

Ongrijpbare kenmerken

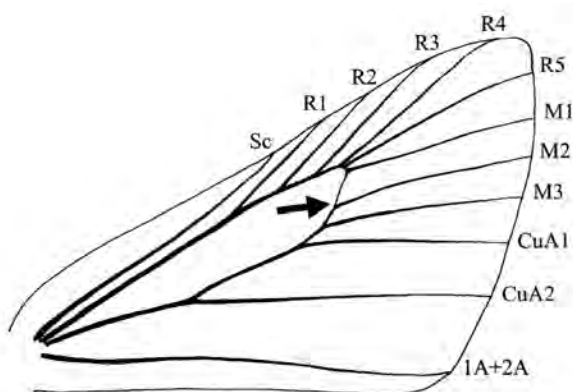
Naast de traditionele en taxonomische kenmerken van organismen, zoals bruikbare morfologische of anatomische, zijn er ook andere, ongrijpbare, maar daarmee niet minder taxonomische kenmerken, zoals gedrag, houding of voedselkeuze. Als een individu voor studie wordt gevangen, of zelfs gedood, zijn dergelijke kenmerken echter niet meer zichtbaar. In dit artikel wordt onderzocht in hoeverre de stand van de vleugels van dikkopjes (*Hesperiidae*) bij zonnen en rusten gebruikt kan worden bij het ontrafelen van hun taxonomie.

Entomologische Berichten 66(3): 99-103

Trefwoorden: gedrag, vlinders, taxonomie, *Hesperiidae*, waarnemen

Inleiding

Sinds Linnaeus (1758) wordt de dierenwereld ingedeeld op grond van morfologische en anatomische kenmerken. Pas rond het midden van de 20^e eeuw zijn pogingen ondernomen ook fysiologische kenmerken te gebruiken (bijvoorbeeld Sibley 1960, voor vogels) en vanaf de 80-er jaren zijn de moleculaire kenmerken, met name DNA-sequenties, in een onstuitbare opmars, ook bij dagvlinders (Wahlberg *et al.* 2005). Al deze kenmerken zitten in of aan het te onderzoeken dier: heb je het dier, dan heb je ook de kenmerken. Er zijn ook ongrijpbare kenmerken, zoals houding of foerageergedrag. In dat geval is het andersom: heb je het dier, dan ben je het kenmerk kwijt. Rara. Hier beperk ik me tot de *Hesperiidae* (dikkopjes), maar vergelijkbare kenmerken komen ook bij andere vlinders en ongetwijfeld bij andere insectenorden voor.



Figuur 1. Adering van de voorvleugel van *Ochlodes sylvanus* Esper. De pijl in de cel wijst naar de oorsprong van M2 die dichterbij M3 dan bij M1 ligt.

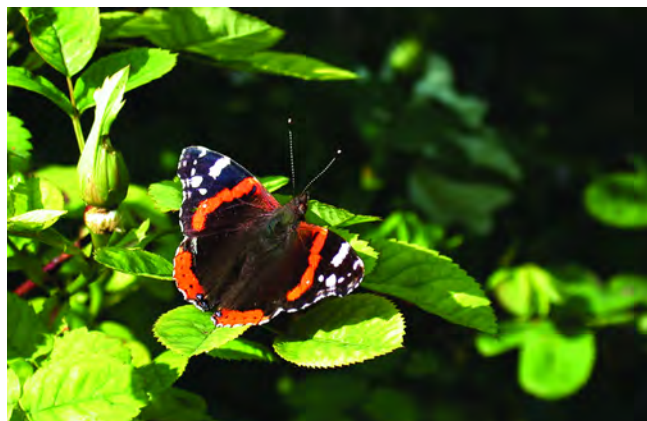
Venation of forewing of Ochlodes sylvanus Esper. The arrow in the cell points to the origin of M2 which is closer to M3 than to M1.

Rienk de Jong

Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis
Postbus 9517
2300 RA Leiden
jong@naturalis.nnm.nl

Indeling van de *Hesperiidae*

Wereldwijd komen er 3600-3800 soorten *Hesperiidae* voor. Ze vormen na *Nymphalidae* en *Lycaenidae* veruit de grootste dagvlinderfamilie. Ondanks die omvang zijn ze een homogene groep, die onder andere gekenmerkt wordt door de in de voorvleugel onvertakte aderen, die van de wortel of de cel naar de rand lopen. De familie wordt verdeeld in zes onderfamilies (de Jong *et al.* 1996, Ackery *et al.* 2000). Dit is enigszins provisorisch, aangezien op basis van de morfologie met name de *Pyrginae* niet goed onderbouwd zijn (maar recent DNA-onderzoek lijkt toch wel de juistheid van de onderscheiding van de *Pyrginae* te onderschrijven, zoals Andrew Warren van de Oregon State University in de Verenigde Staten me schrijft). Drie onderfamilies, *Coeliadinae* (tropen van de Oude Wereld), *Pyrrhopyginae* (tropen van de Nieuwe Wereld) en *Pyrginae* (cosmopolitisch; in Nederland *Pyrgus*, *Spialia*, *Carcharodus* en *Erynnis*) leven als rups op tweezaadlobbige planten (zoals composieten en lipbloemigen), de andere drie onderfamilies, *Hesperiinae* (cosmopolitisch; in Nederland *Hesperia*, *Ochlodes* en *Thymelicus*), *Heteropteriinae* (semicosmopolitisch; in Nederland *Heteropterus* en *Carterocephalus*) en *Trapezitinae* (Australische regio) leven als rups op eenzaadlobbige planten (zoals grassen en lili-



Figuur 2. *Vanessa atalanta* Linnaeus, Nederland, Zwammerdam, 12 mei 2002. Foto: Rienk de Jong, Naturalis
Vanessa atalanta Linnaeus, The Netherlands, Zwammerdam, 12 May 2002.

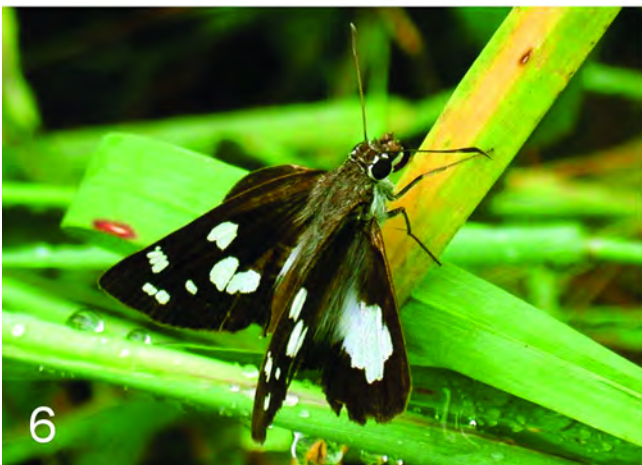


Figuur 3. *Gonepteryx cleopatra palmae* Stamm., Canarische Eilanden, La Palma, 7 maart 2005. Foto: Rienk de Jong, Naturalis
Gonepteryx cleopatra palmae Stamm. Canary Islands, La Palma, 7 March 2005.

achtigen). Hier zijn maar heel weinig uitzonderingen op. Het morfologisch verschil tussen de laatste drie onderfamilies is gering en met name de Hesperinae zijn zwak gekenmerkt: bij deze onderfamilie is ader M2 in de voorvleugel aan de basis naar ader M3 gebogen (figuur 1), terwijl deze ader bij alle andere Hesperidae aan de basis even ver van M3 als M1 afstaat of dichter bij de laatste ontspringt. Helaas gaat dit niet op voor alle soorten Hesperinae; hun plaatsing is dan te danken aan oppervlakkige gelijkenis met soorten waar dit wel het geval is. Als de Hesperinae zo slecht gekenmerkt zijn, snijdt hun onderscheiding als onderfamilie dan nog wel hout? Of zijn er nog andere kenmerken te vinden?

Zonaanbidders

Het is niet moeilijk aan warme kusten menselijke zoonanbidders in verschillende typen te verdelen op basis van kleding, snelheid van omdraaien en dergelijke kenmerken. Hetzelfde geldt voor dagvlinders. Vergelijk maar eens hoe een atalanta zijn vleugels wijd spreidt (figuur 2) en een cleopatra zijn vleugels angstvallig gesloten houdt en juist de onderkant naar de zon draait (figuur 3; je ziet dus zelden foto's van citroentjes met geopende vleugels, tenminste niet van



Figuren 4-7. Kenmerkende houding bij het zonnen van diverse Hesperinae, **4** *Pelopidas conjuncta* Herrich-Schäffer, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 oktober 2005, **5** *Ochlodes sylvanus* Esper, België, provincie Luxemburg, Neufchâteau, 28 juni 2002, **6** *Udaspes folus* Cramer, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 oktober 2005, **7** *Parnara apostata* Snellen, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 oktober 2005. Foto's: Rienk de Jong, Naturalis
Typical basking posture of various Hesperinae, **4** *Pelopidas conjuncta* Herrich-Schäffer, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 October 2005, **5** *Ochlodes sylvanus* Esper, Belgium, Province Luxembourg, Neufchâteau, 28 June 2002, **6** *Udaspes folus* Cramer, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 October 2005, **7** *Parnara apostata* Snellen, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 October 2005.



Figuur 8. *Iambrix salsala* Moore, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 oktober 2005. Foto: Rienk de Jong, Naturalis
Iambrix salsala Moore, Vietnam, Chu Yang Sin NP, 21-26 October 2005.

levende exemplaren). Bij de Hesperidae is de houding van de vleugels bij het zonnen (in het Engels 'basking posture', wij hebben er geen goed Nederlands woord voor; 'to bask' betekent 'zich koesteren') over het algemeen als bij de atalanta. De Hesperidae hebben echter een eigen houding: de voorvleugels worden een klein stukje geopend, de achtervleugels geheel (figuren 4-7). Sommige soorten doen dat al snel. De Zuidoost-Aziatische *Parnara apostata* bijvoorbeeld (figuur 7) opent zijn vleugels haast direct na neerstrijken, of er nu zon is of niet. Andere soorten wachten vaak eerst de zonnewarmte af, maar ze doen het allemaal, althans de soorten die ik heb kunnen controleren. Zoals gezegd, als je het beest in handen hebt, ben je het kenmerk kwijt. Je bent afhankelijk van eigen waarneming en vooral van foto's van levende exemplaren. Ik ben dan ook blij met elk boek en elk artikel waarin levend gefotografeerde Hesperidae staan afgebeeld. De afwijkende *Megathymus* en verwanten bijvoorbeeld vormen een kleine groep in *Yucca* en *Agave* borende Hesperidae in de zuidelijke Verenigde Staten en Mexico. Vanwege deze borende leefwijze is de kop van de rupsen en daarmee blijkbaar ook van de vlinders smaller dan gebruikelijk bij de Hesperidae. De smalle kop is wel opgevat als een primitief kenmerk. Daarom zijn deze dieren vaak gezien als een aparte onderfamilie of zelfs familie, ontstaan voordat de kop in de 'echte' Hesperidae zich verbreedde. De Jong *et al.* (1996) plaatsten *Megathymus* en verwanten echter binnen de Hesperidae, onder andere vanwege de neerbuigende ader 5 in de voorvleugel (zie boven). Zij zagen de smalle kop als een latere aanpassing aan de gespecialiseerde leefwijze. Deze plaatsing is recent door DNA-onderzoek ondersteund (volgens onderzoek van Andrew Warren). Kijken we nu naar hun 'basking posture' (zie foto's in Glassberg 2001: 291, 293, en Glassberg 2002: 192), dan blijken ze ook de typische houding van de Hesperidae te hebben. Bij de Oriëntale *Ancistroides* groep, waar bij een aantal genera ader 5 in de voorvleugel halverwege ader 4 en ader 6 ontspringt (bijvoorbeeld in *Iambrix*) en waarvan sommige soorten brede vleugels hebben die aan Heteroptera doen denken, is de hesperiine 'basking posture' eveneens te zien (figuur 8).

Hebben we hier dus het ultieme kenmerk voor de Hesperidae te pakken? Was de wereld maar zo eenvoudig. Common & Waterhouse (1972) merken op dat de soorten van de Australische subfamilie Trapezitinae rusten 'with their wings held erect', dat wil zeggen zoals gebruikelijk bij de Hesperidae. Het is niet helemaal duidelijk wat ze met rusten bedoe-

len: niet vliegen of geheel geen activiteit. Braby (2000) meldt dat een aantal soorten in de zon de vleugels houdt zoals de Hesperidae. Foto's hiervan zijn te vinden in Wilson (1987) en Valentine (1988). Het blijft onduidelijk hoe verbreid deze 'basking posture' is bij de Trapezitinae. Misschien kunnen alle soorten het, maar zijn er vele die er niet snel toe overgaan; ook bij de Hesperidae is er immers een grote variatie in de snelheid waarmee ze de houding aannemen. Mogelijk is het vermogen bij een aantal soorten van de Trapezitinae weer verdwenen. Het kenmerk op zich is eigenaardig genoeg om te veronderstellen dat het slechts één keer in de evolutie van de Hesperidae ontstaan is. Het lijkt daarom op een nauwere verwantschap van de Hesperidae met de Trapezitinae te wijzen dan met de Heteroptera.



Figuur 9. *Cethosia cyane* Drury, Singapore, Sentosa Island, Butterfly Park, 9 november 2005. Foto: Rienk de Jong, Naturalis
Cethosia cyane Drury, Singapore, Sentosa Island, Butterfly Park, 9 November 2005.

Op de plaats rust

Niet alleen de manier waarop de vleugels worden gehouden om zonnewarmte op te vangen laat interessante verschillen zien. Ook de houding van de vleugels direct na neerstrijken en in rust is niet bij alle Hesperidae gelijk. De meeste dagvlinders houden de vleugels direct na het neerstrijken opgeklapt boven de rug, waarbij de voorvleugels grotendeels bedekt worden door de achtervleugels (figuur 9) of hooguit een beetje geopend zijn. Sommige soorten openen de vleugels al gauw geheel of gedeeltelijk, vooral als er zon is, maar als ze geen verdere activiteit vertonen en blijkbaar 'uitrusten' blijven de vleugels opgeklapt. De soorten van *Neptis* (en verwante genera) en *Cyrestis* (beide Nymphalidae) gedragen zich anders. Ze zeilen met uitgespreide vleugels rond (de Engelse naam voor *Neptis* is gliders, de Nederlandse zwevers) en landen ook met gespreide vleugels. Dit is echter niet de rusthouding: als ze voorlopig niet van plan zijn weg te vliegen worden de vleugels opgeklapt.

De Hesperidae klappen gewoonlijk ook hun vleugels op zodra ze zijn gaan zitten en dit is tevens de rusthouding (figuur 10). Een aantal soorten houdt echter de vleugels bij het neerstrijken vlak uitgespreid, zoals *Neptis* en *Cyrestis* (figuur 11). In tegenstelling tot laatstgenoemde geslachten houden ze echter ook in rust de vleugels uitgespreid. We vinden dit uitsluitend binnen de Pyrginae en met name in drie groepen van genera, de *Celaenorhinus*-groep (pantropisch), de *Tagiades*-groep (tropen van de Oude Wereld) en de *Telemiades*-



Figuur 10. *Hesperia uncas* Edwards, Verenigde Staten, Colorado, Conejos County, 10 km ten zuiden van Antonito, 16 juli 2005. Foto: Rienk de Jong, Naturalis
Hesperia uncas Edwards, U.S.A., Colorado, Conejos County, 10 km south of Antonito, 16 July 2005.

groep (tropen van de Nieuwe Wereld). Ik heb geen veldervaring met de laatstgenoemde groep, maar Pyle (1981) vermeldt dat de drie soorten van *Staphylus* in de Verenigde Staten met uitgestrekte vleugels op en onder bladeren rusten. Evans (1953: 1) geeft voor de *Telemiades* groep aan: 'believed to rest always with the wings flat', maar het is niet duidelijk waar hij dit op baseert. Het lijkt op de normale houding voor het zonnen bij vele Pyrginae, zoals bij de soorten van het geslacht *Pyrgus* (figuur 12), maar als die neerstrijken zijn de vleugels opgeklapt en dat is ook in rust zo. Heel anders dan de dieren die voor je langs flitsen en dan, pats, opeens met uitgespreide vleugels voor je neus zitten. Het is bovendien de rusthouding. Deze houding is natuurlijk wel te fotograferen, maar op de foto niet te onderscheiden van 'basking'. Eigenlijk zou je het moeten filmen. Omdat foto's geen uitsluitend geven, is de verspreiding van dit gedrag aan de hand van foto's niet na te gaan. Rusten schijnen ze bij voorkeur



Figuur 11. Een uniek treffen: *Celaenorrhinus vietnamicus* Devyatkin en *Tagiades parra* Fruhstorfer samen op een blad, Vietnam, Thuong Cuu, 15 km ten zuiden van Thanh Son, 10-16 november 1999. Foto: Rienk de Jong, Naturalis
Unique encounter: Celaenorrhinus vietnamicus Devyatkin and *Tagiades parra* Fruhstorfer together on a leaf, Vietnam, Thuong Cuu, 15 km south of Thanh Son, 10-16 November 1999.

aan de onderkant van bladeren te doen, maar dit is nogal lastig te controleren. Mogelijk is dit tevens een manier om aan vermeend gevaar te ontkomen. Ik heb het gedrag vaak waargenomen, bij genera als *Tagiades*, *Mooreana*, *Tapena*, *Pintara*, *Odontoptilum* en *Celaenorrhinus* in Zuidoost-Azië en bij de eerste en de laatste en ook genera als *Eretis*, *Sarangesa* en *Netrobalane* in Oost-Afrika. Als het dan om gevaar ging moet ik dat zelf zijn geweest, tenzij ik een ander gevaar voor ze over het hoofd zag. In Oost-Afrika heb ik trouwens verschillende soorten van *Celaenorrhinus* nooit anders dan op de onderzijde van bladeren zien landen (en steeds op balsamien, maar dat moet toeval zijn; de rupsen leven op een heel andere plantenfamilie, Acanthaceae). In Afrika is van soorten van het geslacht *Sarangesa* bekend dat ze ook wel in holen in de grond rusten (Henning *et al.* 1997). Van de Amerikaanse *Celaenorrhinus*-soorten *C. fritzgaertneri* en *C. stallingsi* is beschreven dat ze behalve onder bladeren ook in grotten en onder bruggen rusten (Howe 1975, Scott 1986). Het landen op de onderzijde van bladeren zien we ook veel bij Pyralidae, maar in het veld zul je deze dieren niet gauw voor Hesperidae aanzien: ze hebben een heel andere, veel rustiger vlucht.

Ongetwijfeld heeft het rustgedrag met gespreide vleugels, dat beperkt is tot een deel van de Pyrginae, waarde als taxonomisch kenmerk, maar er zijn nog veel aanvullende waarnemingen nodig. Een moeilijkheid is bovendien dat de genusgroepen morfologisch niet goed onderbouwd zijn en slechts gedeeltelijk door DNA-onderzoek gesteund worden. Daardoor is de taxonomische waarde van dit kenmerk lastig te bepalen.

Slaap zacht

Rusten met gespreide vleugels is niet de enige opmerkelijke rusthouding binnen de Pyrginae. Van *Erynnis tages* (bruin dikkopje), de soorten uit het geslacht *Carcharodus* en van *Gomalia elma* is bekend dat zij met de vleugels als een dakje gevouwen slapen (foto's bijvoorbeeld in Bink 1992, Weidemann 1995, Henning *et al.* 1997, Lepidopterologen-Arbeitsgruppe 1997). Deze genera vormen, tezamen met *Pyrgus*, *Spialia* en *Muschampia*, volgens Evans (1949) in de Oude Wereld de *Pyrgus*-groep. Bij de laatste drie genera komt deze aparte rusthouding niet voor. Voor de Nieuwe Wereld onderscheidde Evans (1953) een aparte *Erynnis*-groep van zestien genera op grond van overeenkomsten in de genitaliën, maar daarmee bleef de verwantschap met de *Pyrgus*-groep (die in de Nieuwe Wereld behalve *Pyrgus* nog drie of vier andere genera telt) in het ongewisse. Als de slaaphouding van *Erynnis*, *Carcharodus* en *Gomalia* op nauwere verwantschap tussen deze genera duidt, is de afscheiding van de *Erynnis*-groep van de *Pyrgus*-groep discutabel. Opmerkelijk is ook dat van *Grais stigmaticus*, behorende tot de *Erynnis*-groep, een rusthouding met gespreide vleugels onder bladeren wordt vermeld (Scott 1998), dezelfde houding die hierboven beschreven is voor de *Celaenorrhinus*-groep en de *Tagiades*-groep en die waarschijnlijk ook de normale rusthouding in de *Telemiades*-groep is. Aangezien ook om morfologische redenen achter de juistheid van de verdeling van genera over een *Erynnis*-groep en een *Telemiades*-groep vraagtekens zijn te zetten (de Jong 1975), lijken er goede redenen te zijn om al deze genusgroepen eens aan een revisie te onderwerpen. In de voorlopige resultaten van een DNA-studie kwamen deze groepen niet als monofyletische eenheden tevoorschijn (Warren 2004).



Figuur 12. *Pyrgus onopordi* Rambur, Frankrijk, Département Vaucluse, Gordes, 13 mei 2004. Foto: Rien de Jong, Naturalis
Pyrgus onopordi Rambur, France, Département Vaucluse, Gordes, 13 May 2004.

Tenslotte

Dit stukje is een aansporing om eerst te kijken en dan pas (eventueel) met je net te slaan. Een bekende Nederlandse entomoloog die als lijfspreuk had 'eerst slaan, dan kijken' heeft het geweten toen hij in een bijenzwerm sloeg. Meestal loopt het beter af, maar toch: beheersing kan zoveel opleveren. Heeft iemand bijvoorbeeld ooit onderzocht hoe wijd verbreid het eigenaardige gedrag is van bepaalde Papilionidae tijdens het nectar zuigen, waarbij snel met de voorvleugels geklapperd wordt, terwijl de achtervleugels bijna stil worden gehouden? Is dat een taxonomisch kenmerk? Voor wie zijn ogen open heeft, valt er nog veel te ontdekken.

Literatuur

- Ackery PR, Jong R de & Vane-Wright RI 1999. The butterflies. In: N.P. Kristensen (ed). Handbook of Zoology, Vol. IV, part 35, Lepidoptera, Moths and Butterflies. W. de Gruyter.
- Bink FA 1992. Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co.
- Braby MF 2000. Butterflies of Australia. Volume One. CSIRO Publishing.
- Evans WH 1949. A Catalogue of the Hesperidae of Europe, Asia and Australia in the British Museum (Natural History). The British Museum (Natural History).
- Evans WH 1953. A Catalogue of the American Hesperidae in the British Museum (Natural History). Part III. The British Museum (Natural History).
- Common IFB & Waterhouse DF 1972. Butterflies of Australia. Angus & Robertson Pty. Ltd.
- Glassberg J 2001. Butterflies through binoculars. The West. Oxford University Press.
- Glassberg J 2002. Butterflies of North America. Friedman.
- Henning GA, Henning SF, Joannou JG & Woodhall SE 1997. Living Butterflies of Southern Africa. Umdaus Press.
- Howe WH 1975. The Butterflies of North America. Doubleday & Comp.
- Jong R de 1975. An abdominal scent organ in some female Pyrginae (Lepidoptera, Hesperidae). Entomologische Berichten 35: 166-169.
- Jong R de, Vane-Wright RI & Ackery PR 1996. The higher classification of butterflies: problems and prospects. Entomologica Scandinavica 27: 1-37.
- Lepidopterologen-Arbeitsgruppe 1997. Schmetterlinge und ihre Lebensräume. Band 2. Pro Natura - Schweizerischer Bund für Naturschutz.
- Linnaeus C 1758. Systema naturae. Editio 10. Volume 1. Laurentius Salvius.
- Pyle RM 1981. The Audubon Society Field Guide to North American

Butterflies. Knopff.

- Scott JA 1998. The Butterflies of North America. Stanford University Press.
- Sibley CG 1960. The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. Ibis 102: 215-284.
- Valentine P 1988. Australian Tropical Butterflies. Tropical Australia Graphics.
- Wahlberg N, Braby MF, Brower AZ, Jong R de, Lee M-M, Nylin S, Pierce NE, Sperling FAH, Vila R, Warren AD & Zakharov E 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. Proceedings Royal Society B 272: 1577-1586.
- Warren AD 2004. The use of partial sequences from the wingless and CO1 genes to infer relationships among the Hesperioidea (Lepidoptera). The Nature & Insects 39: 11-16.
- Weidemann HJ 1995. Tagfalter beobachten, bestimmen. 2. Auflage. Naturbuch Verlag.
- Wilson P 1987. Australia's Butterflies. Kangaroo Press.

Ingekomen 23 januari 2006, geaccepteerd 28 maart 2006.

Summary

Elusive characters

By far most characters used in taxonomy are morphological, anatomical, sometimes physiological and, recently, often molecular (DNA). All these characters are 'material', they are part, or are a product of a specimen: if you have the specimen, you have its characters. There are other, potentially taxonomic, characters that are elusive in the sense that they are lost as soon as you kill the specimen. Such characters are, for instance, food preference and behaviour. The present contribution deals with wing posture during basking, resting and sleeping as potentially taxonomic characters in skipper butterflies (Hesperiidae).

More than half of the 3600-3800 species of Hesperidae belong to the subfamily Hesperinae. Morphologically this subfamily is weakly characterized by a single, unique but non-universal character: the base of vein M2 in the forewing is closer to the base of vein M3 than to the base of M1. However, all species of the Hesperinae show a peculiar basking posture: the forewings are partly opened and the hindwings are spread horizontally. This behaviour is found in all species of which there are first-hand observations or photographs. The typical basking posture could, therefore, be a good taxonomic character. It has also been described (and depicted) for a number of species of the Australian subfamily Trapezitinae. It is uncertain how widespread this behaviour is among Trapezitinae, but it may well indicate that Hesperinae and Trapezitinae share a common ancestor in which this character evolved.

A remarkable resting posture, on the upperside or underside of a leaf with the wings spread horizontally against the surface, is found exclusively, but not universally, in subfamily Pyrginae. The evaluation of this behaviour as a taxonomic character is hampered by uncertainty about the phylogeny of the Pyrginae. On the other hand, better knowledge of the distribution of this resting posture may help elucidating phylogenetic relationships.

Subfamily Pyrginae is also remarkable for a peculiar sleeping posture, with the wings folded roof-like over the abdomen, reminding of the sleeping posture of many moths. It is found in two of the eight or nine genera of the cosmopolitan *Pyrgus*-group, in *Carcharodus* and *Gomalia*, and in one genus, *Erynnis*, of the *Erynnis*-group of genera. As with the resting posture, with wings spread flat against the substrate, the non-universal distribution of this character over two genus groups may be a reflection of the poor morphological justification of the distinction of the genus groups.