

M.R. GARCÍA CONDE, G.H. SCHMIDT

**Chaetotaxie und Anordnung der Poren im Kopfbereich der Raupen  
von *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.)  
(Insecta Lepidoptera Thaumetopoeidae)**

**Zusammenfassung** - Das Borsten- und Porenmuster der Raupen des Prozessionsspinner *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) wurde licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht und mit dem der Ditrysia verglichen. Das Primärmuster zeigt im cranialen Bereich deutliche Abweichungen vom Ditrysia-Schema.

**Abstract** - *Chaetotaxy and arrangement of punctures in the head region of the caterpillars of Thaumetopoea pityocampa (Den. & Schiff.) (Insecta Lepidoptera Thaumetopoeidae).*

The hair- und pore-pattern of caterpillars from the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) was investigated by light and REM microscopic methods and the results were compared with the Ditrysia-type. The primary pattern of the cranial range shows clearly differences to the Ditrysia-scheme.

**Riassunto** - *Chetotassi e distribuzione dei pori nella regione craniale delle larve di Thaumetopoea pityocampa (Den. & Schiff.) (Insecta Lepidoptera Thaumetopoeidae).*

La distribuzione dei peli e dei pori sulla regione craniale della prozessionaria del pino è stata analizzata mediante microscopio a luce trasmessa e REM. La distribuzione è stata paragonata con quella tipica del subordine Ditrysia.

La chetotassi e la distribuzione dei pori sulla capsula cefalica durante la prima età ha mostrato chiare differenze con lo schema delle larve dei Ditrisi.

**Resumen** - *Quetotaxia y distribución de los poros en la cabeza de las orugas de Thaumetopoea pityocampa (Den. & Schiff.) (Insecta Lepidoptera Thaumetopoeidae).*

La distribución de los pelos y poros en la superficie larval de la prozessionaria del pino fue analizada por medio del microscopio de luz y de arrastre y se realizó una comparación con la distribución de los mismos del suborden

Ditrysia. La quetotaxía y distribución de los poros en la cápsula cefálica durante el primer estadio mostró claras diferencias con el esquema de las orugas de Ditrysia.

**Key words:** *Thaumetopoea pityocampa*, Chaetotaxia.

#### EINFÜHRUNG

Der als Forst- und Gesundheitsschädling bekannte Pinienprozessionsspinner *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) gehört zur Unterordnung Ditrysia, die durch folgende Gruppenmerkmale gekennzeichnet ist: Larven mit Thorakal- und Abdominalbeinen; die Kopfkapsel trägt eine Seta G<sub>1</sub> sowie eine Pore Fa in der Mitte des Fronsreiches und eine Seta F<sub>1</sub> vor Fa.

Für Hinton (1946) sind die Ditrysia in der Unterkreide entstanden, da die ersten Fossilien dieser Gruppe aus dem Eozän stammen und die weniger spezialisierten Familien dieser Unterordnung Fleisch-, Pilz- oder Flechtenfresser sind. Somit war ihre Ernährung unabhängig von der Evolution der höheren Pflanzen.

Die Raupen dieser subsozial lebenden Art ziehen in einer Prozession hintereinander gereiht zu den Futterpflanzen und in gleicher Weise zu dem Ort der gemeinschaftlichen Verpuppung. Dabei berührt das Kopfende der nachfolgenden Raupe das Hinterende der vorweglaufenden. Nur die vom Nest oder Ruheplatz zuerst aufbrechende Raupe besitzt keinen Kopfkontakt (Schmidt et al., 1990).

Der Zusammenhalt der Raupen von *T. pityocampa* während der Prozession wird durch Kommunikationsmechanismen hergestellt und aufrecht erhalten, über die bisher kaum etwas bekannt wurde (Malz & Schmidt, 1990). Aus Verhaltensbeobachtungen bei Raupen von *T. processionea* L. lässt sich schließen, daß mechanosensitive Haarsensillen am Kopf und Hinterende der Raupen eine Rolle spielen (Schmidt 1974). Ein direkter Kontakt zwischen Kopf und Abdomenende existiert nicht. Wir haben uns deshalb die Aufgabe gestellt, die Anordnung der Sinnesborsten im Kopfbereich der Raupen des ersten Stadiums näher zu untersuchen; in diesem Stadium besitzt das primäre Borstenmuster eine stark reduzierte Borstenzahl (Hasenfuß, 1963). Antennen und Mundwerkzeuge wurden beim weit größeren 5. Stadium studiert.

#### MATERIAL UND METHODEN

Die Versuchstiere stammten von Eigelegen des Pinienprozessionsspinners *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) aus Griechenland; die Wirtspflanze

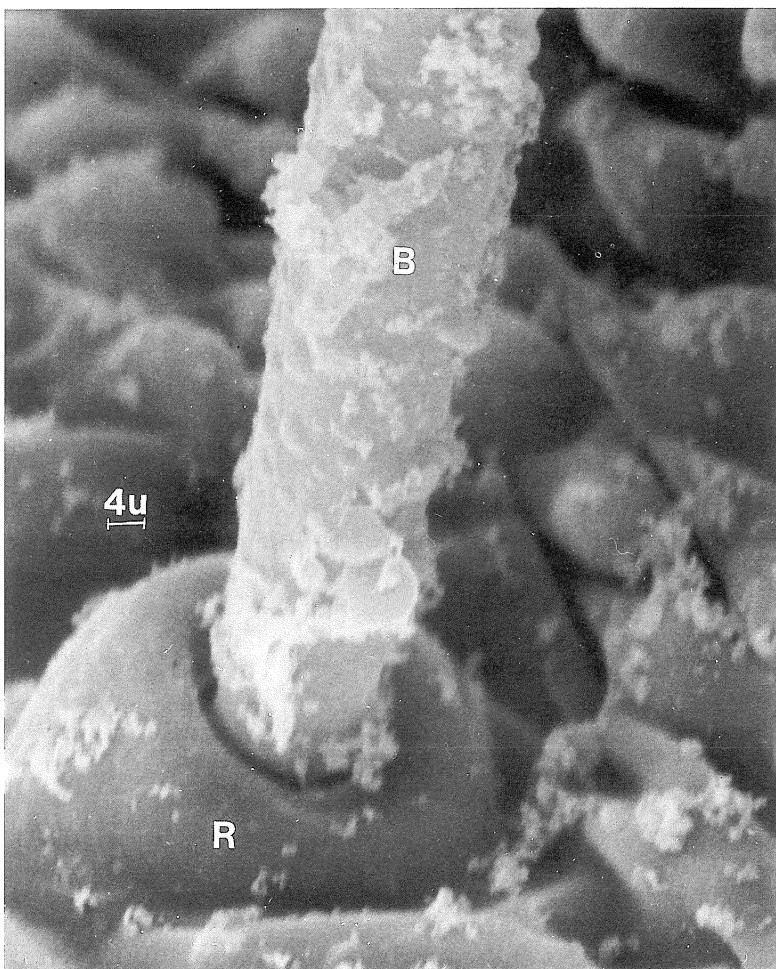


Abb. 1 - *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Morphologie einer Makroborste der Weichkutikula.  
B = Borstenschaft; R = Basalring.

war *Pinus halepensis* Miller (Schmidt et al., 1990). Unter Laborbedingungen wurden aus den Gelegen 5 Larvenstadien gezogen (Schmidt, 1990), von denen insbesondere das erste und letzte Stadium näher untersucht wurden.

Neben orientierenden morphologischen Untersuchungen der Kopfkapsel und Mundwerkzeuge wurden die Larven für REM- Aufnahmen in einer aufsteigenden Alkoholreihe (70-80-90-96%) und in Aceton entwässert und nach der

kritischen Punkt-Methode getrocknet (Modell E 3000 von Polaron Equipment Ltd., England). Nach Trocknung wurden die Proben auf einer REM-Platte mit Gold besputtert. Die Borsten der verschiedenen Kopfbereiche wurden miteinander verglichen und photographiert.

Die Benennung der Borsten geht auf das Nomenklatursystem von Hasenfuß (1960) zurück. Danach wird die Kopfkapsel in Regionen eingeteilt. Die Borsten und Poren werden in kleine Gruppen gegliedert, indem sie als Gruppensymbol den großen lateinischen Anfangsbuchstaben der Regionsbezeichnung erhalten. Nach Hinton (1946) sind dies Frons-F, Clypeus-C, Adfrons-AF, Antero-dorsalregion-A, Postero-dorsalregion-P, Vertex-V, Gena-G, Lateralregion-L, Ocellarregion-O und Subocellarregion-SO. Die einzelnen Musterelemente innerhalb der Gruppe werden durch Zufügen eines 'Index' zum Gruppensymbol gekennzeichnet. Dabei werden die Borsten durch arabische Ziffern als Index (z.B. P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>) und die Poren durch kleine lateinische Buchstaben (z. B. Pa, Pb) markiert.

Die während der Embryonalentwicklung entstandenen Borsten werden primäre Borsten genannt. Die bei der ersten Larvalhäutung gebildeten Borsten werden als subprimäre und die mit den folgenden Larvalhäutungen erstmals auftretenden Borsten als sekundäre Borsten bezeichnet.

## ERGEBNISSE

### 1. Verschiedene Borstentypen

Bei den Raupen von *T. pityocampa* lassen sich zwei Borstentypen (Makro- und Mikroborsten) neben den Poren deutlich unterscheiden. Aber nur die Makroborsten des Kopfes zeigen in der Form und Größe Ausprägungsunterschiede. Die Makroborsten des Kopfes können gezähnt oder ungezähnt sein. Die Makroborsten der Körperanhänge sind gleichartig ungezähnt mit abgerundeten Aufwölbungen und laufen spitz aus. Die Rumpfsegmente besitzen gezähnte Makroborsten.

Die Makroborsten bestehen aus einem beweglichen drehrunden, schlank auslaufenden kutikulären Fortsatz (Borstenschaft) und einem stärker sklerotisierten Basalring, der mit der eigentlichen Borste durch einen dünnen kutikulären Ring verbunden ist. Diese normale und typische Borstenform, die auf Kopfkapsel und Rumpf zu finden ist, tritt bei allen Larvenstadien auf (Abb. 1).

Die gelenkartige Insertion des Schaftes ist für die Makroborsten charakteristisch. Hierdurch lassen sie sich von anderen Kutikularstrukturen, die oft an sehr kleine Borsten erinnern, unterscheiden.

## 2. Chaetotaxie im Kopfbereich

In Abb. 2a und 2b sind Schemata der Anordnung von Borsten und Poren auf der Kopfkapsel des ersten Larvalstadiums von *T. pityocampa* aus Griechenland dargestellt. Es ist das für solche Raupen charakteristische reguläre primäre Borstenmuster. Dieses Muster verändert sich im Laufe der Larvalentwicklung. Es kommt zur Bildung von vielen subprimären und sekundären Ma-

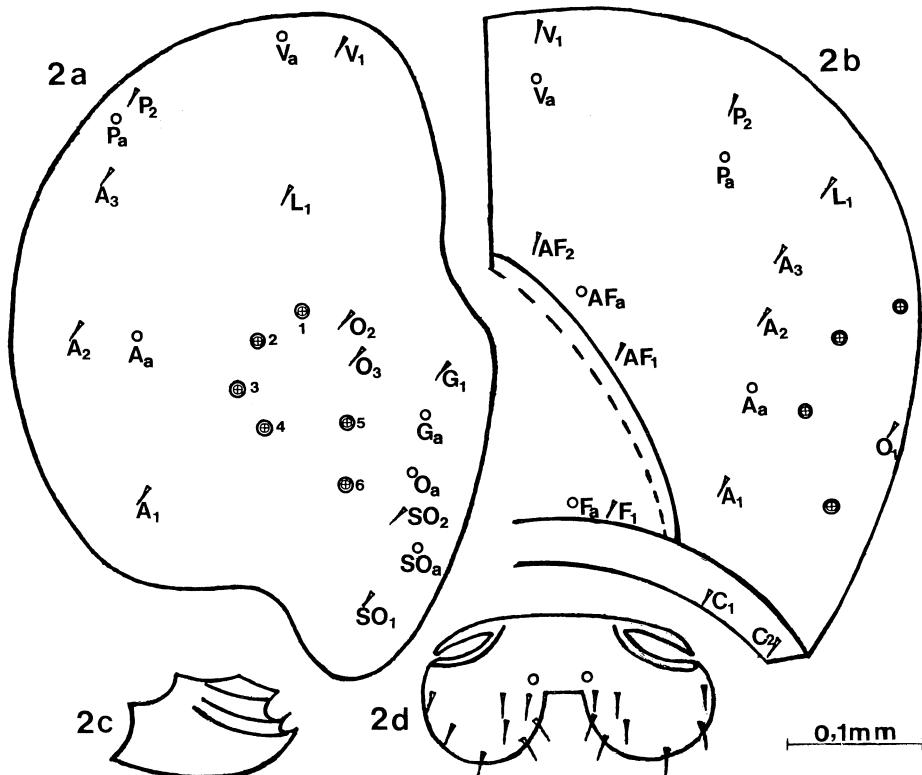


Abb. 2 a-d - *The Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Schema der Kopfkapsel der Eiraupen. a: Ansicht der linken Craniumhälfte von der Seite; b: Ansicht der rechten Seite von vorn; c: Mandibel; d: Labrum.

A = Anterodorsal; AF = Adfrons; C = Clypeus; F = Frons; G = Gena;  
 L = Lateral; O = Ocellar; P = Posterodorsal; SO = Subocellar-Region;  
 V = Vertex;  $\oplus$  = 1-6 Ocellus.

Die Borsten werden durch arabische Ziffern und die Poren durch kleine lateinische Buchstaben gekennzeichnet.

kroborsten. Dadurch entsteht bei älteren Larvenstadien ein recht complexes Borstenmuster, das trotz ihrer handlicheren Größe schwer zu bearbeiten ist.

Auf dem Vertex der Eiraupen tritt eine lange Makrobörste  $V_1$  caudal von der Pore  $Va$  auf. Zwischen der Vertex-, Adfrons- und Lateralregion inserieren die Börste  $P_2$  und Pore  $Pa$ . Auf der Adfronsregion liegt zwischen den Börsten  $AF_1$  und  $AF_2$  die Pore  $AFa$ . Die Pore  $Fa$  findet sich auf der Fronsregion links von der Börste  $F_1$ . Die Subocellar-Borstengruppe ( $SO_1$ ,  $SO_2$ ) und die Pore  $SOa$  liegen eng beisammen im Stemmata-Halbkreis des Ocellus 6.

Im genalen Bereich tritt die Börste  $G_1$  und die Pore  $Ga$  benachbart zu den Börsten  $O_2$  und  $O_3$  auf. Die Börste  $O_1$  steht im Stemmata-Halbkreis des Ocellus

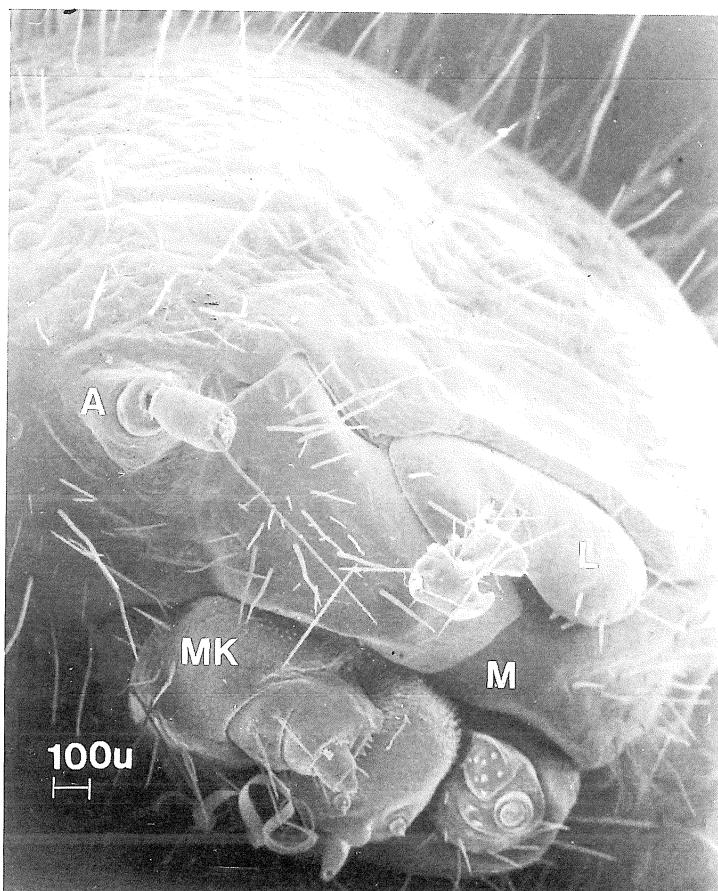


Abb. 3 - *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Elemente der Kopfkapsel.  
A = Antenne; L = Labrum; M = Mandibeln ; MK = Labiomaxillar-Komplex.

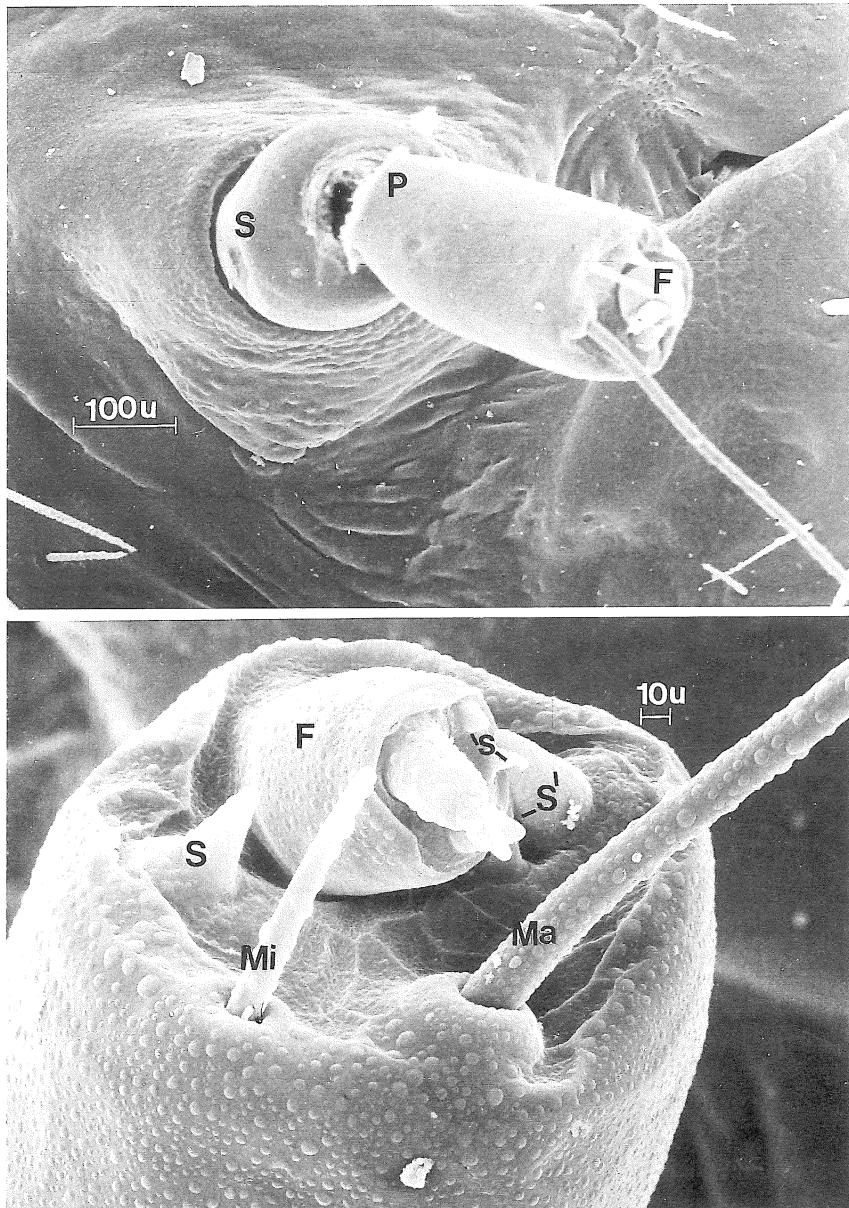


Abb. 4-5 - *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Gliederung der Antenne (Abb. 4). Pedicellus mit Mikroseta (Mi), Makroseta (Ma) und zweigliedrigem Flagellum (F) mit papillenförmigen Strukturen (S) (Abb. 5).  
A = Flagellum; P = Pedicellus; S = Scapus.

2, die Borste O<sub>2</sub> in jenem des Ocellus 1, Oa in jenem von Ocellus 5 und die Borste O<sub>3</sub> ventral von O<sub>2</sub>.

### 3. Elemente der Kopfregion

Untersucht wurden die Antennen und Mundwerkzeuge des 5. Larven-Stadiums.

#### 3.1. Die Antennen

Die Antennen sind die einzigen gegliederten Anhänge des Procephalons. Sie sind Träger zahlreicher verschiedenartiger Sinnesorgane und inserieren neben der Hinterfläche der Mandibeln. Jede Antenne ist typisch einästig und dreigliedrig ausgebildet. Dadurch lässt sie sich von anderen ähnlichen Kopfanhängen leicht unterscheiden (Abb. 3).

Die Antennen sitzen mit ihrer Schaftbasis (Scapus) in der Antennengrube, einem weichhäutigen rundlichen Feld der Kopfkapsel. Auf diese Weise können sie nach allen Seiten bewegt werden (Abb. 4). Der Schaft trägt das Wendeglied (Pedicellus) und die Geißel (Flagellum).

Der Pedicellus ist länglich und zylinderförmig und besitzt an der Basis eine Pore. Distal sind zwei papillenförmige Sensillen, eine Ausstülpung als Geißel, eine Mikroseta und eine sehr lange Makroseta zu finden (Abb. 5), deren Oberfläche den Makroborsten der Kopfkapsel ähnelt. Die Makroseta besteht aus einem drehrunden, schlank auslaufenden, kutikulären Fortsatz und einem Basalring. Ihre Länge beträgt 70 $\mu$ . Die Borstenform entspricht der anderer Makroborsten im Kopfbereich.

Die zweigliedrige Geißel (Flagellum) ist kurz und gestaucht (Abb. 5). Sie ist mit einem sensorischen Anhang versehen, der aus drei papillenförmigen Sensillen auf dem breiteren Segment und einer Sensille an der Spitze des letzten Segments besteht.

#### 3.2. Das Labrum

Das Labrum befindet sich, wie bei allen Insekten, als unpaarer Anhang, an der Vorderseite des Kopfes über den Mandibeln. Es ist basal mit dem Clypeus verbunden und besitzt in der Mitte einen Einschnitt (Abb. 2c, 3). Auf der Außenseite des Labrums treten zwei ventral gerichtete und sechs dorsal gelegene Setae auf, von denen vier am Rande jeder Labrumhälfte zu finden sind.

#### 3.3. Die Mandibeln

Die Mandibeln der Larven von *T. pityocampa* sind stark sklerotisiert und tragen auf der nach außen gerichteten Oberfläche eine Vielzahl von Makrobor-

sten von ungleicher Länge (Abb. 3). Sie besitzen 3 Zähne, von denen der erste immer breiter als die anderen ist (Abb. 2d).

### 3.4. Der Labiomaxillar-Komplex

Der Maxillarkomplex von *T. pityocampa*-Larven unterscheidet sich von dem der Mandibeln vor allem durch seine reiche Gliederung, sein Grundglied (Cardo) sitzt mit der Basis ventral am Rande fest. An die Cardo schließt sich der Stipes an, der 9 ungleich lange Borsten trägt. Terminal liegen die weichhäutigen Kauladen (Abb. 6 und 7): Die Innenlade (Lobus internus maxillae: Lacinia), die acht papillenförmige Strukturen und eine Seta trägt und die Außenlade (Lobus externus maxillae: Galea), die basal zwei Makroborsten besitzt. An die Galea schließt sich der zweigliedrige Maxillarpalpus mit acht terminalen papillenförmigen Strukturen an.

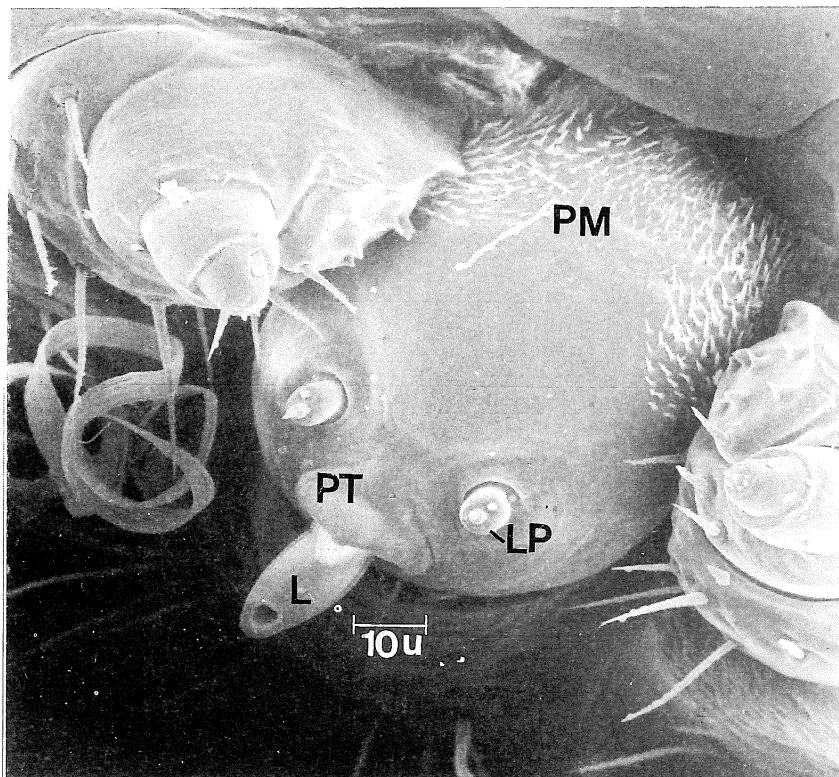


Abb. 6 - *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Maxillolabial-Komplex.  
L = Ligula; LP = Labialpalpus; PM = Postmentum; PT = Praementum.

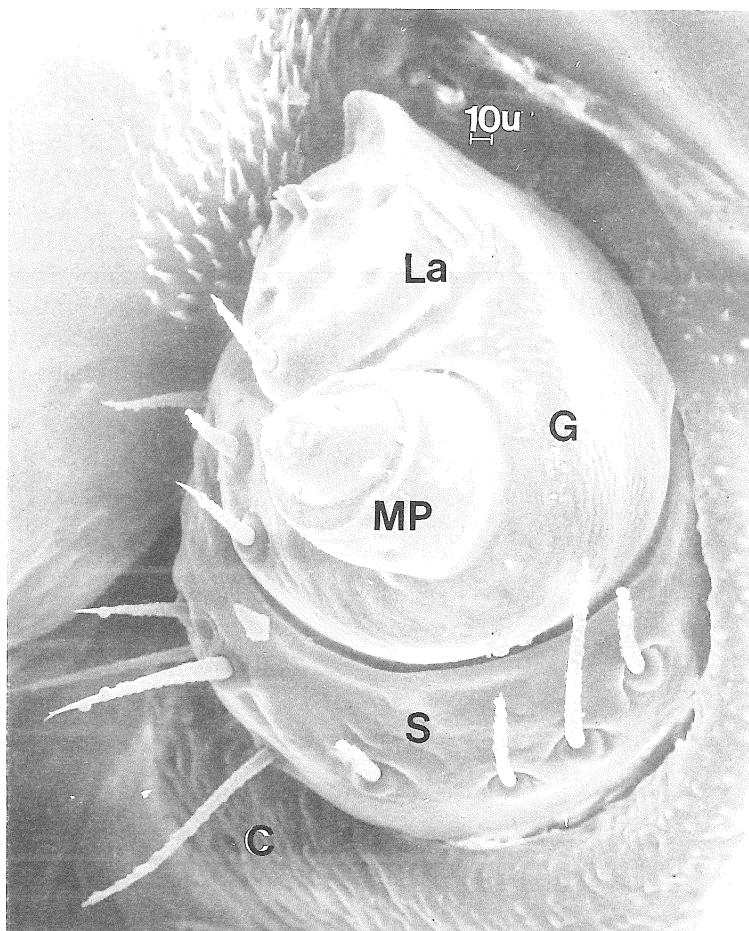


Abb. 7 - *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Maxillarkomplex.  
C = Cardo; G = Galea; La = Lacinia; MP = Maxillarpalpus; S = Stipes.

Das Labium besteht aus einem flachen Mittelteil (Mentum), der seitlich die beiden Maxillartaster und distal die zwei Labialtaster trägt. Das Mentum wird durch eine Quernaht, die Labialnaht, in zwei Abschnitte geteilt: Postmentum und Praementum (Abb. 6). Das Postmentum ist mit der Kopfkapsel unbeweglich verbunden. Es weist vielfältige Strukturen auf, die Mikrosetae ähneln. Das distale Praementum ist zweigliedrig; es besitzt eine Erhebung in der Palpo-Labialregion sowie je eine weitere an der Basis des ersten Segmentes und an der Spitze des distalen Abschnittes (Abb. 8).

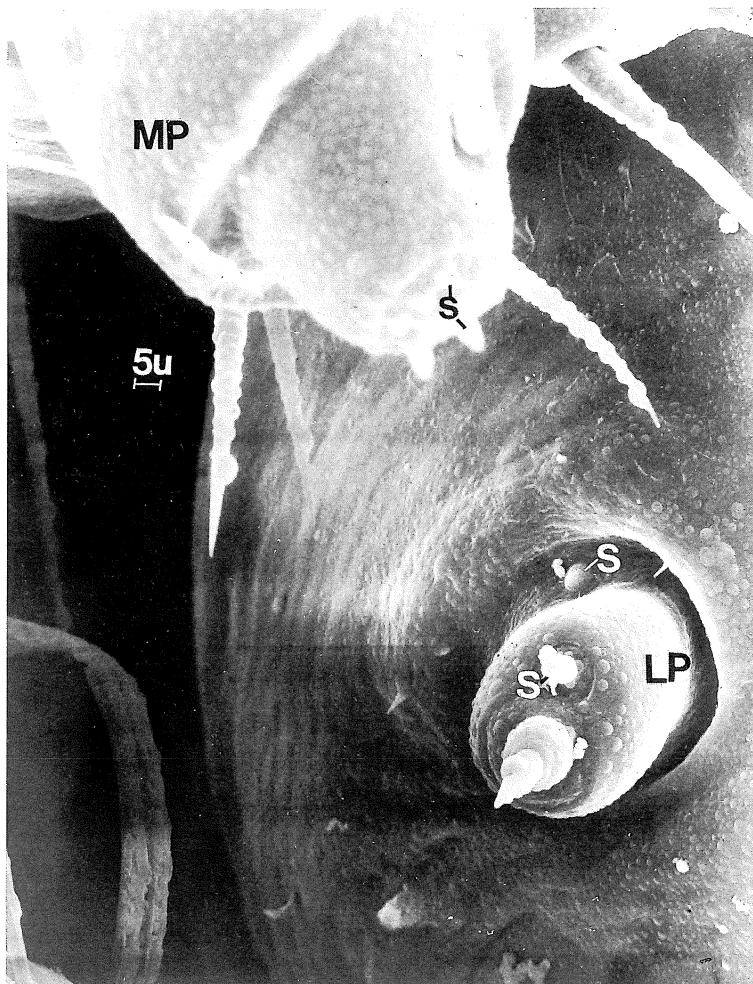


Abb. 8 - *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). Labialpalpus (LP) und Maxillarpalpus (MP) mit sensillenförmigen Strukturen (S).

Die Ligula, die durch Verschmelzung von Glossa und Paraglossa entsteht, befindet sich distal am Praementum.

#### DISKUSSION

Das primäre Borstenmuster der Kopfkapsel ist innerhalb der Ditrysia recht einheitlich, so daß eine Homologisierung des Borstenmusters der untersuchten

Raupen von *T. pityocampa* problemlos durchgeführt werden konnte. Die Ähnlichkeit der Fühler bei Noctuiden- und Lycaniden-Larven wurde von Downey & Allyn (1979) sowie Singh & Goel (1990) erwähnt. Die Autoren zeigten, daß der einzige Unterschied der typisch dreigliedrigen Ausbildung nur in der Länge der Seta liegt. Sing & Goel (1990) fanden bei *Lymantria marginata* Wek. drei Borstenpaare auf jeder Labrumhälfte. Dies bestätigt den Befund von Heinrich (1916), der für Lepidoptera-Raupen generell sechs Paare von Mikrosetae am Labrum feststellte. Bei *T. pityocampa* waren zusätzlich zwei Setae auf der ventralen Oberfläche des Labrums zu finden.

Ein Vergleich der Cranium-Beborstung von *T. pityocampa* mit der für Ditrysia ermittelten ergab folgenden Unterschied: Die Poren Va liegen vor V<sub>1</sub> und nicht zwischen den Mikroborsten V<sub>1</sub> und V<sub>2</sub>. Dies ist zweifellos als Autapomorphie zu bezeichnen, denn Abweichungen in der Lage der Borsten treten nicht nur bei Ditrysia auf, sondern auch bei den monotrysischen Gruppen (Hasenfuß, 1963) und Pterophoriden (Wasserthal, 1970).

Bei den Prozessionsspinner-Raupen bleibt der vordere Teil der Kopfkapsel weitgehend «frei» von Borsten. Unter funktionellen Gesichtspunkten ist es deshalb für den Zusammenhalt der Raupenkette wichtig, daß sich auf dem caudalen Teil der Kopfkapsel (Vertex-Region) lange Borsten befinden, die als Propriorezeptoren fungieren. Andererseits scheinen lange Borsten am Vertex vorteilhafter zu sein als kurze, denn sie erlauben ein besseres Abtasten der Umgebung und haben vermutlich eine Funktion beim Prozessionsablauf.

Eine funktionelle Beziehung zeigt sich auch in der Größe des Bereiches, der von Makro- und Mikroborsten eingenommen wird. Hinton (1946) wies darauf hin, daß bei Raupen mit orthognathem Kopf, die propriorezeptorischen Borsten kleiner sind. So könnten bei der orthognaten *T. pityocampa*-Raupe die Mikroborsten der Gruppe V<sub>1</sub> auf der Kopfkapsel im Laufe der Evolution verloren gegangen sein. Die Reduktion dieses Musterelementes ist vermutlich eine indirekte Folge der geselligen Lebensweise der Raupen. Die taktilen Kopfborsten der Vertex-Region sind, ähnlich wie die Körperborsten, stark gezähnt.

In einigen charakteristischen Zügen weicht das craniale Borstenmuster der Prozessionsspinner-Raupen von dem sehr einheitlichen Muster der Ditrysia ab. Vorhanden sind die Borsten C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, AF<sub>1</sub>, AF<sub>2</sub>, P<sub>2</sub>, A<sub>1-3</sub>, L<sub>1</sub>, O<sub>1-3</sub>, SO<sub>1-3</sub> und V<sub>1</sub>, insgesamt also jederseits 17 taktile Borsten sowie die Poren Fa, AFa, Va, Pa, Oa, SOa und Ga; sie fehlen bei Ditrysia fast nie. Bei *T. pityocampa*-Raupen nicht vorhanden sind die taktilen Borsten P<sub>1</sub>, propiorezeptorischen Borsten der V-Gruppe und die Poren La und Pb. Dies sind vermutlich Autapomorphien, denn diese Borsten finden sich nicht nur bei Ditrysia, sondern auch bei anderen Lepidopteren-Gruppen (Hinton, 1946; Hasenfuß, 1963; Wasserthal, 1970).

## DANKSAGUNG

Herrn Dr. Stelzer, Herrn Prof. Dr. Lehmann sowie den Mitarbeitern des Botanischen Instituts der Tierärztlichen Hochschule Hannover gebührt für die Hilfe bei den REM-Aufnahmen unser aufrichtigster Dank. Der Deutsche Akademische Austauschdienst unterstützte die Untersuchung in dankenswerter Weise durch Bewilligung eines Stipendiums.

## LITERATUR

- DOWNEY J.C., ALLYN A.C., 1979 - Morphology and biology of the immature stages of *Leptotes cassius theonus* (Lucas) (Lepidoptera: Lycanidae). - Bull. Allyn. Mus. 55: 1-27.
- HASENFUSS I., 1963 - Eine vergleichend-morphologische Analyse der regulären Borstenmuster der Lepidopterenlarven. - Z. Morph. Ökol. Tiere 52: 197-364.
- HEINRICH C., 1916 - On the taxonomic value of some larval characters in the Lepidoptera. - Proc. Ent. Soc. Wash. 18: 154-164.
- HINTON H.E., 1946 - On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. - Trans R. ent. Soc. London 97: 1-37.
- MALZ D., SCHMIDT G.H., 1990 - Morphology and distribution of various types of setae on the caterpillar's body of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in relation to processionary behaviour. - Proc. Thaumetopoea-Symp., Neustadt/Rbge. 1989: 41-50.
- SCHMIDT G.H., 1974 - Ein Beitrag zum Sozialverhalten der Raupen des Eichenprozessionsspinners *Thaumetopoea processionea* (L.). - Z. angew. Ent. 75: 174-178.
- SCHMIDT G.H., 1990 - Wirtspflanzen, Fraßverhalten und Raupen- Entwicklung des Kiefernprozessionsspinners *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) aus Südgriechenland. - Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 7: 353-363.
- SCHMIDT G.H., KOUTSAFTIKIS A., BREUER M., 1990 - Ein Beitrag zur Biologie und zum Feinddruck von *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Griechenland (Insekta: Lepidoptera). - Z. angew. Zool. 77: 395-422.
- SINGH J., GOEL S.C., 1990 - Morphological studies on the head appendages of an immature stage of *Lymantria marginata* WLK. (Lepidoptera: Lymantridae). - Z. angew. Zool. 77: 65-73.
- WASSERTHAL L., 1970 - Generalisierende und metrische Analyse des primären Borstenmusters der Pterophoriden-Raupen (Lepidoptera). - Z. Morph. Tiere 68: 176-254.

Dipl. L. Biol. MARY RUTH GARCÍA CONDE - University of Hannover, Institut für Geologie und Paläontologie, Callinstr. 30, D-30167 Hannover, FRG.

PROF. DR. GERHARD H. SCHMIDT - University of Hannover, Lehrgebiet Zoologie-Entomologie, Herrenhäuser Strasse 2, D-3419 Hannover, FRG.

Ricevuto il 7 gennaio 1993, pubblicato il 30 giugno 1993.

