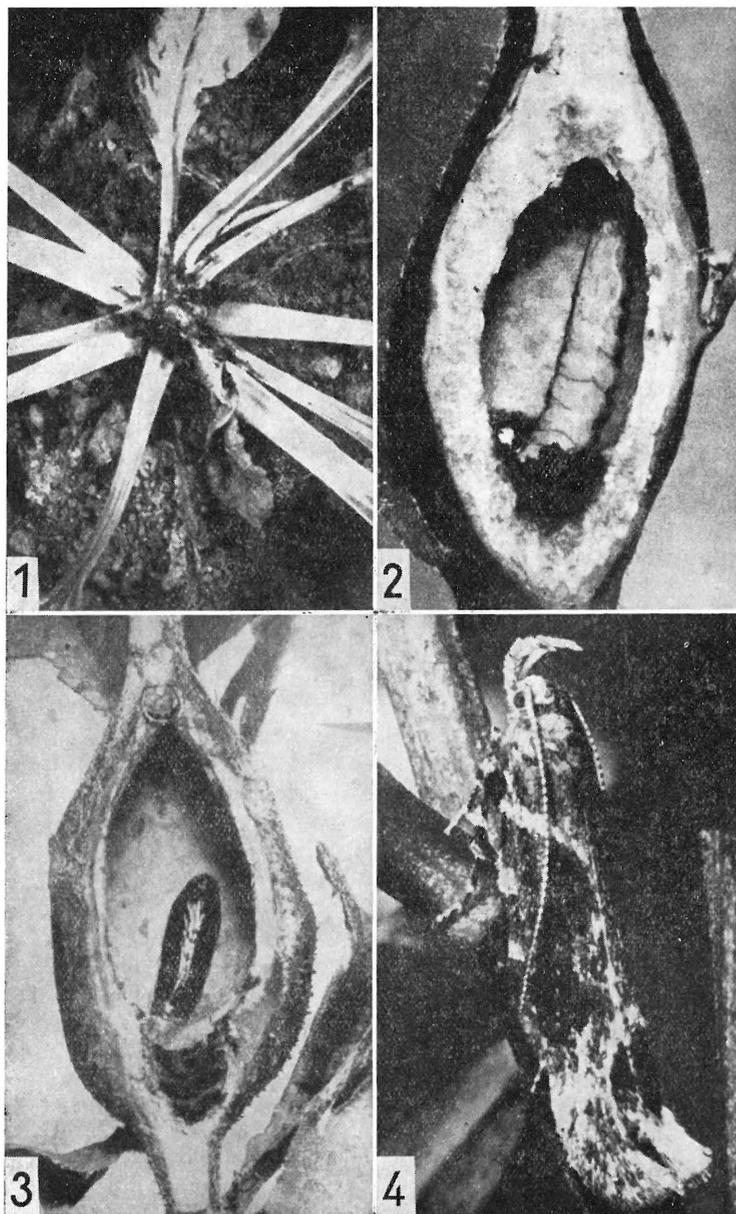
Die Nummern, 1, 2 und 3 bezeichnen die drei wichtigsten natürlichen Gruppen der Gattung *Scrobipalpa*.

ökologisch fixiert. Die Futterpflanzen dieser Gattung sind Asterales-Compositae. Die Gattung *Symmetrischema* ist eine südnearktisch-neotropische, mit *Gnorimoschema* verwandte, an die Solanaceae gebundene Gruppe (Karte 5).

Ausser diesen drei Gruppen dürfte besonders in den Hochgebirgen der neotropischen Region und teilweise auch in der südaethiopischen Region noch die Existenz von äußerst stark isolierten Gnorimoschemini erwartet werden, die von allen drei Gruppen abgeleitet werden könnten. Sowohl im Rahmen der scrobipalpoiden, als auch im Rahmen der scrobipalpuloiden und gnorimoschemoiden Gelechiidae machen sich einige gemeinsame evolutionelle Tendenzen geltend. Dies ist vor allem der Übergang von den älteren Asterales (Compositae) auf die jüngeren Nahrungspflanzenfamilien wie Chenopodiaceae (*Ephysteris*, *Vladimirea*). Besonders auffallend wirkt dabei der Umstand, dass bei allen drei Entwicklungslinien und offenbar voneinander unabhängig (in der Alten als auch in der Neuen Welt) auch die Solanaceae besonders den entwicklungsgeschichtlich jüngeren Gruppen als Nahrungspflanzen dienen. Bei den neuweltlichen scrobipalpuloiden wie auch gnorimoschemoiden Gnorimoschemini ist das fast eine Regel, wobei es eben die Solanaceae-Minierer sind, die nicht nur eine historisch explosive Artbildung aufweisen, die zum Entstehen der heutigen höheren Taxone (Gattungen *Symmetrischema*, *Keiferia*, *Tildenia*) geführt hat, sondern die sich auch heute noch teilweise im Artbildungsprozess befinden (z. B. *Keiferia lycopersicella*). Die zweite Tendenz ist besonders im Habitus (Flügelzeichnung) der Falter auffallend. Während nämlich allen primitiveren Formen der drei Linien der Tribus Gnorimoschemini die mehr oder weniger einfache Punktzeichnung (die wohl besonders bei der Gattung *Scrobipalopsis* sehr ursprünglich sein dürfte) gemeinsam ist, beobachten wir bei den jüngeren Arten der Tribus eine unabhängige Tendenz zur Bildung von longitudinalen Zeichnungslinien teilweise im Einklang mit dem Verlauf der longitudinalen Flügelnervatur (z. B. bei den *Ephysteris*-Arten, bei manchen *Symmetrischema*-Arten). Bei der Gattung *Gnorimoschema* und teilweise auch bei *Symmetrischema* tauchen ganz neue und offenbar stark sekundäre Flügelzeichnungen auf, wobei sich teilweise auch die Flügelform (die sichelförmige Spitze der *G. gallaesolidaginis*-Gruppe) ändert. Die Mehrzahl der Gnorimoschemini sind ziemlich schmalflügelige Formen, was wohl mit ihrem ökologischen Charakter (Halbwüsten- bis Steppentiere) zusammenhängt. Die entwicklungsgeschichtlich ältesten Gebirgsarten, wie *Scrobipalopsis*, sind auffallend breitflügelige Tiere. Diese Breitflügeligkeit tritt auch bei anderen Gebirgsformen (*Sautereopsis terrestrella*), oder bei sehr modernen nordamerikanischen *Gnorimoschema*-Arten auf. Die breitflügeligen Formen sind also einerseits alte Gebirgsarten, oder im Gegenteil junge und moderne Arten der milderen Zone der nearktischen Region, die aber an die bunte Vegetation der Wiesen und lichten Wälder, nicht an die xerothermen Biotope, gebunden sind. Auch in der Flügelform macht sich also die Bergmann' - Allen'sche Regel geltend.

Zusammenfassung

Die Tribus Gnorimoschemini erwies sich als eine äußerst charakteristisch und selbständig geprägte Gruppe im Rahmen der Familie Gelechiidae. Obzwar die reichlichste Entfaltung ihrer einzelnen Zweige in den ariden Steppen und Halbwüsten der



Photoaufnahmen: 1 — Das Fraßbild von *Scrobipalpa ocellatella* im Herzchen einer Zuckerrübe als Beispiel einer relativ primitiven Weise des oberflächlichen Fraßes. Der Fraß beginnt als eine Mine, aus welcher die Raupe gangweise in den Blattstiel übergeht. Der Gang wird zeitweise verlassen, wie die Raupe neue Pflanzenteile befallt. Dabei werden besonders die jungen Blätter des Herzchens bevorzugt. Die Larven können sich

Subtropen und Tropen der Alten und der Neuen Welt (vorwiegend in den Subtropen der westpalaearktischen und in der nearktischen Region) nachweisbar ist, sind die altertümlichsten Gruppen der Tribus, vor allem die Arten der Gattung *Scrobipalpopopsis* und teilweise auch *Gnorimoschema*, vorwiegend holarktisch verbreitete teilweise boreoalpine (Hochgebirgs) Formen. Diese Arten haben auch die morphologisch, sowohl habituell als auch im Genitalienbau, offenbar primitiven Merkmale (sehr einfache Punktzeichnung, plumpe gedrungene Genitalien). Es muß sich in diesem Falle um ziemlich alte Lepidopterypentypen handeln, deren heutige Existenz und Verbreitungsareale die im Terziär (Pliozän) vorausgesetzte kontinentale Verbindung Nordeuropas und Nordamerikas weitgehend bestätigt. Für die weitere Geschichte der Tribus der beiden Regionen (sowohl der palaearktischen, als auch der nearktischen) scheinen vor allem die ariden Gebiete der Subtropen wichtig zu sein. Wo die Angehörigen der Tribus auch in der tropischen Zone vorkommen (Ostafrika, Westteil von Südamerika), treten sie ziemlich hoch in den Gebirgen auf, so daß ihre ökologische Valenz im wesentlichen auf trockenwarme Biotope beschränkt bleibt. Die heutige artspezifische Differenzierung der Tribus Gnorimoschemini läßt in ihrem Rahmen drei Kategorien von Arten unterscheiden. Die erste Gruppe bilden die offenbar alten Arten welche entweder nur inselartig in den riesigen Räumen der Holarktis (z. B. von Alaska bis in die Alpen) vorkommen, oder die im Gegenteil nur auf einigen wenigen Lokalitäten (z. B. im westlichen Mediterran) auftreten. Als typische Vertreter dieser Gruppe können z. B. die *Scrobipalpopopsis* — und manche holarktisch verbreitete oder streng endemische *Gnorimoschema* - Arten genannt werden (*Scrobipalpopopsis petasitis*, *Gnorimoschema valesiellum*, *Gnorimoschema vabei*, *Gnorimoschema epithymellum*). Die zweite Gruppe bilden die besonders genitalmorphologisch gut differenzierten Arten, bei denen im Rahmen der für die Gnorimoschemini außerordentlichen habituellen Uniformität auch die äußeren Merkmale nach eingehender Untersuchung die eindeutige artspezifische Unterscheidung ermöglichen. Dieser Gruppe gehört die Mehrzahl der Arten aller größeren Gattungen (*Scrobipalpa*, *Ephysteris*, *Vladimirea*, *Caryocolum*, *Scrobipalpula*, *Phthorimaea*, *Gnorimoschema*, *Symmetrischema*) an, und aus dem bereits gesagten über den Schwerpunkt der Verbreitung aller dieser Gattungen ist ersichtlich, daß es sich meist um Arten handelt, die unter den Bedingungen der subtropischen ariden Steppen und Halbwüsten entstanden. Die dritte Gruppe bilden offenbar junge vorwiegend polytypische Arten, die sich heute im Artbildungsprozess befinden, der fast ausnahmslos nach dem Prinzip der geographischen (räumlichen) Isolation vor sich geht. Bei vielen dieser Arten finden wir nur eine stark beschränkte Homeostasis, sodaß in solchen Fällen selbst der Artbegriff für solche Gruppen ungeklärt bleibt, solange diese Fragen nicht cytologisch und experimentell gelöst werden. Als Beispiel können in diesem Zusammenhang die *Scrobipalpa*-Arten

sogar bis in die Wurzel einbohren. 2, 3 — Eine durchgeschnittene Stengelgalle von *Gnorimoschema gallaesolidaginis* mit einer Raupe und Puppe. Beispiel eines hochspezialisierten Fraßes bei einer der entwicklungsgeschichtlich jüngsten Gruppen der Tribus, welche allerdings relativ primitiven Formen entspröß. Ähnliche, aber beträchtlich kleinere Gallen, verursachen die vielseitig modernen vorwiegend westpalaearktisch-alpinen *Caryocolum*-Arten bei den *Silicales* (*Caryophyllaceae*). 4 — Imago von *G. gallaesolidaginis* als Beispiel eines stark umgewandelten und ausgesprochen modernen Habitus (vergleiche die Zeichnung des Flügels mit Fig. 25, Tafel 15) Originalaufnahmen (2, 3, 4) von Prof. Dr. Alexander B. Klots, New York.

der *salinella-instabilella*-Gruppe, die *Ephysteris*-Arten der Untergattung *Opacopsis* und die *Gnorimoschema*-Arten der *gallaesolidaginis*-Gruppe genannt werden.

Diese Tatsachen beweisen, daß auch die Artbildung im Rahmen der Tribus höchstwahrscheinlich als ein qualitativ abgestufter Prozeß verlief. Die phylogenetisch ältesten Arten (z. B. die *Scrobipalopsis*-Gruppe) mußten schon in der vorpliozänen Zeit, auf die ihre heutige Verbreitung zurückzuführen ist, reichlich differenziert sein. Es scheint, als ob mit der Verbreitung dieser Arten auf größerem Areal und in neue geographische Räume (mit unterschiedlichen Umweltbedingungen) eine neue Entfaltung in diesen jüngeren Entfaltungszentren stattgefunden hat, die vor allem in den ariden Gebieten der Subtropen bis Tropen nach dem Prinzip der Bergmann-Allen'schen Regel vor sich ging. Dieser Entfaltungsprozeß wurde von einer Ausbreitung der Futterpflanzenauswahl auf neue Pflanzenfamilien (und durch unterschiedliches Fraßbild) unterstützt, die in manchen Gruppen zu einer wiederholten Veränderung der Entfaltungszentren geführt hat. Wir müssen deswegen voraussetzen, daß die Artbildung in mehreren unabhängigen Wellen und in verschiedenen geographischen Artbildungsräumen verlief. Auch kann einem exakten Beobachter der wichtige Umstand nicht entgehen, daß die in südlicheren Teilen der Kontinente auftretenden Formen reichlicher und morphologisch tiefer differenziert sind, als in der gemäßigten Zone der Holarktischen Region. Nur bei den jüngsten Arten scheint rezent der Artbildungsprozess nach dem Prinzip der geographischen Isolierung vor sich zu gehen. Wir können deswegen auf Grund dieser indirekten Aussagen, die sich auf jahrelange Untersuchungen verschiedener Artbildungsaspekte dieser äußerst homogenen Gelechiidengruppe im Weltraum stützen, kaum mit dem von Mayr, 1963 postulierten Prinzip der „universality of geographic speciation“ vorbehaltlos übereinstimmen, das die verallgemeinernde Schlußfolgerung seiner sonst einmaligen Arbeit bildet. Es scheint, als ob vor allem Mañan, 1945 die durch die ähnlichen Untersuchungen (wie diese) gewonnenen Resultate sehr zutreffend interpretierte, wenn er sagt: „Mir scheint es deswegen zweifellos, daß die geographische Variabilität nicht als das allgemein progressive Prinzip der Artbildung betrachtet werden kann. Diese Erscheinung ist die sekundäre Artgliederung, welche die Verlängerung der Existenz einer Art den morphologisch veränderten, der Existenz auf einem gewissen Biotop angepaßten Formen ermöglicht, welche sich aber endlich ihrem Untergang nähern, je nach dem, wie sich ihre Fähigkeit vermindert, neue Verbreitungsareale zu gewinnen, und wie die verschiedenen Veränderungen der Lebensbedingungen ihren beschränkten Lebensraum heimsuchen“. Auch ich bin der Meinung, daß die geographische Isolation, die heute oft für das wichtigste Artbildungsprinzip gehalten wird, nur zu den Idioadaptationen (im Sinne von Severcov, 1939), nicht aber zu wirklichen progressiven und neue evolutionelle Eigenschaften erwerbenden Qualitäten (die Aromorphosen von Severcov, 1939) führt. Die geographische Artbildung ist die einzige heute nachweisbare weil direkt verfolgbare Artbildungsweise. Es entstehen dadurch aber räumlich immer mehr beschränkte Arten. Die nach diesem Prinzip verlaufende Artbildung spielt sich immer in einer Ebene der Evolution ab. Die Existenz der qualitativ so heterogenen und morphologisch so tief differenzierten und dabei monophyletischen Gruppen, wie die Tribus Gnorimoschemini, bringt einen indirekten Beweis, daß sich auch andere Artbildungsprozesse vollziehen oder vollzogen haben, die zur Bildung von evolutionell ganz neuen Merkmalen geführt haben und die die ganze Entwicklung sehr schnell in eine neue und höhere Ebene verschoben. Diese

Prozesse spielten oder spielen sich vielleicht noch heute unter den Bedingungen der wärmsten Zonen unserer Erde ab. Ich bin der Meinung, daß die Verneinung der sympatrischen Artbildung vom Standpunkt der Evolution unhaltbar ist.

LITERATUR

- Adamczewski, S., 1951: On the systematics and origin of the generic Group *Oxyptilus Zeller* (Lep., Alucitidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, **1** : 1—320
- Alberti, B., 1954: Über die stammesgeschichtliche Gliederung der Zygaenidae nebst Revision einiger Gruppen (Insecta, Lepidoptera). *Mitt. aus dem Zool. Mus. der Humboldt. — Univ.*, Berlin, **30** : 115—481.
- Amsel, H. G., 1935: Neue palästinische Lepidopteren. *Mitt. aus dem Zool. Mus. Berlin*, **20** : 271—319.
- Amsel, H. G., 1940: Über alte und neue Kleinschmetterlinge aus dem Mittelmeergebiet. *Veröff. des Deutsch. Kol. u. Übersee-Mus.*, **3** : 37—56
- Benander, P., 1941: Smafjårlar fran Blekinge. *Entomol. Tidskr.*, **34**—46
- Benander, P., 1964—1965: Notes on larvae of Swedish Micro-Lepidoptera, I, II. *Opuscula ent.*, **29** : 266—272, **30** : 1—23
- Beurlen, K., 1930: Vergleichende Stammesgeschichte. *Fortschr. Geol. Paleont.*, **8** : 317 : 586
- Bleşzyński, S., 1965: Crambinae in: „Microlep. pal.“, **1** : 1—553, Wien
- Bouček, Z., 1961: Poznámky k formální stránce systematických prací v oboru entomologie. *Acta Soc. ent. Českoslov.*, **58** : 215—220.
- Burmah, K., 1954: *Gelechia dzieduszyckii* Now., nov. subspec. fusca (Lep. Gel.). *Ztschr. d. Wien. Ent. Ges.*, **39** : 345—352
- Busck, A., 1900: A revision of the american moths of the family Gelechiidae, with descriptions of new species. *Proc. of the Nat. Mus.*, **25** : 767—938.
- Busck, A., 1939: Restriction of the genus *Gelechia* (Lep., Gel.), with descriptions of new genera. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **86** : 563—593.
- Eller, K., 1936: Die Rassen von *Papilio machaon* L., *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss.*, **36**
- Friederichs, K., 1927: Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologische Einheitsfaktor. *Die Naturwiss.*, **15** : 153—157, 182—186
- Forbes, W. T. M., 1923: The Lepidoptera of New York and neighboring states. *Cornell Univ. Agric. Exp. Station*, **68**.
- Friese, G., 1960: Revision der paläarktischen Yponomeutidae. *Beitr. zur Ent.*, **10** : 1—131
- Gaede, M., 1937: Gelechiidae, in *Lep. Cat.*, pars 79, Neubrandenburg.
- Gozmány, L. A., 1954: Studies on Microlepidoptera. *Ann. Hist. — Nat. Mus. Nat. Hung.*, **5** : 273—285
- Gozmány, L. A., 1955: A restriction of the genus *Gelechia* Hbn., concerning the species occurring in Hungary. *Ann. Hist. — Nat. Mus. Nat. Hung.*, **6** : 307—320
- Gozmány, L. A., 1960: The results of the zoological trip to Egypt 1957. *Ann. nat. Mus. Nat. Hung.*, **52** : 412—421.
- Gregor, F. — Povolný D., 1954: Systematische und zoogeographische Studie über die Gruppe der Arten *Gnorimoschema*. *Folia zool. et entom.*, **17** : 83—69.
- Gregor, F. — Povolný D., 1955: Einige neue Microlepisopteren aus dem Mediterrangebiet. *Ztschr. Wien. Ent. Ges.*, **40** : 81—87.
- Hackman, W., 1946: Neue Phthorimaea-Arten (Lep. Gel.) aus Ostfennoskandien. *Ent. Tidskr.*, **26** : 59—64.
- Haldane, J. B. S., 1932: The causes of evolution, London — New York
- Hannemann, H. J., 1953: Natürliche Gruppierung der europäischen Arten der Gattung *Depressaria* s. l., (Lep. Oecoph.). *Mitt. aus dem Zool. Mus.*, in Berlin, **29** : 1—373
- Hartig, F. & Amsel, H. G., 1938: Nuove forme di Lepidotteri. *Mem. della Soc. Ent. Ital.*, **17** : 63—84
- Hartig, F. & Amsel, H. G., 1951: Lepidoptera sardinica. *Inst. Nat. di Ent.*, **1**—152 Roma
- Heinrich, C., 1956: American moths of the subfamily Phycitinae, *Washington Bull. U. S. Nat. Mus.*, **20**

- Hennig, W., 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, Deutscher Zentralverlag, Berlin
- Hennig, W., 1953: Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten, *Beitr. zur Ent.*, **3** : 1—85
- Hering, M., 1957: Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Bd. 1—2, 'sGravenhage.
- Hering, M., 1932: Schmetterlinge, Ergänzungsband 1. in: Die Tierw. Mitteleuropas, Leipzig.
- Hering, E. M., 1963: Neue Blattminen-Studien III (Dipt., Lep.), *Deutsche Ent. Ztschr.*, **10** : 221—250
- Heywood, V. H., McNeil J., 1964: Phenetic and phylogenetic classification. The Syst. Assoc., London
- Holdhaus, K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. *Abh. d. Zool.—bot. Ges.*, Wien
- Hormuzaki, C., 1930: Die Entwicklung der europäischen Lepidopteren-Fauna seit der Terziärzeit im Lichte der Palaeogeographie, Pflanzengeographie und Paleontologie, *Cernauti Bul. Fac. de s. tiinte*, **4**
- Huxley, J. S., 1942: Evolution, the modern synthesis, London
- Janse, A. J. T., 1949—1963: The moths of South Africa, Bd. 1—6, Johannesburg.
- Jeannel, R., 1942: La genese des Faunes terrestres. Bibl. de l'institut mar. et col., Paris
- Keifer, H. H., 1936: California Microlepidoptera 11. *Mo. Bul. Cal. Dept. Agri.*, **25** : 177—203.
- Keifer, H. H., 1936: California Microlepidoptera, 9. *Mo. Bul. Cal. Dept. Agri.*, **25** : 235—260.
- Keifer, H. H., 1936: California Microlepidoptera, 10. *Mo. Bul. Cal. Dept. Agri.*, **25** : 349—359.
- Kiriakoff, S. G., 1952: L'usage des categories taxonomiques intermediaires dans la classification phylogenetique des Lépidoptères. *Ant. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **83** : 87—109
- Kleinschmidt, O., 1926: Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens, Halle
- Klimesch, J., 1951: Contributo alla fauna lepidotterologica del Trentino. *Studi Trentini di Scienze Naturali*, **27** : 11—68
- Klimesch, J., 1951: Über Microlepidopteren des Traunsteingebietes in Oberösterreich. *Ztschr. Wien Ent. Ges.*, **36** : 101—117.
- Klimesch, J., 1953—1954: Die an Caryophyllaceen lebenden europäischen Gnorimoschema Busck (Phthorimaea Meyr.) — Arten. *Ztschr. d. Wien. Ent. Ges.*, **28** : 225—239, 275—319, **29** : 273—362
- Kuzněcov, V. I., 1960: Materialy po fauně i biologii češujekrylych (Lepidoptera) Zapadnogo Kopet-Daga. *Trudy zool. Instm Akad. Nauk SSSR*, **27** : 11—93
- Krumbiegel, J., 1932: Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. *Zool. Jahrb.*, **63** : 1—183
- Lattin, de G., 1952: Zur Evolution der westpalaearktischen Lepidopterenfauna I und II. *Decheniana*— **105/106** : 115—164
- Mařan, J., 1945: Le rôle important de la variation géographique des insectes pour les questions zoogéographiques et évolutives. *Acta ent. Mus. Nat. Pragae*, **23** : 23—88.
- Mayr, E., 1963: Animal species and evolution, Cambridge (Mass.)
- Mere, R. M., Bradley J. D., Pelham-Clinton E. C., 1962, Lepidoptera in Ireland May—June, 1962, *Entomol. Gaz.*, **15** : 66—92.
- Meusel, H., 1943: Vergleichende Arealkunde, Gebr. Bornträger, Berlin.
- Meyrick, E., 1925: Fam. Gelechiidae (Lep. Heteroc.), in: Genera insectorum, Bruxelles.
- Naef, A., 1919: Idealistische Morphologie und Phylogenetik, Jena.
- Novák F. A., 1961: Vyšší rostliny (Tracheophyta), NČSAV, Praha.
- Paramonov, S. J., 1939: Modern zoological taxonomy, its theoretical and practical problems. *Zool. žurnal*, **18** : 7—26.
- Petersen, G., 1957: Die Genitalien der paläarktischen Tineiden. *Beitr. zur Ent.*, **7** : 55—176.
- Pierce, F. N. Metcalfe J. W., 1935: Phthorimaea obsoletella F. v. R. and an allied species. *The Entomol.*, **68** : 97—99.

- Pierce, F. N., Metcalfe J. W., 1935: The genitalia of the tineid families of the Lepidoptera of the British Islands, Oundle.
- Povolný, D., 1955: K bionomii makadlovky řepné *Gnorimoschema ocellatellum* (Boyd) v ČSR. *Folia zool. et ent.*, **21** : 281—288.
- Povolný, D., 1955: Příspěvek k objasnění generačního cyklu u hmyzu bez diapauzy. *Českoslov. biol.*, **4** : 98—106.
- Povolný, D., 1964: Resultate einiger Typenuntersuchungen aus der Familie Gelechiidae (Lep.). *Acta Soc. ent. Čechosl.*, **61** : 53—57.
- Povolný, D., 1964: *Gnorimoschemini* trib. nov. — eine neue Tribus der Familie Gelechiidae nebst Bemerkungen zu ihrer Taxonomie (Lep.). *Acta Soc. ent. Čechosl.*, **61** : 330—359.
- Povolný, D., 1966: Genitalia of some nearctic and neotropic members of the tribe *Gnorimoschemini*. *Acta ent. Mus. Nat. Pragae*, **37** : (Manuskript, 1—87), im Druck.
- Povolný, D., 1965a: Neue und wenig bekannte palaearktische Arten und Gattungen der Tribus *Gnorimoschemini* nebst Bemerkungen zu ihrer Taxonomie. *Acta ent. bohemoslov.* (Manuskript, 1—25), im Druck.
- Povolný, D., 1965: A type revision of some Old-World species of the tribe *Gnorimoschemini* with a special regard to pests. *Acta ent. bohemoslov.*, (Manuskript, 1—29), im Druck.
- Povolný, D., 1966: *Vladimirea* gen. nov., eine neue Gattung der palaearktischen *Gnorimoschemini* (Lep., Gel.) und ihre Angehörigen. *Acta ent. Mus. Nat. Pragae*, **37** : (Manuskript, 1—18), im Druck.
- Povolný, D. & Zakopal, J., 1951: Výskyt mola řepného (*Phthorimaea ocellatella* Boyd) v Maďarsku. *Folia ent.*, **14** : 97—106.
- Povolný, D., 1955: K bionomii makadlovky řepné *Gnorimoschema ocellatellum* Boyd v ČSR. *Folia zool. et entomol.*, **18** : 281—288.
- Povolný, D., Weismann, L., 1958: Izučenie svėklovičnej minirujušej moli v Českoslovačkej republike, 1—47, Selchoziz, Moskva.
- Povolný, D. & Weismann, L., 1958: Kritischer Beitrag zur Problematik der Kartoffelmotte *Phthorimaea operculella* (Zell.), *Folia zool.* **21** : 97—121.
- Povolný, D., Weismann, L., 1960: Mol' repný — *Scrobipalpa ocellatella* (Boyd), 1—178 Vydavatelstvo SAV, Bratislava.
- Sattler, K., 1960: Generische Gruppierung der europäischen Arten der Sammelgattung *Gelechia* (Lep., Gel.). *Deutsche Ent. Ztschr.*, **7** : 10—118.
- Sattler, K., 1960: Was ist *Gelechia trauniella* Zeller, 1868? *Ztschr. d. Wien. Ent. Ges.*, **45** : 92—93.
- Sauter, W., 1960: Über einige von J. C. de la Harpe, J. Müller—Rutz und P. Weber aus der Schweiz beschriebene Kleinschmetterlinge (Lep.). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **33** : 264—274.
- Schantz, M., 1952: Beitrag zur Kenntnis dreier *Phthorimaea*-Arten (Lep., Gel.) *Phthorimaea hackmani* n. sp., *Not. Entom.*, **32** : 15—22.
- Spuler, A., 1910: Die Schmetterlinge Europas, Bd. 2., Stuttgart.
- Reinig, W. F., 1937: Die Holarktis, Jena.
- Remane, A., 1952: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, Akadem. Verlagsges., Leipzig.
- Rensch, B., 1929: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung, Berlin.
- Rodendorf, B. B., 1964: Istoričeskoje razvitije dvukrylych nasjekomych. *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, Moskva.
- Semenov—Tianšanskij, A., 1936: Les limites et les subdivisions zoogéographiques de la région paléarctiques pour les animaux terrestres, basées sur les distributions géographiques des insectes Coléoptères, Moskva—Leningrad.
- Severcov, A. N., 1931: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution, Jena.
- Severcov, A. N., 1939: Morfoložičeskije zakonoměrnosti evoluciji, Izdat. Akad. Nauk SSSR, Moskva.
- Smirnov, E., 1938: Der Begriff der Art vom taxonomischen Standpunkte aus gesehen. *Zool. Žurn.*, **17** : 387—418.
- Vavilov, N. L., 1922: The law of homologous series variation. *Journ. Genet.*, **12** : 47—89.
- Wegener, A., 1929: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane, Braunschweig.

- Warnecke, G., 1944: Ueber Zwillingsarten oder Doppelarten (Dualspecies) bei Lepidopteren. *Stett. Ent. Ztschr.*, **105**.
- Whalley, P., 1963: A revision of the World species of the genus *Endotricha* Zeller (Lep., Pyr.). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomology*, **13** (11) : 395—454.
- Wolff, N. L., 1964: The Lepidoptera of Greenland, Meddelelser om Grönland. *Komm. f. videnskab. Undersögel. i Grönl.* **159** : 1—74.