

## 1 Einführung

Das Blattkäfertaxon Galerucinae ist eine morphologisch und ökologisch diverse Gruppe. Diese Käfer sind neben den Alticinae und Eumolpinae die vorherrschenden Chrysomeliden-Arten in tropischen Regenwäldern (Reid 1995 und Zitate darin), kommen aber weltweit mit 5800 beschriebenen Arten in verschiedensten Lebensräumen vor (Seeno & Wilcox 1982). Die Imagines sind oft agil und flugaktiv, während die Larvalstadien eher kryptisch als Blatt- oder Wurzelminierer oder im Boden leben. Einige Arten fressen im Larvalstadium frei auf den Blättern ihrer Futterpflanzen (Crowson & Crowson 1996, Jolivet & Hawkeswood 1995, Wilcox 1965).

Die systematische Kategorie Galerucinae s. l., das sind Galerucinen und Alticinae, wird durch die eng zusammenstehenden Fühlerbasen der Imagines begründet. Außerdem weisen sie – einzigartig für Blattkäfer – verschmolzene Testes auf, ein Merkmal, das eine Verbindung dieses Taxons mit anderen Blattkäfertaxa erschwert (Suzuki 1994, Crowson & Crowson 1996). Die Larven der Galerucinen und der Alticinae (Flohkäfer) sind durch keine Merkmale trennbar, und es gibt transitorische Formen der Imagines (Kontantinov & Lingafelter 1999). So werden die Alticinae von einigen Autoren als Subtaxon der Galerucinae s. l. betrachtet (Crowson & Crowson 1996, Reid 1995), die sich durch zwei Apomorphien auszeichnen: den metafemorale Sprungapparat und einen sog. rubbing patch auf der Unterseite der Elytren (Crowson & Crowson 1996). Einen Überblick zur Historie der Kategorisierung von Galerucinae s. str. und Alticinae geben Lingafelter & Konstantinov (1999). Ungeachtet des systematischen Ranges, den Galerucinen und Flohkäfer einnehmen, werden die Chrysomelinae als nächstverwandte Arten angesehen (Reid 1995).

Nach einer gebräuchlichen, aber umstrittenen Systematik der Galerucinae s. str. wird diese Unterfamilie derzeit in 5 Tribus eingeteilt: Luperini, Galerucini, Sermlylini<sup>1</sup>, Oidini und Metacyclini (Seeno & Wilcox 1982). Die Relevanz dieser Gruppen für eine phylogenetisch sinnvolle Klassifizierung ist bisher nicht erbracht. Eine Schwierigkeit bei der Erarbeitung einer supragenerischen Klassifizierung einer so großen Insektengruppe ist, verlässliche Merkmale von möglichst vielen der zugehörigen Arten eines Taxons heranzuziehen. Vielfach wird auf

---

<sup>1</sup> Der Taxonname Sermlylini ist nach geltenden nomenklatorischen Regeln ungültig, und Silfverberg (1990) schlägt die Umnennung in Hylaspini vor. Der Name Sermlylini wurde in dieser Arbeit dennoch verwendet, da sich sonst Schwierigkeiten bei den Vergleichen mit der älteren Literatur ergeben.

bereits in der Literatur vorhandene Merkmalbeschreibungen zurückgegriffen. Allerdings besteht hierbei die Gefahr, daß Strukturen nur aufgrund gleicher Bezeichnung als homologe Merkmale bewertet werden (Schmitt 1996).

Strukturen, denen Wehrdrüsenfunktion zugeschrieben wird, werden oft als homologe Merkmale bewertet. Unter dem Begriff Drüse werden aber ganz unterschiedliche Strukturen zusammengefaßt. So wird eine Drüse einerseits als ein komplexes Organ mit verschiedenen funktionellen Einheiten verstanden, wie sekretbildenden (exokrinen) Zellen, Speicherräumen (Reservoir) und ausleitenden Strukturen (Sekretkanäle). Diese können morphologisch unterschiedlich ausgeprägt sein. Andererseits wird als Wehrdrüse auch die sekretbildende Zelle selbst oder eine strukturelle und funktionelle Einheit aus verschiedenen Zelltypen bezeichnet (Noirot & Quennedy 1991). Außerdem werden auch ektomorphologische Strukturen ohne den Nachweis von exokrinen Geweben als Wehrdrüsen bezeichnet (Cox 1981, Takizawa 1972). Um Aussagen zur Phylogenie der Arten machen zu können, dürfen aber nur homologe, d. h. auf gemeinsamer genetischer Information beruhende Merkmale zur Stammbaumrekonstruktion verwendet werden (Wägele 2001).

Auch bei Imagines und Larven der Blattkäfer sind Wehrdrüsen bekannt (Deroe & Pasteels 1982, Hinton 1951, Pasteels et al. 1989, Renner 1970, Takizawa 1972). Imaginale Wehrdrüsen konnten bei den bisher untersuchten 14 Unterfamilien der Blattkäfer nur bei Vertretern der Chrysomelinae, Galerucinae *s. str.*, Alticinae und Criocerinae nachgewiesen werden (Deroe & Pasteels 1982, Reid 1995). Wegen ihrer spezifischen Struktur wird ein gemeinsamer Ursprung angenommen (Pasteels & Rowell-Rahier 1989).

Komplexe exokrine Wehrdrüsenorgane von Larven der Blattkäfer sind aber bisher nur innerhalb eines Taxon, den Chrysomelinae, bekannt (Pasteels et al. 1982). Sie unterscheiden sich in der Morphologie, ihrer Lage am Körper und auch in der Chemie der von ihnen produzierten Sekrete von den Drüsen der Imagines (Deroe & Pasteels 1982, Dettner & Schwinger 1987, Pasteels et al. 1988). Außerdem haben sie im Gegensatz zu den Imaginaldrüsen ein kutikulares Sekretreservoir, in das große exokrine Drüsenzellen in unterschiedlicher Anzahl sezernieren. Darüber hinaus sind die Larvaldrüsen verschiedener Arten ungleich in ihrer Lage am Körper und in ihrer Morphologie. So werden innerhalb der Chrysomelinae zwei Typen unterschieden: (1) segmental an Thorax- und Abdominalsegmenten dorsolateral angeordnete Wehrdrüsen und (2) intersegmental lokalisierte, dorsale Einzeldrüsen. Die Vesikel können mit

steigendem Körperinnendruck ausgestülpt und durch ansitzende Muskeln zurückgezogen werden.

Von äußerlicher Ähnlichkeit mit den segmentalen Wehrdrüsen der Chrysomelinae sind die ebenfalls dorsolateral an Thorax- und Abdominalsegmenten lokalisierten Strukturen von einigen Galerucinen-Larven. Ob es sich bei den rein ektomorphologisch beschriebenen Strukturen wirklich um exokrine Drüsen handelt, geht aus den bisher veröffentlichten Studien nicht hervor (Takizawa 1972). Andere Autoren halten die segmentalen Öffnungen der Larven für Austrittsstellen von Hämolymphe (Baur & Rank 1996, Tischler 1977, Zucht 1934). Die Abgabe von Hämolymphe als Reaktion auf einen äußeren Reiz wird als Reflexbluten bezeichnet und ist bei Insekten verschiedener Ordnungen weit verbreitet (Hollande 1911, Richards & Davies 1977). Bisher aber gab es keine vergleichenden Untersuchungen innerhalb der Galerucinae, die analysiert haben,

- ob die dorsolateralen, segmentalen Strukturen der Galerucinen-Larven der Tribus Sermlylini mit exokrinen Drüsen in Verbindung stehen und
- ob diese larvalen Strukturen innerhalb der Galerucinae homologisierbare Strukturen darstellen und
- welche ökologische Relevanz die über diese Strukturen sezernierte Flüssigkeit hat.

Die kontroverse Interpretation der bisher nur ektomorphologisch dokumentierten Larvalstrukturen von Galerucinae der Tribus Sermlylini wurde zum Anlaß genommen, selbst detaillierte morphologische Untersuchungen der Anatomie der Wehröffnungen mit dem Ziel durchzuführen, Aussagen zur Beteiligung von exokrinem Gewebe machen zu können.

Außerdem wurden an lebend zur Verfügung stehenden Larven Biotests zur ökologischen Relevanz dieser Strukturen durchgeführt. Die Versuche bezogen sich sowohl auf innerartliche Effekte als auch auf deren Wirkungen auf Prädatoren. Die über die Wehröffnungen abgegebenen Sekrete wurden chemisch charakterisiert.

Zu Beginn dieser hier vorliegenden Arbeit lag keine Stammbaumhypothese der Galerucinae und insbesondere kein begründeter Stammbaum der Sermlylini vor. Eine kürzlich veröffentlichte Studie, in deren Zentrum das Verhältnis der Flohkäfer (Alticinae) zu den Galerucinae *s. str.* steht, liefert auch keine Anhaltspunkte zur Phylogenie der Sermlylini, da diese Tribus nur durch eine Art repräsentiert wird (Kim et al. 2003). In der vorliegenden Arbeit wird eine auf der kombinierten Auswertung von drei Sequenzabschnitten der Kern- und mitochondriellen

DNA basierende Stammbaumhypothese der Sermlyni vorgestellt. Die Taxonwahl erfolgte mit besonderer Berücksichtigung der Arten, von denen bekannt ist, daß sie Larven mit Wehröffnungen haben. Sie soll zur Klärung der Frage hinzugezogen werden, ob die Wehröffnungen der Sermlyni als Apomorphie dieser Gruppe angesehen werden können, weil sie auf gemeinsame Verwandtschaft zurückgehen, oder ob sie auf adaptive Parallelentwicklungen zurückzuführen sind.

## 1.1 Literatur

Baur, R. & Rank, N.E. (1996): Influence of host quality and natural enemies on the life history of the alder leaf beetles *Agelastica alni* and *Linaeidea aenea*. In: Chrysomelidae Biology, Vol. 2: Ecological Studies. P.H.A. Jolivet & M.L. Cox (Hrsg.). SPB Academic Publishing, Amsterdam: 173-194.

Cox, M.L. (1981): Notes on the biology of *Orsodacne* Latreille with a subfamily key to the larvae of the British Chrysomelidae (Coleoptera). Entomol. Gaz. 32: 123-135.

Crowson, R.A. & Crowson, E.A. (1996): The phylogenetic relations of Galerucinae and Alticinae. In: Chrysomelidae Biology, Vol. 1: The classification. P.H.A. Jolivet & M.L. Cox (Hrsg.). SPB Academic Publishing, Amsterdam: 97-118.

Deroe, C. & Pasteels, J.M. (1982): Distribution of adult defense glands in chrysomelids (Coleoptera, Chrysomelidae) and its significance in the evolution of defensive mechanisms within the family. J. Chem. Ecol. 8: 67-82.

Dettner, K. & Schwinger, G. (1987): Chemical defense in the larvae of the leaf beetle *Gonioctena viminalis* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). Experientia 43: 458-460.

Hinton, H.E. (1951): On a little-known protective device of some chrysomelid pupae (Coleoptera). Proc. Roy. Entomol. Soc. London, Ser. A 26: 67-73.

Hollande, A.C. (1911): L'autohémorrhée ou le rejet du sang chez les insectes (toxicologie du sang). Arch. Anat. Microsc. 13: 171-318.

Jolivet, P. & Hawkeswood, T.J. (1995): Host-plants of the Chrysomelidae of the world. Backhuys Publ. Leiden.

Kim, S.J., Kjer, K.M. & Duckett, C.N. (2003): Comparison between molecular and morphological-based phylogenies of galerucine/alticine leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). Insect Syst. Evol. 34: 53-64.

- Lingafelter, S.W. & Konstantinov A.S. (1999): The monophyly and relative rank of alticine and galerucine leaf beetles: A cladistic analysis using adult morphological characters (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ent. Scand.* 30: 397-416.
- Noirot, C. & Quenedey, A. (1991): Glands, gland cells, glandular units: some comments on terminology and classification. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)* 27: 123-128.
- Pasteels, J.M. & Rowell-Rahier, M. (1989): Defensive glands and secretions as taxonomic tools in Chrysomelidae. *Entomography* 6: 423-432.
- Pasteels, J.M., Braekman, J.C., Daloze, D. (1982): Chemical defence in Chrysomelid larvae and adults. *Tetrahedon* 38: 1891-1897.
- Pasteels, J.M., Braekman, J.C. & Daloze, D. (1988): Chemical defense in the Chrysomelidae. In: *Biology of Chrysomelidae*. P. Jolivet, E. Petitpierre & T.H. Hsiao (Hrsg.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht : 233-252.
- Pasteels, J.M., Rowell-Rahier, M., Braekman, J.C., Daloze, D. & Duffey, S. (1989): Evolution of exocrine chemical defense in leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Experientia* 45: 295-300.
- Reid, C.A.M. (1995): A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). In: *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera*. J. Pakaluk & S.A. Slipinski (Hrsg.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 559-631.
- Renner, K. (1970): Über die ausstülpbaren Hautblasen der Larven von *Gastroidea viridula* DEGEER und ihre ökologische Bedeutung. *Beitr. Entomol.* 20: 527-533.
- Richards, O.W. & Davies, R.G. (1977): *Imm's general textbook of entomology, Vol. 1: Structure, physiology and development*. 10. Aufl., Chapman and Hall, London.
- Schmitt, M. (1996): The phylogenetic system of the Chrysomelidae. History of ideas and present state of knowledge. In: *Chrysomelidae biology, Vol. 1: The classification, phylogeny, and genetics*. P.H.A. Jolivet & M.L. Cox (Hrsg.), SPB Academic Publishing, Amsterdam: 75-96.
- Seeno, T.N. & Wilcox, J.A. (1982): Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography* 1: 1-221.
- Silfverberg, H. (1990): The nomenclaturally correct names of some family-groups in Coleoptera. *Entomol. Fennica* 1: 119-121.

Suzuki, K. (1994): Comparative morphology of the hindwing venation of the Chrysomelidae. In: Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. P. Jolivet, M.L. Cox & E. Petitpierre (Hrsg.). Kluwer Academic Publ., Dordrecht: 337-354.

Takizawa, H. (1972): Descriptions of larvae of glanduliferous group of Galerucinae in Japan, with notes on subdivisions of the subfamily (Coleoptera: Chrysomelidae). Insecta Matsumurana, Suppl. 10: 1-14.

Tischler, W. (1977): Kontinuität des Biosystems Erle (*Alnus*)–Erlenblattkäfer (*Agelastica alni*). Z. angew. Zool. 6: 69-92.

Wägele, J.W. (2001): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. 2. Aufl. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Wilcox, J.A. (1965): A synopsis of the North American Galerucinae (Coleoptera: Chrysomelidae). Bull. N.Y. Stat. Mus. Sci. Serv. 400:1-226.

Zucht, G. (1934): Zur Biologie von *Agelastica alni* (L.). Dt. Ent. Z. 3 /4: 146-218.