

Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen

Von

WILLI HENNIG

Deutsches Entomologisches Institut
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Berlin-Friedrichshagen

(Mit 365 Textfiguren)

Inhalt	Seite
Einleitung	506
I. Die einzelnen Merkmale und ihre Ausprägungsstufen	509
A. Merkmale des Kopfes	510
a) Sklerotisierung der Stirn: Holometopie und Schizometopie	510
b) Kopfborsten (Chaetotaxie des Kopfes)	518
c) Mundwerkzeuge	527
B. Merkmale des Thorax	527
C. Merkmale des Flügels	528
D. Merkmale des Abdomens	534
II. Die monophyletischen Teilgruppen höheren Ranges	545
A. Archischiza (Conopidae)	547
B. Muscaria	549
1. Micropezoidea	550
(2. Nothyboidea)	562
3. Otitoidea	573
(4. Sciomyzoidea)	581
(5. Lauxanioidea)	593
(6. Pallopteroidea)	601
7. Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen	609
(8. Milichioidea)	648
9. Drosophiloidea	662
10. Chloropidae	675
11. Calyptratae	677
Literatur	682
Verzeichnis der in den Textfiguren gebrauchten Abkürzungen	686
Index	687

Einleitung

Die Systematik der sogenannten „Acalyptratae“ ist eines der schwierigsten Kapitel der Dipterensystematik. In neuerer Zeit haben sich besonders HENDEL (1916, 1922/23), FREY (1921), MALLOCH (1933, 1948) und CRAMPTON (1944b) um sie bemüht. Ich selbst habe mich seit 1934 in mehreren Arbeiten mit ihr beschäftigt. Diese Arbeiten sind zum größten Teil unter sehr ungünstigen Zeitverhältnissen entstanden, die keine umfangreicheren ununterbrochenen Untersuchungen erlaubten. Der fragmentarische Charakter dieser Arbeiten ließ den Wunsch entstehen, das System der Acalyptratae bzw. der Schizophora einmal im Zusammenhange zu behandeln. Der Wunsch wurde verstärkt durch die Überlegung, daß mehrere meiner früheren Arbeiten entstanden sind, bevor ich mich genauer mit den theoretischen Grundfragen der Systematik beschäftigt hatte. Daher schien es mir wünschenswert, die Schlußfolgerungen, zu denen ich in früheren Arbeiten, teils in Übereinstimmung mit, teils im Gegensatz zu anderen Autoren gekommen war, zu prüfen unter den Gesichtspunkten, die mir heute für systematische Arbeiten maßgebend zu sein scheinen.

Unter „Systematik“ verstehe ich dabei stets die phylogenetische Systematik. Welche Grundsätze meiner Überzeugung nach bei der Aufstellung und Beurteilung eines phylogenetischen Systemes anzuwenden sind, habe ich in mehreren Arbeiten dargelegt (HENNIG 1950, 1953, 1957). Es ist nicht möglich, diese Darlegungen hier auch nur kurz zu wiederholen. Es scheint mir aber doch wichtig, darauf hinzuweisen, daß nicht alle Autoren mit den Bezeichnungen „Monophylie“, „monophyletische Gruppe“ und „phylogenetische Verwandtschaft“ die gleichen Begriffe verbinden. Das zu beachten ist außerordentlich wichtig, denn es wäre natürlich völlig sinnlos, wenn 2 Autoren sich über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen einer Gruppe streiten wollten, wenn sie mit dieser Bezeichnung verschiedene Begriffe verbinden. Im Folgenden liegt selbstverständlich allen den genannten Begriffen die Definition zugrunde, die ich in früheren Arbeiten gegeben habe.

Als Ziel der phylogenetischen Systematik kann es bezeichnet werden, die phylogenetische Verwandtschaft der Arten so darzustellen, daß im System nur monophyletische Gruppen geduldet werden.

Über den Weg, der zu diesem Ziele führt, muß etwas mehr gesagt werden. Hier gilt (in etwas vereinfachter Formulierung) die grundlegende Feststellung, daß eine monophyletische Gruppe als solche nur am Besitz abgeleiteter (apomorpher) Merkmale zu erkennen ist. Ein Beispiel mag das erläutern:

Die Annahme, daß die Dipteren eine monophyletische Gruppe sind, wird begründet durch die Tatsache, daß sie in den Halteren ein eindeutig abgeleitetes (apomorphes) Merkmal besitzen. Der Verdacht, daß dieses Merkmal bei verschiedenen Insekten durch Konvergenz entstanden sein könnte, wird entkräftet durch die Tatsache, daß die Dipteren außer den Halteren noch andere eindeutig abgeleitete (apomorphe) Merkmale besitzen: Reduktion von cu_2 , Fehlen des 8. Abdominalstigmas bei den Imagines, Fehlen

der Thorakalbeine bei den Larven. Durch den Besitz dieser abgeleiteten („apomorphen“) Merkmale, sind die Dipteren als monophyletische Gruppe gut begründet.

Gänzlich falsch wäre es aber, wollte man auch alle die Insekten, bei denen die angegebenen Merkmale nicht (d. h. „noch nicht“) vorkommen, bzw. bei denen die betreffenden Merkmale in ihrer ursprünglichen („plesiomorphen“) Ausprägungsform vorhanden sind (Hinterflügel nicht zu Halteren umgebildet, cu_2 gut entwickelt, 8. Abdominalstigma vorhanden, Larven mit Thorakalbeinen) in einer Gruppe zusammenfassen. Eine solche, auf „Sympletiomorphie“ begründete Gruppe wäre nicht als monophyletische Gruppe anzuerkennen. Im phylogenetischen System hätte sie keinen Platz (siehe HENNIG 1953, 1957).

So leicht das an extremen Beispielen einzusehen ist, so schwierig ist es offenbar, den Grundsatz auch dort festzuhalten, wo seine logische Unanfechtbarkeit nicht so anschaulich illustriert wird. Das System der Insekten und auch der Dipteren enthält noch viele Gruppenbildungen, die auf Sympletiomorphie begründet sind, deren Begründung also in aller Offenheit gegen den Grundsatz verstößt, daß nur der Nachweis apomorpher Merkmale bei einer Gruppe dazu berechtigt, die Monophylie dieser Gruppe anzunehmen. Zur Begründung dieser Behauptung ein Beispiel aus allerjüngster Zeit:

ACZÉL (1954a) teilte die Brachycera in 2 Divisionen ein: „Orthopyga“ und „Campylopyga“. Als Merkmale der Campylopyga gibt er an: „Male postabdomen without exception folded beneath last tergite of the preabdomen and circumverted. Antennae inserted below the prefrontal suture and consisting of three segments, scape, pedicel and postpedicel only.“

Das alles sind zweifellos apomorphe Merkmale und daher ist gegen die Hypothese, daß die Campylopyga eine monophyletische Gruppe sind, theoretisch nichts einzuwenden. Soweit die Cyclorrhapha in Betracht kommen, ist auch mit Sicherheit anzunehmen, daß die von ACZÉL angegebenen Merkmale als Synapomorphien zu deuten sind. Aber ACZÉL stellt zu den Campylopyga außer den Cyclorrhapha auch die Dolichopodidae. Für diese Familie scheint der Besitz eines Hypopygium circumversum keineswegs gesichert. Auch der Verdacht, daß die sonstigen Merkmale, in denen die Dolichopodidae mit den Cyclorrhapha übereinstimmen, durch Konvergenz entstanden sein könnten, ist keineswegs entkräftet. Aber das sind Einzelfragen, die durch genauere morphologische Untersuchungen geklärt werden können. Sie berühren die Tatsache nicht, daß die Argumente, mit denen die Gruppe Campylopyga begründet wird, theoretisch einwandfrei sind.

Ganz anders steht es bei den Orthopyga. Die Merkmale, die ACZÉL für diese Gruppe nennt, sind ausschließlich plesiomorphe Merkmale. In diesem Falle heißt das: Merkmale, die als Vorstufen für die Merkmalsausprägungen der Campylopyga gelten müssen: „Postabdomen of male never folded beneath the last preabdominal tergite, nor permanently inverted but remaining always as a direct continuation of the preabdomen. Antennae inverted in or just above the prefrontal suture, never below.“

In der Gruppe „Orthopyga“ sind also Brachyceren zusammengefaßt, deren Übereinstimmung ausschließlich auf Sympletiomorphie beruht. Da Sympletiomorphie niemals die Annahme von Monophylie begründen kann, ist die Gruppenbildung „Orthopyga“ aus theoretischen Gründen abzulehnen: Es gibt bisher keine Gründe, die für die Monophylie (im Sinne der Definition dieses Begriffes bei HENNIG 1953!) dieser Gruppe sprechen. Anders als die Campylopyga, deren Anerkennung nur davon abhängt, ob in ihrem ganz speziellen Falle die morphologischen Befunde richtig gedeutet sind oder nicht, sind die Orthopyga nach einem theoretisch falschen Prinzip gebildet. Im phylogenetischen System haben die „Orthopyga“ daher keinen Platz.

Die Überlegung, daß nur der Nachweis apomorpher Merkmale bei einer Gruppe (einem Taxon beliebiger Rangstufe) die Annahme begründen kann, daß es sich tatsächlich um eine monophyletische Gruppe handelt, hat zur Aufstellung eines „Argumentierungsschemas der phylogenetischen Systematik“ (HENNIG 1957) geführt, das in Fig. 1 wiedergegeben ist. Dieses Schema hat auch für die vorliegende Arbeit Gültigkeit: Jede Gruppe im System der Schizophora wird daraufhin zu untersuchen sein, ob sie im Sinne dieses

Schemas als monophyletische Gruppe anerkannt werden kann oder nicht.

Aus den vorstehenden Überlegungen geht hervor, daß die Möglichkeit, ein phylogenetisches System aufzustellen bzw. ein angeblich phylogenetisches System zu beurteilen, davon abhängt, daß man Merkmale kennt, deren verschiedene Ausprägungsstufen sicher als plesiomorph oder apomorph zu deuten sind. Damit werden auch die Grenzen deutlich, die der phylogenetischen Systematik gezogen sind:

1. Nicht bei allen Merkmalen ist es möglich, die bei verschiedenen Gruppen vorkommenden verschiedenen Ausprägungsstufen, mit Sicherheit als plesiomorph oder apomorph zu deuten. Solche Merkmale müssen, unbeschadet ihrer diagnostischen Verwendbarkeit zur nachträglichen Kennzeichnung und Unterscheidung der anerkannten monophyletischen Gruppen,

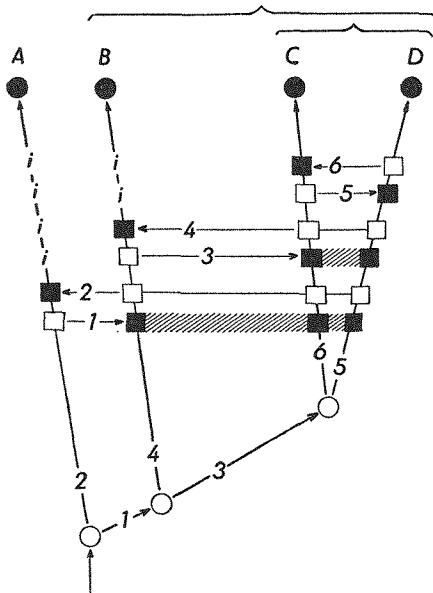


Fig. 1. Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik; nach HENNIG (1957)

in der phylogenetischen Systematik außer Betracht bleiben. Hier findet die oft erhobene aber ebenso oft mißverstandene Forderung nach Berücksichtigung „aller“ Merkmale ihre Grenzen. Die Erfahrung lehrt indessen auch, daß eine genaue und zielbewußte Untersuchung selbst bei solchen, für die phylogenetische Systematik zunächst wertlos erscheinenden Merkmalen, oft eine Deutung möglich macht.

2. Es gibt Merkmale, deren verschiedene Ausprägungsstufen wohl eindeutig als plesiomorph oder apomorph zu bestimmen sind, die aber so einfach und leicht veränderlich sind, daß die Träger der apomorphen Ausprägungsstufen nicht ohne weiteres für nahe verwandt gehalten werden dürfen: Der Besitz dieser Merkmale kann nicht immer auf Synapomorphie zurückgeführt werden, sondern beruht oft auf Konvergenz.

Solche Merkmale sind für die phylogenetische Systematik nicht unbedingt wertlos. Sie treten oft kombiniert mit anderen apomorphen Merkma-

len auf, und zwar bei verschiedenen Gruppen in verschiedener Kombination. Daraus läßt sich oft erkennen, in welchen Fällen der Besitz auf Synapomorphie, in welchen Fällen er dagegen auf Konvergenz beruht.

3. Nicht bei allen Merkmalen ist die Entwicklung einsinnig gerichtet. Sie kann erstens von einer plesiomorphen Ausprägungsstufe aus in verschiedener Richtung zu apomorphen Ausprägungsstufen führen (siehe z. B. Fig. 17: Analzelle). Das ist für die phylogenetische Systematik ohne größere Bedeutung. Wichtiger ist, daß sich die Entwicklungsrichtung auch vollkommen umkehren kann. Das Gesetz von der „Irreversibilität“ der Evolution, auf dessen Gültigkeit die vorstehend kurz skizzierten Methoden der phylogenetischen Systematik weitgehend beruhen, gilt jedenfalls nicht für den Verlust von Organen und dergleichen. Es gilt auch z. B. nicht für einfache Proportionsveränderungen, wie etwa die Verbreiterung und Verschmälerung des Axillarfeldes der Flügel und die damit zusammenhängenden Veränderungen im Verlaufe des Flügelgeäders (siehe dazu S. 531). Daraus ergibt sich, daß scheinbar identische Merkmalsausprägungen (wie z. B. das Fehlen von Flügeln bei den Insekten) nicht ohne weiteres in gleicher Weise als plesiomorph oder apomorph gedeutet werden dürfen. Sie können bei bestimmten Trägern dieser Ausprägungsstufe plesiomorph (z. B. das Fehlen der Flügel bei den Collembola), bei anderen apomorph (z. B. das Fehlen der Flügel bei den Siphonaptera) sein. Die richtige Deutung ergibt sich aus der gleichzeitigen Berücksichtigung anderer Merkmale. Das soll aber hier nicht theoretisch weiter verfolgt werden. Die folgende Besprechung der morphologischen Merkmale der Schizophora wird zeigen, wie das im einzelnen zu verstehen ist.

I. Die einzelnen Merkmale und ihre Ausprägungsstufen

Meine ursprüngliche Absicht war es, die vorliegende Arbeit auf die Untersuchung der Chaetotaxie des Kopfes zu beschränken, in deren üblicher Deutung mir bei früheren Arbeiten verschiedene Unklarheiten aufgefallen waren. Es zeigte sich aber bald, daß eine solche Begrenzung keine tragfähige Basis für die kritische Beurteilung des Systems der Schizophora geliefert hätte. Daher mußte ich meine Untersuchungen auch auf einige andere Merkmale ausdehnen, die ganz allgemein in systematischen Arbeiten eine größere Rolle spielen. Selbstverständlich war es nicht möglich, eine vollständige Untersuchung aller dieser Merkmale bei allen Schizophora durchzuführen. Dazu wären Jahre erforderlich gewesen, selbst dann, wenn ich mich auf ein einziges Merkmal hätte beschränken wollen. Meine Arbeit begnügt sich daher mit dem Versuche, an Hand dessen, was wir heute über die wichtigsten in der Systematik berücksichtigten Merkmale wissen, zu prüfen, wie gut oder schlecht die von verschiedenen Autoren vorgelegten Systeme der Schizophora unter den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik begründet erscheinen.

A. Merkmale des Kopfes

a) Sklerotisierung der Stirn: Holometopie und Schizometopie

Man darf vielleicht sagen, daß die wichtigsten Eigentümlichkeiten der Schizophora in den Bauverhältnissen der Stirn liegen. Diese wieder hängen, wie HENDEL angibt, eng mit dem Auftreten der Stirnblase (des „Ptilinums“) zusammen.

„Die Stirn . . . ist ursprünglich gleichmäßig chitinisiert wie bei allen Dipteren mit Ausnahme der ‚Blasenträger‘, der Schizophoren. Zugleich mit der Stirnblase entstand die Stirnstrieme, eine weiche Haut längs der Sagittalnaht, die von der Stirnspalte bis zur Okzipitalnaht beiderseits der 3 Ozellen zurückreicht. Beschränkt sich diese Stirnstrieme nur auf die Längsmittle der Stirne und läßt an den Augenrändern jederseits einen Chitinstreifen übrig (Frontorbitsen, Parafrontalia), der oralwärts ohne Unterbrechung in die Wangen übergeht und schmaler auch hinten um die Augen herumläuft, so liegt Schizometopie (BRAUER) vor. Bei weiterer seitlicher Ausbreitung der Stirnstrieme entsteht jenes Zwischenstadium (Trypetiden), bei dem die Frontorbitsen in einen vorderen Teil, die Wangenplatten, und einen hinteren, die Scheitelplatten, getrennt werden. Sind die Wangenplatten ganz verdrängt und reicht die Stirnstrieme dort von einem Ende zum anderen, so nennt man das Holometopie oder holometopischen Stirnbau. Die Stirnstrieme ist meist nackt. Das ursprünglichere Verhalten ist aber die Behaarung derselben. Als phylogenetische Reste der chitinen Stirn erscheinen als Folge des Verdünnungsprozesses hier und da in der heutigen Stirnstrieme schmale, nach vorn hin konvergierende Chitinleisten, Interfrontalleisten, Träger der Kreuzborsten der Stirne.“ (HENDEL in KÜKENTHAL-KRUMBACH, p. 1736). Diese Auffassung geht, wie HENDEL selbst (1928, p. 17) angibt, auf DE MEIJERE (1904) zurück, der seinerseits rein deskriptive Angaben BRAUERS (1880) phylogenetisch gedeutet hat.

Die Entwicklung der Stirn wäre nach dieser Darstellung also ein einseitig von der ursprünglich gleichmäßig chitinierten Stirn über die Schizometopie zur Holometopie fortschreitender Prozeß. Meines Wissens ist dieser Ansicht HENDELS bisher nicht widersprochen worden. CRAMPTON (1942) beschränkt sich auf die Wiedergabe der Darstellung HENDELS, ohne sich kritisch dazu zu äußern.

Ich bin überzeugt, daß HENDELS Auffassung nicht aufrecht erhalten werden kann.

Richtig ist wahrscheinlich, daß am Anfange der Entwicklung der Stirn bei den Cyclorrhapha Formen standen, bei denen die ganze Stirn gleichmäßig sklerotisiert war. Die Aschiza haben diesen Zustand bewahrt. Vergleicht man also Aschiza (Fig. 2, 4) und Conopidae (Fig. 3) miteinander, so wird man ohne Bedenken den Bau der Stirn bei den Aschiza als plesiomorph, die Stirn der Conopidae als apomorph bezeichnen dürfen.

Richtig ist aber auch, daß unter den Schizophora die Holometopie, die nach HENDEL am Ende der Entwicklung stehen soll, häufig bei Familien vorkommt, die im übrigen eine besondere Häufung plesiomorpher Merkmale aufzuweisen haben. Das gilt z. B. für die Conopidae (Fig. 3), bei denen Stirnblase und Stirnspalte nur erst schwach entwickelt sind, und auch für die Sciomyzidae (Fig. 5), bei denen die Schenkel der Stirnspalte auch nur erst sehr kurz sind (Fig. 30). Ausgesprochen schizometop sind dagegen die Calyptratae (früher sogar als „Schizometopa“ bezeichnet), die eine hoch-

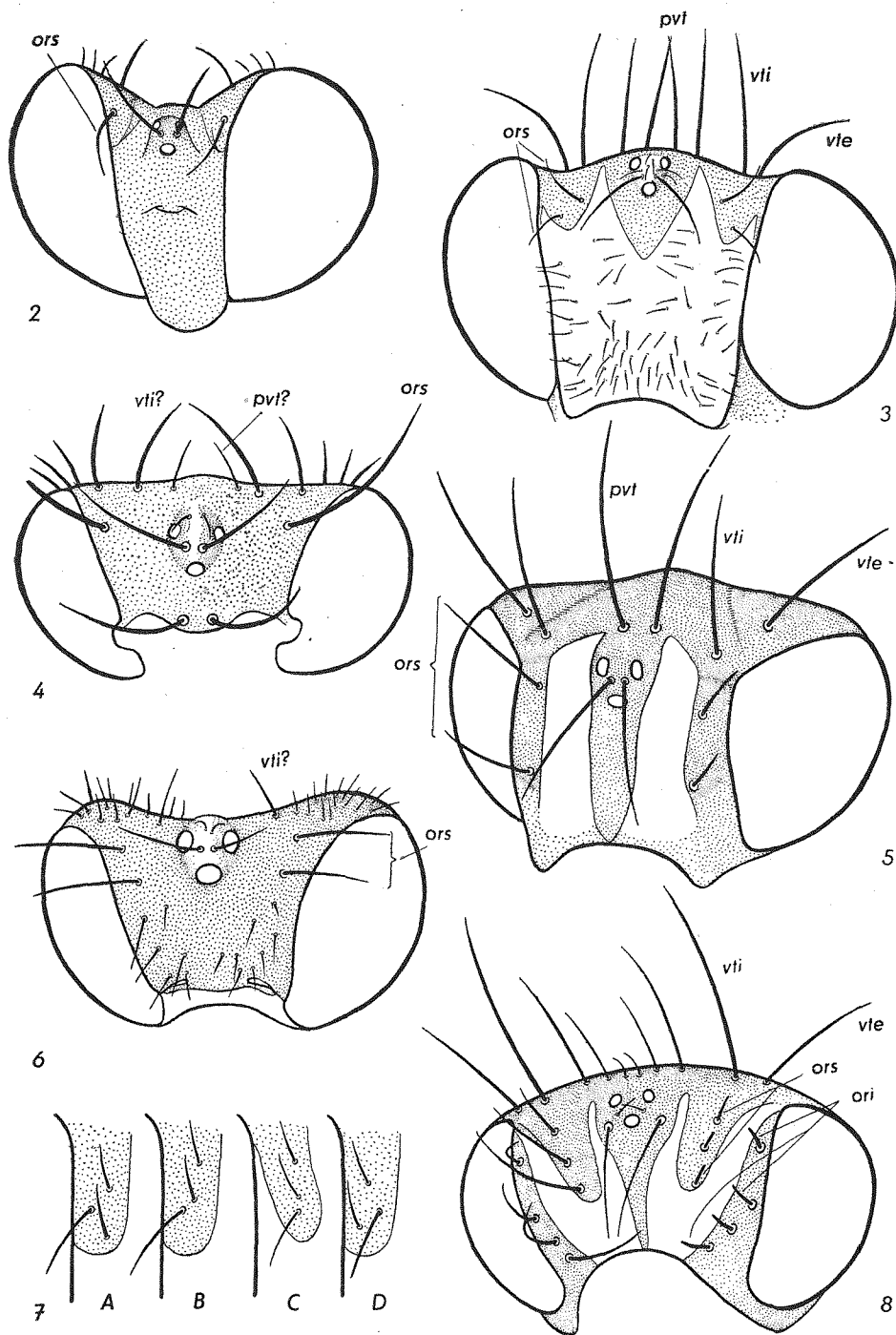


Fig. 2—8. Frontalansicht des Kopfes von 2: *Sciapus pallens* Wied. (Dolichopodidae); 3: *Myopa variegata* Meig. (Conopidae); 4: *Musidora tristis* Meig. (Musidoridae), HENDEL und CZERNY bezeichnen die „ors“ als „vle“; 5: *Lunigera chaerophylli* Fabr. (Sciomyzidae); 6: *Platypézina connexa* Bohem. ♀ (Clythiidae); 7: Drosophiloida, verschiedene Stellung der proklinaten ors; 8: *Noëta pupillata* Fall. (Trypetidae)

entwickelte Stirnspalte besitzen und deren Chaetotaxie zweifellos auch einen sehr hochentwickelten Zustand repräsentiert. Zweifellos gilt weiterhin, daß bei den Calyptratae, einer sehr arten- und formenreichen und sicherlich monophyletischen Gruppe keine Entwicklung auf die Holometopie hin zu beobachten ist, während Holometopie und Schizometopie unter den sogenannten Acalyptratae ziemlich wahllos verteilt erscheinen.

Die Frage, wie diese Befunde zu deuten sind, dürfte nur zu beantworten sein, wenn man von der Betrachtung einzelner Teilgruppen der Schizophora, deren Monophylie durch andere Merkmale hinreichend erwiesen ist, ausgeht.

Da zeigt sich bei den Canaceidae wohl unbezweifelbar, daß eine Resklerotisierung der Stirnmitte durch Ausdehnung des Ozellendreiecks stattfindet. Bei der Gattung *Procanace* (Fig. 303), die den Tethinidae noch sehr ähnlich ist, ist die Stirnmitte ausgedehnt weichhäutig; das stärker sklerotisierte Ozellendreieck bleibt auf die unmittelbare Umgebung der Ozellen beschränkt. Bei den stark abgeleiteten und höchst eigenartig spezialisierten Gattungen wie *Xanthocanace* (Fig. 304) hat sich das Ozellendreieck sehr stark nach vorn und nach den Seiten ausgebreitet und die weichhäutigen Teile der Stirn auf schmale Streifen jederseits neben den Augenrändern zurückgedrängt. Etwas ganz Ähnliches ist offenbar bei den Ephydridae geschehen. Hier hat sich das Ozellendreieck bei den hochspezialisierten Gattungen der Ephydrinae (*Ephydra* u. a.) zu einer ganz ähnlichen Zentralplatte der Stirn entwickelt wie bei den Canaceidae. Auch die Sklerotisierung der Stirnmitte bei der Chloropidengattung *Thressa* (Fig. 259) ist wohl sicher in ähnlicher Weise durch Ausdehnung des Ozellendreiecks erfolgt.

Es hat nichts Überraschendes, daß eine Resklerotisierung der Stirn, also eine Wiederverdickung der Kutikula, bei den besprochenen Formen ganz offensichtlich von einem Felde ausgeht, in dem die ursprüngliche Dicke der Kutikula erhalten geblieben war. Die Frage liegt nahe, ob eine ähnliche Resklerotisierung nicht auch von anderen Bezirken der Stirn ausgehen kann, in denen die ursprüngliche Dicke der Kutikula erhalten geblieben ist. Solche Felder dicker Kutikula sind auch bei Formen mit besonders stark ausgeprägter Holometopie die Scheitelplatten: dreieckige Felder an den oberen Innenrändern der Augen (Fig. 3). Daß die Stärke der Kutikula hier erhalten geblieben ist, hängt offenbar damit zusammen, daß schon bei den Aschiza (Fig. 4, 6) und auch z. B. bei den Dolichopodidae (Fig. 2) hier stärkere Borsten stehen. Sie haben den Aufweichungsprozeß der Stirn, ebenso wie die Ozellen, in ihrer Umgebung aufgehalten. Die Ausdehnung der Scheitelplatten ist bei den Schizophora sehr verschieden. In manchen Fällen sind sie nur als kurze Dreiecke am oberen Innenrande der Augen entwickelt (Fig. 3). Bei anderen Formen begleitet ein Streifen dickerer Kutikula mit einer gleichmäßigen Reihe von „Frontorbitalborsten“ den gesamten Innenrand der Augen und geht nach unten hin ohne erkennbare Grenze in die Wangen über (Fig. 5). Bei den Formen mit relativ kurzen

Scheitelplatten können diese dem Augenrande anliegen (Fig. 87, 89) oder von ihm abgelöst sein und schräg in die weichhäutige Stirnmitte hineinragen (Fig. 8). Sicherlich hängt das mit Proportionsverschiedenheiten des Kopfes und ihrer Entstehung zusammen: Verbreiterung des Kopfes führt anscheinend oft zu einer Ablösung der Scheitelplatten und der auf ihnen stehenden Frontorbitalplatten vom Augenrande.

Diese Vorstellung und eine Überlegung, die sich an die eigenartigen Stellungsverschiedenheiten der proklinaten Frontorbitalborste bei den Drosophiloidea anknüpft, zeigt vielleicht, daß Ausdehnungsveränderungen auch im Bereiche der Scheitelplatten denkbar sind und bei der systematischen Verwertung der Verschiedenheiten im Stirnbau der Schizophora in Betracht gezogen werden müssen.

Die proklinat Frontorbitalborste ist sehr charakteristisch für die Drosophiloidea. Wo sie fehlt, ist sie offenbar sekundär verloren gegangen. An der Homologie der betreffenden Borsten bei allen Drosophiloidea ist wohl nicht zu zweifeln. Sie ist bisher auch meines Wissens niemals bestritten worden. Die Stellung der proklinaten Borste ist bei den Teilgruppen der Drosophiloidea aber recht verschieden. Bei den Diastatidae z. B. steht sie außen neben den reklinaten Frontorbitalborsten (Fig. 325, 326), bei den Ephyridae (soweit sie überhaupt vorhanden ist) außen neben (Fig. 330) oder vor diesen (Fig. 331), bei den Curtonotidae und Drosophilidae vor (Fig. 336—338) und manchmal innen neben den reklinaten Borsten (Fig. 339). Unter Berücksichtigung dessen, was über die Verwandtschaftsbeziehungen aller dieser Teilgruppen der Drosophiloidea aus anderen Merkmalen erschlossen werden kann, scheint mir folgende Hypothese nahezuliegen: Die proklinat Frontorbitalborste ist eine Neuerwerbung der Drosophiloidea (d. h. der Stammform der Drosophiloidea). Sie ist unabhängig von den reklinaten Frontorbitalborsten entstanden. Hervorgegangen ist sie wahrscheinlich aus den kurzen Börstchen, die manchmal neben den Frontorbitalborsten auf den Scheitelplatten vorhanden sind. Sie entstand bei der Stammform der Drosophiloidea auf relativ breiten Scheitelplatten durch Verlängerung und Verstärkung eines der kleinen Börstchen zwischen den reklinaten Frontorbitalborsten und dem Augenrand. Diesen Zustand dürften die Diastatidae (Fig. 325, 326) und manche Gattungen der Ephyridae (z. B. *Paralimna*, Fig. 329) relativ unverändert bewahrt haben. Später erfolgte ein Rückzug der reklinaten Frontorbitalborsten nach oben, wohl unter Verkürzung und Verschmälerung der Scheitelplatten. Dadurch geriet die proklinat Borste vor die reklinaten Frontorbitalborsten. Diesen Zustand haben die Camillidae (Fig. 328) und verschiedene Gattungen der Ephyridae (Fig. 331, 332) wohl durch Konvergenz erreicht. Bei den meisten Ephyridae ging die proklinat Borste ganz verloren (Fig. 333). Die Vermehrung der Zahl gleichwertiger nach außen gerichteter Borsten, deren Reihe den ganzen Augenrand begleitet bei den auch sonst, jedenfalls im Bau des Kopfes, hochspezialisierten Ephydrinae (Fig. 334) berechtigt wohl zu der Annahme, daß hier, nach dem Wegfall der

proklinaten Borste, die oberen (ursprünglich reklinaten) Frontorbitalborsten und damit wohl die Scheitelplatten sich sekundär nach vorn ausgebreitet haben. Für die Curtonotidae + Drosophilidae ist wohl eine Stammform vorzusetzen, bei der (wie z. B. bei den Camillidae) die reklinaten Frontorbitalborsten bereits über die proklinate Borste gerückt waren. In diesem Stadium scheint durch Verbreiterung des Kopfes eine Ablösung der Scheitelplatten vom Augenrande erfolgt zu sein (Curtonotidae, Fig. 336), auf die später (bei der Stammform der Drosophilidae) eine Wiederaufhängung der Scheitelplatten an den Augenrand von oben her folgte. Jedenfalls würde diese Annahme es am besten erklären, daß die proklinate Borste bei den Drosophilidae, auch wenn sie noch vor den reklinaten Frontorbitalborsten steht (Fig. 337: *Stegana*) doch leicht nach innen gerückt erscheint, so daß sie bei neuerlichem Vorrücken der Frontorbitalborsten entlang dem Augenrande nun innen neben die Reihe der reklinaten Frontorbitalborsten gerät (Fig. 339).

Diese Hypothese (Fig. 7) erklärt meines Erachtens am besten die Verschiedenheiten in der Struktur der Stirn bei den Drosophiloidea. Aber selbst wenn sie falsch oder nur teilweise richtig sein sollte, läßt sich doch kaum verkennen, daß die Verschiedenheiten in der Stellung der Borsten zueinander mit Verschiedenheiten in der (Breiten- und Längen-)Ausdehnung der Scheitelplatten verbunden sein mußten, und zwar mit Verschiedenheiten, die sich schwerlich im Sinne HENDELs als Stufen einer einsinnig gerichteten Entwicklung zur Holometopie erklären lassen. Daher halte ich die Möglichkeit mindestens nicht für ausschließbar, daß auch bei den Formen mit gleichmäßig sklerotisiertem Seitenrande der Stirn und mit entsprechend gleichmäßig bis vornhin ausgedehnter Reihe der Frontorbitalborsten (Fig. 334,) dieser Zustand durch eine Resklerotisierung erreicht worden sein könnte, der von ursprünglich kurzen Scheitelplatten ausging.

Bei manchen Familien der Schizophora stehen am unteren inneren Augenrande Frontorbitalborsten, die nach innen gerichtet sind, und die zweifellos von den „oberen Frontorbitalborsten“ unabhängig entstanden sind (Fig. 15). Solche unteren Frontorbitalborsten (*ori*) sind vorhanden bei den Calyptratae, Trypetidae und Milichiidae, Tachiniscidae.

Bei den Trypetidae (Fig. 8) ist die Trennung der „Scheitelplatten“, auf denen die oberen Frontorbitalborsten stehen, von den „Wangenplatten“, dem Standort der unteren Frontorbitalborsten (*ori*) am deutlichsten. Meiner Ansicht nach ist es aber nicht möglich, im Stirnbau der Trypetidae mit HENDEL einen Zwischenzustand der Entwicklung von der Schizometopie zur Holometopie zu sehen. Ohne Zweifel gehören die Trypetidae (und Tachiniscidae, für die ganz dasselbe gilt wie für die Trypetidae) zu den Otitoidea. In dieser großen Verwandtschaftsgruppe sind nur die Trypetidae und Tachiniscidae durch den Besitz von unteren Frontorbitalborsten ausgezeichnet. Beides sind, nach ihren sonstigen Merkmalen relativ abgeleitete Teilgruppen der Otitoidea. Man findet nun bei den Euxestinae (Fig. 89) und Pterocallinae (z. B. *Xanthacrona bipustulata* Wulp) Ausbildungsformen der

Stirn, die wohl als Vorstufen der Entwicklung unterer Frontorbitalborsten gedeutet werden müssen. Die Stirn ist hier, wie bei anderen Euxestinae, Pterocallinae etc. ziemlich gleichmäßig mit Haarborsten besetzt, von denen aber die seitlichen, nahe dem Augenrande stehenden deutlich länger und kräftiger sind als die übrigen. Sie sind auch nach innen geneigt wie die *ori* der Trypetidae und Tachiniscidae. Die Annahme, daß es sich in den genannten Fällen um Rückbildungsstufen der *ori* handelt, würde so komplizierte Hilfshypothesen erfordern, daß sie nicht ernstlich in Betracht gezogen werden kann. Innerhalb der Oritoidea sind meiner Ansicht nach die *ori* vielmehr ein apomorphes Merkmal, das in voller Ausprägung nur bei den Trypetidae und Tachiniscidae durch Verlängerung und Verstärkung der den Augenrändern zunächst stehenden Stirnborsten entstanden ist. Mit der Entstehung dieser Borsten muß auch eine Verdickung der Kutikula im Bereiche dieser Borsten entstanden sein. Ob diese von den Wangen („Wangenplatten“ nach HENDEL) oder gleichmäßig von den Augenrändern ausgegangen ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Wahrscheinlich ist beides der Fall. Die der Resklerotisierung vorausgehende Erweichung der Stirnstrieme dürfte die Augenränder selbst kaum völlig erreicht haben. Schmale Streifen verdickter Kutikula unmittelbar an den Augenrändern dürften schon als Widerlager der Komplexaugen erhalten geblieben sein. Von hier aus kann eine Resklerotisierung ebenso gut erfolgt sein wie von den Wangen her. Sicher ist jedenfalls, daß bei den Trypetidae und Tachiniscidae eine Resklerotisierung der Stirn, bzw. ihrer Seitenteile im Bereiche der unteren Augenränder, erfolgt ist, die nicht von den Scheitelplatten ausging. Dafür spricht auch die unabhängige Weiterentwicklung der unteren und oberen Frontorbitalborsten. Die Kopfbildung der Ditrichini (Fig. 8) ist wohl kaum anders zu deuten, als daß hier — vermutlich im Zusammenhange mit einer Verbreiterung des Kopfes — die Resklerotisierung der Stirn und damit auch die Entwicklung unterer Frontorbitalborsten auf den verstärkten Randpartien der Stirn, von unten nach oben fortgeschritten ist. „Wangenplatten“ und untere Frontorbitalplatten haben sich dadurch am Augenrande entlang außen an den oberen Frontorbitalplatten bzw. an den Scheitelplatten vorbeigeschoben. Es ist durchaus denkbar, daß auch die Scheitelplatten ihrerseits nach unten hin verlängert worden sind.

Ein ähnliches Vorbeischieben der unteren Frontorbitalborsten und der verdickten Teile der Kutikula, auf denen sie stehen, an den Scheitelplatten und den oberen Frontorbitalborsten läßt sich auch bei den Calyptratae beobachten. Im Gegensatz zu den Trypetidae und Tachiniscidae, bei denen die *ori* dem Augenrande stets näher stehen als die *ors*, sind bei den Calyptratae die *ors* dem Augenrande mehr genähert als die *ori*. Eine äußerlich erkennbare Grenze zwischen Scheitelplatten (dem Standorte der *ors*) und Wangenplatten (dem Standorte der *ori*) ist nicht vorhanden. Aber aus der Tatsache, daß *ori* und *ors* sich streng getrennt halten, daß es häufig zu einer Rückbildung der *ors* und zu einer Ausbreitung der *ori* nach oben kommt (wobei

sich die *ori* innen an den *ors* vorbeischieben können oder auch, bei enger Stirn, unmittelbar an diese anschließen), läßt sich folgern, daß auch bei den Calyptratae *ors* und *ori* genetisch voneinander unabhängig sind: Die *ors* sind auch bei den Calyptratae den bei allen Schizophoren vorhandenen (nur selten völlig reduzierten) oberen Frontorbitalborsten homolog, während die *ori* wie bei den Otitoidea, aber unabhängig und konvergent zu diesen, durch Verlängerung und Verstärkung der nahe am Augenrande stehenden Stirnborsten entstanden sind. Mit ihrer Entstehung und Ausbreitung hängt wohl, wie bei den Trypetidae und Tachiniscidae, eine Resklerotisierung ihres Standortes, der Randbezirke der Stirn am unteren Augenrande, zusammen. Eine dritte Verwandtschaftsgruppe, bei der untere Frontorbitalborsten durch Verlängerung und Verstärkung seitlicher Stirnbörstchen entstanden sein dürften, sind die Milichiidae (Fig. 305—309). Hier scheinen, ganz vergleichbar mit den Verhältnissen bei den Otitoidea, gewisse Tethinidae Vorzustände dieser Entwicklung zu repräsentieren, die zeigen, auf welche Weise die *ori* bei den Milichiidae entstanden sind. Bei manchen Milichiidae sind die *ori* übrigens sekundär wieder verschwunden.

Eine einzelne untere Frontorbitalborste, die wahrscheinlich auf ähnliche Weise wie bei den vorstehend besprochenen Familien, aber wiederum unabhängig von diesen entstanden ist, kommt bei der Gattung *Actenoptera* (Fam. Neottiophilidae, Fig. 168) vor. Sogenannte untere Frontorbitalborsten kommen schließlich auch bei den Odiniidae und Agromyzidae vor. Beide Familien sind wahrscheinlich nahe miteinander verwandt. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die sogenannten unteren Frontorbitalborsten bei ihnen nicht als verlängerte und verstärkte Stirnborsten anzusehen sind wie bei den vorstehend besprochenen Familien, sondern daß sie in Wirklichkeit obere Frontorbitalborsten sind, die ihre Neigungsrichtung verändert haben. Obere Frontorbitalborsten, die nach innen gerichtet sind, kommen bei verschiedenen Familien der Schizophora vor: Lauxaniidae (Fig. 144), Rhopalomeridae (Fig. 114), Clusiidae (Fig. 190—194), Chyromyzidae (Fig. 244). Ein Vergleich derjenigen Arten und Gattungen aus diesen Familien, die eine nach innen gerichtete obere Frontalborste besitzen, mit ihren nächsten Verwandten zeigt, daß hier ganz offensichtlich nur eine der sonst nach oben gekrümmten oberen Frontorbitalborsten ihre Richtung geändert hat. Auffällig ist nun, daß erstens die Odiniidae und Agromyzidae verwandtschaftlich wohl Familien nahe stehen, bei denen die oberen Frontorbitalborsten bzw. die Scheitelplatten, auf denen diese stehen, bis zum Vorderande der Stirn ausgedehnt sind. Die nach innen geneigte sogenannte untere Frontorbitalborste der Odiniidae (Fig. 195, 196) unterscheidet sich in nichts von den nach oben gerichteten oberen Frontorbitalborsten, abgesehen von ihrer verschiedenen Neigungsrichtung. Es ist daher möglich, daß es sich nur um eine obere Frontorbitalborste mit verschiedener Neigungsrichtung handelt. Bei den Agromyzidae (Fig. 197—201) scheint dann eine Vermehrung der nach innen geneigten Borsten erfolgt zu sein. Sicher scheint

auf jeden Fall, daß die sogenannten unteren Frontorbitalborsten der Odiniidae-Agromyzidae unabhängig von denen der oben genannten Familien entstanden sind.

Alles in allem ergibt sich aus dem Vorstehenden wohl, daß die verschiedenen Formen des Stirnbaues der Schizophora nicht als Zwischenstadien eines einmaligen und einsinnig gerichteten Prozesses verstanden werden können, der von einer einheitlich sklerotisierten Stirn (wie sie die Aschiza besitzen) über die Schizometopie zur Holometopie geführt hätte. Eine solche Annahme würde sich nur sehr schwer mit den aus anderen Merkmalen erschlossenen Verwandtschaftsbeziehungen der Familien vereinbaren lassen. Vielmehr scheint eine Resklerotisierung der Stirn bei den Schizophora mehrmals unabhängig und auf verschiedenen Wegen erfolgt zu sein. Die Verdickung der Kutikula scheint dabei von verschiedenen Feldern ausgegangen zu sein, in denen eine dicke Kutikula bei der vorhergehenden Erweichung der Stirnmitte erhalten geblieben war. Diese Felder sind das Ozellendreieck, die Scheitellplatten (als Standort der oberen Frontorbitalborsten), die Wangen und die unteren Augenränder.

Der Prozeß der Resklerotisierung der Stirn ist manchmal (z. B. bei den Celyphidae) so weit fortgeschritten, daß die Stirn gleichmäßig sklerotisiert erscheint wie bei den Aschiza. In anderen Fällen (z. B. Micropezoidea, Tanypezidae) sind zwischen den einzelnen Regionen der Stirn (Ozellendreieck, Wangenplatten, Scheitellplatten) zwar Unterschiede in der Dicke der Kutikula nicht erkennbar, aber die Grenzen zwischen diesen Regionen sind mehr oder weniger deutlich. Gerade diese Formen scheinen mir zu beweisen, daß hier eine Resklerotisierung der Stirn erfolgt ist, denn die Entstehung der Grenzen zwischen den bezeichneten Regionen wäre schwer zu erklären, wenn nicht durch die Vorstellung eines nachträglichen Zusammenstoßens ursprünglich durch weichhäutige Partien der Stirn getrennter Bezirke (vergl. auch Fig. 200, *Encoelocera*).

Ich möchte im Hinblick auf das Vorstehende annehmen, daß auch die bei manchen Schizophora auftretenden „Interfrontalleisten“ (Fig. 306, 308) nicht, wie HENDEL annahm, als „phylogenetische Reste der chitinen Stirn“ anzusehen sind, sondern daß auch sie einem Resklerotisierungsvorgänge ihre Entstehung verdanken. Wahrscheinlich sind sie als Bezirke sekundär verdickter Kutikula zu deuten, die um die Standorte gewisser vergrößerter Stirnborsten herum entstanden sind. Solche sekundär entstandenen Inseln verdickter Kutikula an den Standorten von Macrochaeten sind ja bei Insekten auch sonst nichts Seltenes.

Von diesen Überlegungen aus betrachtet, verlieren die alten deskriptiven Bezeichnungen Holometopie und Schizometopie ihren Wert. Mindestens für die phylogenetische Systematik sind sie kaum brauchbar, da die Zustände, die sie bezeichnen, bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen anscheinend unabhängig entstanden und überhaupt auf verschiedene Weise zustande gekommen sind.

b) Kopfborsten (Chaetotaxie des Kopfes)

Der Bau der Stirn läßt sich bei den Schizophora nicht ohne Berücksichtigung der Macrochaeten untersuchen und verstehen, da die verschiedene Dicke der Kutikula immerhin ja ein sehr unbestimmtes und unsicheres Merkmal ist. Die Ausdehnung verschiedener Bauelemente der Stirn läßt sich daher oft mit Sicherheit nur an den Borsten erkennen. Diese sind daher schon im vorigen Abschnitt ausgiebig berücksichtigt worden. Da in der Systematik aber meist allein die Borsten, und auch solche, die im vorhergehenden Abschnitt nicht erwähnt wurden, genannt werden, müssen die Kopfborsten der Schizophora nun noch einmal im Zusammenhange betrachtet werden.

Obere (*ors*) und untere (*ori*) Frontorbitalborsten

Wie der vorige Abschnitt gezeigt hat, ist es im allgemeinen sehr richtig, obere und untere Frontorbitalborsten scharf zu unterscheiden, denn diese beiden Borstengruppen sind offenbar verschiedenen Ursprungs und wohl sicher auch im genetischen Gefüge in verschiedener Weise verankert. Darauf scheint die Unabhängigkeit beider Borstengruppen bei ihrer phylogenetischen Weiterentwicklung hinzudeuten.

Die oberen Frontorbitalborsten (*ors*) gehören wahrscheinlich zum Grundplan der Schizophora. Vermutlich sind die stärkeren Borsten homolog, die schon bei Aschiza (Fig. 4, 6) und selbst bei Dolichopodidae (Fig. 2) in der Nähe des oberen Augenrandes stehen. Ihr Standort sind die „Scheitelplatten“. Vermutlich sind die oberen Frontorbitalborsten dafür verantwortlich zu machen, daß die Scheitelplatten als stärker sklerotisierte Felder bei der Aufweichung der Stirnmitte erhalten geblieben sind.

Unsicher bleibt es aber, wie groß die Zahl der *ors* und die Ausdehnung der Scheitelplatten im Grundplan der Schizophora anzunehmen ist. Manches spricht dafür, daß die Ausdehnung der Scheitelplatten und der oberen Frontorbitalplatten bis zum Vorderrande der Stirn, wie sie bei den Clusiidae, Anthomyzidae und Odiniidae zu beobachten ist, einen abgeleiteten Zustand darstellt. Für die Clusiidae scheint es auch ziemlich sicher, daß die Formen mit der größten Zahl von Frontorbitalborsten (z. B. *Czernyola*, Fig. 191, 192) stärker abgeleitet (apomorph) sind als die mit einer geringeren Anzahl. Auch bei manchen *Rainieria*-Arten (*Rainieria postica* Curran, Taeniapteridae) ist es wohl sicher, daß die größere Zahl der *ors* (*orsa*) ein abgeleiteter Zustand ist.

Ebenso sicher aber ist, daß die Zahl der Frontorbitalborsten sekundär vermindert werden kann. Das ergibt sich nicht nur daraus, daß *ors* vollkommen fehlen können (z. B. bei manchen Chamaemyiidae usw.). Viel interessanter ist, daß eindeutige Reduktionsstufen der Frontorbitalborsten auch in Verwandtschaftsgruppen vorkommen, bei denen vorher offenbar eine Vermehrung in der Zahl der *ors* erfolgt war (Reduktionsstufen der vorderen *ors* bei *Stenomicro*) oder bei denen andere Arten eine Vermehrung der *ors* zeigen (solche gegenläufigen Tendenzen offenbar bei Taeniapteridae).

Selbst wenn sich also nicht entscheiden läßt, ob für den Grundplan der Schizophora ein Stirnbau, d. h. eine Ausdehnung der Scheitelplatten und eine Anzahl der oberen Frontorbitalborsten, anzunehmen, wie er etwa bei den Conopidae vorhanden ist (Fig. 3) oder ob gewisse Sciomyzidae (Fig. 5) diesen Grundplan in weniger starker Abänderung zeigen als die Conopidae, scheint es demnach doch sicher, daß eine Irreversibilität der Evolution hier nicht anzunehmen ist. Ausdehnung und Rückzug der Scheitelplatten, Vermehrung und Verminderung der Zahl der *ors* können offenbar in mehrfachem Wechsel aufeinander gefolgt sein. Das muß beachtet werden, wenn man die Ausdehnung der Scheitelplatten und die Zahl der oberen Frontorbitalborsten zu phylogenetischen Schlußfolgerungen verwenden will. Meist sind die *ors* nach oben gerichtet. Nach außen (Fig. 307—308), vorn (Fig. 309) und selbst nach innen gerichtete (Fig. 114) *ors* kommen aber nicht sehr selten vor. Im allgemeinen hat das für die Ermittlung der großen Verwandtschaftsgruppen der Schizophora keine Bedeutung. Bei den Calyptratae scheint es aber zum Grundplan zu gehören, daß die vordere *ors* nach vorn gerichtet ist. Es mag auch daran erinnert werden (siehe oben S. 513), daß die sogenannte proklinate *ors* der Drosophiloidae möglicherweise in ihrer Herkunft von den anderen *ors* unabhängig ist. Vielleicht gilt das auch für die mitten in der Reihe der reklinaten *ors* auftretende, nach innen geneigte Borste mancher Clusiidae (Fig. 191, 192). Es könnte sich hier möglicherweise um ein mehr auf der Stirnmitte entstandenes Borstenpaar handeln, das bei Verengung der Stirn zwischen die *ors* gedrängt worden ist.

Die oberen Frontorbitalborsten bieten mit ihrer verschiedenen Ausbildung bei den Schizophora der phylogenetischen Systematik zweifellos wertvolle Anhaltspunkte. Man muß sich aber hüten, schematisch zu verfahren und bloße Übereinstimmung in Zahl und Neigungsrichtung schon als Hinweis auf nähere Verwandtschaft anzusehen. Scheinbar identische Verhältnisse können eine recht verschiedene Entstehungsgeschichte haben und dürfen daher niemals für sich allein gewertet werden.

Untere Frontorbitalborsten (*ori*) gehören, im Gegensatz zu den oberen, wahrscheinlich nicht zum Grundplan der Schizophora. Sie sind, wie oben gezeigt, wahrscheinlich mehrfach unabhängig aus seitlichen Stirnborsten entstanden. Fraglich ist aber, ob das letztere auch für die sogenannten *ori* der Odiniidae und Agromyzidae gilt, die möglicherweise einfach *ors* mit veränderter Neigungsrichtung sein könnten (siehe oben S. 516). Auf jeden Fall dürfte der Besitz unterer Frontorbitalborsten bei den Schizophora als apomorphes Merkmal zu werten sein. Allerdings muß dabei bedacht werden, daß die *ori* auch sekundär zurückgebildet sein können (manche Milichiidae und Trypetidae).

Äußere (*ote*) und innere (*oti*) Vertikalborsten.

Zum Unterschiede von den Frontorbitalborsten haben die äußeren und inneren Vertikalborsten keine größere Bedeutung für die Systematik der Schizophora. An der Homologie dieser Borsten bei allen Schizophora,

bei denen sie vorhanden sind, besteht wohl kein Zweifel. Sie gehören sicherlich zum Grundplan der Schizophora oder mindestens der Muscaria. Wenn sie fehlen, dann ist das zweifellos als apomorphes Merkmal zu werten. Es gibt keine Anzeichen dafür, daß äußere oder innere Vertikalborsten sekundär wieder auftreten können, nachdem sie einmal verlorengegangen waren.

Ozellarborsten (*oc*)

Auch diese Borsten gehören sicher zum Grundplan der Schizophora, denn sie sind offenbar schon bei Aschiza (Fig. 3, 4, 6) und Dolichopodidae (Fig. 2) vorhanden. Nicht ganz so sicher ist die Frage zu beantworten, ob Ozellarborsten sekundär wieder auftreten können, nachdem sie vorher verlorengegangen waren, oder ob sie durch andere Borsten ersetzt werden können, wenn sie aus ihrer normalen Stellung abgewandert sind. Entstanden sind die Ozellarborsten wahrscheinlich durch Verlängerung und Verstärkung eines Paares der Börstchen, die meist auf dem Ozellenhöcker vorhanden sind. Normalerweise stehen sie zwischen den Ozellen (z. B. Fig. 15). Es gibt aber nicht wenige Schizophora, bei denen die Ozellarborsten, an deren Identität in diesen Fällen kein Zweifel besteht, neben oder selbst vor die Ozellen gerückt sind (Fig. 224: *Cairnsimyia*, Fig. 149: manche Chamaemyiidae, Fig. 145: *Microperiscelis*, Fig. 114: *Willistoniella*, Fig. 8: *Noeëta*, Fig. 12: *Archiborborus*). Im Hinblick auf diese Formen möchte man auch kein Bedenken tragen, die langen und kräftigen Borsten, die bei *Trixoscelis* (Fig. 222) und bei vielen Ephydridae (Fig. 329, 330) verhältnismäßig weit voneinander getrennt vor den Ozellen stehen, als verschobene Ozellarborsten (*oc*) zu deuten. Kompliziert wird aber die Frage dann, wenn auch zwischen den Ozellen, dort, wo normalerweise die *oc* stehen, etwas verlängerte Börstchen stehen. Bei einigen solchen Formen (*Noeëta*, Fig. 8, Agromyzidae, Fig. 197—201) ist es wohl sicher, daß es sich um Ersatzbörstchen handelt, die an die Stelle der verschobenen Ozellarborsten getreten sind. Bei anderen (z. B. bei Ephydridae, Fig. 331) könnte aber die Frage entstehen, ob die zwischen den Ozellen stehenden Börstchen nicht rudimentäre Ozellarborsten sind. Dann wären die langen und kräftigen vor bzw. neben den Ozellen stehenden Borsten eventuell als nach oben verschobene Interfrontalborsten zu deuten. Was hier im einzelnen geschehen, d. h. welche Deutung die richtige ist, läßt sich nur durch sorgfältigen Vergleich der Zwischenstufen von Fall zu Fall entscheiden. Eine größere Rolle spielen diese Fragen in der Systematik der Schizophora nicht.

Im allgemeinen wird man das Fehlen der Ozellarborsten bei den Schizophora als apomorphes Merkmal ansehen müssen. Wenn aber in Gruppen, bei denen sonst Ozellarborsten fehlen, Arten auftreten, bei denen sie vorhanden zu sein scheinen, wird man im Hinblick auf die Verhältnisse bei den Agromyzidae (Fig. 197—201), bei *Procanace* (Fig. 303), *Noeëta* (Fig. 8) usw. doch mit der Möglichkeit rechnen müssen, daß an Stelle der verlorengegangenen echten *oc* im Bereiche des Ozellenhöckers, Ersatzbörstchen auf-

treten können, die den *oc* gleichen. Es gibt allerdings bisher keine Anzeichen dafür, daß solche Ersatzborsten die Länge und Stärke der echten *oc* erreichen können.

Postvertikalborsten (*pvt*)

Eine viel größere Rolle als die Vertikal- und Ocellarborsten spielen in der Systematik der Schizophora die Postvertikalborsten. Auch sie gehören offenbar zum Grundplan der Schizophora. Nach HENDEL allerdings wären die sogenannten Postvertikalborsten der verschiedenen Schizophoren-Gruppen einander nicht homolog. Er hält (1916) „die diverg. *pvt* für gleichwertig mit Postocellarborsten (*poc*), die konverg. *pvt* für Occipitalborsten (*occ*).“ „Sind die *poc* (diverg. *pvt*) unvollkommen entwickelt, klein, so werden als Ersatz hierfür die inneren *occ* noch weiter einwärts gerückt und einander genähert und gehen damit in ‚konvergente *pvt*‘ über.“ „Zusammenfassend möchte ich sagen: die ‚diverg. *pvt*‘ sind ihrer Natur nach *poc*, sind an den Wurzeln einander genähert, nach oben hin parallel bis divergierend und mit den Spitzen nach vorne oder hinten gebogen oder aufrecht. — Die ‚konverg. *pvt*‘ gehören der Reihe der *occ*-Borsten an, sind an den Wurzeln voneinander mehr oder weniger, bis weit voneinander getrennt, mit den Spitzen konvergent bis gekreuzt und stehen in einer rückwärtigeren Querlinie am Hinterkopfe als die ‚diverg. *pvt*‘ (HENDEL 1916, p. 296). Wenn diese Auffassung HENDELS richtig wäre, dann gäbe es also bei den Schizophora 2 verschiedene Arten von „*pvt*“: *poc* und *occi*, und die Reihenfolge ihres Auftretens wäre eindeutig bestimmt: Bei Gruppen mit konvergenten *pvt* (= *occ*) wären diese als Ersatz für verloren gegangene divergente *pvt* (= *poc*) eingetreten. Gruppen mit konvergenten *pvt* (= *poc*) wären also hinsichtlich des Merkmals „Neigung der *pvt*“ auf jeden Fall stärker abgeleitet (apomorph) als solche mit divergierenden *pvt*. Auch später hat HENDEL an seiner Auffassung festgehalten: „Als ein auf das Zerebrale nach rückwärts gerücktes Postozellarpaar sind die ebenfalls an den Wurzeln genäherten, mit den Spitzen divergierenden oder parallelen Postvertikalen (*pvt*) aufzufassen, während die an den Wurzeln entfernt voneinander inserierten, mit den Spitzen konvergierenden ‚*pvt*‘, die statt der divergierenden auftreten oder mit ihnen zugleich vorkommen können, als innere Okzipitalborsten (*occi*) aufzufassen sind“ (HENDEL 1928, p. 51). Im Anschluß an HENDEL haben auch andere Autoren (darunter ich selbst) die konvergierenden *pvt* als *occi*, die divergierenden als *poc* gedeutet und den Schluß gezogen, daß Familien mit in dieser Weise „verschiedenen“ *pvt* nicht näher miteinander verwandt sein könnten.

Nach meiner heutigen Auffassung läßt sich HENDELS Hypothese nicht aufrecht erhalten.

Gegen sie spricht vor allem die Tatsache, daß innerhalb von Gruppen, an deren monophyletischer Entstehung nicht der geringste Zweifel bestehen kann, Arten (bzw. Gattungen) mit eindeutig konvergierenden *pvt* neben solchen mit eindeutig divergierenden *pvt* vorkommen, und daß nach

allen Kriterien, die uns zur Feststellung von Homologien zur Verfügung stehen, diese richtungsverschiedenen Borsten als homolog angesehen werden müssen. Hier wären z. B. die Micropezoida zu nennen. Ich kann nicht den geringsten Grund finden, der gegen die Homologie der divergierenden *pvt* der Taeniapteridae, Trepidariidae und Micropezidae mit den konvergierenden *pvt* der Neriidae spräche. Die leicht (Fig. 36) oder sogar stark (Fig. 37) konvergierenden *pvt* mancher Trepidariidae sind zweifellos ebenfalls den eindeutig divergierenden *pvt* anderer Gattungen der Trepidariidae (Fig. 35) homolog.

Ebenso wenig finde ich einen Grund für die Annahme, die konvergierenden *pvt* mancher Chloropiden-Gattungen (Fig. 253) müßten anderer Herkunft sein als die divergierenden *pvt* anderer Chloropiden-Gattungen (Fig. 256). Auch bei den Milichiidae gibt es Gattungen mit verschieden gerichteten *pvt* (Fig. 305—309) und auch hier fehlt jeder zwingende Grund, der gegen die Homologie dieser Borsten spräche.

Das alles bedeutet aber nun nicht, daß die Neigungsrichtung der *pvt* bei den Schizophora für die Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen völlig bedeutungslos wäre. Tatsache ist vielmehr, daß innerhalb großer Verwandtschaftsgruppen die Richtung der Postvertikalborsten (divergent oder konvergent) konstant ist. Es scheint auch, daß bei den Verwandtschaftsgruppen, die eine besonders große Zahl von eindeutig plesiomorphen Merkmalen besitzen, im allgemeinen divergente (oder parallele), an der Wurzel weit voneinander getrennte *pvt* vorkommen, während bei Verwandtschaftsgruppen mit großer Häufung abgeleiteter Merkmale meist konvergente bis gekreuzte *pvt* vorkommen. Daraus könnte man den Schluß ziehen, daß bei den Schizophora die Entwicklung im allgemeinen von der Divergenz zur Konvergenz der *pvt* verlaufen ist. Diese Entwicklung ist aber ohne Zweifel in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen unabhängig erfolgt und Rückläufigkeit in einigen Fällen ist so gut wie sicher. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß in einigen Fällen tatsächlich Postvertikalborsten von bestimmter Neigungsrichtung durch andere von anderer Neigungsrichtung ersetzt worden sind.

HENDEL (1916, p. 295) führt als Beispiel dafür besonders die Ephydriidae an: „Wir finden sie (d. h. die Postozellarborsten) dort entweder noch zwischen den Punktaugen inseriert oder schon in verschiedener Entfernung hinter denselben. Sie sind meist wie die eigentlichen Ozellarborsten mit den Spitzen nach vorn gebogen, doch auch schon mehr oder weniger aufgerichtet, ja selbst mit den Spitzen nach hinten gerichtet; an den Wurzeln sind sie normal einander stark genähert und nur seltener ein wenig entfernt. Man kann also hier einen deutlichen Übergang von *poc* in divergente *pvt* und damit die Gleichwertigkeit beider feststellen.“

Wahrscheinlich hat HENDEL in diesem Falle recht und wahrscheinlich sind bei den Ephydriidae wirklich divergente *pvt* aus *poc* hervorgegangen. Wenn aber, dann als Ersatz für die bei den Ephydriidae verlorengegangenen konvergenten *pvt*! Es bestehen sehr gute Gründe für die Annahme, daß zum Grundplan der Drosophiloidea konvergente *pvt* gehören. Bei den Camillidae,

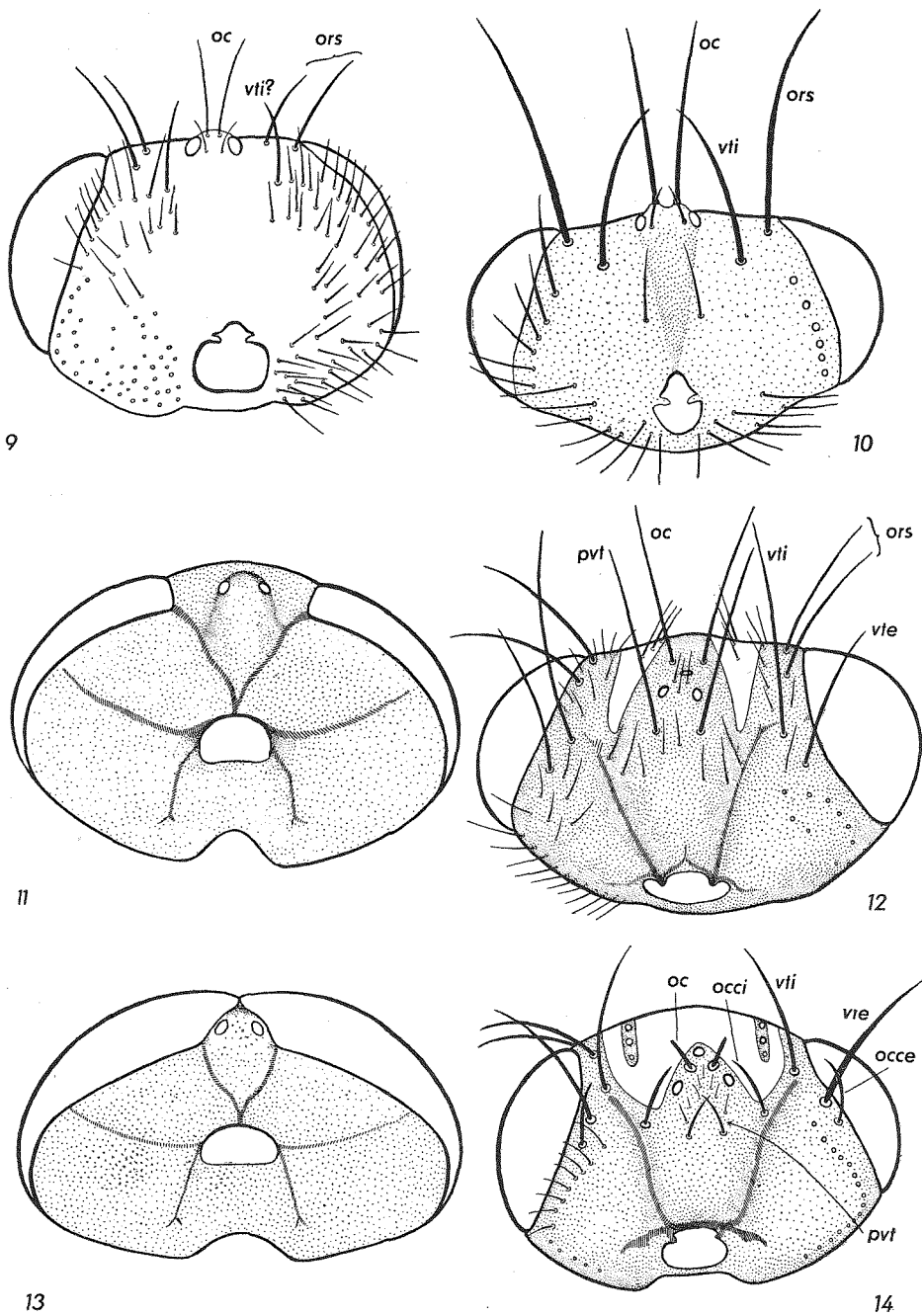


Fig. 9—14. Hinterkopf von *Platypezina connexa* Bohem. ♀ (Clythiidae); 10: *Musidora lutea* Panz. (Musidoridae; zur Bezeichnung der Kopfborsten vgl. auch Fig. 4); 11: *Eristalis tenax* L. ♀ (Syrphidae); 12: *Archiborborus chilensis* Rich. (Borboridae); 13: *Eristalis tenax* L. ♂ (Syrphidae); 14: *Leptocera limosa* Fall. (Borboridae)

die mit den Ephyridae am nächsten verwandt sind (Fig. 328), blieben sie erhalten. Bei den Ephyridae selbst aber dürften die konvergenten *pvt* verlorengegangen und manchmal in der durch HENDEL beschriebenen Weise durch *poc* ersetzt worden sein.

Eine gewisse Bedeutung für die Frage nach der Homologie der Postvertikalborsten hat die Entwicklung des sogenannten „Cerebrale“. Nach HENDEL hängt die Entwicklung dieses „Cerebrale“ eng mit der Ausbildung der Sagittalnaht (Coronalnaht) und mit der Entstehung der Ozellenplatte bei den Brachycera zusammen:

„Bei den Nematoceren läuft die Sagittalnaht der Postfrons zwischen den Ozellen (falls vorhanden) durch und setzt sich am Vertex in geradliniger Fortsetzung bis zum Hinterhauptslöcher fort. Die beiden Vertex-Lateralplatten berühren sich längs der Naht. Bei den Brachyceren gabelt sich die Sagittalnaht der Postfrons scheinbar vor dem vorderen Ocellus und die beiden Nahtäste grenzen eine dreieckige Platte ab, die 3 Ozellen trägt; Ozellenplatte (Interfrons); sie ist eine sekundäre Bildung. Eine ähnliche sekundäre Platte wird hinter der Ozellenplatte am Vertex durch Nähte abgegrenzt, die gegen das Foramen hin konvergieren: Zerebrale (R. D.)“ (HENDEL 1928, p. 14).

„Noch bei den Syrphidae“ ist nach HENDEL das Cerebrale, das er geradezu als einen „der unterscheidenden Charaktere der Brachyceren“ bezeichnet, „dreieckig und endet vor dem Foramen“. Das wäre also, nach der Entstehungsgeschichte des Cerebrale, der plesiomorphe Zustand. „Bei den Schizophora aber bildet es eine breite trapezförmige Fläche, deren Schmalseite dem Foramen oben ansitzt“. Die Conopidae stimmen, wie ich mich überzeugt habe, auch in dieser Beziehung mit den übrigen Schizophora überein. Ich halte es für möglich, daß sich aus der Morphologie des Hinterkopfes und des Cerebrale einige Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Schizophora gewinnen lassen. Die Syrphidae stimmen nämlich mit den Schizophora darin überein, daß auf der Innenfläche der Wand des Hinterkopfes Versteifungsleisten vorhanden sind (Fig. 11, 13). Solche Versteifungsleisten habe ich bei den anderen Aschiza nicht finden können (Fig. 9, 10). An der verschiedenen Körpergröße allein kann das nicht liegen, denn sie sind auch bei *Leptocera*-Arten vorhanden (Fig. 14), die nicht größer sind als z. B. die Musidoridae und Clythiidae. Vermutlich sind die Versteifungsleisten ein synapomorphes Merkmal der Syrphidae (besser: Syrphidea) und Schizophora. An eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen hat man ja auch aus anderen Gründen gedacht. Der Gedanke liegt nahe, daß die beschriebenen Versteifungsleisten zuerst an den Grenzlinien („nähten“) des Cerebrale entstanden sind. Dafür könnte die Tatsache sprechen, daß sie zunächst, bei den Syrphidae, am Foramen occipitale in einem spitzen Winkel zusammenlaufen. Die Frage ist nun, wie der andersartige Verlauf bei den Schizophora (Fig. 12, 14, 15) zu erklären ist. Charakteristisch für die Syrphidae sind die schmale Stirn und der flache Hinterkopf (Fig. 11, 13). Denkt man sich die Schizophora aus Formen mit ähnlich schmaler Stirn und ähnlich flachem Hinterkopf hervorgegangen, dann würde eine Verbreiterung der Stirn (d. h. ein Ausein-

anderrücken der Komplexaugen, wobei die Berührung der Versteifungsleisten mit der hinteren oberen Ecke der Augen erhalten blieb) und eine stärkere Wölbung des Hinterkopfes den Versteifungsleisten einen Verlauf geben, wie er bei den Schizophora tatsächlich zu beobachten ist. Die wenigen bisher vorliegenden Stichproben-Untersuchungen genügen aber natürlich bei weitem nicht, um diese Hypothese zu sichern. Auf jeden Fall aber ergibt sich aus dem Verlaufe der Versteifungsleisten und der Architektonik der Kopfkapsel eine Gliederung des Hinterkopfes in verschieden gewölbte Felder, die bei den Aschiza noch nicht vorhanden ist, und die bei der Identifizierung der Kopfborsten von Bedeutung sein kann (Fig. 14).

Zwischen den Versteifungsleisten und dem hinteren Augenrande liegt jederseits ein gleichmäßig gewölbtes Feld, das die „Postocular- oder Okzipitalzilien (*cil*)“ und die äußere Vertikalborste (*vte*) trägt. Nach HENDEL (1928) ist diese (die *vte*) „scheinbar die oberste und stärkste *cil*“, steht aber auf dem spitzen Zipfel des 4. + 5. Somites, der sich zwischen Zerebrale und dem hinteren Augenrahmen des 1. Somites zum Augenrande selbst einkellt“. Mir scheint HENDELS Deutung der Kopf-

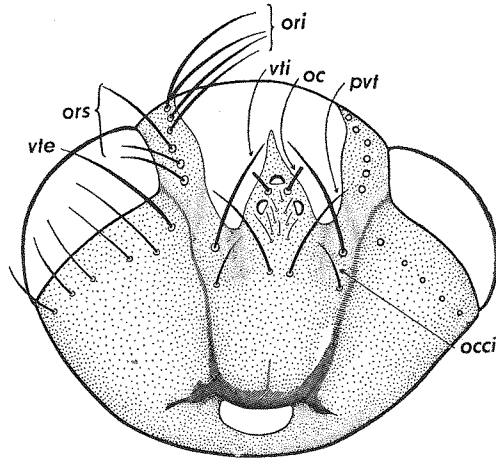


Fig. 15. Hinterkopf von *Scopeuma scybalaria* L. (Cordyluridae)

segmente äußerst problematisch und jedenfalls nicht geeignet, bei der Homologisierung der Kopfborsten zu helfen. Ich finde keinen Grund in der *vte* etwas anderes zu sehen, als tatsächlich „die oberste und stärkste *cil*“. Ganz ähnlich sind auch die „äußeren Okzipitalborsten (*occe*)“ zu beurteilen, die bei manchen Schizophora unterhalb der *vte* stehen.

Das mittlere, von den Versteifungsleisten seitlich begrenzte Feld ist nicht einheitlich. In ihm ist, wenigstens im oberen Teile, der für die Chaetotaxie allein in Betracht kommt, ein mittlerer, gewölbter Bezirk, der unmittelbar in den Ozellenhöcker übergeht und von diesem nicht getrennt ist, zu unterscheiden von jederseits einem schmalen Streifen, der an die „Scheitelplatten“ angrenzt und in diese übergeht. Der mittlere Bezirk trägt zwischen und hinter den Ozellen oft eine Anzahl kleinerer Börstchen. Die Ocellarborsten (*oc*) wie die Postvertikalborsten gehören diesem Bereiche an und sind wohl als besonders verlängerte und verstärkte Borsten dieser Borstenfelder zu deuten. Das gilt sowohl für die divergenten (Fig. 12) wie für die konvergenten (Fig. 14) Postvertikalborsten.

Die beiden seitlichen Felder tragen die inneren Vertikal- (*vti*) und Okzipitalborsten (*occi*).

Diese Felderung, die sich nur bei manchen Schizophora deutlich zeigt (Fig. 15) mag einen Anhaltspunkt bei der Untersuchung der Chaetotaxie bieten, ein völlig zuverlässiges Kriterium bei der Identifizierung der Borsten liefert auch sie nicht. Bei den Borboridae z. B. scheinen die Versteifungsleisten den Augenrand nicht (bzw. nicht mehr) zu erreichen. Dadurch scheint bei *Archiborborus* (Fig. 12) eine Verschiebung der *vti* auf das Feld, das sonst den *vte*, *occe* und *cil* vorbehalten ist, möglich geworden zu sein.

Zusammenfassend möchte ich feststellen, daß die Chaetotaxie des Kopfes zweifellos wertvolle Aufschlüsse über die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Teilgruppen der Schizophora liefern kann. Ihren wirklichen Wert wird sie aber erst dann erweisen, wenn man davon abgehen wird, sie einfach daraufhin zu untersuchen, welche diagnostischen Merkmale etwa ihre verschiedene Zahl, Stellung und Neigungsrichtung zu liefern imstande ist. Es wird vielmehr darauf ankommen, die Chaetotaxie im Zusammenhange mit der gesamten Architektur der Kopfkapsel zu untersuchen. Zuerst wird man in den einzelnen mit Sicherheit erkannten Verwandtschaftsgruppen feststellen müssen, welche Veränderung in der Chaetotaxie sich aus einer Verbreiterung oder Verschmälerung der Stirn (Postfrons), Wölbung oder Abflachung des Hinterkopfes, Verschiebung der Ozellen nach vorn oder nach hinten ergeben und in welcher Richtung solche Prozesse bei den einzelnen Verwandtschaftsgruppen ablaufen. Daraus ergibt sich dann eine Unterscheidung der ursprünglichen (plesiomorphen) und der abgeleiteten (apomorphen) Zustände in den einzelnen Verwandtschaftsgruppen. Erst wenn diese Feststellungen getroffen sind, wird es möglich sein, mit Erfolg der Frage nachzugehen, wie die Übereinstimmungen oder Unterschiede, die zwischen den sicher erkannten Verwandtschaftsgruppen bestehen (und zwar zwischen den Grundplänen der betreffenden Verwandtschaftsgruppen), zu Schlüssen auf die zwischen diesen bestehenden phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen verwertet werden können. Es besteht kein Zweifel, daß hier noch Möglichkeiten liegen, die weit über das hinausgehen, was sich heute mit dem anfangen läßt, was wir über die Chaetotaxie der Kopfborsten bei den Schizophora wissen.

Vibrissen (*Vi*)

Außer den Stirnborsten sind bei den Schizophora vor allem die Vibrissen systematisch beachtet worden. Eine allgemeine Übersicht zeigt, daß diejenigen Familien mit der größten Häufung plesiomorpher Merkmale im allgemeinen keine Vibrissen besitzen, während die Familien mit zahlreichen apomorphen Merkmalen meist auch Vibrissen besitzen. Daraus möchte man schließen, daß der Besitz von Vibrissen bei den Schizophora ein apomorphes Merkmal sind, daß Vibrissen also nicht zum Grundplane der Schizophora gehören. Sehr wahrscheinlich ist, daß die Vibrissen mehrfach

unabhängig entstanden sind, und daß sie in manchen Fällen wohl sekundär wieder verloren gegangen sind. Ein wirklich sicheres Urteil darüber ist aber bisher kaum möglich, so daß die Vibrissen (unbeschadet ihres diagnostischen Wertes) für die phylogenetische Systematik recht wenig Bedeutung haben.

c) Mundwerkzeuge

Die Mundwerkzeuge sind in der vorliegenden Arbeit kaum berücksichtigt. Der Grund hierfür liegt nicht darin, daß ich sie für unwichtig halte. Ich bin vielmehr davon überzeugt, daß sie für die phylogenetische Systematik große Bedeutung gewinnen werden. Aber dazu müßten sie viel genauer untersucht werden, als das bis jetzt geschehen ist, und zwar müßten diese Untersuchungen unter den für die phylogenetische Systematik maßgebenden Gesichtspunkten durchgeführt werden. Bisher liegt eine umfangreiche Arbeit von FREY (1921) über den „Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora“ vor, und diese Arbeit wird zweifellos auch die Grundlage für alle künftigen Untersuchungen auf diesem Gebiet bilden müssen. Aber die Zahl der von FREY untersuchten Arten ist viel zu gering, als daß diese Stichprobenuntersuchungen eine zuverlässige Basis für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Teilgruppen der Schizophora bieten könnten. FREY gibt auch einige wertvolle Hinweise zu der Frage, welche Einzelmerkmale im Bau des Mundes der Schizophora als „primitiv“ (plesiomorph), welche als abgeleitet (apomorph) anzusehen sind, aber die zu geringe Zahl der untersuchten Formen verhindert eine Verwertung dieser Erkenntnisse für die phylogenetische Systematik. FREY selbst zieht aus den Ergebnissen seiner Untersuchungen zwar systematische Folgerungen, doch sind die von ihm unterschiedenen Gruppen, so wie das ja in der Systematik bisher meist üblich war, nur zum Teil auf Synapomorphie begründet (z. B. die Thecostomata), während andere ganz eindeutig auf Symplesiomorphie beruhen (Haplostomata und viele andere).

Die Weiterführung der Untersuchungen FREYS ist aber eine der für die phylogenetische Systematik wichtigsten Zukunftsaufgaben. Vorerst müßte vor allem der Grunplan der Mundwerkzeuge bei den mit Sicherheit als monophyletisch anzusehenden Teilgruppen der Schizophora klar herausgearbeitet werden. Dabei wären vor allem diejenigen Merkmale zu berücksichtigen, die eine deutliche Entwicklung (Herausbildung von Sammelrohren für die Pseudotracheen auf den Labellen, Auftreten von Filterapparaten im Fulcrum, Rückbildungserscheinungen an Galea und Hypopharynx usw.) erkennen lassen.

B. Merkmale des Thorax

Vom Thorax habe ich nur ein einziges Merkmal berücksichtigt: Die Chitinbrücke, die bei manchen Verwandtschaftsgruppen Prosternum und Propleura miteinander verbindet: „Von den Sternalplatten des Prothorax ist der Basisternit meist am besten erhalten. Bleibt er vom Episternit durch eine Membran getrennt, ist dieses Verhalten primitiv, wie es zum Beispiel

alle Cyclorrhaphen bewahrt haben. Vielfach ist er aber durch eine Chitinbrücke (Praesternalbrücke, CRAMPTON)¹⁾ von sehr verschiedener Breite mit *Es₁* verbunden, was systematisch von Bedeutung ist“ (HENDEL 1936/37, p. 1749).

Eine solche Praesternalbrücke kommt, wie Malloch entdeckt, HENDEL l. c. aber übersehen hat, auch bei manchen Cyclorrhaphen-Familien vor (Fig. 102, 104). Ich halte mit HENDEL diesen Zustand des Vorhandenseins einer Praesternalbrücke für apomorph. Er wird dadurch zu einem wichtigen Indizium für phylogenetische Verwandtschaft. Immerhin muß auch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß die Praesternalbrücke sekundär verschwinden kann; denn es handelt sich ja um ein sehr einfaches Merkmal. Bisher gibt es allerdings keine Anhaltspunkte dafür, daß das irgendwo geschehen ist.

C. Merkmale des Flügels

Die Unterschiede, die das Flügelgeäder der verschiedenen Teilgruppen der Schizophora zeigt, sind im Gegensatz zu den Nematocera gering. Trotzdem liefert auch das Flügelgeäder der Schizophora wichtige Hinweise auf das Bestehen von Verwandtschaftsbeziehungen.

Die in dieser Beziehung wichtigsten Merkmale liegen vor allem im Bereiche der Analzelle und Analader, im Vorhandensein und Fehlen der Costabruchstellen und in der Ausbildung der Subcosta.

1. Analzelle und Analader.

Es besteht nicht der geringste Zweifel darüber, daß das Vorhandensein einer Analzelle und einer bis zum Flügel reichenden „Analader“ (*cu_{1b}* + *I_a*) als plesiomorphe Merkmale anzusehen sind. Apomorph sind dagegen Formen, bei denen die „Analader“ mehr oder weniger weit vom Flügelrande zurückgezogen ist und Formen, bei denen die Analzelle fehlt.

Es gibt sehr wenige Anzeichen dafür, daß eine einmal vom Flügelrande zurückgezogene „Analader“ sekundär wieder bis zum Flügelrande verlängert werden kann. Eine sekundäre Verlängerung (allerdings nicht bis zum Flügelrande) dürfte sicher bei *Curtonotum bathmedum* Hendel (Fig. 347) anzunehmen sein. Vieles spricht dafür, daß die im Grundplan der Curtonotidae sehr kurze Analader (Fig. 346) bei der genannten Art dadurch sekundär verlängert wurde, daß sie in den Bereich der Falte geriet, in der ursprünglich die Analader verlaufen sein muß. Bei *Actia anomala* Zett. ist die Länge der Analader individuell variabel: bei manchen Individuen dieser Art erreicht sie den Flügelrand, bei anderen nicht. Es gibt sehr gute Gründe für die Annahme, daß eine verkürzte, vom Flügelrande zurückgezogene Analader nicht nur zum Grundplane der Larvaevoridae sondern aller mit Hypopleuralborsten versehenen Calyptratae gehört. Daher darf angenommen werden, daß die Verlängerung der Analader bis zum Flügelrande bei manchen In-

¹⁾ An anderer Stelle nennt sie HENDEL „Prosternalbrücke“.

dividuen von *Actia anomala* Zett. ein sekundäres Merkmal ist. Mit einer gewissen Rückläufigkeit der Entwicklung muß also, was die Länge der Analader anbetrifft, gerechnet werden. Das ist vielleicht für die Beurteilung mancher Oestriden von Bedeutung, bei denen die Analader nach den in der Literatur vorliegenden Abbildungen den Flügelrand ebenfalls erreichen soll.

Ähnlich steht es mit Länge und Form der Analzelle (Cu_2). Daß die Analzelle durch Verschmelzung von cu_{1b} und $1a$ von der Mündung her entstanden ist, daß also eine lange und spitze, fast bis zum Flügelrande ausgedehnte Analzelle bei den Dipteren im ganzen gesehen plesiomorph ist, unterliegt gar keinem Zweifel. Allerdings ist schon bei manchen Empididae und bei allen Dolichopodidae und dann bei vielen Aschiza die Analzelle stark verkürzt oder wohl ganz zurückgebildet. Die Verkürzung der Analzelle ist also ohne Zweifel wiederholt unabhängig auf parallelen Wegen erfolgt. Die Frage ist daher, welche Form die Analzelle im Grundplan der Schizophora besitzt.

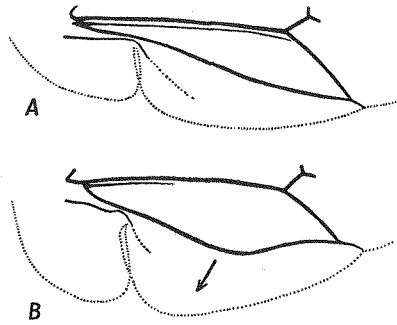


Fig. 16. Analzelle des Flügels zweier Syrphiden. A: *Didea fasciata* Macq.; B: *Eristalis tenax* L. mit wahrscheinlich sekundär verbreitertem Analfeld

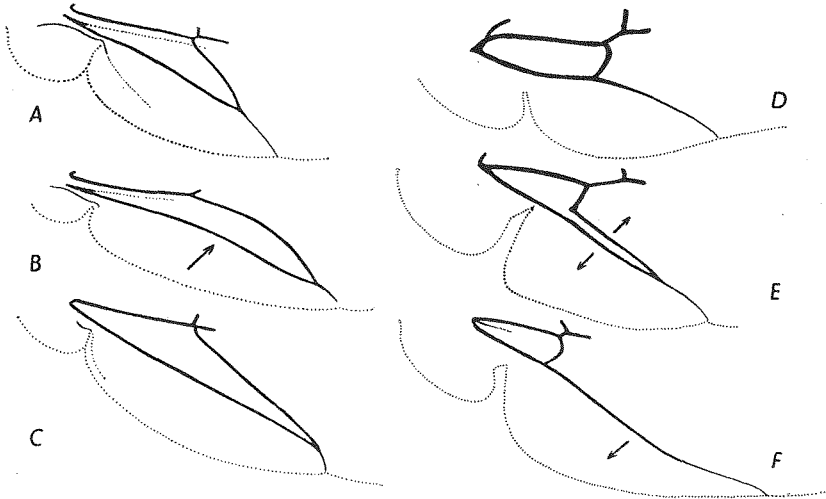


Fig. 17. Analzelle und Axillarfeld des Flügels verschiedener Muscaria. A: *Sicus ferrugineus* L. (Conopidae); B: *Conops flavipes* L. (Conopidae) mit verschmälertem Axillarfeld und wahrscheinlich sekundär verlängerter Analzelle; C: *Taeniaptera lasciva* Fabr. (Micropezoidea); D: *Rivellia syngenesiae* Fabr. (Platystomidae); E: *Dacus oleae* Gmel. (Trypetidae) mit „geplätzter“ Analader; F: *Orbellia hiemalis* L. (Heleomyzidae) mit durchgebogener Analader

DE MEIJERE (1904) sagt dazu: „Auch die lange Analzelle ist oft als primitives Merkmal aufgefaßt worden . . . Daß wir es bei den Conopiden in mehreren Fällen mit sekundärer Verlängerung der Analzelle zu tun haben, scheint mir aber sehr gut möglich; auch die lange Analzelle von einigen Tanypezinen, von *Chloria* und die zipfelartig ausgezogene vieler Trypetinen dürfte von sekundärer Natur sein.“

Ich bin überzeugt, daß DE MEIJERE recht hat. Eine lange und spitze Analzelle kommt unter den Schizophora nur bei den Conopidae (Fig. 17B) und bei manchen Taeniapteridae (Fig. 17C) vor. Da das auch nach ihren sonstigen Merkmalen (freilich nicht nach allen Merkmalen) relativ plesiomorphe Familien sind, liegt an sich der Gedanke nahe, daß auch die verhältnismäßig lange Analzelle dieser Familien ein plesiomorphes Merkmal ist. Dafür würde auch sprechen, daß eine Verkürzung der Analzelle bei den Schizophora im großen und ganzen dem Auftreten anderer apomorpher Merkmale parallel geht. Aber damit ist keineswegs gesagt, daß auch im Einzelfalle die jeweils längere Analzelle den relativ ursprünglicheren Zustand repräsentieren müsse. Mit einer gewissen Rückläufigkeit der Entwicklung muß gerechnet werden.

Meines Erachtens lassen sich Form und Ausbildungszustand der Analzelle und der Analader nur verstehen, wenn man sie im Zusammenhange mit der Gesamtausbildung der Basal- und insbesondere der Axillarregion des Flügels sieht. Die bestehenden Unterschiede in der Breite und sonstigen Ausbildung dieser Region sind sehr groß (Fig. 17). Daß sie einen gewissen Einfluß auch auf den Verlauf des Geäders haben werden, darf von vornherein als sehr wahrscheinlich gelten. Erkennbar wird das schon bei den Syrphidae: die Ausbuchtung des Hinterrandes (1a) der Analzelle bei *Eristalis*-Arten (Fig. 16B) hängt hier sicherlich mit einer sekundären Verbreiterung des Axillarfeldes zusammen, wie ein Vergleich mit anderen Syrphidae (Fig. 16A) zeigt. Bei gewissen Conopidae dürfte dagegen eine Verschmälerung des Axillarfeldes stattgefunden haben. Der nach oben gebogene Verlauf der hinteren (1a) und vorderen (*cu*_{1b}) Begrenzung der Analzelle bei *Conops* (Fig. 17B) dürfte dadurch zu erklären sein. Wahrscheinlich ist die Länge der Analzelle bei *Conops* ebenfalls eine sekundäre Folge dieses Vorganges. Obwohl die lange Analzelle von *Conops* (Fig. 17B) mit der langen Analzelle der Syrphidae am meisten übereinzustimmen scheint (Fig. 16), dürfen beide doch nicht unmittelbar miteinander verglichen werden: Bei den Syrphidae ist die vor der Analzelle liegende Basalzelle (*I. M*₁) noch sehr lang. Die Conopidae zeigen in der kürzeren Basalzelle einen viel abgeleiteteren Zustand, der mehr mit demjenigen der übrigen Schizophora übereinstimmt. Der Unterschied kommt auch in der relativ verschiedenen Länge von *cu*_{1b} deutlich zum Ausdruck.

Diese Tatsachen zeigen jedenfalls, daß die „Länge der Analzelle“ allein keinen hinreichenden Vergleichsgrund abgibt, und daß infolgedessen auch

die längsten Analzellen der Conopidae nicht ohne weiteres, im Hinblick auf die Syrphidae, als die ursprünglichsten bezeichnet werden dürfen.

Schwieriger noch als die Conopidae sind die Micropezoidea zu beurteilen. Hier ist die Ausbildung der Analzelle so verschieden wie sonst bei keiner anderen Gruppe der Schizophora (Fig. 41—48). Der Flügel ist allgemein schmal; besonders gilt das für die Axillarregion. Bisher läßt sich nicht sicher entscheiden, ob zum Grundplane der Micropezoidea (und das würde dann wohl auch bedeuten: zum Grundplane der Muscaria) eine lange Analzelle (wie etwa bei *Taeniptera lasciva* Fabr., Fig. 41C) gehört, oder ob so lange Analzellen bei den Micropezoidea wie bei manchen Conopidae sekundär entstanden sind, bedingt vielleicht, wie bei den Conopidae durch die Verschmälerung des Axillarfeldes. Conopidae und Micropezoidea sind unter den Schizophora in gewisser Hinsicht Sonderfälle, die für sich betrachtet werden müssen. Für die übrigen Schizophora gilt, daß die Ausbildung der Analader und Analzelle wohl nur zu verstehen ist, wenn man die zunehmende Verkürzung der Analzelle und Verbreiterungs- und Verschmälerungsvorgänge in der Axialregion des Flügels als getrennte, aber einander beeinflussende Vorgänge betrachtet.

Meiner Ansicht nach ist die Herausbildung eines Zipfels an der Analzelle vieler Otitioidea die Folge einer solchen Verbreiterung der Axillarregion des Flügels, die einsetzte, als die Analzelle noch verhältnismäßig groß war (etwa wie bei *Rivellia*, Fig. 98A). Die Verbreiterung des Axillarfeldes hat, so möchte ich jedenfalls annehmen, zum „Aufplatzen“ der „Analader“ geführt, die ursprünglich ja durch Verschmelzen zweier Adern (cu_{1b} und $1a$) entstanden ist. Jedenfalls kann ich mir die Tatsache, daß der Analzellen-Zipfel in vielen Fällen durch eine Falte gegen die eigentliche Analzelle abgeschlossen ist (Fig. 98D, E) nicht anders erklären: die Falte zeigt die ursprüngliche hintere Begrenzung der Analzelle (wie etwa in Fig. 98A) an. Wenn es eine solche geradlinige, hintere Begrenzung der Analzelle vor Auftreten des Zipfels nicht gegeben hätte, wäre die beschriebene Falte kaum zu deuten. Der Zusammenhang zwischen der Zipfelbildung der Analzelle und der Breite der Axillarregion des Flügels ist bei den Otitioidea nicht immer deutlich, besteht aber im Prinzip wohl sicherlich. Bei den Euxestinae kommt es, wohl zum Teil als Folge einer neuen Verschmälerung der Flügelbasis, zu Vorstufen einer Abschnürung des Analzellenzipfels dadurch, daß die Analzelle sich entlang ihrer ursprünglichen hinteren Begrenzungsfalte zu schließen trachtet (Fig. 98D). Bei *Eumecosomyia gracilis* Coqu. ist der Zipfel wie die Analader ganz verloren gegangen (Fig. 98F).

Eine ähnliche Zipfelbildung kommt, außerhalb der Otitioidea, meines Wissens nur noch bei der Gattung *Salticella* unter den Sciomyzidae (Fig. 124) vor.

Bei fortgeschrittener Verkleinerung der Analzelle hat sich eine Verbreiterung des Axillarfeldes nicht mehr unmittelbar auf die Gestalt der Analzelle, sondern auf den Verlauf der Analader ausgewirkt. Bei den relativ

plesiomorphen Schizophora mit relativ großer Analzelle verläuft die (im Verhältnis zur Analzelle kurze) Analader etwa geradlinig (Fig. 64) zum Hinterrande des Flügels oder sie ist sogar etwas konvex nach vorn gebogen (Fig. 41A).

Bei einer großen Zahl von Schizophora mit relativ kleiner Analzelle hat die Analader dagegen einen nach vorn konkaven Verlauf: sie erscheint zum Hinterrande des Flügels mehr oder weniger durchbogen (Fig. 269). Selbst bei Gruppen, bei denen die Analader den Hinterrand des Flügels nicht mehr erreicht und bei denen der erhaltene Teil der Analader ziemlich geradlinig verläuft, kann man am Verlaufe der Falte, in die sich die Analader fortsetzt, erkennen, daß die Analader ursprünglich, als sie noch vollständig war, einen ähnlich nach hinten durchgebogenen Verlauf gehabt haben muß: die Falte läuft eine Strecke weit dem Hinterrande des Flügels nahezu parallel, ehe sie in ihn mündet (Fig. 273).

Die Durchbiegung der Analader ist offenbar nur eine Vorstufe ihres Heranrückens an den Axillarrand des Flügels. Als Endstadien dieses Prozesses können etwa die *Cryptochetidae* (Fig. 344) und auch die *Curtonotidae* (Fig. 346, 347) begriffen werden. Am Hinterrande der Analzelle wirkt sich diese Wanderung der Analader anscheinend wie eine Stauchung aus: Bei *Opomyza* z.B. (Fig. 273) sind durch diesen Stauchungsvorgang die begrenzenden Adern der Analzelle aus ihrem ursprünglichen Faltenbett gehoben, der Hinterrand der Analzelle erscheint eingedrückt. *Opomyza* (Fig. 273) läßt erkennen, daß hier die Stauchung der Analzelle von einem Zustande ausgegangen ist, in dem cu_{1b} noch etwa senkrecht oder nur sehr wenig gebogen auf $1a$ stieß. Bei anderen Schizophora dagegen scheint die Verkleinerung der Analzelle schon zu einer gewissen Rückläufigkeit von cu_{1b} geführt zu haben, ehe die Analader sich allzu stark durchgebogen hatte (Fig. 344). Deren Verlagerung nach dem Axillarrande des Flügels konnte dann die Formung der Analzelle nur noch weiter in der gleichen Richtung hin beeinflussen.

Wie zäh übrigens die einmal erreichte Gestalt der Analzelle auch bei fortschreitender Reduktion der Analzelle beibehalten wird, zeigt ein Vergleich der *Camillidae* (Fig. 349) und *Ephydriidae* (Fig. 350) mit den *Milichioidea* (Fig. 317).

Ich bin überzeugt, daß Analzelle und Analader noch wichtige Anhaltspunkte für die Feststellung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse bei den Schizophora liefern werden, wenn man davon abgeht, bei ihnen ausschließlich diagnostische Merkmale zur Unterscheidung der Gruppen zu suchen.

Costa und Subcosta sind im Grundplan der Schizophora normal ausgebildet. Apomorphe Merkmale sind das Auftreten von Bruchstellen in der Costa und die Verkürzung der Subcosta.

Die „Kostalunterbrechungen“ hat besonders HENDEL (siehe bes. 1916, p. 296) in seinem System stark berücksichtigt. Es unterliegt gar keinem

Zweifel, daß Bruchstellen in der Costa, besonders an der Mündung von *sc* (seltener eine 2. Stelle unmittelbar hinter der *h*) in mehreren Verwandtschaftsgruppen unabhängig aufgetreten sind. Auch die Reihenfolge, in der die beiden Bruchstellen gebildet werden, ist in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen (soweit überhaupt 2 Bruchstellen auftreten) manchmal verschieden. Es ist auch nicht immer ganz einfach zu entscheiden, ob in einem bestimmten Falle eine Bruchstelle als vorhanden angenommen werden soll oder nicht. Oft hat sich bei genauerer mikroskopischer Untersuchung gezeigt, daß eine Bruchstelle bei Familien vorhanden ist, die nach den Literaturangaben eine vollständige, nicht unterbrochene Costa besitzen sollten. Das gilt z.B. für die Tanypezidae. Bei den Sciomyzidae ist in manchen Fällen die Struktur der Costa an der Mündung von *sc* so brüchig, daß der Schritt zu einer wirklichen Bruchstelle verschwindend klein ist.

Trotzdem gehört das Auftreten von Bruchstellen in der Costa, da es sich um ein deutlich apomorphes Merkmal handelt, zu den wichtigen Indizien phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen. Die Bedeutung der Costabruchstellen ist bis heute nicht sicher bekannt. Wenigstens die distale Bruchstelle (an der Mündung von *sc*) liegt in einer Schwächezone der Flügelbasis, die etwa von der Mündung der *sc* zum Alulareinschnitt des Flügelhinterrandes zieht (Fig. 205). In dieser Zone treten oft Unterbrechungen oder Verblassungen aller Adern des Flügels auf.

Eine wichtige Frage ist es, ob die Costabruchstellen unter Umständen sekundär wieder aufgehoben werden können, ob also auch bei diesem Merkmal Rückläufigkeit der Entwicklung möglich ist. Vielleicht muß man das bei den Hippoboscidae annehmen. Es darf heute wohl als sicher gelten, daß die Hippoboscidae zu den Calyptratae gehören. Manches spricht dafür, daß eine mindestens vorgebildete Bruchstelle an der Mündung von *sc* zum Grundplane der Calyptratae gehört. Bei *Hippobosca equina* L. ist aber keine Spur einer Costabruchstelle vorhanden (Fig. 365). Dagegen ist eine solche sehr deutlich bei *Ornithomyia* ausgebildet (Fig. 364), deren Geäder in mancher Beziehung (z.B. im Vorhandensein der Analzelle und Analader) ursprünglicher ist als das von *Hippobosca*. Man könnte sich vorstellen, daß die Bruchstelle der Costa bei *Hippobosca* sekundär geschlossen worden ist. Ähnliches könnte bei manchen Otitidae geschehen sein. Verwunderlich wäre das in keinem Falle; denn die sogenannten Costabruchstellen sind ja, wenigstens zunächst, keine wirklichen Costalunterbrechungen, sondern nur verblaßte, wenig sklerotisierte Stellen in der zunächst noch durchaus vorhandenen Costa. Eine Resklerotisierung und damit eine Schließung der Costabruchstelle könnte also ebenso gut auftreten wie eine Resklerotisierung der Stirn (siehe S. 517) oder eine Neubildung von Adern im verlassenen Bett ursprünglicher Adern. In einigen Fällen kann das scheinbare Fehlen einer Costabruchstelle vielleicht auch dadurch erklärt werden, daß die Costa nicht nur an der Mündung von *sc*, sondern in ihrem Verlaufe verblaßt und desklerotisiert (zunächst aber noch deutlich erhalten) ist. Eine solche Möglich-

keit müßte bei den Streblidae erwogen werden. Mit allen diesen Möglichkeiten ist also bei der Verwendung des Merkmales „Costabruchstellen“ in der phylogenetischen Systematik zu rechnen.

Wenn aber in der Nähe der *sc*-Mündung eine wirkliche Rückbildung (Unterbrechung) der Costa eingetreten ist und die Costabruchstelle fest im Merkmalsgefüge einer Gruppe verankert ist, dann wird sie erstaunlich zäh festgehalten und eine Schließung findet dann offensichtlich nicht mehr statt. Dafür spricht die Tatsache, daß Costabruchstellen bei großen, sehr artenreichen Verwandtschaftsgruppen (z. B. bei den Drosophiloidea und Chloropidae) ohne Ausnahme vorhanden sind und die weitere Tatsache, daß im Bereiche der Costabruchstelle oft Narbenbildungen auftreten (Fig. 18), die anscheinend einer Verstärkung des



Fig. 18. „Narbenbildung“ an der Costabruchstelle von *Milichia pubescens* Beck. (Milichiidae)

Flügelrandes an dieser Stelle dienen. Der scheinbar einfachere Weg, die Bruchstelle durch Resklerotisierung oder Wiederherstellung der Costa zu schließen, ist in diesen Fällen nicht beschriftet worden.

B. Merkmale des Abdomens

Das Abdomen der Schizophora zeigt eine große Anzahl von Merkmalen, die zweifellos der Systematik nutzbar gemacht werden können. Leider sind diese Merkmale aber nicht so leicht festzustellen wie die Kopfborsten und das Flügelgeäder. Selbst so einfache Dinge wie Anzahl und Lage der Stigmen erfordern mikroskopische Untersuchung und daher Zerstörung der Tiere (was bei seltenen Arten oft nicht ohne weiteres möglich ist). Die Klärung des Aufbaues komplizierterer Organe dagegen erfordert, wenn er wirklich richtig verstanden werden will, sehr zeitraubende und schwierige morphologische Untersuchungen, zu denen bisher kaum einige Ansätze vorhanden sind. Ich bin aber ganz sicher, daß gerade der männliche Kopulationsapparat mit seinen komplizierten Bauverhältnissen die Entscheidung über viele heute noch unklare Verwandtschaftsbeziehungen bringen wird.

Im Folgenden können von den Merkmalen des Abdomens nur einige wenige berücksichtigt werden, weil die überall noch fehlenden Spezialuntersuchungen eine genauere Darstellung unmöglich machen.

1. Ein nicht unwichtiges Merkmal ist schon die Lage der Stigmen. Am häufigsten liegen diese bei den Schizophora in der Pleuralmembran zwischen Tergiten und Sterniten, und diese Lage ist zweifellos als in den meisten Fällen plesiomorph anzusehen. Apomorph dagegen ist die Lage der Stigmen innerhalb der Tergite bei einigen oder auch bei allen Abdominalsegmenten. Oft wird diese Lage der Stigmen in den Tergiten als charakteristisches Merkmal der Calyptratae bezeichnet. Es gibt aber auch einige Familien oder Gattungen der sogenannten Acalyptratae, bei denen alle

(Dryomyzidae, Fig. 141, 142, einige Asteiidae, Fig. 292, *Orygma*, Fig. 139) oder wenigstens die hinteren Abdominalstigmen (Sepsidae, Fig. 140, Scio-myzidae, Fig. 137, 138, u. a.) in einem oder in beiden Geschlechtern in den Tergiten liegen.

Es muß auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß in einigen Fällen die Stigmen durch Reduktion der Tergite sekundär frei geworden sind. Das ist möglicherweise bei *Asteia amoena* Meig. und wahrscheinlich bei einigen „Pupipara“ geschehen. Daher verbietet es sich, kritiklos die freie Lage der Stigmen als plesiomorph, die Lage der Stigmen in den Tergiten als apomorph anzusehen.

2. Zahl der Stigmen. Es scheint festzustehen, daß bei den Schizophora in beiden Geschlechtern höchstens 7 Stigmen im Abdomen vorkommen, und daß in diesem Falle das 7. Stigma das des 7. Abdominalsegmentes ist. Der Besitz dieser relativ vollständigen Stigmengarnitur ist selbstverständlich als plesiomorph anzusehen, während das Fehlen eines oder mehrerer Stigmenpaare als apomorphes Merkmal gelten muß. Es gibt keine Anzeichen dafür, daß etwa ein verloren gegangenes Stigma sekundär wieder auftreten könnte. Mit einer Rückläufigkeit der Entwicklung braucht man also bei der Stigmenzahl nicht zu rechnen. Das macht dieses Merkmal besonders wertvoll. Rückbildung von Stigmen findet vor allem im Postabdomen statt. Als Postabdomen bezeichne ich den Komplex der auf das 5. folgenden Segmente des Abdomens.

3. Im männlichen Postabdomen ist zunächst die Zahl der vor dem Hypopygium (9. Segment) liegenden Segmente wichtig. Die Feststellung wird oft erschwert durch starke Asymmetrien. Es scheint mir unbegründet, diese Asymmetrien mit dem Vorhandensein eines „Hypopygium circumversum“ bei den Cyclorrhapha in Verbindung zu bringen. Vermutlich ist das Hypopygium circumversum bei allen Cyclorrhapha vorhanden. Diese Feststellung ist zwar noch nicht völlig gesichert. Nach einer beiläufig durchgeführten Untersuchung des Abdomens von *Musidora* scheint mir diese Gattung die für das Hypopygium circumversum charakteristische Umschlingung des Darmes durch das Vas deferens zu besitzen. Das würde sehr stark dafür sprechen, daß das Hypopygium circumversum zum Grundplane der Cyclorrhapha gehört. Es gibt unter den Cyclorrhapha aber viele Formen mit vollkommen symmetrischen Abdomen. Aczél (1955) hat aus dieser Symmetrie des Abdomens bei der Gattung *Nothybus* auf das Fehlen des Hypopygium circumversum bei den Nothybidae geschlossen. Aus den genannten Gründen scheint mir dieser Schluß aber nicht gerechtfertigt. Die letzte Entscheidung liegt allerdings bei Untersuchungen der inneren Anatomie. Wahrscheinlich hängt die Assymmetrie des Postabdomens bei vielen Cyclorrhaphen weniger mit der Drehung des Hypopygiums um seine Längsachse (Hypopygium circumversum), als mit seiner Ruhelage zusammen. Die „Auflockerung“ des Zusammenhanges der Segmente mag allerdings zunächst durch die Drehung bewirkt worden sein.

CRAMPTON (1944a) hat durch Zusammenstellung von Formen mit mehr oder weniger asymmetrischem Postabdomen nachweisen wollen, daß bei den Cyclorrhaphen das 8. Sternit vollkommen auf die Dorsalseite verschoben ist, so daß man das üblicherweise als 8. (oder 7. + 8.) Tergit bezeichnete Gebilde als 8. Sternit zu bezeichnen hätte. Ich halte CRAMPTONS Beweisführung nicht für geglückt. Mir scheint, daß CRAMPTON Formen, die seine Auffassung stützen könnten, nebeneinander stellt, ohne auf die Verwandtschaftsbeziehungen genügend Rücksicht zu nehmen. Auf diese Weise hat er eine morphologisch lückenlos erscheinende Stufenreihe konstruiert, die er als „merkmals-phylogenetische“ Übergangsreihe interpretiert. Aber die Träger der vermeintlichen Endstufen seiner Reihe haben verwandtschaftlich mit den vermeintlichen Vorstufen gar nichts zu tun. Innerhalb der sicher als monophyletisch erkannten Verwandtschaftsgruppen ist bisher keine lückenlose Übergangsreihe bekannt. Gerade unter den sonst stark apomorphen Familien der Schizophora gibt es vollkommen symmetrische Formen, bei denen das 6. (*Leucophenga*, Fig. 355) und selbst das 7. (*Neoalticomerus*, Fig. 179) Sternit in normaler Lage vorhanden sind und selbst Reste des 8. scheinen in ventraler Lage gelegentlich vorhanden zu sein. Das 8. Tergit dieser Formen (Fig. 129 *Fucomyia frigida* Fabr.) scheint mir doch dem 8. Tergit („8. Sternit“ im Sinne CRAMPTONS) der übrigen Dipteren homolog zu sein.

CRAMPTONS Deutung hat einige Anhänger gefunden. Solange aber kein überzeugender Beweis für ihre Richtigkeit vorliegt, halte ich weiter an der bisher üblichen Bezeichnungsweise der Tergite und Sternite des männlichen Postabdomens der Cyclorrhapha fest. Das 7. Tergit ist als freie Skleritplatte kaum jemals nachzuweisen (siehe auch Fig. 129, *Fucomyia*). Es ist entweder reduziert oder mit dem 8. Tergit vereinigt, unter dem meist das 7. Abdominalstigma liegt. Im männlichen Postabdomen gibt es daher höchstens 2 freie Tergitplatten, die ich als 6. und 7. + 8. Tergit bezeichne. Dieser Zustand ist für die Schizophora als plesiomorph zu bezeichnen.

Durch Verlust des 6. Tergites oder durch Verschmelzen dieses Tergites mit dem 7. + 8. Tergit kommt es häufig dazu, daß im Postabdomen nur 1 praehypopygialer Tergitkomplex vorhanden ist. Dieser apomorphe Zustand ist für die Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen sehr wichtig. Er ist zwar ohne Zweifel mehrfach unabhängig in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen erreicht worden. Die Wege, auf denen das geschehen ist, waren aber zum Teil verschieden. In verhältnismäßig wenigen Fällen geht auch dieser einheitliche praehypopygiale Segmentkomplex verloren, so daß das Hypopygium unmittelbar an das 5. Tergit anschließt. Dieser Zustand ist natürlich noch stärker apomorph, so daß in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen also abgestufte Apomorphie vorliegen kann.

Es gibt keine Anzeichen dafür, daß Tergite, die im Postabdomen einmal verloren gegangen oder miteinander verschmolzen sind, sekundär wieder

auftreten oder wieder frei werden können. Mit Rückläufigkeit der Entwicklung braucht hier also ebenso wenig gerechnet werden wie bei der Stigmenzahl.

Von den posthypopygialen Segmenten (10—12. Abdominalsegment) und deren Anhängen haben bei den Männchen der Schizophora nur die Cerci eine gewisse Bedeutung. Das gilt aber bisher nur für die Calyptratae, bei denen die Cerci zu einem unpaaren „Mesolobus“ verschmelzen können.

Im Hypopygium trägt das 9. Tergit (Epandrium) im Grundplan der Cyclorrhapha und auch der Schizophora ein bewegliches Anhangspaar, das ich in früheren Arbeiten oft in Übereinstimmung mit anderen Autoren (HENDEL, DE MEIJERE) als Styli (oder auch „Dististyli“, Gonopoden) bezeichnet habe. Heute bin ich der Ansicht, daß CRAMPTON im Recht ist, der annimmt, daß die fraglichen Anhänge als sekundäre Abgliederungen des 9. Tergites anzusehen sind. CRAMPTON bezeichnet sie als Surstyli, andere Autoren nennen sie Paralobi oder Edita.

Auf jeden Fall steht fest, daß ein Hypopygium, bei dem frei bewegliche Paralobi vorhanden sind, als plesiomorph, ein solches, bei dem sie fehlen oder fest und unbeweglich dem Epandrium angegliedert sind, als apomorph zu bezeichnen ist. Allerdings ist die Rückbildung der Paralobi zweifellos bei vielen Verwandtschaftsgruppen unabhängig und konvergent erfolgt, so daß ihr Fehlen nur bedingt, in Verbindung mit dem Vorhandensein anderer apomorpher Merkmale als Indizium phylogenetischer Verwandtschaft angesehen werden kann. Anzeichen dafür, daß einmal verloren gegangene Paralobi sekundär wieder auftreten können, gibt es nicht. Mit Rückläufigkeit der Entwicklung braucht also auch hier nicht gerechnet zu werden.

Am schlechtesten bekannt ist der sogenannte „innere Kopulationsapparat“, der das Hypandrium (9. Sternit), die euphallischen und (sofern solche überhaupt vorhanden sind) die pseudophallischen Organe umfaßt. Dabei zeigt schon die oberflächlichste Betrachtung, daß er bei verschiedenen Teilgruppen der Cyclorrhaphen sehr verschieden ausgebildet ist. Ziemlich extrem verschiedene Bauverhältnisse zeigen die Micropezoidea und die Calyptratae. Ein Vergleich dieser beiden Gruppen (als Beispiel für die Calyptratae ist *Calliphora* gewählt) kann vielleicht am besten den morphologischen Aufbau des „inneren Kopulationsapparates“ zeigen und deutlich machen, in welcher Richtung künftige Untersuchungen vordringen müssen, um den für die Schizophora gültigen Grundplan zu ermitteln und die Abweichungen der verschiedenen Teilgruppen von diesem Grundplan verständlich zu machen.

Bei den Micropezoidea liegt die Basis des eigentlichen Begattungsorganes (Phallus, Aedeagus) weit vom Hypandrium entfernt am Ende eines relativ langen Kegels (Fig. 20 und Fig. 49), dessen Wandungen zwar im wesentlichen membranös aber durch mehrere Chitinstäbe gestützt sind, so daß der Kegel im ganzen nicht formveränderlich und vor allem nicht zurückziehbar ist.

Bei *Calliphora* dagegen (Fig. 22) ist nicht von einem solchen Kegel sichtbar. Die Basis des Phallus wird hier von seitlichen Armen des hufeisenförmigen Hypandriums umfaßt und liegt mit diesen etwa in gleicher Ebene.

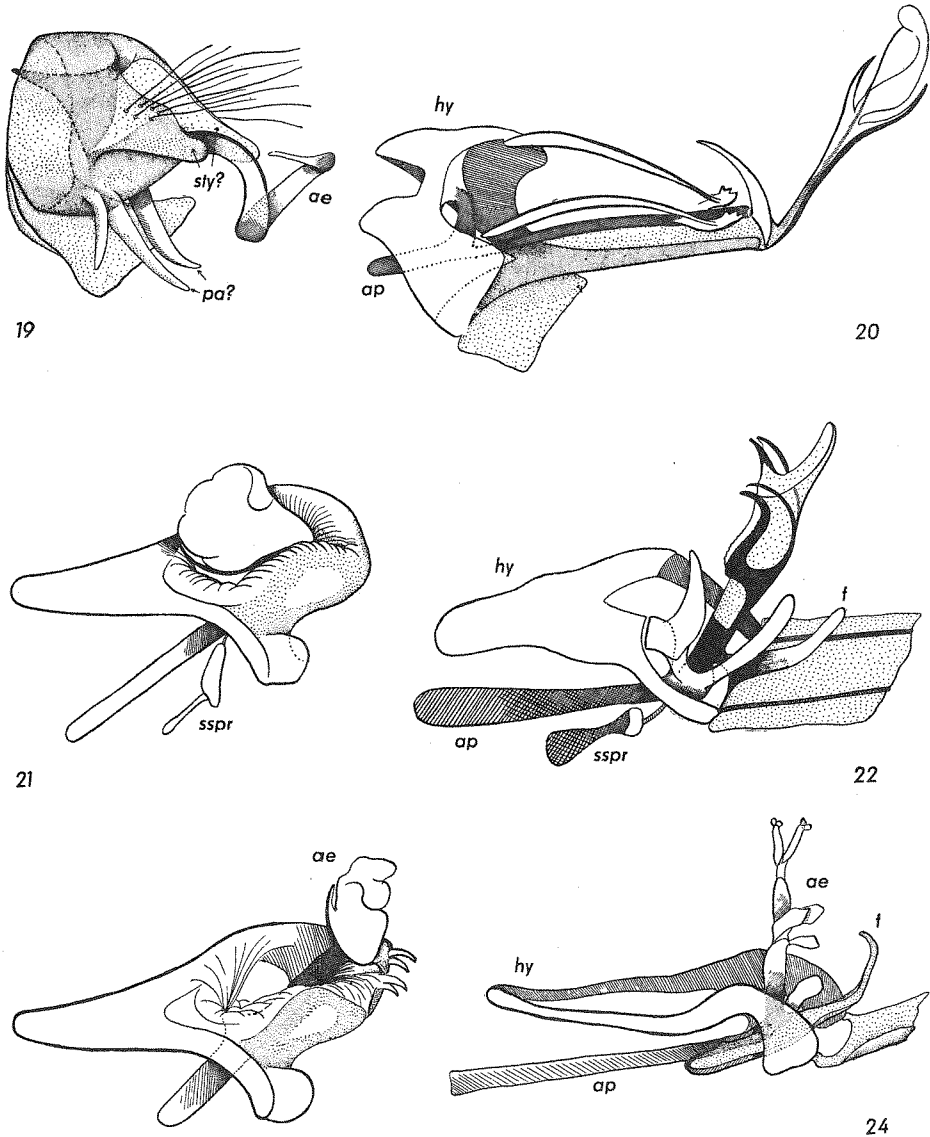


Fig. 19—24. Innerer Kopulationsapparat von 19: *Platypezina connexa* Boh. (Clythiidae) 20: *Trepidaria cibaria* L. (Micropezoidea); 21: *Myopa dorsalis* Fabr. (Conopidae), Ruhelage; 22: *Calliphora vomitoria* L. (Calliphoridae); 23: *Myopa dorsalis* Fabr. (Conopidae), Funktionsstellung; 24: *Encoelocera bicolor* Lw. (Agromyzidae)

Übereinstimmend bei den Micropezoidea und den Calyptratae scheinen aber 2 Anhangspaare zu sein, die in der Literatur mit verschiedenen Namen belegt werden. Am indifferentesten sind wohl die von CRAMPTON geschaffenen Bezeichnungen Praegonite und Postgonite. CRAMPTON hält es für möglich, daß die Postgonite als Parameren, die Praegonite als rudimentäre Styli zu deuten sind. Beide Anhangspaare wären dann von verschiedener Herkunft: die Praegonite (Styli) als pseudophallische, die Postgonite (Parameren) als euphallische Organe. Eine sichere Entscheidung darüber, ob diese Deutungen richtig sind, werden wohl erst ausgedehnte Untersuchungen der Aschiza, der Empidiformia und anderer, nicht zu den Cyclorrhapha gehörender Brachycera bringen können. Für die vorgetragene Deutung könnte z. B. das Hypopygium von *Platypyzina* (Fig. 19) sprechen. Die Abbildung läßt auch einen häufig zwischen den Praegoniten und den Postgoniten vorhandenen Unterschied erkennen: Die Praegonite tragen häufig Haare oder Borsten, die Postgonite anscheinend nie.

Eine Entscheidung dieser morphologischen Frage wäre sehr wichtig, denn von ihr hängt es ab, ob das Fehlen dieser beiden Anhänge bei vielen Teilgruppen der Schizophora als plesiomorphes oder als apomorphes Merkmal anzusehen ist. Solange die Entscheidung nicht gefallen ist, kann das Merkmal in der phylogenetischen Systematik nicht verwendet werden — es sei denn, als diagnostisches Merkmal.

Ein Unterschied zwischen dem Hypopygium der Micropezoidea und dem der Calyptratae besteht darin, daß bei den Calyptratae ein Fortsatz, der Epiphallus, vorhanden ist, der bei den Micropezoidea fehlt. Vielleicht liefert dieser Fortsatz den Schlüssel für das morphologische Verständnis des inneren Kopulationsapparates der Schizophora. Mir scheint er die folgende Arbeitshypothese an die Hand zu geben:

Eine charakteristische Besonderheit, durch die sich der innere Kopulationsapparat der Cyclorrhapha von dem der anderen Dipteren (incl. Empidiformia) unterscheidet, ist die Trennung der Samenspritze von der Basis des Begattungsorganes. Die Samenspritze liegt bei den Cyclorrhapha frei im Abdomen und ist mit dem Phallus nur durch den Ductus ejaculatorius verbunden. Als Stellhebel des Begattungsorganes dient ein Gebilde, das in deutschen Arbeiten meist als „Tragplatte“, besser aber als Phallapodem bezeichnet wird. Morphologisch ist dieses Phallapodem nichts anderes als eine sklerotisierte Falte in der Intersternalregion 9/10, in der ja der euphallische Komplex (Phallus und Parameren) bei den Dipteren wie bei den meisten anderen Insekten liegt. Dadurch erklärt sich auch, daß das Phallapodem oft durch 1 oder 2 Arme (weitere Sklerotisierungen der erwähnten Faltenbildung) mit dem Hypandrium (9. Sternit) verbunden ist.

Aber nicht nur zwischen dem Hypandrium und den euphallischen Organen bildet die Intersternalmembran eine Falte. Vielmehr ist der ganze euphallische Komplex von einer Faltenbildung umgeben, die ihm eine gewisse Bewegungsfreiheit bietet. Bei den Anthomyzidae z. B. ist die Falte

besonders hinter dem Phallus (Aedeagus) deutlich. Sie wurde von mir in einer früheren Arbeit über die Anthomyzidae erwähnt (1939); doch war mir damals ihre Bedeutung nicht klar. Es scheint, daß dieser Ausgangszustand

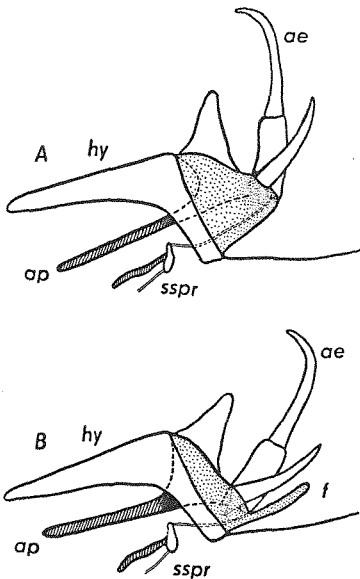


Fig. 25. Schematische Darstellung des inneren Kopulationsapparates (Grundplan) der Schizophora nach einer im Text erläuterten Arbeitshypothese. A: Ruhelage, B: Funktionsstellung

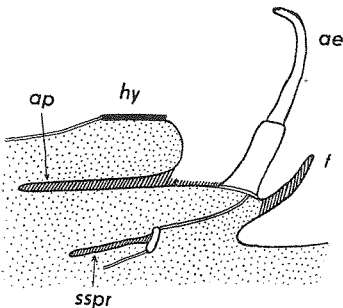


Fig. 26. Schematischer Längsschnitt durch den inneren Kopulationsapparat (Grundplan) der Schizophora

bei den Schizophora eine Entwicklung nach 2 entgegengesetzten Richtungen hin ermöglicht hat: Die Faltenbildung konnte entweder in der Ruhelage (eingefaltet) oder im geglätteten Zustande (ausgefaltet) erstarren. Die zuletzt genannte Möglichkeit scheint bei den Micropezoidea (Fig. 20) und einigen anderen Gruppen (z. B. *Pseudopomyza*), die zuerst genannte z. B. bei den Calyptratae (Fig. 22) und Opomyzidae verwirklicht: bei diesen Gruppen ist der hinter dem Phallus liegende Teil der Falte zum „Epiphallus“ erstarrt. Der Epiphallus hätte demnach bei den Schizophora den einen ähnlichen morphologischen Wert wie das Phallapodem: beide wären erstarrte und sklerotisierte Faltenbildungen der Intersegmentalmembran 9/10, mit dem Unterschiede, daß das Phallapodem als Faltenbildung nach innen (in den Körper hinein), der Epiphallus nach außen ragt.

In beiden Fällen ist die etwas primitive Bewegung des Phallus mit Hilfe der ihn umgebenden Faltenbildung der Intersegmentalmembran abgelöst durch eine reine Gelenkbewegung an der Basis des nunmehr starr aufgehängten Aedeagus.

Zweifelloos muß diese, in Fig. 25—26 schematisch erläuterte Arbeitshypothese erst durch eingehende morphologische Untersuchungen geprüft werden. Sicher ist heute schon, daß sie die tatsächlichen morphologischen Verhältnisse erheblich stilisiert, und daß der Bau des inneren Kopulationsapparates der Otitoidea, Chamaemyiidae und anderer Gruppen sich diesem einfachen Schema nicht ohne weiteres einfügt. Vielleicht deuten auch die

Clythiidae (Fig. 19) und Conopidae (Fig. 21, 23) an, daß als Ausgangszustand nicht eine rein membranöse und vollständig faltbare Intersegmentalregion 9/10 angenommen werden darf, sondern ein Zwischenstadium zwischen den

beiden Extremen, die oben an Hand der Micropezoidea und Calyptratae besprochen wurden. Ich halte es aber für möglich, daß die vorgetragene Hypothese künftigen Untersuchungen den Weg zum Verständnis des manchmal äußerst kompliziert gebauten Kopulationsapparates der Schizophora ebnen kann. Vorerst werden viele Einzeluntersuchungen in den sicher erkennbaren monophyletischen Gruppen (Drosophiloidea, Chloropidae usw.) nötig sein, den Grundplan des Kopulationsapparates aller dieser Gruppen zu ermitteln. Erst die Ergebnisse solcher Untersuchungen werden es erlauben, den männlichen Kopulationsapparat in größerem Umfange als bisher zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen heranzuziehen. Eine wertvolle Übersicht über die Literatur, die sich mit dem männlichen Kopulationsapparat der verschiedenen Familien der Acalyptratae beschäftigt, hat, ergänzt durch eigene Untersuchungen, vor kurzem STEYSKAL (1957) geliefert.

4. Im weiblichen Postabdomen sind weit weniger Merkmale vorhanden, die sich von der phylogenetischen Systematik zur Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen ihrer Träger heranziehen lassen. Die Erfolge, zu denen die Untersuchung des weiblichen Postabdomens der Calyptratae durch HERTING (1955, 1957) geführt haben, lassen aber vermuten, daß die hier liegenden Möglichkeiten noch lange nicht ausgeschöpft sind.

Wie beim Männchen, so sind auch beim Weibchen maximal 7 Abdominalstigmen (auf den Abdominalsegmenten 1—7) vorhanden. Das Fehlen eines oder einiger dieser Stigmen muß als apomorphes Merkmal angesehen werden. Ein apomorphes Merkmal ist auch das Verschmelzen von Tergit und Sternit des 7. Abdominalsegmentes, das offenbar bei manchen Familien (Fig. 51) zum Schutze der folgenden Segmente des Legrohres stattfindet. Eine wirkliche Legrohrscheide, die stets vom 7. Abdominalsegment (selten auch vom 6.: *Fergusonina*, Fig. 291) gebildet wird, kommt besonders bei den Gruppen vor, bei denen die Endsegmente zu einem Legbohrer umgestaltet sind. Ein solcher Legbohrer ist offenbar konvergent bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen entstanden. Seine genauere morphologische Untersuchung steht noch aus. Der Frage, ob die Cerci noch getrennt oder miteinander verschmolzen sind, wird man in Zukunft ebenfalls größere Aufmerksamkeit widmen müssen.

Vollständige Reduktion der Tergite und Sternite kommt bei manchen Verwandtschaftsgruppen ebenfalls als apomorphes Merkmal vor.

Ein bisher ganz unbeachtet gebliebenes Merkmal sind die Spermatheken. Form (Fig. 27) und Anzahl dieser Spermatheken sind bei den verschiedenen Teilgruppen der Schizophora oft verschieden und werden in Zukunft wohl manchen wichtigen Hinweis auf phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen liefern können. Leider ist bisher nicht bekannt, in welcher Form und Anzahl die Spermatheken dem Grundplan der Schizophora zugeschrieben

werden müssen. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß rundliche (Fig. 27 B) oder pilzförmige (Fig. 27A) Spermatheken als plesiomorph, abweichend gestaltete als apomorph anzusehen sind.

Aus der Kombination mit anderen plesiomorphen und apomorphen Merkmalen möchte ich schließen, daß für den Grundplan der Schizophora 3 Spermatheken anzunehmen sind, während sowohl der Besitz von 4 wie auch das Vorhandensein von nur 2 Spermatheken als apomorphe Merkmale anzusehen sind. Aber eine hinreichende Begründung für diese Annahme gibt es bisher nicht.

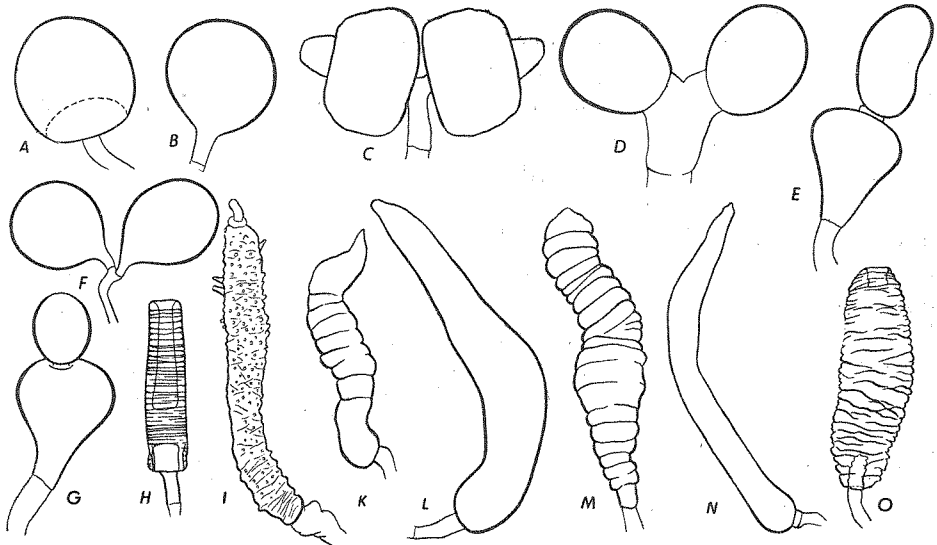


Fig. 27. Spermatheken der Weibchen von A: *Clusia flava* Meig. (Clusiidae); B: *Griphoneura suffusa* Mall. (Lauxaniidae); C: *Syringogaster brunnea* Cress. (Megamerinidae); D: *Leucopis silesiaca* Egg. (Chamaemyiidae); E: *Tephrochlamys rufiventris* Meig. (Heleomyzidae); F: *Eurychoromyia mallea* Hend. (Eurychoromyiidae); G: *Tephrochlamys rufiventris* Meig. (Heleomyzidae); H: *Piophila (Mycetaulus) bipunctata* Fall. (Piophilidae); I: *Neottiophilum praeustum* Meig. (Neottiophilidae); K: *Megamerina dolium* Fabr. (Megamerinidae); L: *Palloptera parallela* Loew (Pallopteridae); M: *Leucophenga maculata* Duf. (Drosophilidae); N: *Curtonotum anus* Meig. (Curtonotidae); O: *Silba* (= *Carpolanchaea*) spec. aus Formosa (Lonchaeidae)

	Anzahl der Spermatheken
Trepidariidae (Micropezoidea)	
<i>Trepidaria petronella</i> L.	3
Megamerinidae	
<i>Megamerina dolium</i> Fabr.	2
<i>Syringogaster brunnea</i> Cress.	3
Tanypezidae	
<i>Tanypeza longimana</i> Fall.	3
Strongylophthalmyiidae	
<i>Strongylophthalmyia ustulata</i> Zett.	1?

Diopsidae	
<i>Megalabops quadriguttata</i> Fabr.	3
Psilidae	
<i>Megachetum atriseta</i> Meig.	0
<i>Chyliza vittata</i> Meig.	0
<i>Tetrapsila obscuritarsis</i> Lw.	0
<i>Loxocera elongata</i> Meigen	0
<i>Psilosoma audouini</i> Zett.	0
<i>Psila fimetaria</i> L.	0
<i>Psila rosae</i> L.	0
Sciomyzidae	
<i>Ctenulus distinctus</i> Meig.	2
<i>Dichaetophora oblitterata</i> F.	2
<i>Dictya umbrarum</i> L.	2
<i>Ditaenia brunnipes</i> Meig.	2
<i>Ditaenia schönherri</i> Fall.	2
<i>Euthycera fumigana</i> Scop.	2
<i>Lunigera chaerophylli</i> Fabr.	2
<i>Pherbina punctata</i> Fabr.	2
<i>Renocera pallida</i> Fall.	2
<i>Sciomyza austera</i> Meig.	2
<i>Sciomyza nana</i> Fall.	2
<i>Sepedon sphegeus</i> Fabr.	2
<i>Tetanocera elata</i> Fabr.	2
<i>Tetanura pallidiventris</i> Fall.	2
<i>Trypetoptera punctulata</i> Scop.	2
Sepsidae	
<i>Saltella sphondylii</i> Schrank	2
<i>Themira putris</i> L.	2
<i>Orygma luctuosum</i> Mg.	2
Dryomyzidae	
<i>Dryomyza flaveola</i> Fabr.	3
<i>Dryomyza anilis</i> Fall.	3
Coelopidae	
<i>Coelopa frigida</i> Fabr.	3
Helcomyzidae	
<i>Helcomyza ustulata</i> Curt.	2
<i>Heterocheila buccata</i> Fall.	2
Rhopalomeridae	
<i>Willistoniella pleuripunctata</i> Wied.	2
Ulidiidae	
<i>Physiphora demandata</i> Fabr.	3
<i>Ulidia erythrophthalma</i> Meig.	3
Lauxaniidae	
<i>Griphoneura suffusa</i> Mall.	3
<i>Lauxania aenea</i> Fall.	3
<i>Lycia rorida</i> Fall.	3
<i>Meiorimyza platycephala</i> Lw.	3
<i>Paroecus signatipes</i> Loew	3
<i>Peplomyza litura</i> Meig.	3
<i>Prosopomyia pallida</i> Loew	3
<i>Sapromyza apicalis</i> Loew	3 (4)
<i>Sapromyza decipiens</i> Loew	3
<i>Sapromyza patelliformis</i> Beck.	3

Periscelidae	
<i>Microperiscelis annulata</i> L.	3
Chamaemyiidae	
<i>Acrometopia wahlbergi</i> Zett.	4
<i>Leucopis silesiaca</i> Egg.	4
<i>Parochthiphila spectabilis</i> Loew	4
<i>Eurychoromyia mallea</i> Hendel	4
Pallopteridae	
<i>Palloptera parallela</i> Loew	2
Lonchaeiidae	
<i>Lonchaea chorea</i> Fabr.	3
Neottiophilidae	
<i>Neottiophilum praeustum</i> Meig.	2
<i>Actenoptera hilarella</i> Zett.	2
Piophilidae	
<i>Piophila</i> (<i>Mycetaulus</i>) <i>bipunctata</i> Fall.	2
<i>Piophila vulgaris</i> Fall.	2
Oдиниidae	
<i>Neoalticomerus formosus</i> Loew	2
Agromyzidae	
<i>Agromyza cinerascens</i> Macq.	2
<i>Agromyza rufipes</i> Meig.	2
<i>Melanagromyza aeneiventris</i> Fall.	2
<i>Phytobia morosa</i> Meig.	2
<i>Phytomyza abdominalis</i> Zett.	2
Clusiidae	
<i>Clusia flava</i> Meig.	2
<i>Sobarocephala beckeri</i> Hg.	2
Heleomyzidae	
<i>Blaesochaetophora picticornis</i> Big.	3
<i>Eccoptomera longiseta</i> Meig.	3
<i>Eccoptomera ornata</i> Loew	3
<i>Heleomyza</i> (= <i>Suillia</i>) <i>affinis</i> Meig.	4
<i>Heleomyza</i> (= <i>Suillia</i>) <i>bicolor</i> Zett.	3
<i>Heleomyza</i> (= <i>Suillia</i>) <i>fuscicornis</i> Zett.	3
<i>Heleomyza</i> (= <i>Suillia</i>) <i>notata</i> Meig.	4
<i>Listriomastax litorea</i> End.	2
<i>Notomyza edwardsi</i> Malloch	2
<i>Oecothoa fenestralis</i> Fall.	3
<i>Orbellia cuniculorum</i> R. D.	3
<i>Orbellia hiemalis</i> Loew	3
<i>Tapeigaster marginifrons</i> Bezzi	2
Rhinotoridae	
<i>Rhinotora pluricellulata</i> Schin.	2
Chyromyidae	
<i>Chyromya flava</i> L.	2
<i>Chyromya minima</i> Beck.	2
<i>Chyromya oppidana</i> Scop.	2
Aulacigasteridae	
<i>Aulacigaster rufitarsis</i> Macq.	3
<i>Schizochroa melanoleuca</i> Hg.	3
Asteiidae	
<i>Leiomyza laevigata</i> Meig.	2

Anthomyzidae	
<i>Anthomyza pallida</i> Zett.	2
<i>Anthomyza sordidella</i> Zett.	2
<i>Mumetopia nigrimana</i> Coqu.	2
<i>Paranthomyza nitida</i> Meig.	2
<i>Stenomiera angustata</i> Coqu.	2
Opomyzidae	
<i>Geomyza combinata</i> L.	2
<i>Opomyza germinationis</i> L.	2
Cryptochetidae	
<i>Cryptochetum buccatum</i> Hendel	1 (in 3 Praepar.)
Borboridae	
<i>Borborus nitidus</i> Meig.	2
Canaceidae	
<i>Xanthocanace ranula</i> Loew	2
Diastatidae	
<i>Diastata punctum</i> Meig.	2
<i>Tryptochaeta obscuripennis</i> Meig.	2
Drosophilidae	
<i>Chymomyza fuscimana</i> Zett.	2
<i>Drosophila fenestrarum</i> Fall.	2
<i>Drosophila phalerata</i> Meig.	2
<i>Drosophila transversa</i> Fall.	2
<i>Drosophila trivittata</i> Strobl	2
<i>Leucophenga maculata</i> Duf.	2
<i>Mycodrosophila poecilogastra</i> Loew	2
<i>Scaptomyza</i> spec.	2
<i>Stegana coleoprata</i> Scop.	2
<i>Stegana curvipennis</i> Fall.	2
Anthomyiidae	
<i>Phorbia brassicae</i> Bouché	3
<i>Phorbia floralis</i> Fall.	3
Muscidae	
<i>Mydaea pagana</i> Fabr.	2?
<i>Mydaea tincta</i> Zett.	2?
<i>Hebecnema</i> spec.	3
<i>Helina</i> spec.	3
<i>Limnophora tigrina</i> Am Stein	3
<i>Spilogona</i> spec.	3
<i>Graphomya maculata</i> Scop.	2?
<i>Lispe</i> spec.	3

II. Die monophyletischen Teilgruppen höheren Ranges¹⁾

Die folgende Besprechung der einzelnen Teilgruppen der Schizophora richtet sich nach dem „Argumentierungsschema der phylogenetischen

¹⁾ In der Verwendung und z. T. auch in der Schreibweise der Familiennamen besteht noch immer keine Einheitlichkeit. Mr. CURTIS W. SABROSKY, Washington, war so freundlich, mir eine von ihm zusammengestellte Liste der Familiennamen mit Angabe des Autors und des Jahres der Aufstellung zu übersenden. Nach dieser Liste, für deren Überlassung ich Herrn Kollegen SABROSKY herzlich danke, habe ich mich in Zweifelsfällen gerichtet.

Systematik“, das in Fig. 1 dargestellt und in einer meiner früheren Arbeiten (1957) begründet ist. Das bedeutet, daß jede der angenommenen monophyletischen Gruppen (meist bis zur „Familie“ abwärts) durch die Angabe apomorpher Merkmale begründet ist. Die Bewertung der Merkmale geschieht dabei nach den im vorigen Abschnitt (B) angeführten Überlegungen.

Es ist wohl kaum nötig, darauf hinzuweisen, daß einerseits der triviale Charakter vieler Merkmale (der es bedingt, daß die Möglichkeit einer Reversibilität der Entwicklungsrichtungen nicht ausgeschlossen werden kann) und andererseits die Stichprobenhaftigkeit vieler Untersuchungen gerade bei den an sich aussichtsreicheren Merkmalen das Ergebnis recht unbefriedigend ausfallen läßt. Daher konnte es sich nicht darum handeln, ein neues System der Schizophora aufzustellen oder zu begründen, sondern nur darum, die bereits vorliegenden Systeme verschiedener Autoren nach den strengen Maßstäben der phylogenetischen Systematik zu beurteilen. Als einziges Ergebnis ergibt sich dabei oft genug nur die Feststellung, daß eine von diesem oder jenem Autor propagierte Lösung unbegründet erscheint, ohne daß aber bisher eine richtigere Lösung angegeben werden kann.

Aufgabe der phylogenetischen Systematik ist es ja aber auch sonst nicht, Bestehendes auf den Kopf zu stellen oder gänzlich neue Systeme zu schaffen. Sie hat vielmehr die oft sehr zahlreichen voneinander abweichenden Systeme einer Tiergruppe (in unserem Falle z.B. die Systeme von FREY, HENDEL, MALLOCH, CRAMPTON) von einem festen, theoretisch einwandfrei begründeten Standpunkte aus zu beurteilen.

Bei einem Systeme, das dem „Argumentierungsschema“ (Fig. 1) vollständig entspräche, wären bei den einzelnen als monophyletisch angesehenen Gruppen nur die jeweils auf sie beschränkten (und sie als monophyletisch begründenden) apomorphen Merkmale oder Merkmalskombinationen anzugeben (vgl. Fig. 1). Da „apomorph“ und „plesiomorph“ relative Begriffe sind, bedeutet das: nur solche apomorphen Merkmale wären anzugeben, die bei einer Gruppe einen relativ zum Grundplan der nächst höheren Gruppe abgeleiteten (apomorphen) Zustand repräsentieren oder die, was dasselbe bedeutet, bei der Schwestergruppe in plesiomorpher Ausprägungsform vorhanden sind.

Bei den Schizophora ist es aber oft unsicher, mit welchen anderen Gruppen (z.B. „Familien“) eine bestimmte Gruppe (z.B. „Familie“) zu einem Taxon nächsthöherer Rangstufe zusammengefaßt werden muß, bzw. welches ihre Schwestergruppe ist. Daher sind, soweit nicht anders angegeben, alle Merkmale auf den Grundplan der Schizophora bezogen. Wenn also bei einer Familie, z.B. bei den Anthomyzidae, ein Merkmal als „apomorph“ bezeichnet wird, so bedeutet das, daß dieses Merkmal bei den Anthomyzidae in einer Ausprägungsform vorhanden ist, die relativ zur Ausprägungsform des Grundplanes der Schizophora als abgeleitet angesehen wird.

A. Archischiza (Conopidae)

Es entspricht wohl der allgemeinen Auffassung, daß die Conopidae den „Besitz der Stirnspalte mit Charakteren der Aschiza verbinden“ (ENDERLEIN 1936, p. XVI, 129). Da die „Charaktere der Aschiza“ im allgemeinen plesiomorphe Merkmale sind, wäre also zu fragen, ob die Conopidae als relativ plesiomorphe Schwestergruppe der übrigen Schizophora anzusehen sind.

Diese Frage setzt die Annahme voraus, daß die Conopidae selbst eine monophyletische Gruppe sind. Diese Voraussetzung ist wohl sicher gegeben. Schon die parasitische Lebensweise der Larven, die zwar nur von verhältnismäßig wenigen bekannt ist, jedoch bei allen vorausgesetzt werden darf, kann als ein „Apo-Merkmal“ (Apoökie!) angesehen werden. Ihr entspricht wohl die eigenartige Ausbildung der Hinterstigmen der Larven (vgl. HENDEL 1952), die bisher aber auch nur von wenigen Arten bekannt ist.

Schwieriger ist es, für die Imagines apomorphe Merkmale anzugeben. Als einziges Merkmal, das diesen Ansprüchen genügen könnte, finde ich bei HENDEL (in KÜKENTHAL-KRUMBACH):

„5. Sternit des Weibchens mit einem schuppenförmigen, nach hinten gerichteten Anhang, der gegen die nach vorn gerichtete Spitze des kolbigen Hinterleibes spielt. Die Höhle dazwischen ist rauhäutig und dient zum Festhalten des männlichen Abdomens.“

Wenn dieses Merkmal wirklich zum Grundplan der Conopidae gehört, würde es (abgesehen von den Larvenmerkmalen bzw. im gleichen Sinne wie diese) den monophyletischen Charakter der Gruppe beweisen können.

Die Ausbildung des Rüssels, des männlichen Abdomens (siehe dazu STEYSKAL 1957) usw. werden sicherlich weitere apomorphe Merkmale des Grundplanes der Conopidae liefern, doch sind diese bisher noch nicht herausgearbeitet worden.

Können die Conopidae selbst als monophyletische Gruppe angesehen werden, dann müßte zwischen ihnen und allen übrigen Schizophora ein Schwestergruppenverhältnis dann angenommen werden, wenn die „übrigen Schizophora“ ihrerseits Merkmale in apomorpher Ausprägungsstufe besitzen, die bei den Conopidae noch in plesiomorpher Ausbildung vorhanden sind.

Als ein solches Merkmal wird wohl meist die Stirnspalte angesehen: „Stirnspalte noch kurzschenkelig“ (HENDEL in KÜKENTHAL-KRUMBACH, p. 1941). Der Unterschied zwischen den Conopidae und den übrigen Schizophora ist aber äußerst geringfügig (vgl. Fig. 28 mit Fig. 30) und jedenfalls viel geringfügiger als zwischen verschiedenen anderen Gruppen der Schizophora. Das braucht nicht gegen die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Conopidae und den „übrigen Schizophora“ zu sprechen. Man wird aber auch schwerlich auf den Unterschied in der Ausbildung der Stirnspalte allein die Annahme eines solchen Schwestergruppenverhältnisses begründen wollen.

Nicht viel besser steht es mit der Ausbildung der Analzelle. Auf sie legt ENDERLEIN (1936) besonderen Wert:

„ cu_2 (= cu_{1b} nach der von mir angenommenen Terminologie) noch von primitivem Verlauf, lang entwickelt und die an (= $1a$) dicht vor der Mündung in den Flügelhinterrand treffend. Zelle Cu_2 daher lang und die Spitze bis nahe an den Rand reichend.“

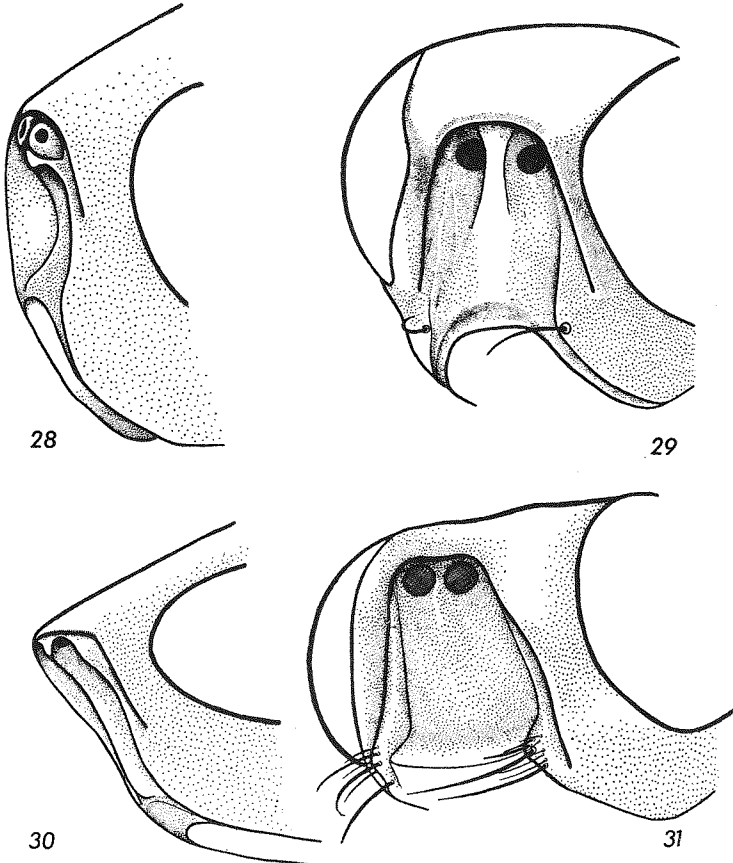


Fig. 28—31. Bogennaht der Stirn von 28: *Zodion notatum* Meig. (Conopidae); 29: *Heleomyza* (= *Suillia*) *affinis* Meig. (Heleomyzidae); 30: *Sciomyza nigripennis* Fabr. (Sciomyzidae); 31: *Scopeuma scybalaria* L. (Cordyluridae)

Aber schon DE MEIJERE hatte die Vermutung geäußert (siehe oben S. 530), die Verlängerung der Analzelle („ Cu_2 “ nach der Terminologie ENDERLEINS) könne bei manchen Conopidae sekundär erfolgt sein. Tatsächlich ist bei den Conopidae eine ähnliche Stufenreihe in der Ausbildung der Analzelle vorhanden wie bei den Micropezidae und wie bei diesen ist es sehr schwer zu entscheiden, in welcher Richtung diese Stufenreihe gelesen werden muß.

Aus diesem Grunde bleibt unsicher, welche Ausbildungsform der Analzelle für den Grundplan der Conopidae anzunehmen ist. Sicher ist wohl, daß eben für diesen Grundplan der Conopidae eine relativ lange Analzelle (mit noch kurzer Strecke $cu_{1b} + 1a$) anzunehmen ist. Unsicher aber ist, ob zwischen diesem Grundplan der Conopidae und dem der „übrigen Schizophora“ hinsichtlich der Ausbildung der Analzelle ein greifbarer Unterschied besteht.

Die Beweise für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Conopidae und den „übrigen Schizophora“ sind bisher also alles andere als stichhaltig. Sie werden sich aber vielleicht verstärken lassen, wenn man die etwas vagen Angaben über die „Ähnlichkeit“ vieler Merkmale der Conopidae mit denen der Aschiza näher analysiert. Nimmt man dazu die Tatsache, daß sich ein näheres Verwandtschaftsverhältnis der Conopidae zu irgend einer anderen Gruppe der Schizophora nicht nachweisen läßt, dann dürfte man trotz der noch durchaus unzulänglichen Begründung das Bestehen eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Conopidae und den „übrigen Schizophora“ doch wohl für wahrscheinlich halten. ENDERLEIN verwendete für die beiden dann anzunehmenden Schwestergruppen die folgenden Namen: Archischiza (Conopidae) und

Muscaria (= „übrige Schizophora“; bei ENDERLEIN anscheinend aber ohne die Pupipara, die selbstverständlich eingeschlossen werden mußten).

B. Muscaria

Wie schwer es ist, die Muscaria als monophyletische Gruppe zu erweisen, wurde schon oben bei der Besprechung der Conopidae gesagt. Als einzige und, wie gesagt, sehr fragwürdige Merkmale, die als relativ apomorphe Merkmale des Grundplanes der Muscaria (verglichen mit dem der Schizophora) gelten könnten, wären zu nennen:

1. Relativ kurze Analzelle (siehe dazu auch bei Micropezoidea S. 559).
2. Relativ längere Schenkel der Stirnspalte.

Für künftige Untersuchungen ist die Frage, ob die Muscaria wirklich als monophyletische Gruppe gelten können und ob sich das durch eindeutiger Merkmale begründen läßt, praktisch identisch mit der Frage, ob zwischen den Muscaria und den Archischiza ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

Als Teilgruppen unterscheidet man herkömmlicherweise „Acalyptratae“ und „Calyptratae“. Die „Pupipara“ werden entweder als 3. selbständige Gruppe anerkannt oder in eine der beiden anderen Gruppen eingeschlossen. Wie schon in der Einleitung gesagt wurde, lassen sich wohl die Calyptratae (mit Einschluß der Pupipara), nicht aber die Acalyptratae als monophyletische Gruppe erweisen. Im folgenden sollen daher zunächst diejenigen engeren Verwandtschaftsgruppen der Schizophora besprochen werden, die sich mit einiger Sicherheit als monophyletische Gruppen erweisen lassen. Erst dann kann die Frage untersucht werden, ob einzelne dieser Gruppen wieder näher miteinander verwandt sind und wie die Verwandtschaftsbeziehungen der Calyptratae beurteilt werden müssen.

1. Micropezoidea

Im allgemeinen tritt diese Verwandtschaftsgruppe in den Systemen nicht unter einem besonderen Namen auf. HENDEL (1916, p. 297) erkennt sie jedoch in seiner „systematischen Gruppierung der Familien“ als eigene Gruppe („2.“) an, für die er auch beiläufig (p. 298) den Namen „Tyloidea“ erwähnt. Dieser

Name ist aber, ebenso wie der von CRAMPTON (1944, p. 154) verwendete Name Calobatoidea, aus formal-nomenklatorischen Gründen unbrauchbar.

Sachlich sind die Micropezoidea leicht als monophyletische Gruppe zu erweisen. Im Grundplan zeigen sie die folgenden apomorphen Merkmale:

1. Im weiblichen Postabdomen sind 7. Tergit und Sternit verlängert und zu einer mehr oder weniger geschlossenen Legrohrscheide geworden (Fig. 51). Das 7. Abdominalstigma ist aber erhalten.

2. Im männlichen Postabdomen ist der Basalkegel des Aedeagus starr und nicht einziehbar (Fig. 49, 50, 52). Er zeigt eine ausgesprochene Tendenz zur Verlängerung, parallel mit der Verlängerung des Aedeagus (der in der Ruhe gegen ihn eingeklappt wird) und parallel zur Verlängerung des 9. Tergites (Epandrium), das als Futteral für beide dient (vgl. oben S. 537 und HENNIG 1934).

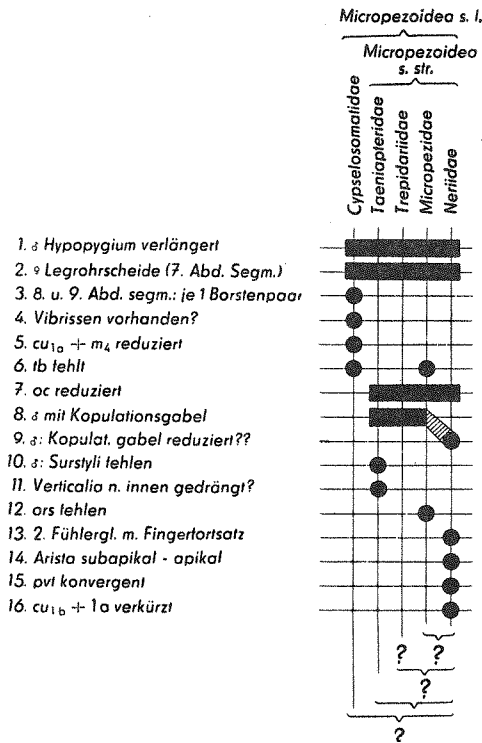


Fig 32. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Micropezoidea. Fehlen der *tb* gehört nicht zum Grundplan der Micropezidae

Die übrigen Merkmale des Grundplanes der Micropezoidea sind entweder unbezweifelbar plesiomorph:

Costa ohne Bruchstelle

sc vollständig und weit entfernt von r_1 mündend

Analader ($cu_{1b} + 1a$) den Flügelrand erreichend

6. Segment (Tergit und Sternit!) im männlichen Postabdomen selbständig)

oder sie sind schwer zu beurteilen. Das gilt vor allem für die Ausbildung der Stirn und der Kopfborsten, für die vom 5. Sternit gebildete Kopulationsgabel des Männchens und für die Gestalt der Analzelle. Diese Merkmale

spielen bei der Beurteilung der Teilgruppen und ihrer Verwandtschaftsbeziehungen eine Rolle und müssen daher im Zusammenhange mit diesen besprochen werden.

Was die Teilgruppen der Micropezoidea anbetrifft, so möchte ich ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Cypselosomatidae und den übrigen Micropezoidea annehmen.

A. Cypselosomatidae

In dieser Familie vereinige ich 2 Arten, die bisher, wie es scheint, nur von mir selbst für nahe miteinander verwandt gehalten und in die Nähe der Micropezidae s. l. gestellt worden sind:

Cypselosoma gephyrae Hendel (nov. syn.: *Lipotherina flavinotata* de Meijere) und *Formicosepsis tinctipennis* de Meij.

Diese beiden Arten besitzen die apomorphen Merkmale, die oben als charakteristisch für den Grundplan der Micropezoidea bezeichnet worden sind, und auf deren Vorhandensein der Beweis für den monophyletischen Charakter der Micropezoidea begründet wurde:

1. Im männlichen Postabdomen den starken Basalkegel des Abdomens und den ganzen charakteristischen Bau des Hypopygiums, der offenbar mit diesem Merkmal zusammenhängt (Fig. 49, 50).

2. Im weiblichen Postabdomen die aus dem verlängerten 7. Tergit und Sternit aufgebaute Legrohrscheide.

Das zuletzt genannte Merkmal habe ich bei der Seltenheit der beiden Arten nicht genau untersuchen können. Die äußere Übereinstimmung mit der Legrohrscheide anderer Micropezoidea ist aber so groß, daß ich überzeugt bin, daß auch die genauere morphologische Untersuchung die Übereinstimmung nur bestätigen wird.

Da eine gleichartige Merkmalskombination sonst nirgends bei den Schizophora auftritt, halte ich die Zugehörigkeit der Cypselosomatidae zu den Micropezoidea für sicher begründet.

Nun ist die Frage aufzuwerfen, welches Verwandtschaftsverhältnis zwischen den Cypselosomatidae und den übrigen Micropezoidea besteht.

An Merkmalen, die nur bei den Cypselosomatidae, nicht aber bei den übrigen Micropezoidea auftreten, sind zu nennen:

Vorhandensein kräftiger Ozellarborsten (Fig. 33—34)

Vorhandensein von Vibrissen.

Das Fehlen von Ozellarborsten ist bei den Schizophora überall ein apomorphes Merkmal. Auch für die Micropezoidea gilt das zweifellos. Winzige, ganz rudimentäre Ozellarborsten sind bei diesen nur ganz selten vorhanden (*Metopochetus*, *Calycopteryx*, siehe unten). Nur wenn man annehmen dürfte, daß bei den Cypselosomatidae die Ozellarborsten sekundär wieder aufgetreten oder kräftig geworden sind oder daß bei den Micropezoidea die Ozellarborsten durch Konvergenz verloren gegangen sind, könnte man die Cypselo-

somatoidea als „aberrante Gattungsgruppe“ unter die Micropezoidea s. str. einreihen. Für keine der angedeuteten Möglichkeiten gibt es aber gute Gründe. Ich halte es daher für wahrscheinlicher, daß die Cypselosomatidae als Schwestergruppe der Micropezoidea s. str. anzusehen sind, die allein Ocellarborsten (in kräftiger Ausbildung) behalten hat.

Für diese Annahme könnte auch das Fehlen der Kopulationsgabel bei den Cypselosomatidae sprechen. Wahrscheinlich gehört der Besitz einer Kopulationsgabel zum Grundplan der Micropezoidea s. str. Sicher ist jedenfalls, daß die Kopulationsgabel bei manchen Micropezidae und Taeniapteridae sekundär reduziert worden ist. Das könnte auch bei den Cypselosomatidae geschehen sein. Ebenso gut aber könnte sie bei diesen primär fehlen,

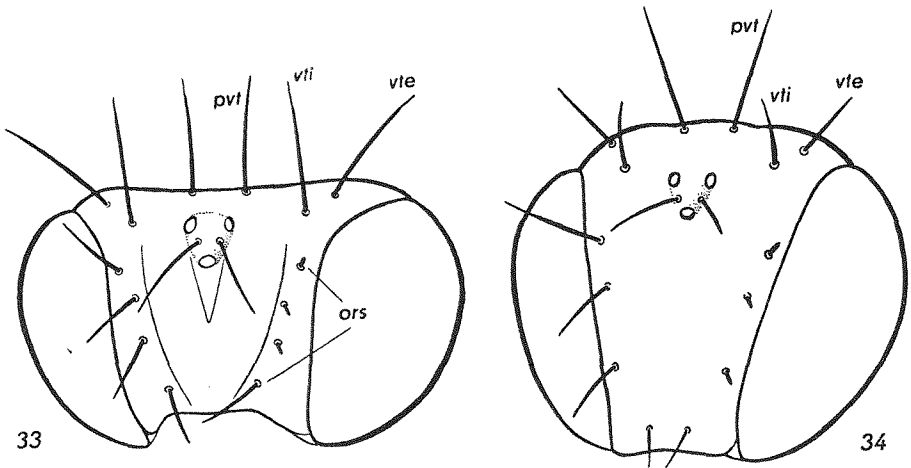


Fig. 33—34. Kopf von 33: *Cypselosoma geophyrae* Hendel
und 34: *Formicosepsis tinctipennis* de Meij.

ihr Fehlen bei den Cypselosomatidae also (ebenso wie vielleicht der Besitz von Ocellarborsten) als plesiomorphes Merkmal anzusehen sein. Zur Zeit läßt sich diese Frage leider nicht entscheiden, ebenso wenig wie bei den Neriidae, denen eine Kopulationsgabel ebenfalls fehlt.

Unsicher ist leider auch die Beurteilung der Vibrissen, die bei den Cypselosomatidae vorhanden sind, bei den Micropezoidea s. str. aber fehlen. Handelt es sich dabei um ein plesiomorphes Merkmal, dann würde das dafür sprechen, daß die Cypselosomatidae als Schwestergruppe der Micropezoidea anzusehen sind. Ist der Besitz der Vibrissen dagegen ein apomorphes Merkmal (wie z. B. vielleicht bei den Tachiniscidae unter den Otitoidea, siehe S. 580), dann würde dieses Merkmal zwar die Annahme unterstützen, daß die Cypselosomatidae eine monophyletische Gruppe sind, für die Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen zu den Micropezoidea wäre es aber bedeutungslos.

Ähnliches gilt auch für den Bau der Stirn und die Ausbildung der Frontorbitalborsten. Man könnte sich gut denken, daß die gleichmäßig harte Stirn und die gleichmäßig bis zum Vorderrande ausgebildeten Frontorbitalborsten (Fig. 33, 34) den Zustand repräsentieren, von dem die Bauverhältnisse der Stirn auch bei den Micropezoidea s. str. ausgegangen sind. Die Ausbildung der Stirn und der Frontorbitalborsten wäre dann ein plesiomorphes Merkmal der Cypselosomatidae wie vielleicht der Besitz der Ocellarborsten und das Fehlen der Kopulationsgabel. Sicher ist das aber leider nicht.

Die vorstehend behandelte Frage, ob die Cypselosomatidae als Schwestergruppe der Micropezoidea s. str. anzusehen sind oder nicht, hat überhaupt nur dann einen Sinn, wenn sie selbst als monophyletische Gruppe erwiesen werden können. Habituell sind die beiden Gattungen *Cypselosoma* und *Formicosepsis* ja immerhin so verschieden, daß ihre Verwandtschaft bisher kaum erkannt worden ist. Es gibt aber einige zweifellos apomorphe Merkmale, die bei beiden Gattungen übereinstimmend vorhanden sind und die meiner Ansicht nach mit großer Sicherheit beweisen, daß beide zusammen eine monophyletische Gruppe bilden:

1. Zwei sehr charakteristische Borstenpaare am Ende des 7. + 8. Tergites und am Grunde des Epandrium (9. Tergites): Fig. 49 und Fig. 50.

Das einzige mir von *Cypselosoma* zur Verfügung stehende Postabdomen ist zwar beschädigt (Fig. 50), läßt aber auch in diesem Zustande die fast völlige Übereinstimmung mit dem Postabdomen von *Formicosepsis* (Fig. 49) erkennen. Die beiden genannten Borstenpaare sind mir sonst von keiner Dipterenform bekannt. Ich kann ihr Vorkommen gerade bei *Formicosepsis* und *Cypselosoma*, deren nahe Verwandtschaft auch andere Merkmale vermuten lassen, unmöglich für einen Zufall halten, sondern betrachte sie als eine echte synapomorphe Übereinstimmung und damit als Beweis für die nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen.

2. Im Flügel fehlt *tb* (Fig. 42 und Fig. 43).

3. Im Flügel fehlt $cu_{1b} + m_4$, d. h. der Längsaderabschnitt zwischen *tp* und dem Flügelrande (Fig. 42 und Fig. 43).

In anderen Merkmalen unterscheiden sich die beiden Gattungen natürlich. Das hat aber für die Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen keine Bedeutung:

Bei *Formicosepsis* ist die Flügelbasis stark verschmälert; Analzelle und Analader sind infolgedessen reduziert (Fig. 43).

Bei *Cypselosoma* dagegen sind Axillarlappen und Alula gut ausgebildet, viel stärker als bei einer anderen Gattung der Micropezoidea. Dagegen ist bei ihr die Analader vom Flügelrande zurückgezogen. Weiterhin ist die Costa unterbrochen und *sc* verkürzt (Fig. 42). Das ist nicht ohne Parallele bei den Micropezoidea (siehe unter Neriidae).

Alle genannten Merkmale müssen als Autapomorphien der Gattungen *Cypselosoma* bzw. *Formicosepsis* angesehen werden.

Da eine Übersicht über die Familie Cypselosomatidae bisher noch nicht existiert, gebe ich im folgenden eine solche:

Gattung *Cypselosoma*

(1913 HENDEL, Suppl. Ent. 2, p. 105)

Synonym: *Lipotherina* DE MEIJERE (1914, Tijdschr. Ent. 57, p. 271; nov. syn.)

einzige Art:

C. gephyrae HENDEL 1913 (l. c.)Synonym: *flavinotata* DE MEIJERE 1914, l. c.: *Lipotherina*; nov. syn.
Verbreitung: Formosa, Java.Gattung *Formicosepsis*

(1916 DE MEIJERE, Tijdschr. Ent. 59, p. 199)

Synonym: *Lycosepsis* ENDERLEIN (1920, Wien. Ent. Zeitg. 38, p. 60)
einzige Art:*F. tinctipennis* DE MEIJERE 1916, l. c. (weitere Literatur bei HENNIG 1941, Stett. Ent. Zeit. 102, p. 129)Synonyma (nach DUDA 1925, Ann. Nat. Mus. Wien 39, p. 13): *hamata* ENDERLEIN 1920, l. c.; *metatarsata* DE MEIJERE 1924, Tijdschr. Ent. 67, Suppl., p. 33)

Verbreitung: Formosa, Philippinen, Java, Flores.

B. Micropezoidea s. str.

Zu den beiden apomorphen Merkmalen, die bereits als charakteristisch für den Grundplan der Micropezoidea genannt worden sind (S. 550) kommt bei den Micropezoidea s. str. noch die Reduktion der Ozellarborsten.

Obwohl die Ozellarborsten bei den meisten Micropezoidea völlig fehlen, gehört dieses völlige Fehlen doch nicht zum Grundplane der Micropezoidea s. str., denn bei manchen Gattungen (*Metopochetus*, Fig. 35, *Calycopteryx*, Fig. 37) sind sie noch schwach vorhanden.

Wenn die oben angedeutete Annahme richtig ist, daß Bau und Beborstung der Stirn bei den Cypselosomatidae dem Grundplane der Micropezoidea entspricht, von dem auch die Micropezoidea s. str. ausgegangen sein müssen, dann könnte auch die Reduktion der Frontorbitalborsten auf 3 Paare als apomorphes Merkmal des Grundplanes der Micropezoidea angesehen werden. Aber das ist, wie gesagt, unsicher.

Ebenso unsicher sind: die Beurteilung der Vibrissen (die den Micropezoidea s. str. stets fehlen) und der Kopulationsgabel am 5. Abdominalsternit der Männchen. Für beide Merkmale siehe oben unter Cypselosomatidae.

Die meisten Autoren unterscheiden in der hier als Micropezoidea s. str. bezeichneten Gruppe 2 Familien, Neriidae und Micropezidae (= Tylidae). Auch ACZÉL (1951) hält an dieser Zweiteilung fest, wenn er auch glaubt (p. 512), daß die Taeniapteridae den Rang einer eigenen Familie verdient hätten. Die Argumentation aller Autoren, die sich bisher mit diesen Fragen beschäftigt haben, ist aber unzureichend, weil sie mit so unbestimmten Begriffen wie „tiefgreifenden morphologischen Unterschieden“ und dergl.

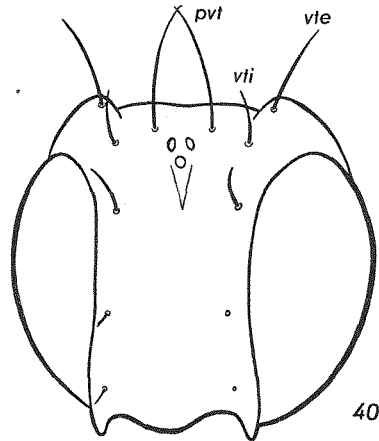
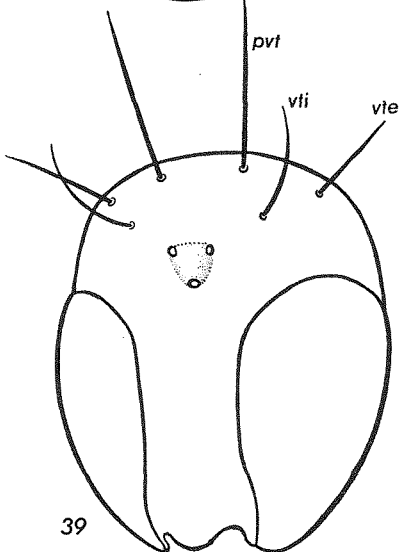
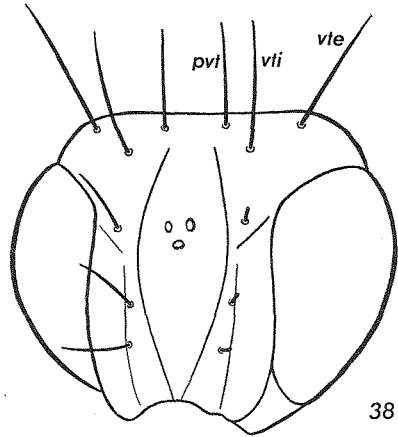
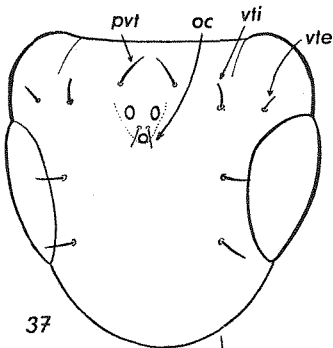
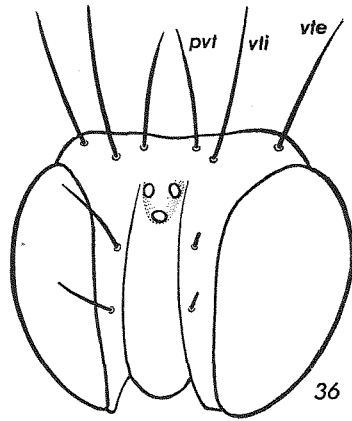
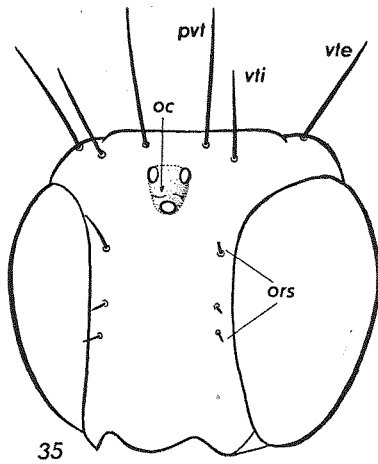


Fig. 35—40. Kopf von 35: *Metopochetus bivittatus* Macq. (Trepidariidae); 36: *Trepidarioides cyanea* Hend. (Trepidariidae); 37: *Calycopteryx moseleyi* Eaton (Trepidariidae); 38: *Rainieria calceata* Fall. (Taeniapteridae); 39: *Crysogonus formicarius* Rond. (Micropezidae); 40: *Chaetonerius latifemur* Enderlein (Neriidae)

arbeitet. Die für die phylogenetische Systematik so wichtige Unterscheidung zwischen plesiomorphen und apomorphen Merkmalen bleibt dagegen unberücksichtigt. Das gilt auch für meine eigenen früheren Arbeiten. Die Frage nach den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Micropezoidea s. str. muß also neu gestellt werden.

Familie Neriidae

Als monophyletische Gruppe durch die folgenden apomorphen Merkmale ihres Grundplanes gut begründet:

1. Analader erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 47, 48).
2. Zweites Fühlerglied auf der Innenseite mit fingerartigem Fortsatz.
3. Fühlerborste subapikal bis apikal.
4. Postvertikalborsten konvergent bis gekreuzt (Fig. 40).
5. Kopulationsgabel des 5. männlichen Abdominalsternites rückgebildet?

Während die Deutung der beiden zuerst genannten Merkmale wohl keiner Begründung bedarf, sind zu den übrigen Merkmalen einige Bemerkungen nötig:

zu 3): Die subapikale bis apikale Stellung der Fühlerborste bei den Neriidae wird von Aczél als primitives, d. h. plesiomorphes Merkmal angesehen („un character primitivo“, p. 495 u. a.). Meines Erachtens ist diese Deutung unzulässig, und sie beruht darauf, daß der Begriff „primitiv“ zu absolut genommen wird. Für die Brachycera im ganzen gesehen ist die apikale oder subapikale Stellung der zu einem Griffel oder einer „Borste“ reduzierten distalen Fühlerglieder sicherlich „primitiv“. Es ist aber sehr die Frage, ob das auch für die Schizophora gilt. Warum soll hier nicht eine rückläufige Entwicklung von einer mehr dorsalen zu einer subapikalen oder gar apikalen Stellung der Fühlerborste stattgefunden haben können? Ich möchte annehmen, daß das bei den Neriidae tatsächlich geschehen ist, und zwar als Ausdruck derselben Tendenz, die hier zu der manchmal ganz extremen und bei Aczél (1951, Fig. 21 A, p. 575) so eindrucksvoll illustrierten Fühlerverlängerung geführt hat bzw. führen kann.

zu 4): Bei den meisten Micropezoidea und bei allen mit ihnen vermutlich näher verwandten Schizophora sind die *pvt* parallel oder divergent. Nur die Neriidae haben durchweg konvergente bis gekreuzte *pvt*. Das spricht wohl sehr dafür, daß es sich hier wirklich um ein apomorphes Merkmal der Neriidae handelt. Eine andere Frage ist es aber, wie dieses Merkmal entstanden ist. Aczél vertritt die Ansicht, daß die „Postvertikalborsten“ der Neriidae *occi*, die der übrigen Micropezoidea *poc* sind. Das entspricht der oben (S. 521) schon ausführlicher besprochenen Auffassung HENDELS. Aczél (p. 496) erwähnt zur Stützung seiner Ansicht ein Exemplar von *Micropeza* (*Protylos*) *peruanus* Hg. mit 2 Paar *pvt*: einem äußeren divergenten und einem inneren gekreuzten Paare. Ich glaube nicht, daß dieser Befund große Bedeutung hat, und daß man daraus folgern müßte, von einem solchen Ausgangszustande ausgehend sei bei den meisten Micropezoidea das innere,

bei den Neriidae aber das äußere Paar verloren gegangen. Ebenso wenig halte ich die Auffassung für begründet, daß bei den Neriidae die *poc* verloren gegangen und durch *occi* ersetzt worden sind. Vielmehr halte ich es für wahrscheinlich, daß es sich einfach um eine Richtungsänderung ein und desselben, bei allen Micropezioidea homologen Borstenpaares handelt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Postvertikalborsten bei *Trepidarioides* (Fig. 36) leicht, bei *Calycopteryx* (Fig. 37) stark konvergent bis gekreuzt sind.

zu 5): Das Fehlen der Kopulationsgabel könnte von großer Bedeutung für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Neriidae sein. Daß die Neriidae als monophyletische Gruppe gelten können, darf nach dem Vorstehenden wohl als sicher bezeichnet werden. Es fragt sich aber, in welcher Weise sie mit den anderen Teilgruppen der Micropezioidea s. str. verwandt sind. Diese anderen Teilgruppen (Micropezidae, Trepidariidae, Taenipteridae) besitzen eine Kopulationsgabel (soweit sie nicht sekundär reduziert ist). Ist das Fehlen der Kopulationsgabel bei den Neriidae primär, dann können diese wohl nur als Schwestergruppe der Micropezidae + Trepidariidae + Taenipteridae angesehen werden. Fehlt die Kopulationsgabel dagegen sekundär, dann sind auch andere Verwandtschaftsbeziehungen (d. h. nähere Verwandtschaft mit einer der genannten Teilgruppen) denkbar. Nun sind die Neriidae durch eine verhältnismäßig große Zahl von apomorphen Merkmalen oder wenigstens Tendenzen ausgezeichnet. Außer denen, die schon oben unter 1) bis 4) angeführt sind, können noch genannt werden:

Tendenz zum Auftreten einer Costabruchstelle (Fig. 47, 48).

Tendenz zur Reduktion der Ozellen.

Tendenz zur Verlängerung des Kopfes und der Fühler (Abbildungen bei Aczél).

Tendenz zur starken, manchmal extremen Verlängerung des Hypopygiums (Abbildungen bei Aczél).

Tendenz zur Ausbildung verkürzter, dornartiger Borsten.

Bei einer monophyletischen Gruppe, die eine solche Häufung apomorpher Merkmale und Tendenzen zeigt, liegt immer die Frage nahe, ob sich nicht eine andere Gruppe finden läßt, bei denen wenigstens einige von diesen schon vorgebildet oder vorhanden sind. Diese Gruppe, wenn sich eine solche finden läßt, käme dann in erster Linie als Schwestergruppe in Frage. Nach einer Hypothese, die weiter unten genauer ausgeführt ist, läßt der Bau des Kopfes vermuten, daß zwischen den Micropezidae, Trepidariidae und Neriidae engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Die Micropezidae kommen den Neriidae auch in der (freilich auch manchmal rückläufigen, aber gerade deswegen auch im Grundplan besonders deutlichen) Tendenz zur Verlängerung des Kopfes besonders nahe (vergl. den Gattungs- bzw. Untergattungsnamen „*Neriocephalus*“ bei den Micropezidae). Bei den Micropezidae ist auch die Tendenz zur Rückbildung der Kopulationsgabel besonders deutlich: sie ist hier nur bei wenigen Arten erhalten (siehe Aczél 1951). Das alles könnte dafür sprechen, daß die Neriidae, wenn nicht

mit den Micropezidae selbst, dann doch mit den Micropezidae + Trepidariidae am nächsten verwandt sind, und daß bei ihnen die Kopulationsgabel sekundär reduziert ist. Entschieden ist diese Frage aber bisher noch nicht.

Familie Micropezidae

Auch die Micropezidae sind leicht als monophyletische Gruppe zu begründen. Für ihren Grundplan ist als apomorphes Merkmal zu nennen:

1. Frontorbitalborsten fehlen (Fig. 39).

Familie Trepidariidae

Anders als bei den Neriidae, Micropezidae und Taeniapteridae ist es bei den Trepidariidae unmöglich, sie als monophyletische Gruppe zu erweisen. Alle Merkmale, die zur Unterscheidung der Trepidariidae von den andern Teilgruppen der Micropezoidea s. str. dienen, sind eindeutig plesiomorph oder in ihrer Deutung unsicher. Wenn man strenge Maßstäbe anlegt und sich nichts an theoretisch notwendigen Begründungen erläßt, ist es also vorläufig nicht möglich, den Verdacht zu entkräften, die Trepidariidae könnten eine auf Sympletiomorphie begründete und daher im phylogenetischen System unberechtigte Gruppenbildung sein. In dieser Gruppe könnten, in der üblichen populären Ausdrucksweise gesagt, die „Wurzeln“ des Taeniapteriden-, Micropeziden- und Neriidenstammes vereinigt sein.

Familie Taeniapteridae

Die Taeniapteridae sind wieder eindeutig als monophyletische Gruppe zu erweisen:

Der Verlust der Surstyli (Paralobi) ist ein unzweifelhaft apomorphes Merkmal, das für den monophyletischen Charakter der Gruppe spricht. Auch bei der Verlängerung des Hypopygiums gehen die Taeniapteridae andere Wege als die anderen Gruppen (siehe darüber HENNIG 1934).

Könnten wir den Bau und die Beborstung der Stirn bei den Micropezoidea sicherer beurteilen, dann wäre es vielleicht möglich, die Verwandtschaftsbeziehungen der Taeniapteridae zu den übrigen Gruppen genauer anzugeben. Unter Berücksichtigung aller bekannten Tatsachen möchte ich mir folgende Vorstellung darüber machen:

Auszugehen wäre etwa von einem Zustande, wie er z. B. bei *Cypselosoma* verwirklicht ist (Fig. 33): Die Scheitelplatten reichen bis zum Vorderrande der Stirn und tragen bis vornhin kräftige Frontorbitalborsten. Bei den Trepidariidae, Micropezidae und Neriidae wären die Scheitelplatten und Frontorbitalborsten im Zusammenhange mit einer Verschmälerung des Kopfes dicht an die Augenränder gerückt. Die vorderste Frontorbitalborste der Cypselosomatidae könnte (im Zusammenhange mit einer beginnenden Aufweichung der Stirnmitte) reduziert worden sein. Eine Tendenz zur weiteren Rückbildung der vorderen Frontorbitalborsten ist bei diesen Gruppen deutlich, besonders bei den Micropeziden, bei denen Frontorbitalborsten ganz fehlen. Auch die Tendenz zur Verlängerung des Kopfes, die

besonders bei den Micropezidae und Neriidae deutlich ist, hinge ebenfalls mit der Verschmälerung des Kopfes zusammen.

Umgekehrt wären bei den Taeniapteridae die vorderen Abschnitte der Scheitelplatten mit den hier stehenden Frontorbitalborsten (*orsa*) nach innen gedrängt worden. Das scheint dadurch geschehen zu sein, daß von unten her die Wangenplatten (Parafacialia) sich am Augenrande entlang nach oben geschoben haben. Das entspricht HENDELS Kennzeichnung der „Tylidae“ (diese entsprechen den Micropezoidea s. str. der vorliegenden Arbeit): „Wangenplatten über den Fühlern mehr oder weniger verbreitert, hinten zwischen Scheitelplatten und Augen eingeschoben“ (HENDEL in KÜKENTHAL-KRUMBACH, p. 1953). Diese Kennzeichnung würde aber nur

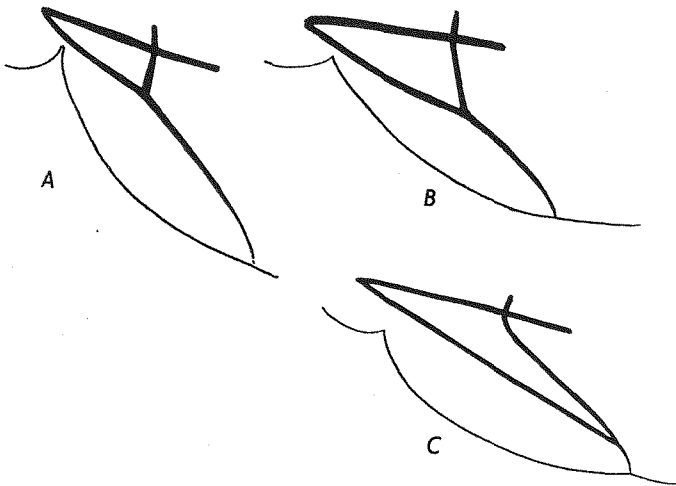


Fig. 41. Analzelle des Flügels von A: *Trepidarioides cyanea* Hend. (Trepidariidae); B: *Trepidaria petronella* L. (Trepidariidae); C: *Taeniaptera lasciva* Fabr. (Taeniapteridae)

für die Taeniapteridae gelten. Eine Reduktion der vorderen Frontorbitalborsten auf den zwischen Wangenplatten und Mittelstrieme der Stirn eingeklemmten Abschnitten der Scheitelplatten ist bei verschiedenen Gattungen der Taeniapteridae deutlich.

Ist diese Vorstellung wenigstens in ihren Grundzügen richtig, dann hätten wir in Bau und Beborstung der Stirn bei den Taeniapteridae und bei den Micropezidae + Trepidariidae + Neriidae 2 verschiedene relativ zum Ausgangszustande apomorphe Ausprägungsformen und könnten zwischen den beiden Gruppen ein Schwestergruppenverhältnis annehmen. Diese Annahme wäre allerdings, wie oben gesagt, nur mit der Annahme einer sekundären Reduktion der Kopulationsgabel bei den Neriidae gut verträglich.

Mit der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Taeniapteridae und den übrigen Micropezoidea s. str. wäre im übrigen auch die Beurteilung der Analzelle leichter. Diese Analzelle ist bei den Micrope-

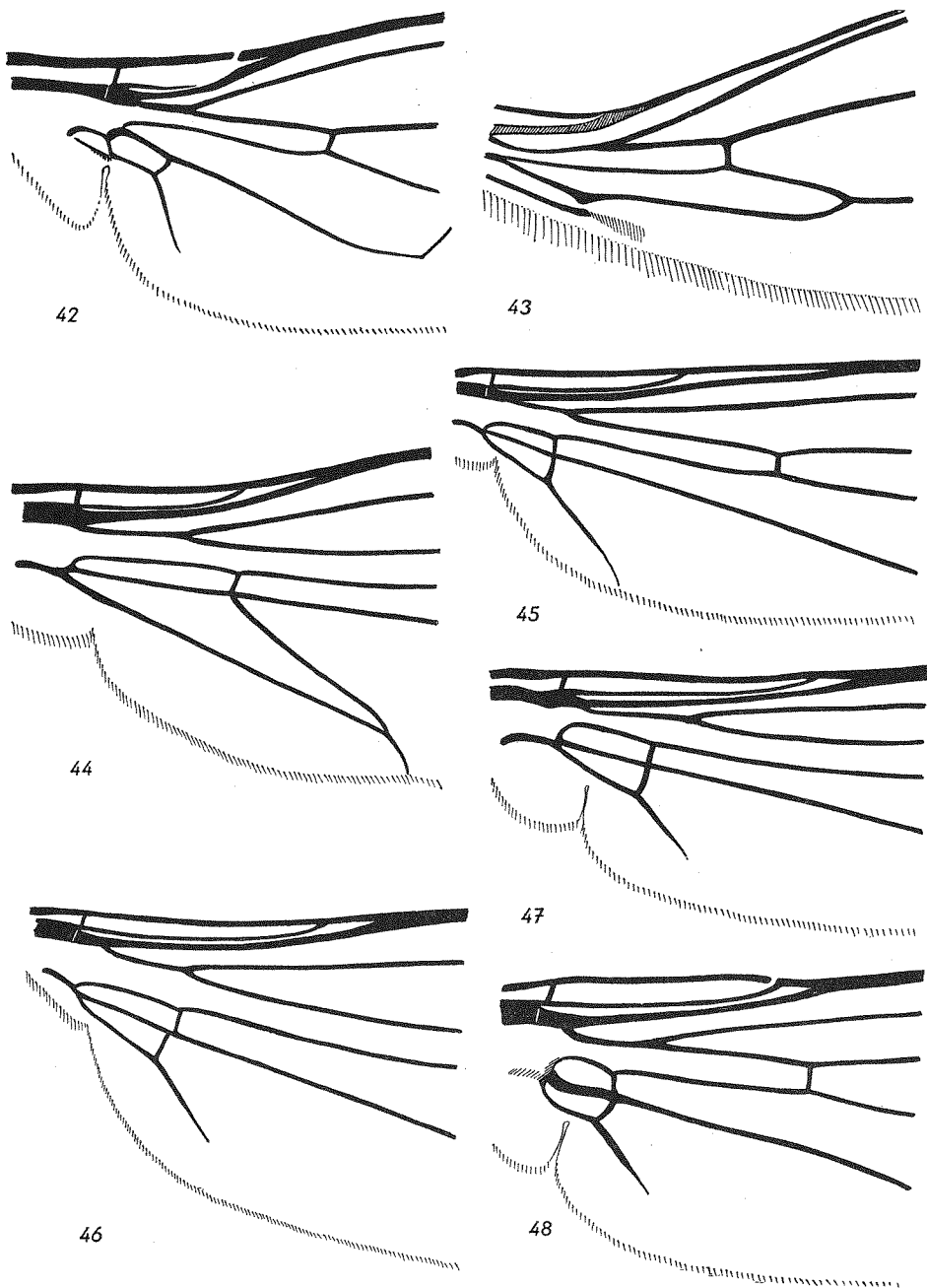


Fig. 42—48. Flügelbasis von 42: *Cypselosoma gephyrae* Hend. (Cypselosomatidae); 43: *Formicosepsis tinctipennis* de Meij. (Cypselosomatidae); 44: *Taeniptera lasciva* Fabr. (Taenipteridae); 45: *Trepidaria petronella* L. (Trepidariidae); 46: *Micropeza corrigiolata* L. (Micropezidae); 47: *Gymnonerius fuscus* Hend. (Neriidae); 48: *Chaetonterius inermis* Schin. (Neriidae)

zoidea s. str. sehr verschieden ausgebildet (Fig. 41, 44—48). Es ist aber die Frage, welches der Ausgangszustand ist, d. h. in welcher Richtung die vorliegende Stufenreihe zu lesen ist. Aczél bezeichnet ohne weiteres die lange Analzelle als primitiv. Er vereinigt alle Gattungen mit langer Analzelle in

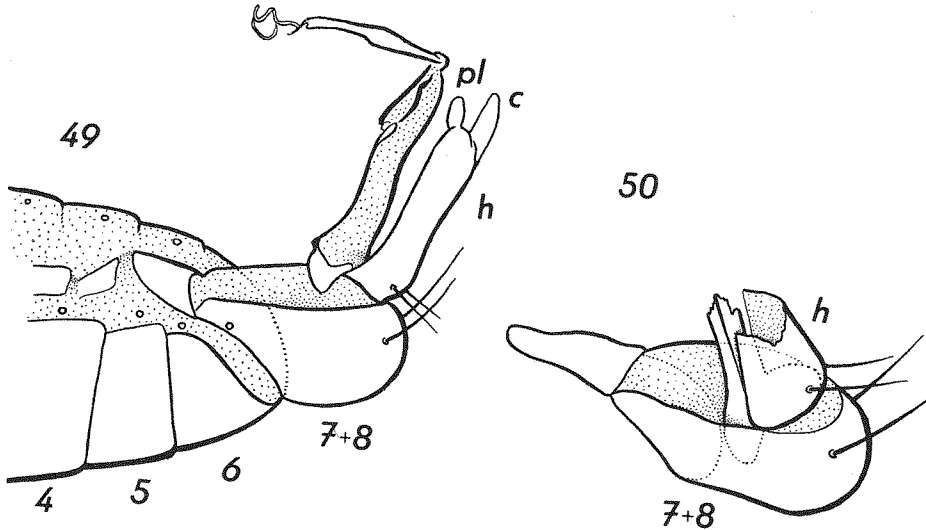


Fig. 49—50. Männliches Postabdomen von 49: *Formicosepsis tinctipennis* de Meij. (Cypselosomatidae); 50: *Cypselosoma gephyrae* Hend. (Cypselosomatidae)

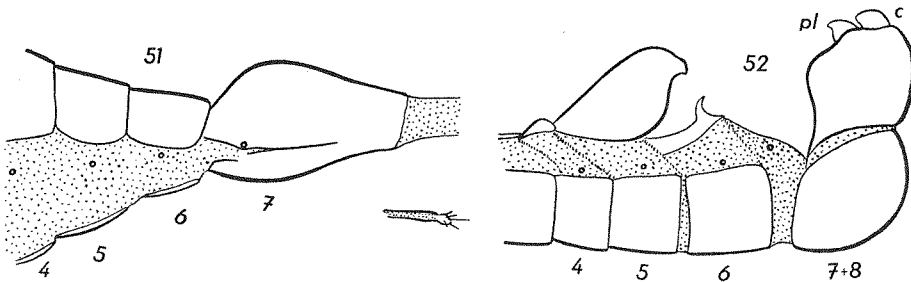


Fig. 51. Weibliches Postabdomen von *Trepidaria petronella* L.

Fig. 52. Männliches Postabdomen von *Trepidaria cibaria* L.

einer „Tribus Taeniapterini“ nach einem Prinzip, das dem von mir befolgten diametral gegenübersteht; denn nach meiner Auffassung können nicht symplesiomorphe, sondern nur synapomorphe Merkmale Verwandtschaftsbeziehungen beweisen. Aczél dagegen schreibt: „Este carácter es tan pronunciadamente primitivo, que da suficiente base para reunir sistemáticamente los géneros mencionados separándolos de los demás géneros de Taeniapterinae . . .“ (p. 502).

Ich bin nicht sicher, ob die längsten Analzellen bei den Micropezoidea wirklich den am meisten plesiomorphen Zustand repräsentieren. Vielleicht gelten hier die gleichen Überlegungen, wie sie für die subapikale und apikale Stellung der Fühlerborste bei den Neriidae (siehe oben S. 556) angestellt wurden. Es könnte sein, daß für den Grundplan der Micropezoidea eine kürzere Analzelle (etwa von der Gestalt, wie sie bei *Trepidarioides*, auch bei *Metopochetus*, Fig. 41 A vorkommt) anzunehmen ist, und daß diese bei einigen Taenipteridae eine sekundäre Verlängerung erfahren hat. Das wäre dann eine Parallele zu ähnlichen Erscheinungen, bei den Otitoidea und bei den Sciomyzidae (*Salticella*). Sicher ist das allerdings bisher keineswegs. Es ist wahrscheinlich, daß die Ausbildung der Analzelle bei den Micropezoidea nur verständlich wird, wenn man sie im Zusammenhange mit der Ausbildung des Analfeldes der Flügel verfolgt. Wie ACZÉL hervorhebt, sind bei den Micropezoidea, am stärksten bei den Micropezidae, Alula und Axillarlappen des Flügels reduziert. Mindestens teilweise hängt das sicher auch mit der allgemeinen Tendenz zur Verlängerung des ganzen Körpers (auch der Beine) bei den Micropezoidea zusammen. Von diesen Prozessen dürfte auch die Analzelle (die vielleicht zusammengedrückt und in der Länge gestreckt wurde, bei einigen Gruppen freilich auch verkürzt werden konnte) beeinflußt worden sein.

Zusammenfassend möchte ich feststellen, daß mir so wie die Micropezoidea und Micropezidae s. str. auch deren Teilgruppen Taenipteridae, Micropezidae und Neriidae als monophyletische Gruppen gesichert erscheinen. Dagegen gibt es, bei Anwendung strenger Maßstäbe, keinen Beweis dafür, daß auch die Trepidariidae eine monophyletische Gruppe sind. Auch für die Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen der Taenipteridae, Micropezidae und Neriidae zueinander und zu den Trepidariidae ergeben sich bisher keine sicheren Anhaltspunkte. Mit aller Vorsicht möchte ich, wie schon in früheren Arbeiten, ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Taenipteridae einerseits und den Micropezidae + Neriidae + Trepidariidae andererseits annehmen. Bessere Beurteilungsmöglichkeiten dürften sich ergeben, wenn die zahlreichen morphologischen Hinweise, die sich in ACZÉLS Arbeit finden, unter den klaren Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik ausgewertet bzw. weiter verfolgt werden.

2. Nothyboidea

Die in dieser Gruppe, gewissermaßen versuchsweise, vereinigten Familien sind bisher anscheinend niemals als Glieder einer einheitlichen Verwandtschaftsgruppe angesehen worden. Abweichend von den Micropezoidea und Otitoidea, die als monophyletische Gruppen leicht zu begründen sind, läßt sich die nähere Verwandtschaft der hier unter der Bezeichnung Nothyboidea vereinigten Familien in der Tat bisher nicht mit Sicherheit erweisen. Ich kenne kein einziges Merkmal, das als apomorphes Merkmal für den Grundplan dieser Gruppe genannt werden könnte.

Die Annahme, daß die Nothyboidea eine monophyletische Gruppe sein könnten, ist mehr auf der Tatsache begründet, daß immerhin einige ihrer Teilgruppen auf Grund hinreichender Beweise als nahe miteinander verwandt angesehen werden können, daß die Merkmale dieser Gruppen weiterhin auf einen gemeinsamen Vorzustand hinzuweisen scheinen, daß es aber andererseits nicht möglich zu sein scheint, ein näheres Verwandtschaftsverhältnis einer dieser Gruppen zu irgend einer anderen Gruppe der Schizophora nachzuweisen. Dieser indirekte Beweis ist allerdings sehr unbefriedigend. Uneingeschränkt muß daher zugegeben werden, daß noch intensive Arbeit notwendig sein wird, wenn die Hypothese einer näheren Verwandtschaft der hier zu den „Nothyboidea“ gestellten Gruppen durch Beweise verifiziert werden soll, die den strengen Maßstäben der phylogenetischen Systematik gerecht werden.

Auch die Wahl des Namens „Nothyboidea“ für die vorliegende Gruppe mag wenig glücklich scheinen. Der Name wurde nur deshalb gewählt, weil er als Superfamilien-Name bereits von ACZÉL gebraucht worden ist (allerdings nur für die Nothybidae allein), während ein anderer Name neu hätte eingeführt werden müssen.

Besonders wichtig für die weitere Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen den Familien der „Nothyboidea“ vermutet werden, könnte die sichere Deutung der Chaetotaxie des Kopfes werden. Alle Familien sind durch die starke Neigung zur Reduktion bestimmter Kopfborsten ausgezeichnet, in den meisten Fällen ist es aber schwer zu entscheiden, ob die vorhandenen Borsten z. B. als *vte*, *vti* oder *ors* (*orsa*) zu deuten sind. Deutungsversuche müßten von den Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae ausgehen, bei denen wenigstens im Grundplan die Kopfborsten noch vollzählig vorhanden sind.

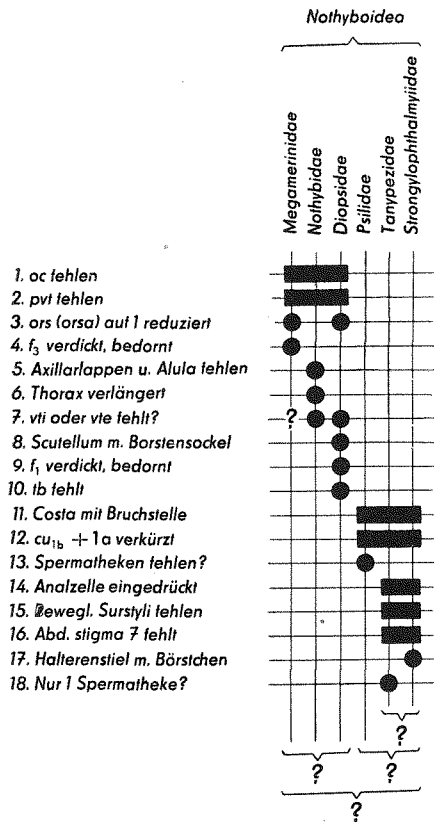


Fig. 53. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Nothyboidea

Familie Diopsidae

Diese Familie ist durch die folgenden apomorphen Merkmale ihres Grundplanes mit Sicherheit als monophyletische Gruppe zu erweisen:

1. Ozellarborsten (*oc*) fehlen (Fig. 55, 56).
2. Postvertikalborsten (*pvt*) fehlen (Fig. 55, 56).
3. Äußere Vertikalborsten (*vte*) fehlen (Fig. 55, 56).

Das ist nur eine der Deutungsmöglichkeiten, nach der die einzige erhaltene Scheitelborste als *vti* bezeichnet werden müßte. Es ist aber auch denkbar, daß *vte* erhalten ist und *vti* fehlt, oder schließlich könnte die erhaltene Borste auch eine oberste Frontorbitalborste (*orsa*) sein, während *vte* und *vti* fehlen.

4. Vordere Frontorbitalborsten fehlen, nur 1 *ors* vorhanden (Fig. 55, 56).

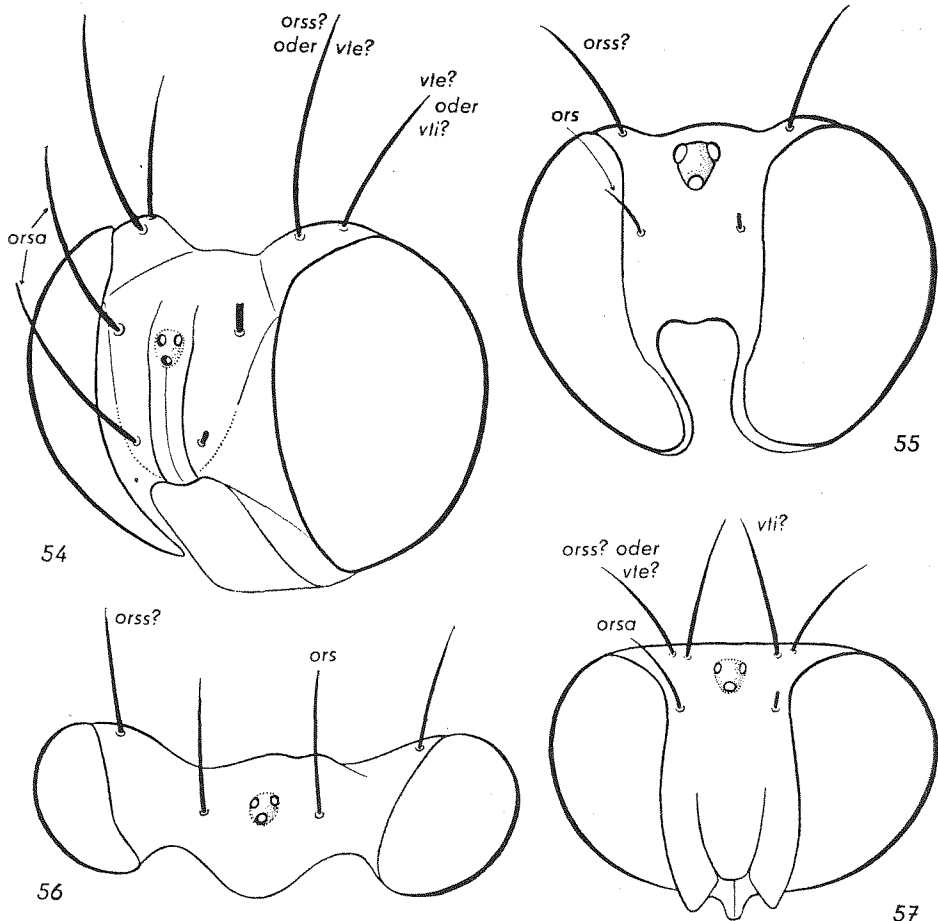


Fig. 54—57. Kopf von 54: *Nothybus longithorax* Rond. (Nothybidae); 55: *Centrioncus prodiopsis* Speiser (Diopsidae); 56: *Sphyracephala brevicornis* Say (Diopsidae); 57: *Texara dioctrioides* Walk. (Megamerinidae)

5. Scutellum mit Dornen oder Borstensockeln.
6. Im Flügel fehlt *tb* (Fig. 66, 67).
7. Vorderschenkel verdickt und bedornt.

Das ist eine verhältnismäßig große Zahl von Merkmalen, von denen keines hinsichtlich seiner Deutung als apomorphes Merkmal einer Begründung bedarf. Merkwürdigerweise gehören die Augensterne, das markanteste und bekannteste Merkmal der Diopsidae, nicht dazu. Augensterne fehlen zwar nur bei *Centrioncus*; doch genügt das vollständig, um zu zeigen, daß sie nicht zum Grundplan der Diopsidae gehören. *Centrioncus* ist auch die einzige Diopsidenform, bei der die Analader (*cu_{tb}* + *1a*) den Flügelrand erreicht (Fig. 66). Bei allen anderen Gattungen ist die Analader verkürzt oder sogar die Analzelle reduziert. Abgesehen von diesen Merkmalen stimmt *Centrioncus* mit den Diopsiden überein. Die eindrucksvolle Liste der 7 oben genannten Merkmale hat auch für *Centrioncus* Gültigkeit. Es besteht daher kein Zweifel, daß *Centrioncus* zu den Diopsidae gehört, wie auch SHILLITO (1950) annimmt, und als plesiomorphe Schwestergruppe der übrigen Diopsidae anzusehen ist. Bei diesen besteht dann ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Sphyracephala* und den übrigen Gattungen.

Familie Nothybidae

Die rein orientalische Gattung *Nothybus* hat der systematischen Einordnung lange Zeit Schwierigkeiten bereitet. Sie ist meist als Anhängsel zu irgendeiner anderen „Acalyptraten“-Familie angesehen worden. Neuerdings hat sich ACZÉL (1955) dieser Gattung angenommen. Er errichtet für sie die Familie Nothybidae, hat aber anscheinend übersehen, daß FREY schon 1927 und 1934 den Namen Nothybidae als Familiennamen gebraucht hat.

Darüber hinaus errichtet ACZÉL die neue Superfamilie Nothyboidea, die — im Gegensatz zu der Verwendung, die der Name Nothyboidea in der vorliegenden Arbeit erfährt — nur die Familie Nothybidae (mit der einzigen Gattung *Nothybus*) umfaßt. ACZÉL stellt die Nothyboidea den Conopoidea, Acalyptratae und Calyptratae gleichwertig an die Seite und meint, daß die Nothyboidea „contains the few surviving descendents of some ancient Acalyptrata group in which the character of the circumverted male post-abdomen never developed“. Daß diese Annahme wohl sicher auf einem Irrtum beruht, wurde schon oben (S. 535) gesagt. Damit fällt aber der einzige Grund, der es rechtfertigen würde, mit ACZÉL eine Sonderstellung von *Nothybus* anzunehmen, in sich zusammen. An apomorphen Merkmalsausprägungen, soweit sie die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Merkmale betreffen, besitzen die Nothybidae die folgenden:

1. Ocellarborsten (*oc*) fehlen (Fig. 54).
2. Postvertikalborsten (*pvt*) fehlen (Fig. 54).
3. *vte* oder *vti* fehlt (Fig. 54).

Ich kann nicht entscheiden, ob die erhaltene Scheitelborste als *vte* oder *vti* zu deuten ist. Nach ACZÉL (1955) wäre sowohl *vte* wie *vti* vorhanden, außerdem 1 *ors* und 1 *orss*.

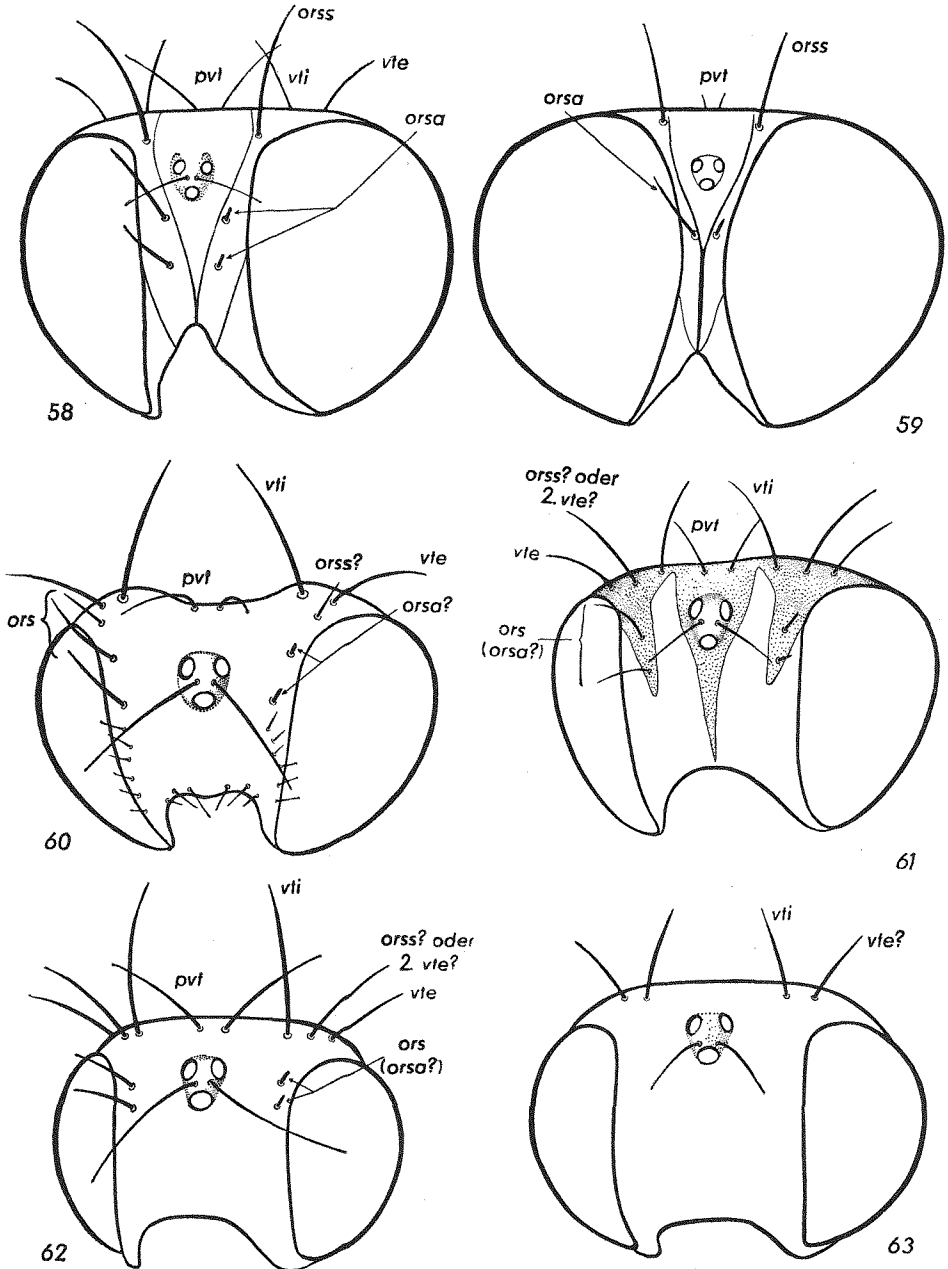


Fig. 58—63. Kopf von 58: *Tanypeza longimana* Fall. (Tanypezidae); 59: *Neotanypeza flavitibia* Hennig ♂ (Tanypezidae); 60: *Strongylophthalmyia ustulata* Zett. (Strongylophthalmyiidae); 61: *Chyliza vitata* Meig. (Psilidae); 62: *Psila pallida* Fall. (Psilidae); 63: *Psila fimetaria* L. (Psilidae)

4. Axillarlappen und Alula des Flügels fehlen (Fig. 65).

5. Thorax verlängert.

Von diesen Merkmalen, von denen keines hinsichtlich seiner Deutung als apomorphes Merkmal einer Begründung bedarf, stimmen die beiden

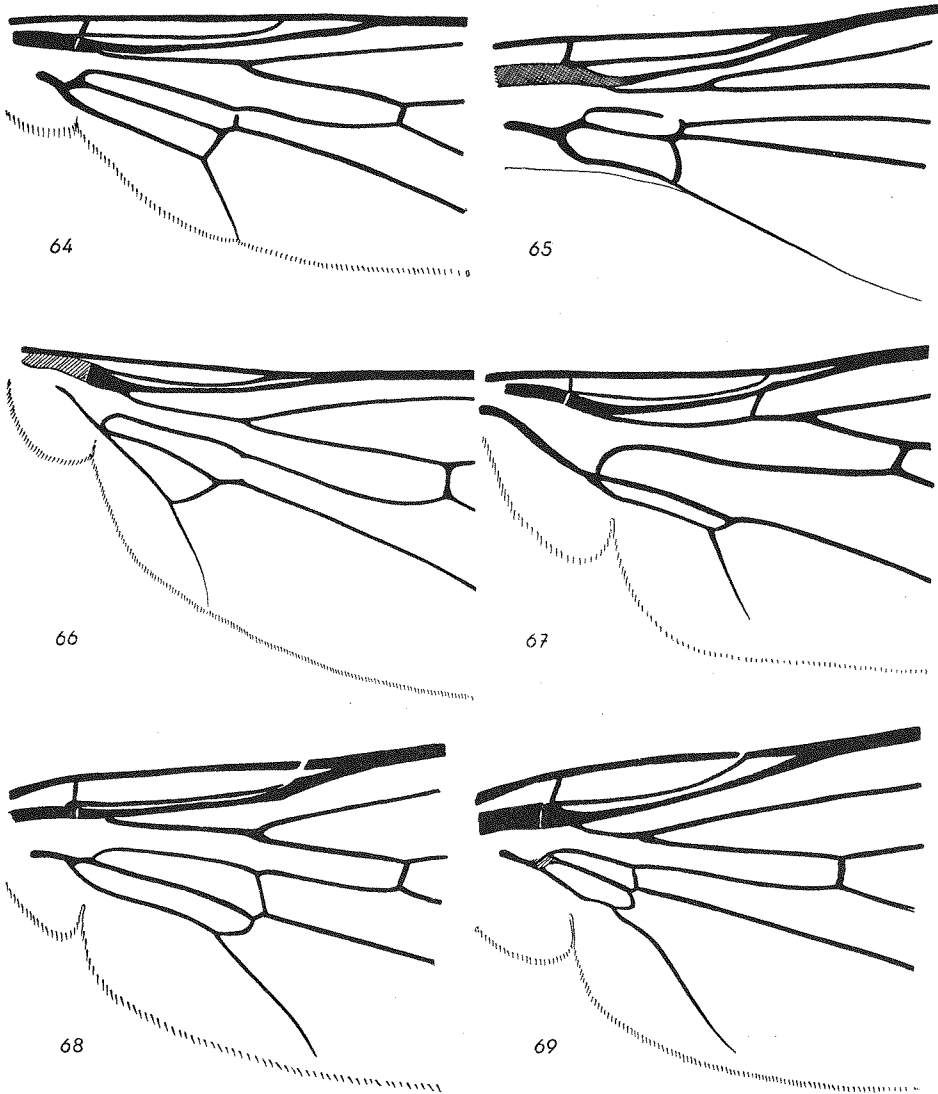


Fig. 64—69. Flügel von 64: *Megamerina dolium* Fabr. (Megamerinidae); 65: *Nothybus longithorax* Rond. (Nothybidae); 66: *Centrioncus prodiopsis* Speiser (Diopsidae); 67: *Sphyracephala hearseyana* Walk. (Diopsidae; die überzählige Querader zwischen r_1 und r_{2+3} gehört nicht zum Grundplan der Gattung *Sphyracephala*); 68: *Strongylophthalmyia ustulata* Zett. (Strongylophthalmyiidae); 69: *Tanypeza longimana* Fall. (Tanypezidae)

zuerst genannten mit Merkmalen der Megamerinidae und Diopsidae überein. Ich halte es daher für möglich, daß die Nothybidae mit diesen beiden Familien nahe verwandt sind. Die beiden unter (4) und (5) genannten Merkmale würden genügen, die Nothybidae innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe als monophyletische Teilgruppe zu begründen.

Familie Megamerinidae

Den Artenbestand dieser kleinen, vorwiegend orientalischen Gruppe habe ich 1941 (in LINDNER, Teil 39 b, p. 3) angegeben. Seither hat FREY (1955) unsere Kenntnis der Gattungen *Texara* und *Megamerina* erweitert und berichtigt¹⁾. Die Familie ist mit 2 Arten der Gattung *Syringogaster* (von mir 1941 nicht genannt) auch in Neotropis (von Costa Rica bis Bolivien²⁾) verbreitet.

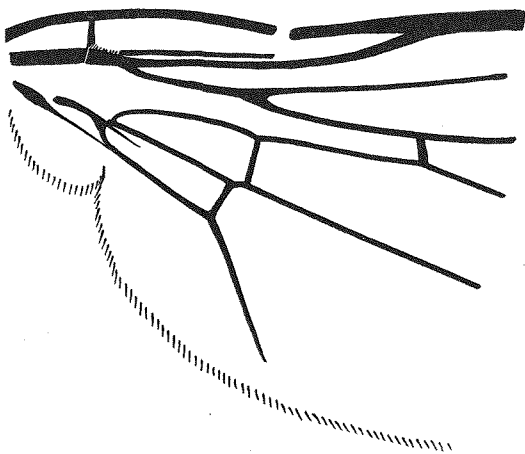


Fig. 70. Flügel von *Psila rosae* Fabr. (Psilidae)

Im Grundplan durch die folgenden apomorphen Merkmale ausgezeichnet:

1. Ozellarborsten (*oc*) fehlen (Fig. 57).
2. Postvertikalborsten (*pvt*) fehlen (Fig. 57).
3. Vordere *ors* fehlen, nur 1 *ors* erhalten (Fig. 57).
4. Hinterschenkel verdickt und bedornt.

(5. Es ist möglich, daß auch *ote* fehlt, und daß die in Fig. 57 als *ote* bezeichnete Borste als stark nach oben verschobene *orss* zu deuten ist).

In den beiden zuerst genannten Merkmalen stammen die Megamerinidae mit den Nothybidae und Diopsidae überein. Die beiden unter (3) und (4) genannten Merkmale genügen, um sie als monophyletische Gruppe zu erweisen.

Zusammenfassend kann über die 3 bisher genannten Gruppen (Diopsidae, Nothybidae, Megamerinidae) gesagt werden, daß jede von ihnen durch autapomorphe Merkmale ausgezeichnet ist, so daß alle 3 als monophyletische Gruppen anerkannt werden müssen.

Als synapomorphe Übereinstimmungen können bisher nur die beiden jeweils an erster Stelle genannten Merkmale (Fehlen der Ozellar- und Postvertikalborsten) angeführt werden. Nicht ausgeschlossen ist, daß auch das Fehlen der *ote* als 3. apomorphes Merkmal hinzukommen könnte. Es ist

¹⁾ Er hat allerdings, ebenso wie ich selbst 1941, *Texara luteinervis* de Meijere 1924 aus Sumatra übersehen.

²⁾ Aus Bolivien im Museum Dresden.

sicher, daß die Annahme von Verwandtschaftsbeziehungen bei anderen Gruppen oft auf noch schwächere Beweise gestützt wird. Trotzdem soll zugegeben werden, daß die Annahme einer näheren Verwandtschaft der 3 genannten Familien noch ungenügend begründet ist. Sie kann vorläufig nur als Arbeitshypothese zur Anregung genauerer Untersuchungen gewertet werden. Stärker plesiomorph als die 3 noch zu besprechenden Familien (Tanypezidae, Strongylophthalmyiidae, Psilidae) sind die Megamerinidae, Nothybidae, Diopsidae darin, daß bei ihnen die Costa keine Bruchstelle hat und die Analader, wenigstens im Grundplan, den Flügelrand erreicht.

Familie Tanypezidae

Nachdem die Tanypezidae lange Zeit hindurch unsicher beurteilt worden waren, betrachten sie COLLIN (1945) und ACZÉL (1951) neuerdings als nahe Verwandte der Micropezidae. ACZÉL faßt die in der vorliegenden Arbeit als Micropezoidea bezeichneten Gruppen (mit Ausnahme der Cypselosomatidae, die ACZÉL nicht berücksichtigt hat) mit den Tanypezidae in einer Gruppe „Tanypezidiformes“ zusammen. Beide Autoren berufen sich dabei auf mich. Dazu wäre folgendes zu sagen: Als ich (1936, 1937) die nahe Verwandtschaft der Tanypezidae mit den Micropezidae (damals noch Tylidae genannt) feststellte, ging es mir um die Frage, ob die Tanypezidae zum Verwandtenkreise der Micropezidae s. l. oder zu dem der Otitoidea, zu denen sie HENDEL zeitweilig gestellt hatte, gehören. Ich war und bin der Ansicht, daß die Tanypezidae mit den Micropezoidea näher verwandt sind als mit den Otitoidea. Wenig später (1941) habe ich dann aber, nach Untersuchung der Megamerinidae, die Ansicht vertreten, daß die Tanypezidae mit den Megamerinidae näher verwandt sind als mit den Micropezoidea. Das widerspricht meiner früheren Ansicht nicht, denn beide Familien, Megamerinidae und Tanypezidae, sind wahrscheinlich mit den Micropezoidea näher verwandt als mit den Otitoidea. Leider haben COLLIN und ACZÉL diese meine Auffassung einer näheren Verwandtschaft der Tanypezidae und Megamerinidae nicht zur Kenntnis genommen. Heute kann ich meine Auffassung noch weitergehend dahin präzisieren, daß die Tanypezidae mit den Strongylophthalmyiidae noch näher verwandt sind als mit den Megamerinidae. Festgehalten werden muß, daß sich die verschiedenen Ansichten, die ich über die Verwandtschaft der Tanypezidae geäußert habe, nicht widersprechen. Sie stellen fortschreitende Stufen eines Erkenntnisprozesses dar, bei dem die jeweils frühere Erkenntnis durch die spätere nicht widerlegt, sondern ergänzt wird.

An apomorphen Merkmalen gehören zum Grundplan der Tanypezidae:

1. Flügel mit Costabruchstelle an der Mündung von *sc*.

(Bisher wird in der Literatur überall angegeben (auch von mir selbst in LINDNER), daß den Tanypezidae eine Costabruchstelle fehle. Es besteht aber kein Zweifel darüber, daß sie eine besitzen (Fig. 69).

2. Die Analader ($cu_{1b} + 1a$) erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 69).

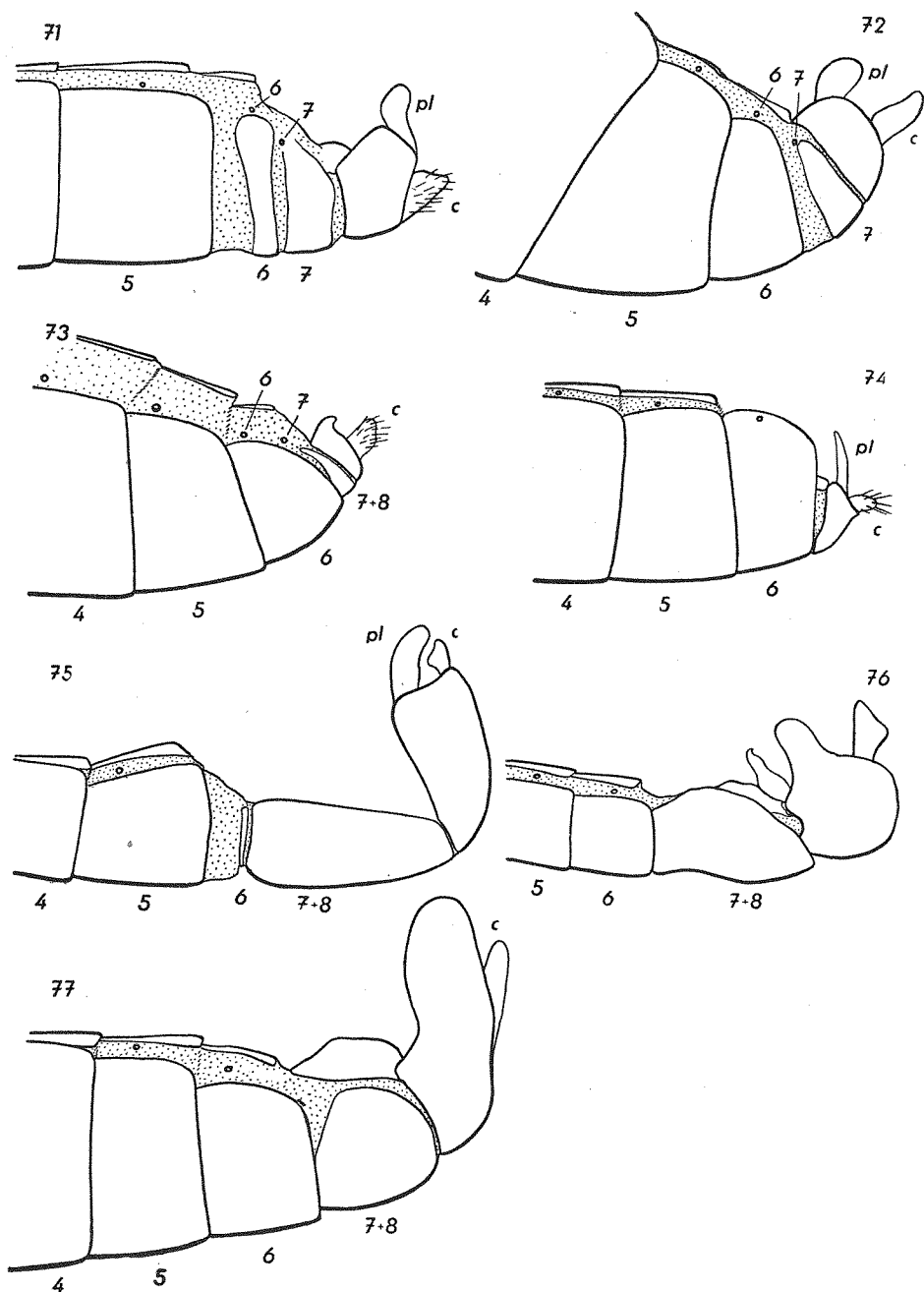


Fig. 71—77. Männliches Postabdomen von 71: *Nothybus longithorax* Rond. (Nothybidae; leicht schematisiert, da der Zustand des einzigen vorliegenden Präparates keine genauere Darstellung erlaubte); 72: *Megalabops quadriguttata* Walk. (Diopsidae); 73: *Loxocera maculipennis* Hend. (Psilidae); 74: *Chyliza obscuripennis* Lw. (Psilidae); 75: *Megamerina dolium* Fabr. (Megamerinidae); 76: *Strongylophthalmyia ustulata* Zett. (Strongylophthalmyiidae); 77: *Tanypeza longimana* Fall. (Tanypezidae)

3. Die Analzelle erscheint von hinten hereingedrückt, cu_{1b} ist konvex (Fig. 69).
4. Dem Hypopygium des Männchens fehlen Surstyli (Paralobi, Fig. 77).
5. In beiden Geschlechtern scheint das 7. Abdominalstigma zu fehlen (Fig. 77 und Fig. 84).

Keines dieser Merkmale bedarf hinsichtlich seiner Deutung als apomorphes Merkmal einer besonderen Begründung. Unter diesen Merkmalen ist aber auch keines, das den Tanypezidae allein zukommt. Alle angeführten Merkmale sind auch bei der Gattung *Strongylophthalmyia* vorhanden. Das spricht dafür, daß Tanypezidae und *Strongylophthalmyia* zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden. Innerhalb dieser Gruppe scheint zwischen den Tanypezidae und Strongylophthalmyiidae ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen. Um das zu beweisen, müßten aber beide Gruppen ihrerseits als monophyletische Gruppen begründet werden. Das läßt sich schwer durchführen. Diagnostische Merkmale zur Unterscheidung der beiden Gruppen lassen sich unschwer angeben. Der phylogenetischen Systematik kann das aber zur Begründung der Monophylie beider Gruppen nicht genügen. Bisher ist es aber nicht möglich, für auch nur eine der beiden Gruppen apomorphe Merkmale anzugeben, die nicht auch bei der anderen vorhanden sind. Für die Tanypezidae können vielleicht die auf der Dorsal-seite des Halterenstieles vorhandenen Borsten als ein solches Merkmal genannt werden. Außerdem schließen sich die einzelnen Arten bei den Tanypezidae morphologisch sehr dicht aneinander an. Am meisten plesiomorphe Merkmale zeigt offenbar die holarktische Gattung *Tanypeza* (1 paläarktische, 2 nearktische Arten), während man bei den neotropischen Arten in allen Zwischenstufen die fortschreitende Verschmälerung der Stirn und die Reduktion der Kopfborsten (Fig. 58, 59) verfolgen kann, bis von den Kopfborsten nur noch 1 *ors* erhalten ist (bei *Scipopeza*).

Familie Strongylophthalmyiidae

Die Gattung *Strongylophthalmyia* (mit 20 orientalischen und 1 europäischen Art) ist bisher stets zu den Psilidae gestellt worden. Bei diesen hat sie aber immer eine Sonderstellung eingenommen, die mich nie recht an die tatsächliche Zugehörigkeit der Gattung zu dieser Familie glauben ließ.

In allen apomorphen Merkmalen stimmt *Strongylophthalmyia* mit den Tanypezidae überein (siehe das Verzeichnis dieser Merkmale S. 569—571). Das wirkt um so schwerer, als darunter Merkmale sind (wie die unter 4 und 5 genannten Merkmale), die bei den Psiliden anscheinend nicht vorkommen. Übrigens stimmen Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae auch im Besitz der Mesopleuralborste, die den Psilidae fehlt, überein. Abweichend von den Tanypezidae ist nur die Breite der Stirn und deren Beborstung. Darin gleicht *Strongylophthalmyia* tatsächlich mehr den Psilidae. Nimmt man aber als Ausgangszustand einen Kopfbau an, der etwa zwischen dem von *Tanypeza* und *Strongylophthalmyia* liegt, dann ergeben sich auch aus dem Bau des Kopfes keine Schwierigkeiten für die Annahme näherer Verwandtschaft zwischen Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae. Ein

sicheres apomorphes Merkmal, das den monophyletischen Charakter der Strongylophthalmyiidae beweisen könnte, läßt sich zur Zeit nicht angeben. *Strongylophthalmyia ustulata* Zett. hat nur 1 Spermatheka (gegen 3 bei *Tanypeza longimana* Fall.). Das ist sicher ein apomorphes Merkmal, doch ist nicht sicher, ob es bei allen Strongylophthalmyiiden vorhanden ist.

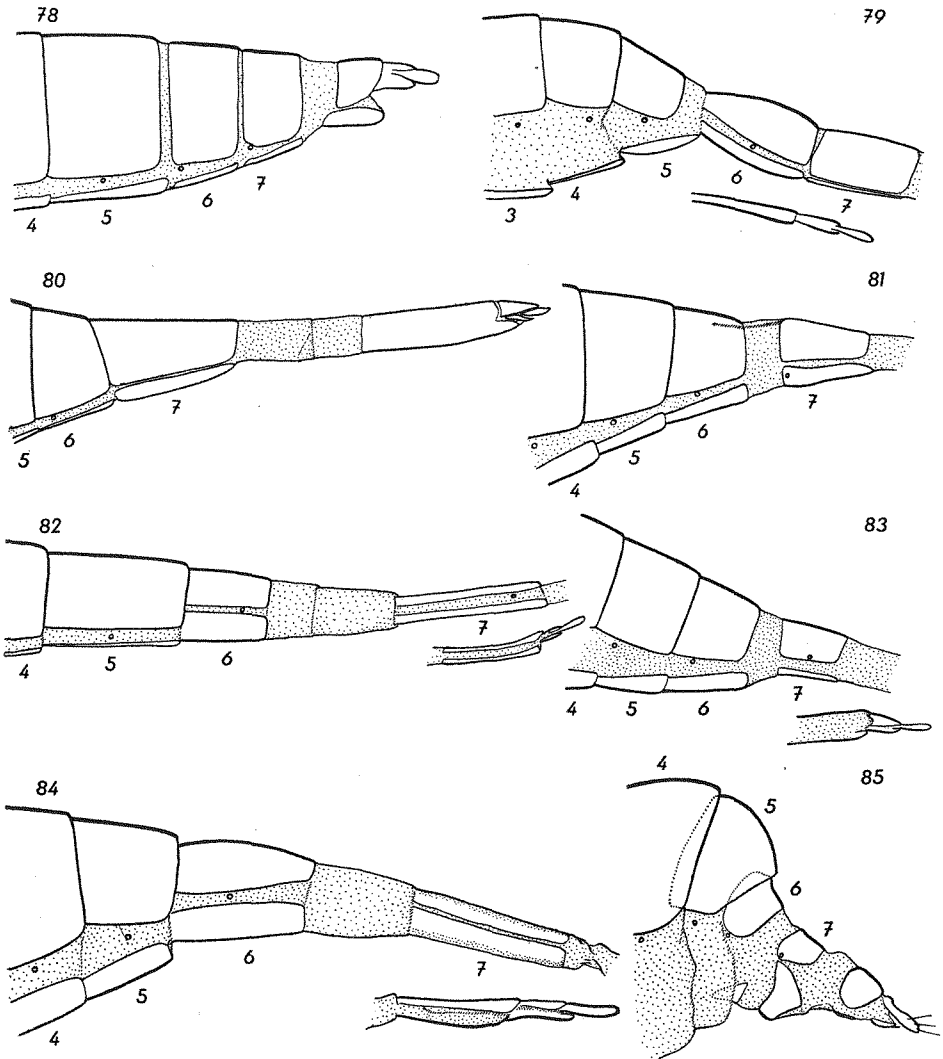


Fig. 78—85. Weibliches Postabdomen von 78: *Nothybus longithorax* Rond. (Nothybidae; Lage des 5. Stigmas nicht genau festgestellt); 79: *Strongylophthalmyia ustulata* Zett. (Strongylophthalmyiidae); 80: *Loxocera elongata* Meig. (Psilidae); 81: *Chyliza vittata* Meig. (Psilidae); 82: *Megamerina dolium* Fabr. (Megamerinidae); 83: *Psila rosae* Fabr. (Psilidae); 84: *Tanypeza longimana* Fall. (Tanypezidae; Zählung der Segmente in meiner Bearbeitung der Tanypezidae in „LINDNER“ falsch); 85: *Megalabops quadriguttata* Walk. (Diopsidae)

Familie Psilidae

Im Grundplan sind die Psilidae durch die folgenden apomorphen Merkmale ausgezeichnet:

1. Flügel mit Costabruchstelle an der Mündung von *sc* (Fig. 70).
2. Die Analader erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 70).
3. Nur 2 Frontorbitalborsten vorhanden (Fig. 61—63).
4. Weibchen ohne Spermatheken.

In beiden zuerst genannten Merkmalen stimmen die Psilidae mit den Tanypezidae und Strongylophthalmyiidae überein. Ob der Besitz von nur 2 Frontorbitalborsten wirklich ein apomorphes Merkmal ist, scheint nicht ganz sicher. Da aber die Strongylophthalmyiidae (Fig. 60) wie offenbar auch die Tanypezidae (Fig. 58) im Grundplan 3 Paar Frontorbitalborsten besitzen, ist die Annahme wohl berechtigt, daß die Frontorbitalborsten bei den Psilidae durch Reduktion eines Paares auf 2 reduziert worden sind. Bei manchen Psilidae geht die Reduktion der Kopfborsten noch weiter (Fig. 63).

Unsicher ist es auch noch, ob das Fehlen der Spermatheken wirklich als Merkmal des Grundplanes der Psilidae anzusehen ist. Durch die beiden unter 3 und 4 genannten Merkmale könnte begründet werden, daß die Psilidae eine monophyletische Gruppe sind. Als weitere Merkmale, die diese Annahme unterstützen könnten, darf man vielleicht das Abbrechen von *sc* unter der Costabruchstelle (die weit von der Mündung von *r₁* entfernt liegt; Fig. 70) und auch die Tendenz zur Rückbildung des 7. + 8. Tergites im männlichen Postabdomen (Fig. 73, 74) nennen. Bei den meisten anderen Familien der Schizophora bleibt eher das 7. + 8. als das 6. Tergit erhalten.

Wie die meisten Gruppen dieses Verwandtenkreises (Nothyboidea) sind die Psilidae hauptsächlich in der Alten Welt verbreitet. Nach Südamerika dringen sie nur mit wenigen Formen im Andengebiet ein. Alle anderen aus Südamerika beschriebenen Psilidae sind problematisch oder mit Sicherheit aus der Familie auszuschließen.

Das gilt für *Schizostomia* Malloch aus Süd-Chile, deren Verwandtschaftsbeziehungen ohne Untersuchung des Typus wohl kaum zu klären sein dürften. Nach MALLOCHS Darstellung hätte die Gattung keine Costa-Bruchstelle, dürfte also schwerlich zu den Psilidae gehören.

Somatia gehört mit Sicherheit nicht zu den Psilidae, sondern vielleicht zu den Richardiidae oder in den Verwandtenkreis der Heleomyzidae.

Die Gattung *Longinasus* Frey ist mit der Richardiidengattung *Ozaenina* identisch (nov. syn.).

3. Otitoidea

Die Otitoidea sind eine der am sichersten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Schizophora. Das wird durch die folgenden apomorphen Merkmale ihres Grundplanes bewiesen:

1. Postabdomen des Männchens klein, vom Praeabdomen scharf abgesetzt und in der Ruhe im letzten (5.) Segmente des Praeabdomens geborgen (Fig. 99).

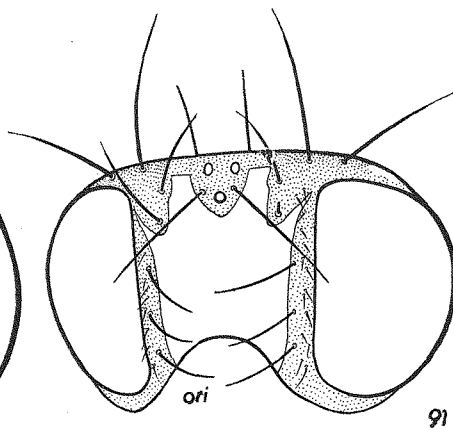
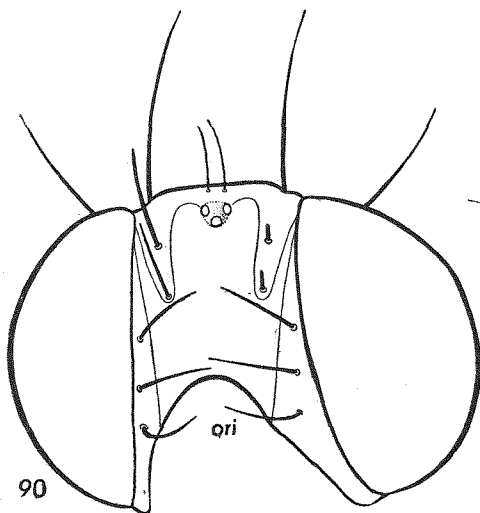
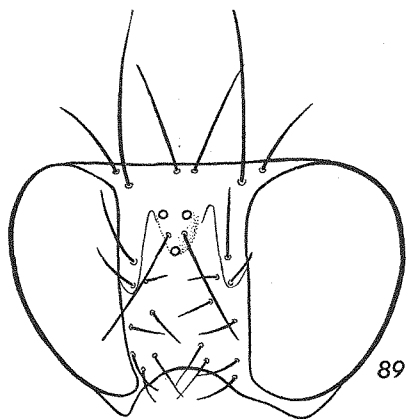
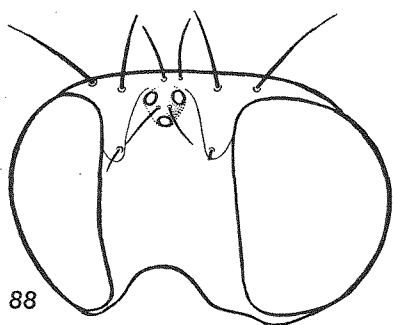
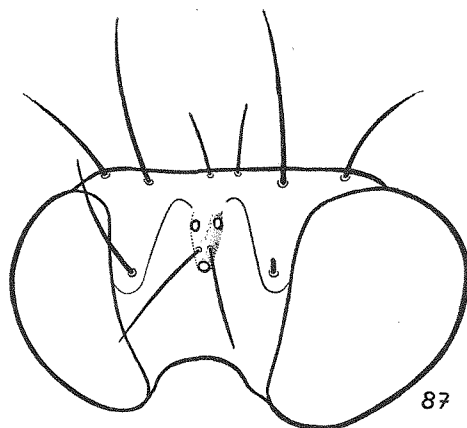
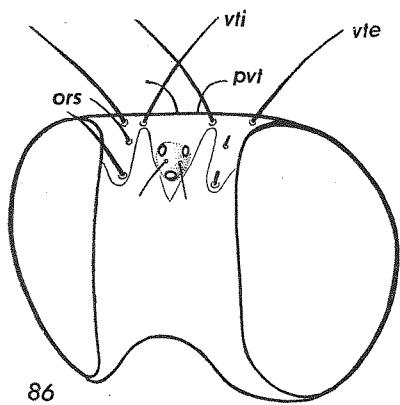


Fig. 86—91. Kopf von 86: *Rivellia alini* Enderl. (Platystomidae) 87: *Hemixantha lutea* Hennig (Richardiidae); 88: *Seioptera vibrans* L. (Otitidae); 89: *Euxesta* spec. (Euxestinae); 90: *Tachinisca cyaneiventris* Kert. (Tachiniscidae); 91: *Chaetostomella onotrophes* L. (Trypetidae)

2. Aedeagus stark verlängert und in der Ruhe spiralig aufgerollt hinter dem Postabdomen im 5. Segment geborgen.

3. Beim Weibchen 7. Abdominalsegment zu einer Legrohrscheide umgebildet (Fig. 100).

Im einzelnen bestehen noch viele Unklarheiten über den Bau sowohl des männlichen wie des weiblichen Postabdomens. Beim Männchen z. B. scheint auch jede Spur der Faltenbildung an der Basis des Aedeagus (siehe darüber S. 539) zu fehlen. Selbst in der Form eines Epiphallus scheint sie nirgends vorhanden zu sein. Von den Praegoniten und Postgoniten scheint ebenfalls jede Spur zu fehlen. Wenn aber Praegonite (vielleicht als Derivate der Styli) und Postgonite (vielleicht = Parameren) zum Grundplan des männlichen Kopulationsapparates der Schizophora gehören, wie es den Anschein hat (siehe S. 539), so wäre ihr Verlust ebenfalls als apomorphes Merkmal der Otitoidea anzusehen. Es wäre daher zu untersuchen, ob nicht doch bei einigen Gruppen Rudimente dieser Gebilde vorhanden sind.

Über das Schicksal des 6. und 7. Stigmas im männlichen Postabdomen besteht ebenfalls keine Klarheit.

Bei den Weibchen wäre zu untersuchen, ob das 6. Tergit vielleicht manchmal noch voll ausgebildet, oder ob es stets mehr oder weniger reduziert (durch die Legrohrscheide verdrängt) ist. Auch wäre zu fragen, ob das 7. Stigma stets im Bereiche des 7. Sternites liegt und ob im Grade der Verschmelzung von 7. Tergit und Sternit Unterschiede bestehen. Die Cerci sind bei manchen Formen (Trypetidae, Pyrgotidae) zu einer einheitlichen Spitze am Ende des Legrohres verschmolzen. In anderen Fällen sind sie noch mehr oder weniger deutlich als normale Cerci erkennbar.

Von den meisten Autoren sind die Otitoidea als einheitliche Verwandtschaftsgruppe anerkannt worden. Das gilt allerdings nur mit der Einschränkung, daß von fast allen Autoren auch einzelne andere Familien, die sicher nicht zu den Otitoidea gehören, in diese Gruppe eingeschlossen worden sind: HENDEL (1916 und 1922), der die Gruppe „Tephritoidea“ nennt, schließt die Tanypezidae und Lonchaeidae (offenbar incl. Pallopteridae) ein. Ebenso verfährt FREY (1921), der die Gruppe „Ortalidiformes“ nennt. Aber FREY fügt auch noch die Agromyzidae hinzu. HENDEL hat sich später darin FREY angeschlossen. Bei CRAMPTON (1944b) umfassen die „Otitoidea“ außer den Familien, die auch ich zu den Otitoidea stelle, noch die Familien Piophilidae und Pallopteridae (wobei offen bleibt, ob damit auch die Lonchaeidae gemeint sind).

Mit Sicherheit darf wohl gesagt werden, daß die Agromyzidae mit den Otitoidea nicht näher verwandt sind (siehe darüber S. 613). Dasselbe gilt für die Tanypezidae (siehe S. 569). Die Pallopteridae, Lonchaeidae und Piophilidae, aber auch die Neottiophilidae und Thyreophoridae zeigen wohl im Bau des männlichen Postabdomens und auch im Bau des weiblichen Legrohres und der Legrohrscheide Übereinstimmungen mit den Otitoidea. Es sind aber bei diesen Gruppen immer die relativ apomorphen Formen,

bei denen die Übereinstimmungen am augenfälligsten sind. Daraus kann mit Sicherheit geschlossen werden, daß die Übereinstimmungen mindestens zum Teil auf Konvergenz beruhen. Andererseits kann nicht geleugnet werden, daß die Übereinstimmungen, die zwischen den Pallopteridae-Lonchaeidae - Piophilidae - Thyreophoridae - Neottiophilidae einerseits und den Otitidae andererseits bestehen, den Gedanken an eine nähere Verwandt-

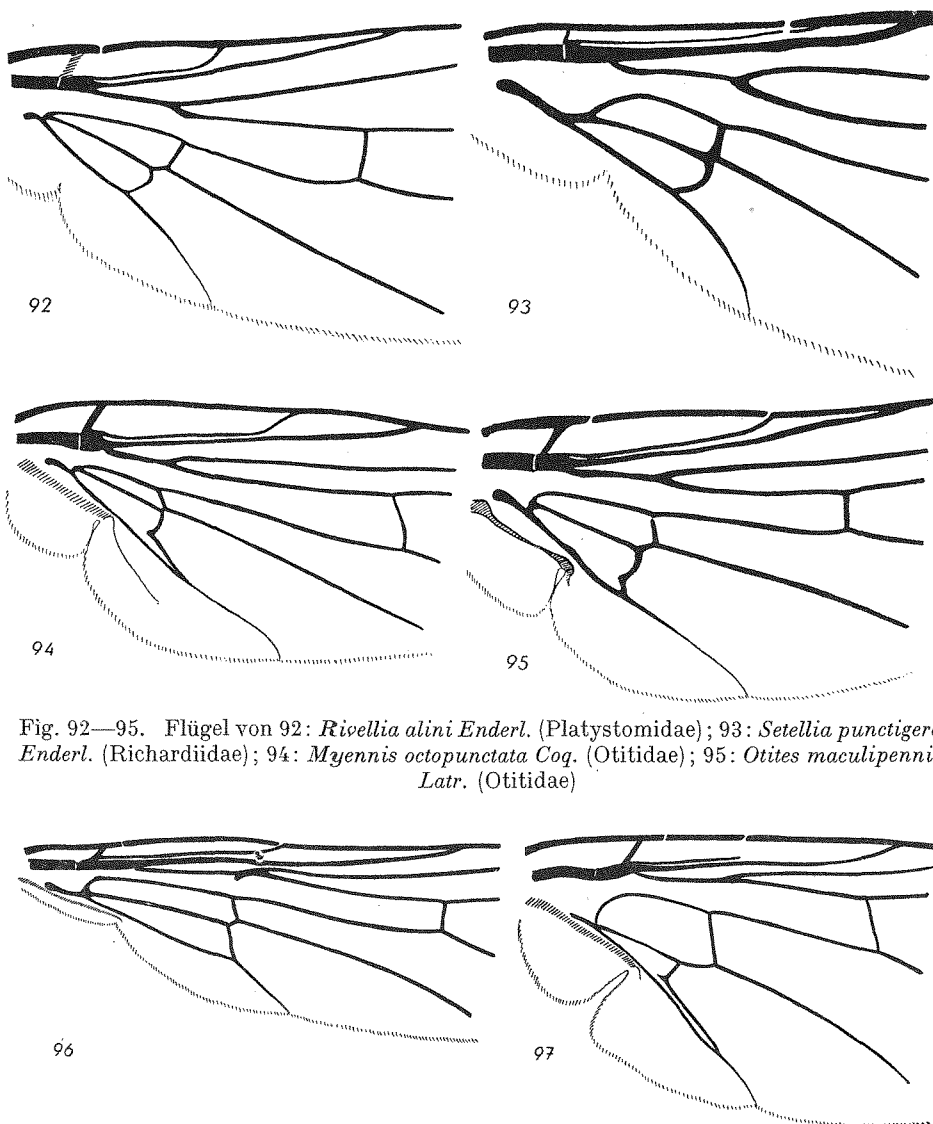


Fig. 92—95. Flügel von 92: *Rivellia alini* Enderl. (Platystomidae); 93: *Setellia punctigera* Enderl. (Richardiidae); 94: *Myennis octopunctata* Coq. (Otitidae); 95: *Otites maculipennis* Latr. (Otitidae)

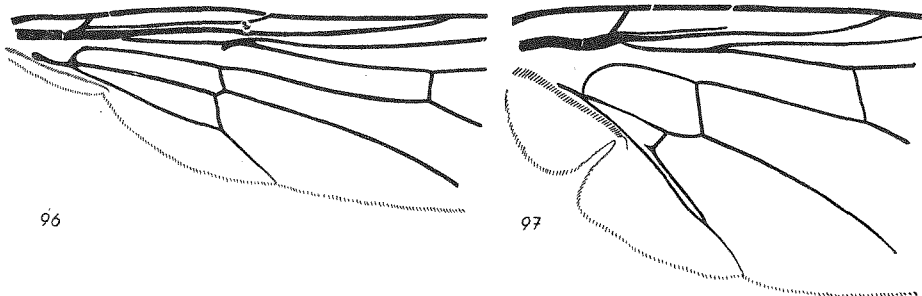


Fig. 96—97. Flügel von 96: *Phytalmia cervicornis* Gerst. (Trypetidae); 97: *Dacus oleae* Gmel. (Trypetidae)

schaft dieser Gruppen nahe legen. Es könnte sich aber dann nur um die Frage handeln, ob die Otitoidea im ganzen genommen vielleicht in einem Schwestergruppenverhältnis zu den genannten Familien stehen. Zu den Otitoidea selbst gehört sicherlich keine von diesen.

Zu den Otitoidea, an deren Monophylie meines Erachtens nicht zu zweifeln ist, gehören nach meiner Überzeugung nur die folgenden Gruppen:

Pyrgotidae	Tachiniscidae	Trypetidae
Platystomidae	Richardiidae	Pterocallinae
Otitinae	Euxestinae	Ulidiinae

Die Phytalmyiidae, die von manchen Autoren noch genannt werden, sind keine einheitliche Gruppe, sie gehören teils zu den Trypetidae, teils zu den Platystomidae (siehe HENNIG 1940). Für die übrigen Gruppen ist es zunächst gleichgültig, welchen Rang man ihnen zuteilen will. Es sind hier die Gruppen aufgeführt, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als monophyletische Gruppen angesehen werden können, wobei allerdings die Möglichkeit offen bleibt, daß einzelne Gattungen, die herkömmlicherweise zu der einen oder anderen der genannten Gruppen gestellt werden, in Wirklichkeit zu einer anderen gehören mögen. Die Abgrenzung der genannten Gruppen gegeneinander und noch mehr ihre Zusammenfassung zu Gruppen höheren Ranges ist noch Gegenstand erheblicher Meinungsverschiedenheiten. Besonders die amerikanischen Autoren unterscheiden häufig 2 Familien: Trypetidae und Otitidae. Meines Erachtens ist das eine Einteilung nach der diagnostischen Bequemlichkeit, aber nicht ein System, in dem die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse zutreffend zum Ausdruck gebracht werden.

Für die Deutung der Verwandtschaftsverhältnisse ist nach meiner Ansicht die Analzelle besonders wichtig (Fig. 92—98.)

Bei den Otitoidea gibt es neben Gruppen, bei denen die Analzelle in einen Zipfel von verschiedener Länge ausgezogen ist (Fig. 94, 95, 97) auch Gruppen, bei denen keine Spur eines solchen Zipfels vorhanden ist (Fig. 92, 93, 96). Die Frage ist nur, welches der ursprüngliche Zustand ist. Es wäre denkbar, daß die Gruppen, bei denen die Analzelle nicht in einen Zipfel ausgezogen ist, diesen sekundär verloren haben. Dafür könnte die Tatsache sprechen, daß die Analzelle ursprünglich ja dadurch entstanden ist, daß die beiden Längsadern cu_{1b} und $1a$ von der Mündung her miteinander verschmolzen sind. Formen mit verschieden langen Zipfeln der Analzelle könnten dann als Zwischenstadien fortschreitender Verschmelzung der beiden Adern cu_{1b} und $1a$ interpretiert werden. Das Entstadium würden dann Formen mit einfacher Analzelle ohne Zipfel repräsentieren.

Ich halte die umgekehrte Entwicklung für wahrscheinlicher. Nach meiner Ansicht, die ich oben genauer begründet habe (S. 531) ist der Analzellen-Zipfel bei den Otitoidea eine sekundäre, also apomorphe Bildung, die durch Aufplatzen der ja von Haus aus doppelten Analader ($cu_{1b} + 1a$) infolge Dehnung des Axillarfeldes entstanden ist.

Wenn diese Annahme richtig ist, dann wäre die zipfellose Analzelle der Platystomidae und Richardiidae als plesiomorph anzusehen, während Formen mit langem Zipfel als Endstadien gelten müßten. Diese Annahme braucht die Möglichkeit durchaus nicht auszuschließen, daß die Analzelle bei den Otitidae in einigen Fällen ihren Zipfel sekundär verloren hat. Das scheint z. B. für *Eumecosomyia* sicher zuzutreffen (Fig. 98 F). Gewissen Beobachtungen bei Euxestinae (Fig. 98 D, E) scheinen die Vermutung nahe-zulegen, daß dies auf eine neuerliche Verschmälerung des Axillarfeldes zurückzuführen ist.

Wenn diese Vorstellungen in den Grundzügen richtig sind, dann könnte man annehmen, daß die Teilgruppen der Otitidae, deren Analzelle in einen

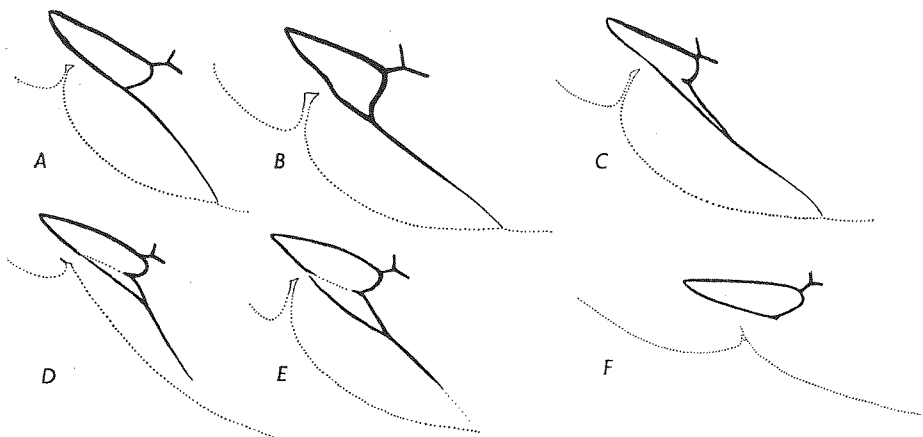


Fig. 98. Analzellen des Flügels verschiedener Otitidae. A: *Rivellia alini* Enderl. (Platystomidae); B: *Tetanops sintenisi* Beck. (Otitidae); C: *Myennis octopunctata* Coq. (Otitidae); D: Euxestinae, Gen. spec.; E: Euxestinae, Gen. spec.; F: *Eumecosomyia gracilis* Coq. (Euxestinae)

Zipfel ausläuft (mit Einschluß derjenigen, die diesen Zipfel aller Wahrscheinlichkeit nach sekundär verloren haben wie *Eumecosomyia* und einige andere), eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden, denn der Analzellenzipfel wäre ein apomorphes Merkmal. Es sind dies die Pyrgotidae, Tachiniscidae, Trypetidae, Pterocallinae, Otitinae, Euxestinae und Ulidiinae. Die beiden einzigen Gruppen, bei denen die Analzelle keinen Zipfel besitzt, und bei denen auch keinerlei Anzeichen dafür vorliegen, daß dieser Zipfel etwa sekundär verloren gegangen wäre, sind die Platystomidae und Richardiidae. Beide Gruppen sind, je für sich genommen, wahrscheinlich monophyletisch. Für die Platystomidae spricht dafür wahrscheinlich die ganz eigenartige, spindelförmige Glans des Aedeagus. Die Surstyli (Paralobi) scheinen bei dieser Gruppe unbeweglich mit dem Hypopygium verbunden zu sein. Außerdem scheinen bei den Platystomidae Ozellar- und Postvertikalborsten reduziert zu sein. Es scheint, daß sie nur bei *Rivellia* vorhanden sind. Aber

auch da sind sie nur kurz und schwach ausgebildet (meine Angabe in LINDNER 1945, daß bei *Rivellia oc* und *pot* fehlen, ist aber falsch). Plesiomorph sind die Platystomidae darin, daß die Costa an der Mündung von *sc* nicht unterbrochen ist (Fig. 92). Dagegen scheint stets eine Costabruchstelle in der Nähe der Humeralquerader vorhanden zu sein. Das ist nicht uninteressant, weil bei den meisten Familien der Schizophora die proximale Costabruchstelle erst nach der distalen auftritt. Jedenfalls sind die Platystomidae sehr wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe. Das gilt aber nur, wenn man die Myrmecomysiinae ausscheidet (siehe HENNIG 1945). Auch *Acrostictella* gehört nicht zu den Platystomidae, sondern wahrscheinlich zu den Euxestinae. *Psaeoptera* dürfte mit *Homalocephala* verwandt sein und

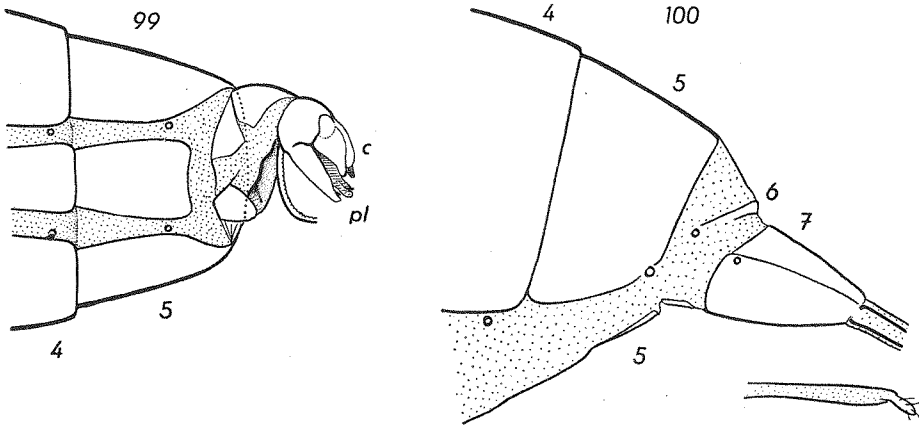


Fig. 99. Männliches Postabdomen von *Plagiostenopterina aenea* Wied. (Platystomidae)
 Fig. 100. Weibliches Postabdomen von *Plagiostenopterina aenea* Wied. (Platystomidae)

ebenfalls nicht zu den Platystomidae gehören. Ebenso ist wohl *Loriomyia* (Neuguinea) auszuschneiden.

Die Gattung *Dichromyia* gehört sicherlich überhaupt nicht zu den Otitoidea. Dagegen dürfte *Bromophila* wirklich zu den Platystomidae gehören, wie ja auch HENDEL (1914) annimmt.

Eine monophyletische Gruppe bilden wohl auch die Richardiidae. Bei ihnen ist die Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen, während eine proximale Costabruchstelle, in der Nähe der Humeralquerader anscheinend stets fehlt. Leider ist es bisher nicht möglich, die Schwestergruppe der Richardiidae zu nennen. Die einfache Analzelle bietet keinen Anhaltspunkt. Die Richardiidae stimmen in diesem Merkmal zwar nur mit den Platystomidae überein. Wenn das aber, wie oben angenommen wurde, ein plesiomorphes Merkmal ist, dann kann darauf nicht die Annahme phylogenetischer Verwandtschaft begründet werden.

Schwer sind auch die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Teilgruppe der Otitoidea zu klären, deren Analzelle einen Zipfel besitzt.

Eine monophyletische Gruppe sind sicherlich die Pyrgotidae, deren Larven, soweit bekannt, bei Scarabaeidae parasitieren. Leider ist gerade die Lebensweise der ursprünglichsten Gattungen (*Toxura* und Verwandte, *Teretrura* und Verwandte) nicht bekannt. Leider ist auch die systematische Struktur gerade dieser interessanten Familie, die auch interessante Verbreitungsverhältnisse zeigt, sehr ungenügend bekannt. Die auch von ACZÉL (1956) übernommene Einteilung KEISERS in die 3 Unterfamilien Toxurinae, Pyrgotinae, Lochmostyliinae gibt sicherlich ein verzerrtes Bild von den tatsächlichen phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnissen. Sie mag diagnostisch bequem sein, ihre Begründung entspricht jedoch nicht den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik.

Auch die Trypetidae sind wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe. Der Besitz unterer Frontorbitalborsten (*ori*) ist wahrscheinlich ein apomorphes Merkmal. Man kann die stufenweise Herausbildung solcher unteren Frontorbitalborsten auch bei anderen Gruppen der Otitoidea (z. B. Euxestinae, Fig. 89), auch Pterocallinae, z. B. *Xanthacrona*) verfolgen. Die Ausbildung der Subcosta, die, wie oft angegeben wird, bei den Trypetidae unter der Costabruchstelle abbrechen und mit der Costabruchstelle durch eine rechtwinkelig zu ihr verlaufende Falte verbunden sein soll, gehört dagegen nicht zum Grundplan der Trypetidae: Bei *Phytalmia* ist eine normal verlaufende Subcosta vorhanden (Fig. 96). Die proximale Costabruchstelle (nahe der Humeralquerader) ist (ebenso wie die distale) bei den Trypetidae wie bei den Pyrgotidae anscheinend stets wenigstens schwach ausgebildet vorhanden.

Mit den Trypetidae stimmen die Tachiniscidae im Besitze wohl ausgebildeter *ori* überein (Fig. 90). Die Gruppe ist außerdem durch den Besitz einer langen und kräftigen Vibrisse ausgezeichnet. Das scheint bei den Otitoidea (wie bei den Cypselosomatidae unter den Micropezoidea?) ebenfalls ein apomorphes Merkmal zu sein. Mir ist nur die neotropische *Tachinisca coeruleiventris* Kert. aus eigener Anschauung bekannt. Nach MALLOCHS Beschreibung scheint die aethiopische *Tachiniscidia africana* Mall. mit ihr tatsächlich nahe verwandt zu sein. Ob das auch für die aethiopischen Gattungen *Anthophasia* und *Bibundia* gilt, ist weniger sicher. Im Hinblick auf den sehr interessanten Verbreitungstypus der Tachiniscidae wäre die Entscheidung der Frage, ob es sich bei ihnen wirklich um eine monophyletische Gruppe handelt, sehr wichtig.

Am schwersten zu beurteilen sind die Verwandtschaftsbeziehungen der Otitinae, Pterocallinae, Euxestinae und Ulidiinae. Hier gibt es Formen mit verschiedener Ausbildungsform der Analzelle und der Costa (von anderen Merkmalen abgesehen). Neben Gattungen, denen Costabruchstellen völlig fehlen (z. B. *Myennis*, Fig. 94, *Seioptera*, Ulidiinae) gibt es solche mit 1 oder 2 Costabruchstellen. Bei der Gattung *Dorycera* scheint es Arten mit distaler Costabruchstelle wie auch Arten ohne solche zu geben. Bei der Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen dürfte sich die klarste Fragestellung er-

geben, wenn man von den neotropischen Formen ausgeht. Es scheint ziemlich sicher, daß die Euxestinae (einschließlich der „Chaetopsidae“ CRAMPTONS) und die Pterocallinae wirklich 2 monophyletische Gruppen sind, die ihr Hauptverbreitungsgebiet in der neotropischen Region haben. Es gilt nun, deren jeweilige Schwestergruppe unter den altweltlichen Formen zu suchen. Es besteht einige Wahrscheinlichkeit, daß dies für die Euxestinae die Ulidiinae, für die Pterocallinae die Otitinae sind. Aber erstens ist die Abgrenzung der Ulidiinae und der Otitinae umstritten, und zweitens besteht die Möglichkeit, daß nicht die Otitinae oder die Ulidiinae in ihrer Gesamtheit die gesuchten Schwestergruppen sind. Hier müssen also weitere Untersuchungen einsetzen.

Aus alledem geht wohl deutlich hervor, daß für die Aufklärung der systematischen Struktur der Otitioidea nicht die Suche nach neuen diagnostischen Merkmalen vordringlich ist. Wichtig wäre zunächst, von möglichst vielen Merkmalen genau zu wissen, in welcher Richtung sie sich in den einzelnen Teilgruppen entwickelt haben. Die Untersuchungen müßten dabei von den mit einiger Sicherheit als monophyletisch zu erkennenden Gruppen (wie Platystomidae, Richardiidae, Pyrgotidae, Trypetidae, Euxestinae) ausgehen. Wenn deren Grundplan für eine hinreichend große Zahl von Merkmalen bekannt sein wird, erst dann werden die Voraussetzungen für die Erörterung der zwischen den Gruppen bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen gegeben sein.

4. Sciomyzoidea

Auch für diese Gruppe gilt, ebenso wie für die Nothyboidea, daß es zur Zeit unmöglich ist, einen Beweis dafür zu liefern, daß es sich wirklich um eine monophyletische Gruppe handelt. Die Zusammenfassung der in dieser Gruppe vereinigten Familien beruht genau auf den gleichen Überlegungen, die schon bei den Nothyboidea (S. 563) angestellt wurden.

Was die Auffassungen anderer Autoren anbelangt, so entsprechen die „Sciomyzoidea“ bei HENDEL (1916) am besten den Sciomyzoidea der vorliegenden Arbeit. Der einzige Unterschied besteht darin, daß HENDEL die Sepsidae nicht mit einschließt, sondern in eine Gruppe anderer Familien stellt. Hier stimme ich mehr mit CRAMPTON (1944b) überein, der die Sepsidae mit den Sciomyzidae s. l. in einer Gruppe „Tetanoceroidae“ vereinigt. Die Sciomyzoidea

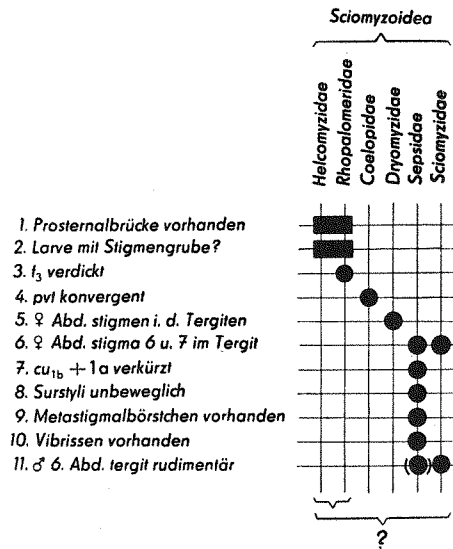


Fig. 101. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sciomyzoidea

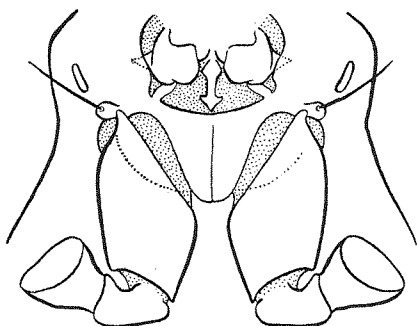
der vorliegenden Arbeit entsprechenden „Dryomyzoidea“ + „Tetanoceroidea“ CRAMPTONS, mit dem einzigen Unterschiede, daß CRAMPTON die Coelopidae nicht in eine dieser beiden Gruppen, sondern zu den „Helomyzoidea“ stellt.

Familien Helcomyzidae¹⁾ und Rhopalomeridae

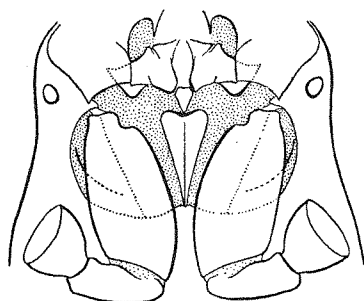
Diese beiden Familien sind, soweit bekannt, unter allen Schizophora durch den Besitz einer festen Chitinbrücke zwischen Propleura und Prosternum (Fig. 102, 104) ausgezeichnet. Das ist wohl ein eindeutig apomorphes Merkmal, das sehr für die nahe Verwandtschaft (die Zugehörigkeit beider zu einer monophyletischen Gruppe) spricht.

Es scheint auch, daß die beiden Familien in der Lage der Hinterstigmen der Larven (bzw. Puparien) am Grunde einer grubenartigen Vertiefung des Hinterleibsende ein synapomorphes Merkmal besitzen (vgl. HENNIG 1952,

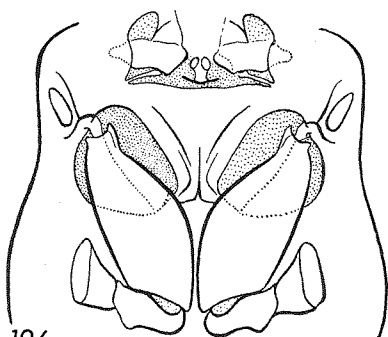
¹⁾ Die von SÉGUY zeitweilig zu den Helcomyzidae gestellte Gattung *Oestroparea* gehört zu den Milichiidae. Siehe dort.



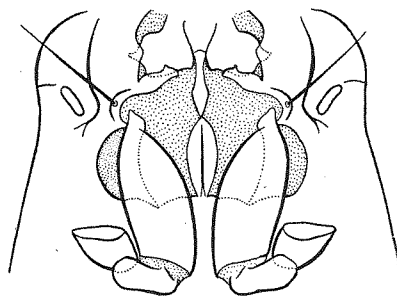
102



103



104



105

Fig. 102—105. Prothorax (ventral) von 102: *Helcomyza ustulata* Curtis (Helcomyzidae); 103: *Coelopa frigida* Fabr. (Coelopidae); 104: *Willistonella pleuropunctata* Wied. (Rhopalomeridae); 105: *Dryomyza flaveola* Fabr. (Dryomyzidae)

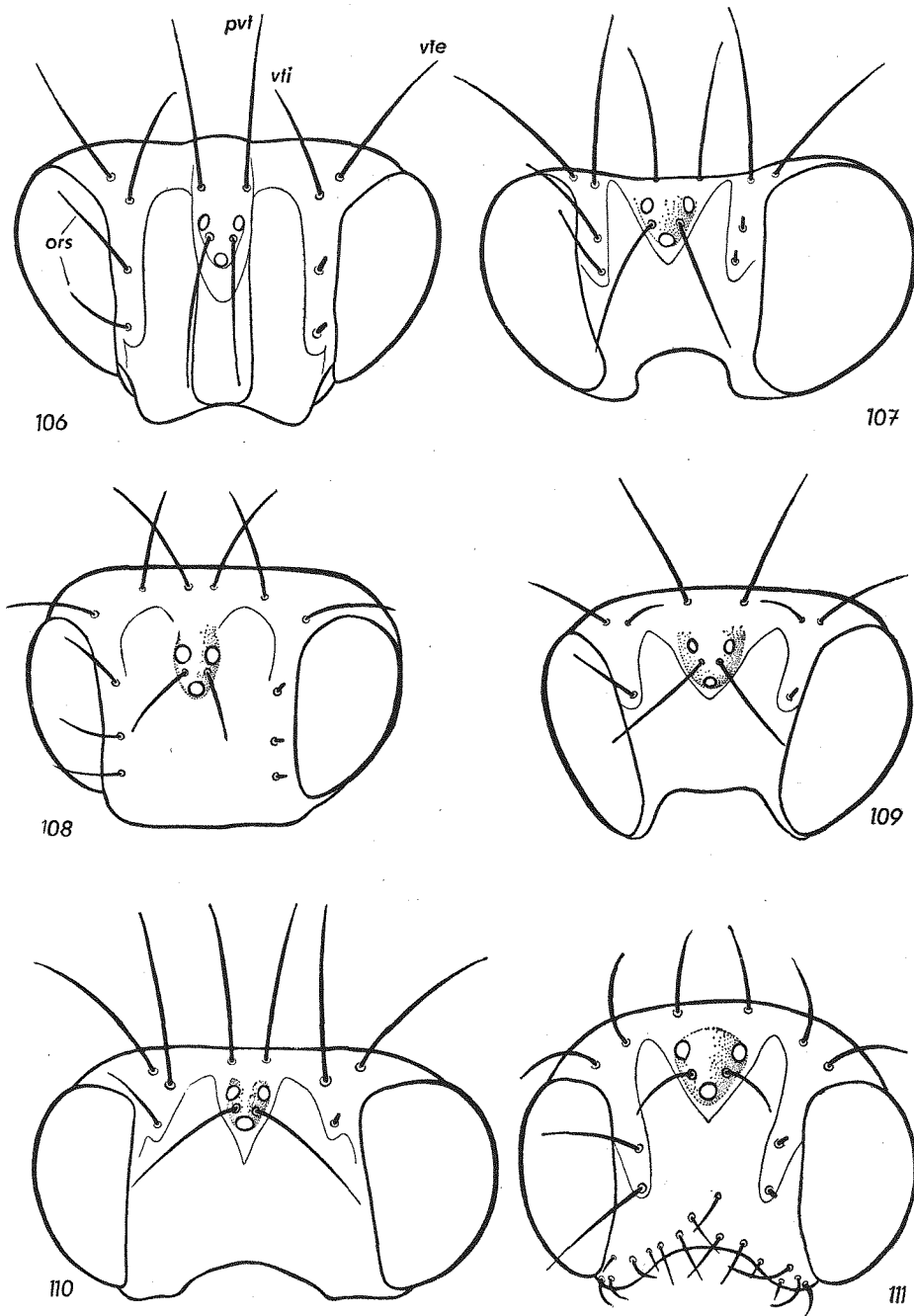


Fig. 106—111. Kopf von 106: *Limnia unguicornis* Scop. (Sciomyzidae); 107: *Sciomyza scutellaris* Ros. (Sciomyzidae); 108: *Orygma luctuosum* Meig. (Sepsidae); 109: *Saltella sphondylii* Schrank (Sepsidae); 110: *Dryomyza flaveola* Fabr. (Dryomyzidae); 111: *Coelopa* (*Fucomyia*) *frigida* Fabr. (Coelopidae)

p. 246). Darüber ist aber bisher doch viel zu wenig bekannt, als daß man sicher mit diesem Merkmal rechnen könnte.

Unklar bleibt auch, ob der Besitz von nur 2 Spermatheken als synapomorphe Übereinstimmung gewertet werden darf.

Die Rhopalomeridae scheinen durch die verdickten Hinterschenkel als monophyletische Gruppe gut begründet. Das gilt allerdings nur für die Rhopalomeridae im engeren Sinne. Die Rhinotoridae, die früher meist mit den Rhopalomeridae in einer Familie vereinigt wurden, gehören in einen ganz anderen Verwandtenkreis (siehe S. 631). HENDEL hatte schon 1916 beide Gruppen als verschiedene Familien angesehen und in seinem System weit getrennt. Warum er sie später wieder in einer Familie zusammenfaßte, ist mir unbekannt.

Die Helcomyzidae lassen sich viel schwerer als monophyletische Gruppe erweisen. Bisher ist mir kein Merkmal bekannt, auf das sich ein solcher Beweis stützen könnte. Ich halte es trotzdem für wahrscheinlich, daß sie ebenso wie die Rhopalomeridae eine monophyletische Gruppe, und zwar deren Schwestergruppe sind. Zwischen den beiden Familien besteht ein deutliches geographisches Vikarianzverhältnis, insofern, als die Helcomyzidae holarktisch-amphiotisch, die Rhopalomeridae ausschließlich neotropisch verbreitet sind.

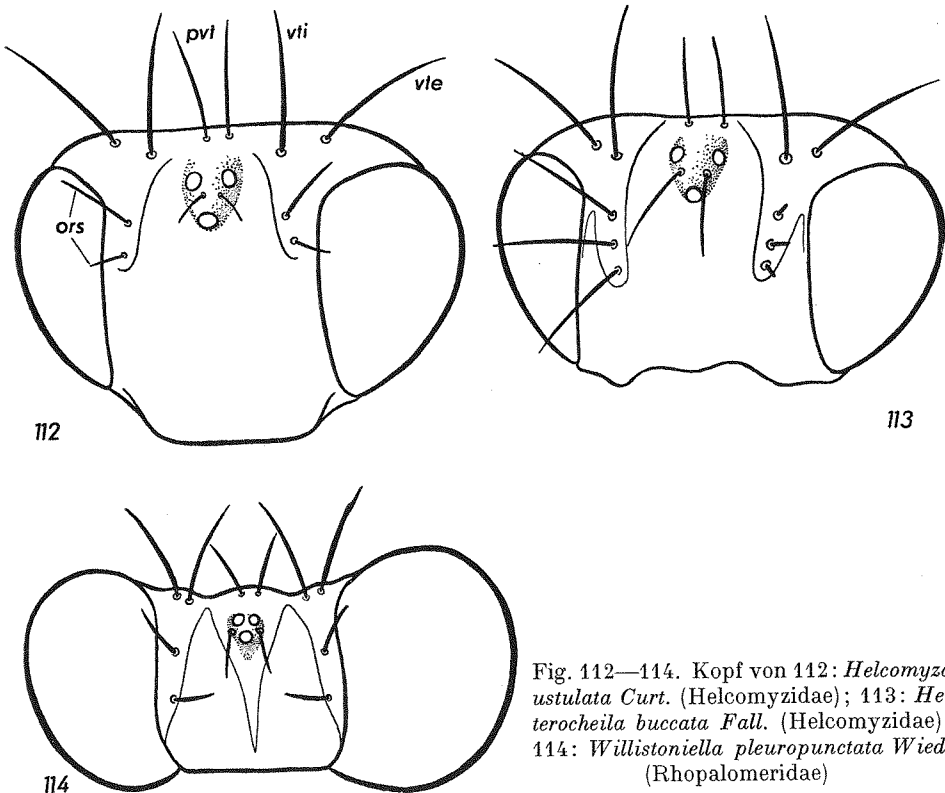


Fig. 112—114. Kopf von 112: *Helcomyza ustulata* Curt. (Helcomyzidae); 113: *Heterocheila buccata* Fall. (Helcomyzidae); 114: *Willistoniella pleuropunctata* Wied. (Rhopalomeridae)

In den meisten Merkmalen ihres Grundplanes sind die Helcomyzidae-Rhopalomeridae ausgesprochen plesiomorph:

Costa nicht unterbrochen (Fig. 121—123).

Subcosta vollständig (Fig. 112—114).

Postvertikalborsten divergent (Fig. 121—123).

Vibrissen fehlen.

Analader ($cu_{1b} + 1a$) bis zum Flügelrande ausgebildet (Fig. 121—123).

Weibliches Legrohr sehr ursprünglich gebaut: mit vollständiger Stigmengarnitur und Lage der Stigmen in der Pleuralmembran zwischen Tergiten und Sterniten (Fig. 135—136).

Männliches Postabdomen mit freiem 6. Tergit und freien Surstyli (Paralobi) (Fig. 132—133).

Familie Coelopidae¹⁾

HENDEL, der noch 1916 die Coelopidae in die Nähe der Sciomyzoidea gestellt hatte, trennt sie später (1922 und 1936/37 in KÜKENTHAL-KRUMBACH) von diesen und stellt sie zu den Helomyzoidea. Dasselbe tut CRAMP-
TON (1944b). MALLOCH (1933) nimmt dagegen Verwandtschaftsbeziehungen zu den Sphaeroceridae (Borboridae) an. Meiner Ansicht nach lassen sich weder für die eine noch für die andere Ansicht Beweise beibringen. Beweise wurden auch von den genannten Autoren nicht geliefert. Vibrissen, wie den Heleomyzidae und den Borboridae, kann man den Coelopidae wohl nicht zuschreiben. Für HENDEL scheint vor allem die Konvergenz der Postvertikalborsten maßgebend für die Zuordnung zu den Helomyzoidea gewesen sein zu. Aber auch dieser Beweis ist, wie sogleich gezeigt werden soll, nicht stichhaltig. In den meisten Merkmalen sind die Coelopidae plesiomorph. Die ganze Liste der bei den Helcomyzidae-Rhopalomeridae (S. 585) angeführten plesiomorphen Merkmale hat auch für die Coelopidae Gültigkeit. Da Symplesiomorphie aber die Annahme näherer Verwandtschaft nicht begründen kann, ergibt sich daraus auch kein Beweis für die Verwandtschaft mit den Helcomyzidae-Rhopalomeridae. Es ist auch mir unmöglich, einen wirklichen Beweis für die Zugehörigkeit der Coelopidae zu den Sciomyzoidea vorzulegen. Meine Annahme einer verhältnismäßig nahen Verwandtschaft mit den Helcomyzidae (bzw. der Gruppe Helcomyzidae — Rhopalomeridae) gründet sich vor allem auf die Tatsache, daß es sehr schwer sein kann, Coelopidae und Helcomyzidae richtig zu unterscheiden, wenn man das Vorhandensein (Helcomyzidae) bzw. Fehlen (Coelopidae) der Prosternalbrücke nicht beachtet. So sind auch bis in die neueste Zeit z. B. die Gattungen der subantarktischen Gebiete den beiden Familien kaum jemals richtig zugeordnet worden. Früher (in LINDNER 1937) habe ich die Gattung *Malacomysia* wegen ihrer Ähnlichkeit mit *Heterocheila* zu den Helcomyzidae gestellt. Das war falsch und ist von mir später (1948) berichtigt worden.

¹⁾ Die von SÉGUY zuerst (1933) bei den Coelopidae beschriebene, später zu den Helcomyzidae gestellte Gattung *Oestroparea* gehört zu den Milichiidae. Siehe dort.

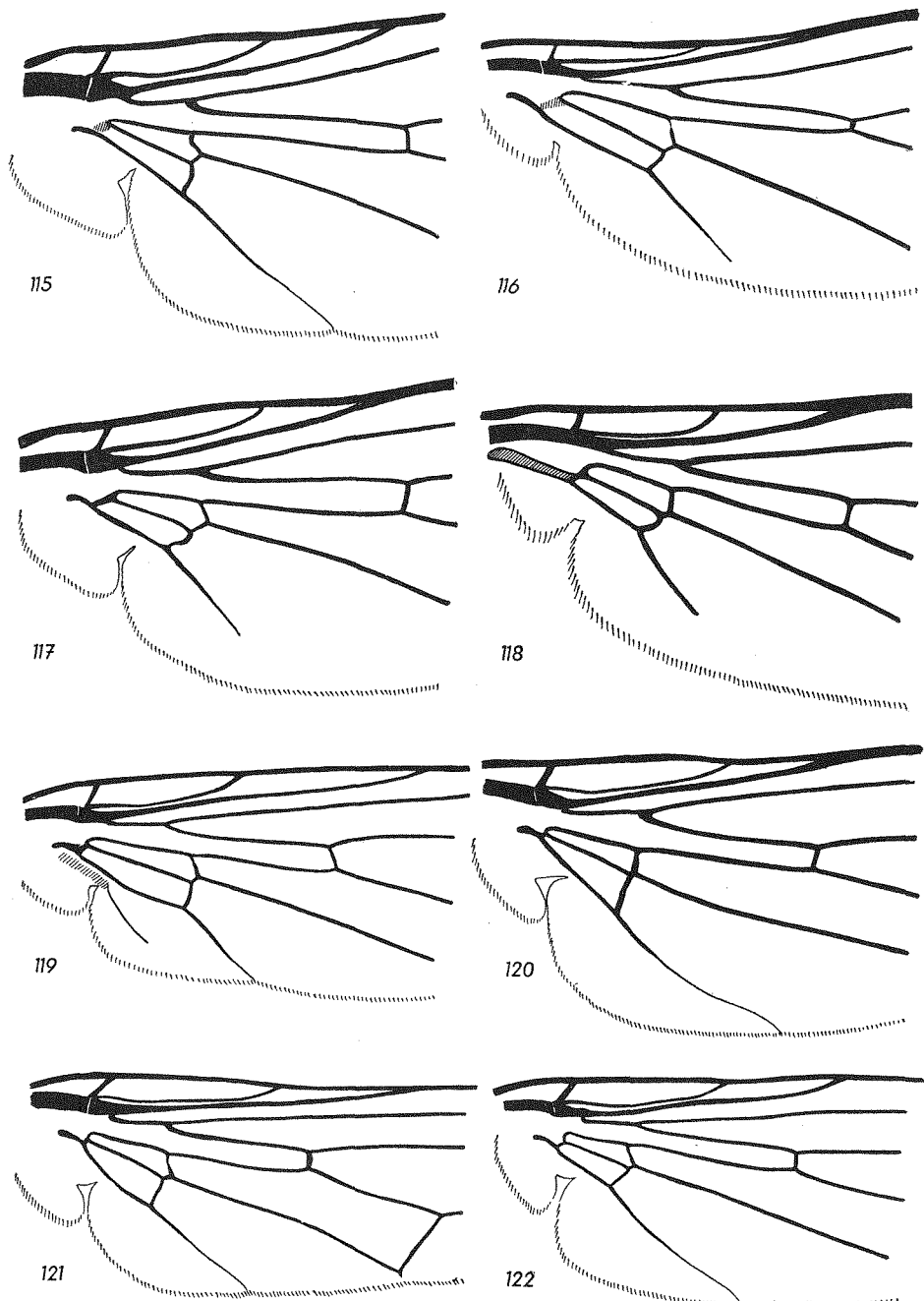


Fig. 115—122. Flügel von 115: *Sciomyza dorsata* Zett. (Sciomyzidae); 116: *Tetanura pallidiventris* Fall. (Sciomyzidae); 117: *Orygma luctuosum* Meig. (Sepsidae); 118: *Themira superba* Hal. (Sepsidae); 119: *Dryomyza flaveola* Fabr. (Dryomyzidae); 120: *Coelopa* (*Fucomyia*) *frigida* Fabr. (Coelopidae); 121: *Helcomyza ustulata* Curt. (Helcomyzidae); 122: *Heterocheila buccata* Fall. (Helcomyzidae); 123: *Willistoniella pleuropunctata* Wied. (Rhopalomeridae)

Aber die in meiner früheren Arbeit enthaltenen Angaben über die Merkmale, in denen die beiden Familien übereinstimmen, können doch nach wie vor den sehr geringen morphologischen Abstand zwischen den genannten Gruppen illustrieren.

Von den Helcomyzidae-Rhopalomeridae unterscheiden sich die Coelopidae (abgesehen vom Fehlen der Prosternalbrücke) durch den Besitz von 3 Spermatheken. Das ist wahrscheinlich ein plesiomorphes Merkmal, in dem die Coelopidae mit den Dryomyzidae übereinstimmen. Gegen die Zugehörigkeit zu den Sciomyzoidea kann dieses Merkmal jedenfalls nicht angeführt werden.

Dafür, daß die Coelopidae eine monophyletische Gruppe sind, spricht die Konvergenz ihrer Postvertikalborsten (Fig. 111). Das gilt freilich nur dann, wenn man zugleich andere Merkmale ihres Habitus und der Kopfbildung,

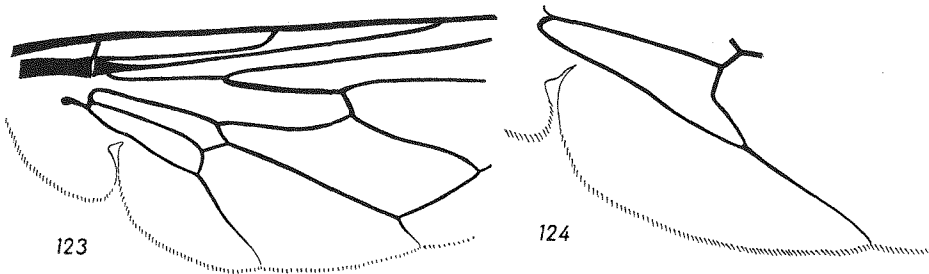
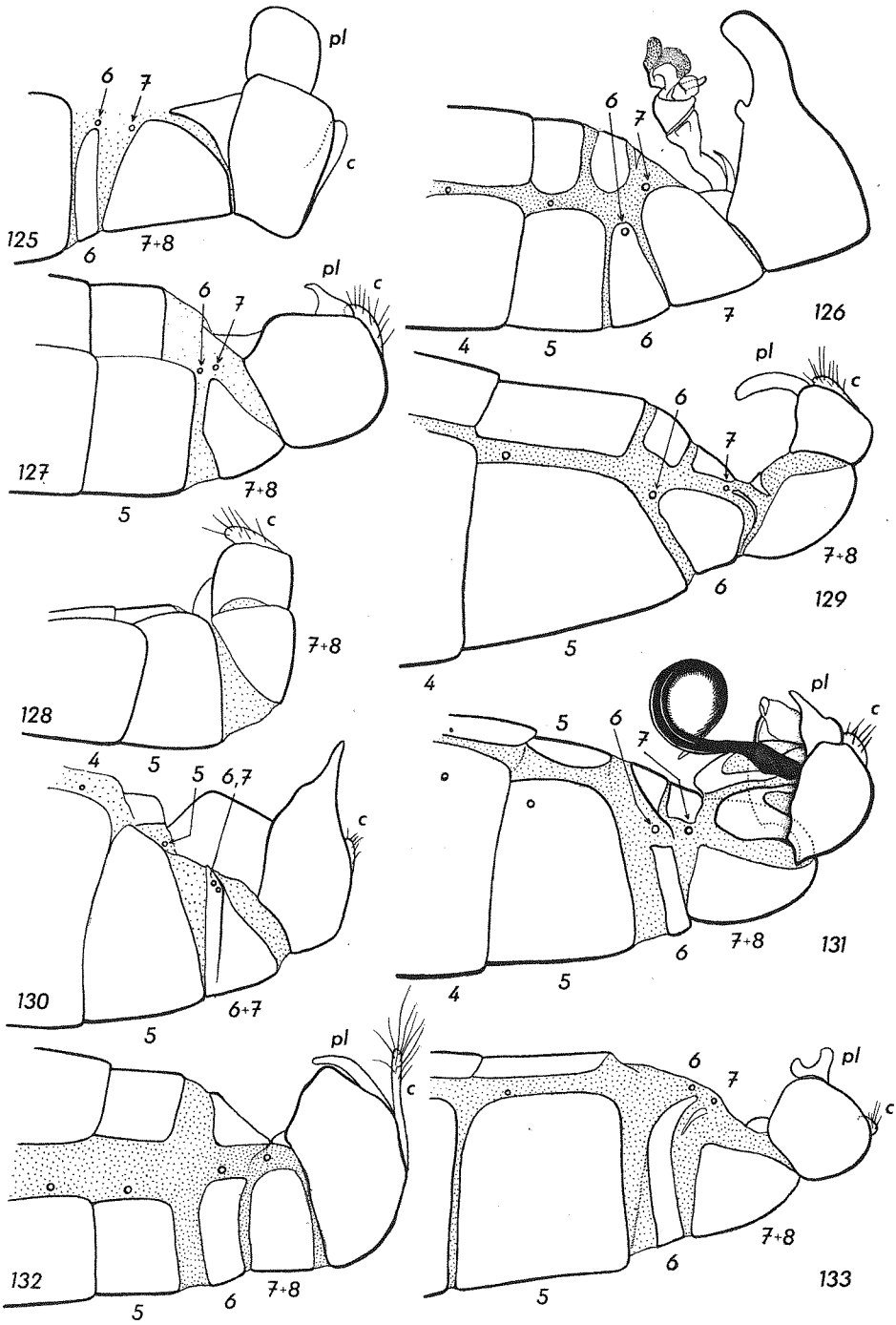


Fig. 123. Flügel von *Willistoniella pleuropunctata* Wied. (Rhopalomeridae)

Fig. 124. Analzelle von *Salticella fasciata* Meig. (Sciomyzidae)

die sich weniger leicht fassen lassen, mit in Betracht zieht, denn auch die Konvergenz der Postvertikalborsten, als Merkmal für sich genommen, trennt die Coelopidae keineswegs scharf von den Helcomyzidae: Bei *Heterocheila buccata* Fall. (Fig. 113) und einer wahrscheinlich neuen Art der Gattung *Paractora* (Helcomyzidae) im Deutschen Entomologischen Institut sind die *pvt* parallel bis konvergent und unterscheiden sich kaum von denen von *Coelopa* (*Fucomyia*) *frigida* Fabr. Es gibt nicht den geringsten Grund für die Annahme, daß bei Helcomyzidae und Coelopidae verschiedene Borstengruppen (etwa *poc* und *occi* im Sinne HENDELS) als *pvt* ausgebildet wären. Die *pvt* beider Gruppen sind vielmehr sicherlich homolog. Bei den Coelopidae (und teilweise schon bei den Helcomyzidae) dürfte nur eine geringfügige Richtungsänderung der ursprünglich divergierenden *pvt* eingetreten sein, bedingt vielleicht durch die Verbreiterung des Kopfes und Abplattung des Hinterkopfes bei den Coelopidae (Fig. 111). Es wäre dies ein Parallellfall zur Richtungsänderung der *pvt* bei den Neriidae (vgl. unter Micropezoidea, S. 556—557).

Am monophyletischen Charakter der Coelopidae zu zweifeln, besteht kein Grund. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe können aber noch nicht als endgültig geklärt gelten. Vielleicht wird eine genaue Unter-



suchung des Kopulationsapparates (der in offenbar apomorphen Merkmalen bei Coelopidae, Helcomyzidae und Dryomyzidae immerhin auffällig übereinstimmt, vgl. HENNIG 1937) hier weiterhelfen.

Familie Dryomyzidae

Die sehr artenarme Familie stimmt in den meisten Merkmalen ihres Grundplanes mit den Helcomyzidae-Rhopalomeridae und auch mit den Coelopidae überein:

Costa ohne Bruchstellen (Fig. 119).

Subcosta vollständig, Mündung entfernt von r_1 (Fig. 119).

Postvertikalborsten divergent (Fig. 110).

Vibrissen fehlen.

Analzelle groß, Analader bis zum Flügelrand entwickelt (Fig. 119).

Männliches Postabdomen mit freiem 6. Tergit und freiem Surstyli (Paralobi) (Fig. 131).

Das sind aber alles plesiomorphe Merkmale, die für die Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen keine Bedeutung haben. Von den Helcomyzidae (und Rhopalomeridae), mit denen sie bis in die neueste Zeit vereinigt wurden, unterscheiden sie sich durch das Fehlen der Prosternalbrücke (Fig. 105) und durch den Besitz von 3 Spermatheken. In beiden Merkmalen stimmen sie mit den Coelopidae überein. Auch diese Merkmale sind aber plesiomorphe Merkmale, die nicht die Annahme eines engeren Verwandtschaftsverhältnisses begründen können.

Apomorph ist bei den Dryomyzidae aber die Lage der Abdominalstigmen innerhalb der Tergite. Das gilt beim Weibchen für alle 7 Stigmen (Fig. 141, das 7. scheint aber bei *Dr. anilis* Fall. zu fehlen, Fig. 142), beim Männchen wenigstens für die 5 ersten Abdominalstigmen (Fig. 131). Dieses Merkmal beweist, daß die Dryomyzidae eine monophyletische Gruppe sind. Für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen leistet es aber keine Hilfe. Vielleicht ist aber die Tatsache nicht bedeutungslos, daß auch bei den Sciomyzidae und Sepsidae wenigstens die hinteren beiden Abdominalstigmen (bei *Orygma* sogar alle Abdominalstigmen) im Bereich der Tergite liegen. Es mag auch darauf hingewiesen werden, daß die Struktur des weiblichen Legrohres (Fig. 141) bei *Dryomyza* so genau mit der der Sepsidae (incl. *Orygma*, Fig. 139) übereinstimmt, wie sonst bei keiner anderen Familie der Schizophora. Für *Dr. anilis* Fall. gilt das allerdings nicht (Fig. 142). Eine moderne Revision der Familie gibt STEYSKAL (1957), der mit Recht nur 1 Gattung, *Dryomyza*, anerkennt.

Fig. 125—133. Männliches Postabdomen von 125: *Prosochaeta prima* Mall. (Sciomyzidae, Neuseeland), Sternite nicht gezeichnet, da nur 1 unzulängliches Präparat zur Verfügung stand; 126: *Orygma luctuosum* Meig. (Sepsidae); 127: *Sciomyza dorsata* Zett. (Sciomyzidae); 128: *Tetanura pallidiventrif* Fall. (Sciomyzidae); 129: *Coelopa (Fucomyia) frigida* Fabr. (Coelopidae); 130: *Sepsis orthocnemis* Frey (Sepsidae); 131: *Dryomyza flaveola* Fabr. (Dryomyzidae); 132: *Rhopalomera clavipes* Fabr. (Rhopalomeridae); 133: *Helcomyza ustulata* Curtis (Helcomyzidae)

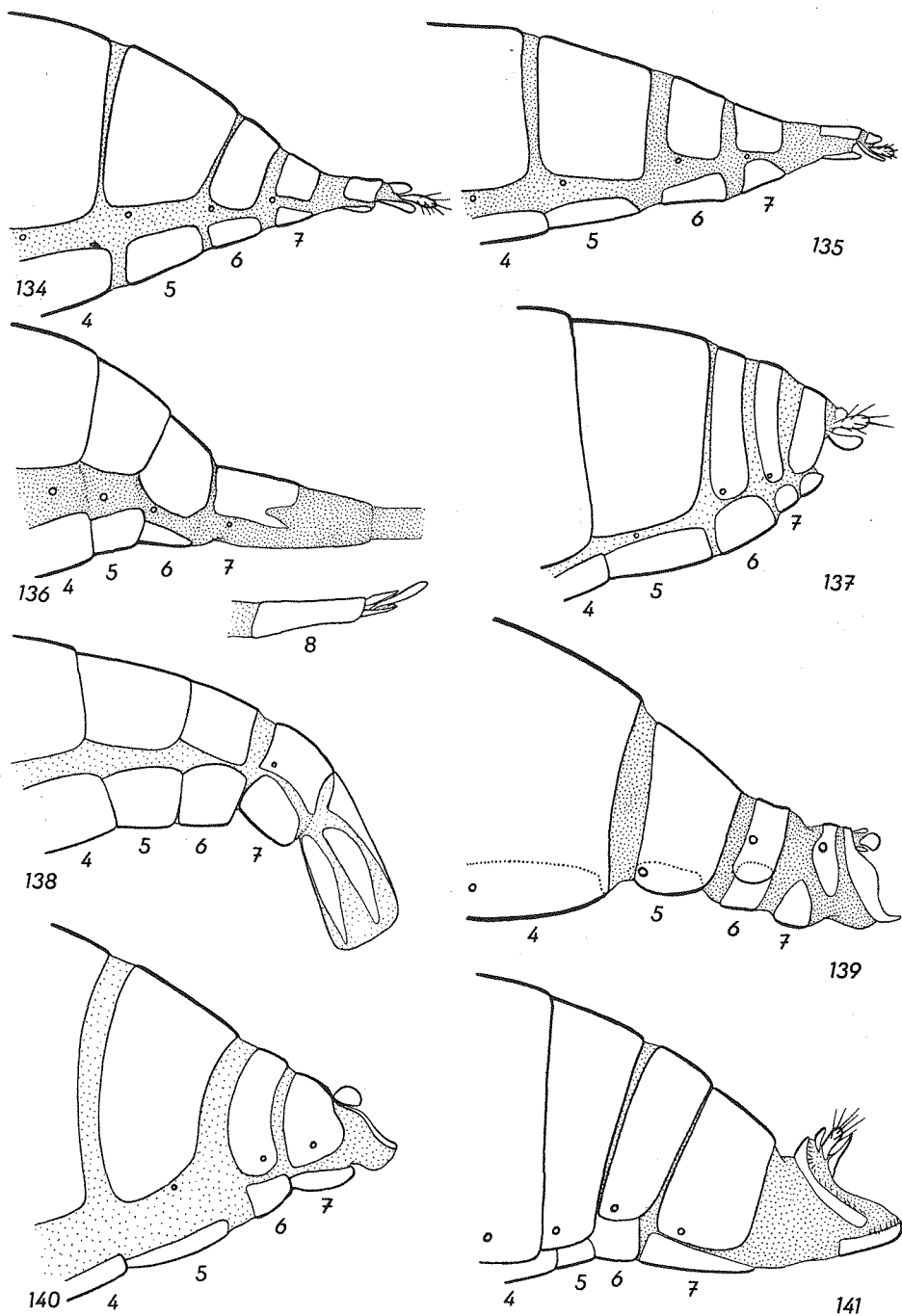


Fig. 134—141. Weibliches Postabdomen von 134: *Coelopa* (*Fucomyia*) *frigida* Fabr. (Coelopidae); 135: *Helcomyza* *ustulata* Curtis (Helcomyzidae); 136: *Willistoniella* *pleuropunctata* Wied. (Rhopalomeridae); 137: *Tetanocera* *elata* Fabr. (Sciomyzidae); 138: *Tetanura* *pallidiventris* Fall. (Sciomyzidae), Endabschnitt mit Cerci eingezogen; 139: *Orygmaluctuosum* Meig. (Sepsidae); 140: *Australosepsis* *tenella* de Meij. (Sepsidae); 141: *Dryomyza* *flaveola* Fabr. (Dryomyzidae)

Familie Sepsidae

Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Familie sind recht verschieden beurteilt worden. Oft wurden sie früher mit den Piophilidae vereinigt. Zwischen diesen beiden Familien bestehen aber meiner Ansicht nach bestimmt keine näheren Verwandtschaftsbeziehungen (siehe S. 601). HENDEL stellte in seinen verschiedenen Arbeiten die Sepsidae zwischen Familien, die meiner Ansicht nach keinerlei nähere Verwandtschaftsbeziehungen zueinander und zu den Sepsidae haben. Meines Wissens hat bisher nur CRAMPTON (1944b) eine engere Verwandtschaft zwischen den Sepsidae und den Sciomyzidae angenommen. Er faßt Sciomyzidae (= „Tetanoceridae“), Sepedonidae („possibly merely a subfamily of the Tetanoceratidae“) und Sepsidae in einer Superfamilie „Tetanoceratoidea“ zusammen, ohne allerdings für diese Maßnahme eine Begründung zu geben.

Als monophyletische Gruppe sind die Sepsidae durch die folgenden apomorphen Merkmale begründet:

1. Analader verkürzt, erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 117, 118).
2. Männliches Hypopygium ohne freibewegliche Surstyli (Fig. 126, 130).
3. Beim Weibchen wenigstens 6. und 7. Abdominalstigma im Tergit (Fig. 140).
4. Metastigmalbörstchen vorhanden.
5. Vibrissen vorhanden.

Zu den Sepsidae gehört auch die Gattung *Orygma*. Die vorstehend angeführten Merkmale sind alle auch bei *Orygma* vorhanden. Auch SABROSKY (1950) ist unabhängig von mir (1937, 1940) zu dieser Auffassung gekommen, die ich für gut begründet halte. Früher ist diese Gattung unbestritten zu den Coelopidae gestellt worden. Seinerzeit habe ich (1949) *Orygma* in die *Themira*-Gruppe der Sepsidae gestellt. Es besteht aber die Möglichkeit, daß die *Themira*-Gruppe, im Gegensatz zur *Sepsis*-Gruppe, eine auf Sympletiomorphie begründete Gruppenbildung ist. Möglicherweise ist *Orygma* als Schwestergruppe aller übrigen Sepsidae anzusehen. Das 6. Tergit des männlichen Postabdomens (Fig. 126) scheint bei ihr stärker ausgebildet zu sein als bei allen anderen Sepsidae, wenn es bei diesen überhaupt als freies Tergit vorhanden sein sollte, was mir noch nicht gesichert erscheint. *Orygma* würde dann zu den übrigen Sepsidae etwa im selben Verhältnis stehen, wie *Centrioncus* zu den übrigen Diopsidae (siehe S. 565).

Die näheren Verwandtschaftsbeziehungen der Sepsidae sind nicht so leicht anzugeben. Mit den Sciomyzidae stimmen sie darin überein, daß beim Weibchen 6. und 7. Abdominalstigma im Tergit liegen. Allerdings ist dieses Merkmal bisher bei viel zu wenigen Formen untersucht, als daß man allzuviel darauf geben könnte. Vielleicht ist auch der Besitz von 2 Spermatheken bei beiden Gruppen nicht ganz bedeutungslos. Übereinstimmend ist auch die Tendenz zur Rückbildung des 6. Tergites, das im männlichen Postabdomen nur bei ganz wenigen Sepsidae und Sciomyzidae vorhanden zu sein scheint.

Die Rückbildung frei beweglicher Surstyli und Rückzug der Analader vom Flügelrande kommt bei den Sciomyzidae auch häufig vor.

Nicht ohne Bedeutung ist vielleicht auch die Tatsache, daß der Aedeagus bei den Sepsidae und bei den Sciomyzidae (immer?) nicht schlauchförmig ist, wie bei den Dryomyzidae, Helcomyzidae und Coelopidae. Auch dieses Merkmal ist bisher noch zu undurchsichtig. Auf jeden Fall werden genauere Untersuchungen die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen Sepsidae und Sciomyzidae erst noch bestätigen müssen.

Für die Zugehörigkeit der Coelopidae zum Verwandtenkreis der Sciomyzoidea spricht es vielleicht, daß die Sepsidengattung *Orygma* so lange zu den

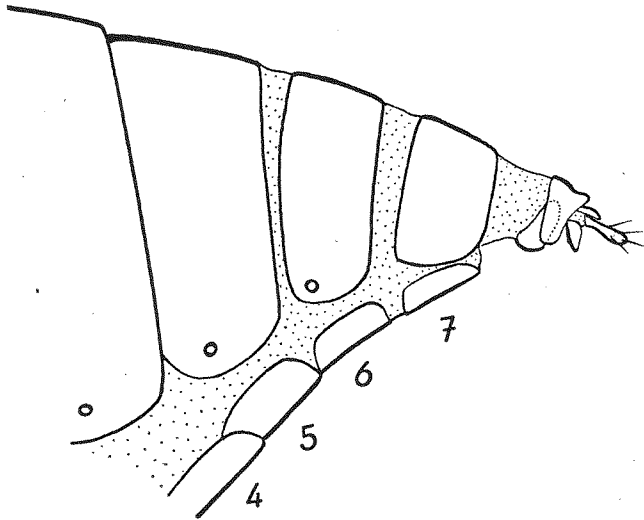


Fig. 142: Weibliches Postabdomen von *Dryomyza anilis* Fall. (Dryomyzidae)

Coelopidae gestellt wurde, wenn die Ähnlichkeit zum größten Teile auch zweifellos auf Konvergenz, bedingt durch die ähnliche Lebensweise, beruht. Familie Sciomyzidae

Die Sciomyzidae gelten allgemein als Gruppe, die in ihren morphologischen Merkmalen dem Grundplane der Schizophora besonders nahe steht. Das gilt zweifellos für viele Merkmale:

Die Kürze der Frontalnaht (Fig. 5).

Fehlen der Costa-Bruchstellen (Fig. 115—116).

Vollständige Ausbildung der Subcosta (Fig. 115—116).

Vollständige Analader, die den Flügelrand erreicht (Fig. 115—116).

Divergenz der Postvertikalborsten (Fig. 106—107).

Vollständigkeit der Kopfborstung (Fig. 106—107), vielleicht auch überhaupt die Stirnbildung.

Fehlen der Vibrissen (Fig. 5).

Das sind aber alles plesiomorphe Merkmale, von denen die meisten auch bei anderen Familien vorkommen, die also weder genügen, um die Sciomyzidae als monophyletische Gruppe zu erweisen, noch Aufschluß über die Verwandtschaftsbeziehungen zu geben.

Apomorphe Merkmale sind schwer zu finden. Es ist möglich, daß bei den Larven solche vorhanden sind. Aber bisher sind leider viel zu wenig Larven bekannt.

Das 6. und 7. Abdominalstigma der Weibchen scheint stets in den Tergiten zu liegen (Fig. 137, 138). Auch da liegen aber viel zu wenig Untersuchungen vor. Außerdem teilen die Sciomyzidae dieses Merkmal mit den Sepsidae. Beim Männchen scheint fast immer das 6. Tergit zu fehlen (Fig. 128). Im Grundplan ist es aber offenbar vorhanden, da es z.B. bei *Prosochaeta* (Fig. 125) als freies Tergit erhalten ist. Aber auch hier ist es, verglichen mit dem 7. + 8. Tergit, nur schwach ausgebildet. In diesem Merkmal, wie im Besitz von nur 2 Spermatheken, stimmen die Sciomyzidae ebenfalls mit den Sepsidae überein.

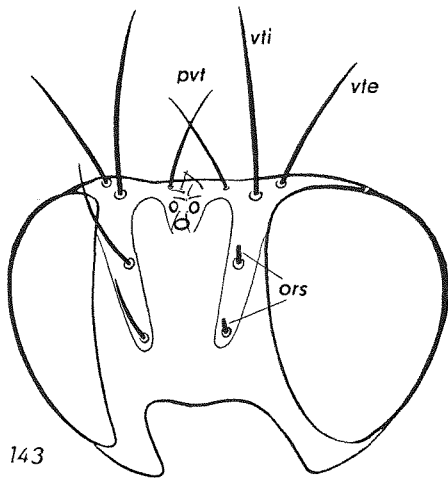
So leicht es sein mag, diagnostische Merkmale oder Merkmalskombinationen anzugeben, durch die sich die Sciomyzidae von anderen Familien unterscheiden, so schwer ist es also, Merkmale zu nennen, die sie als monophyletische Gruppe erweisen. Ein strengen Maßstäben gerecht werdender Beweis dafür liegt bisher nicht vor.

5. Lauxanioidea

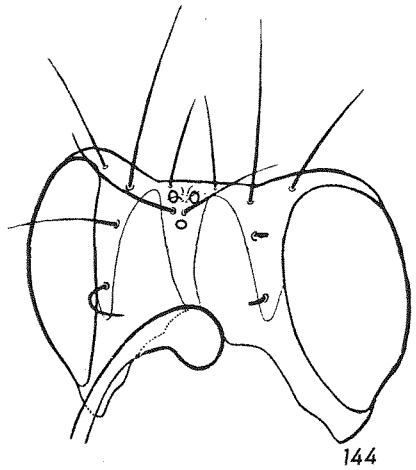
Das einzige mit Sicherheit als apomorph zu bezeichnende Merkmal, das bei allen in dieser Gruppe vereinigten Familien vorkommt, ist die verkürzte Analader ($cu_{7b} + 1a$), die den Flügelrand nicht erreicht.

Allerdings ist das ein Merkmal, das auch bei anderen Familiengruppen so häufig vorkommt, daß es allein nicht genügen könnte, die Lauxanioidea als monophyletische Gruppe zu erweisen. Es läßt sich aber nachweisen, daß bei allen anderen Schizophorengruppen, die als Verwandte der Lauxanioidea in Frage kommen könnten, (von einigen wenigen artenarmen Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen abgesehen) die Analader im Grundplan unverkürzt ist und den Flügelrand erreicht. Bei allen diesen Gruppen ist die Verkürzung der Analader durch Konvergenz entstanden und nur bei relativ apomorphen Teilgruppen vorhanden. Da nun für keine der hier in der Gruppe Lauxanioidea vereinigten Familien nähere Verwandtschaft mit irgendeiner anderen außerhalb stehenden Familie nachzuweisen ist, so darf es doch als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß die Verkürzung der Analader ein Merkmal ist, das von der gemeinsamen Stammart der Lauxanioidea erworben und dann natürlich, als apomorphes Merkmal, von allen Nachkommen übernommen worden ist.

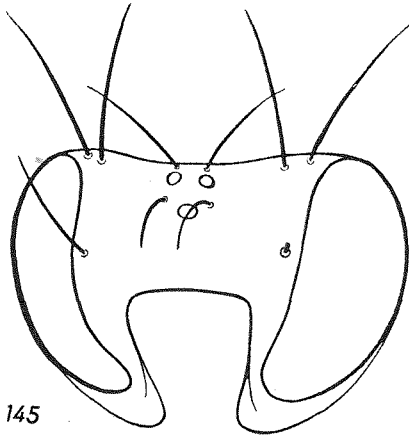
Zu den Lauxanioidea gehören bei HENDEL, der 1916 die Gruppe geschaffen hat, die Celyphidae, Lauxaniidae, Chamaemyiidae. An dieser Begrenzung der Gruppe hat HENDEL auch später (1922) festgehalten. CRAMP-



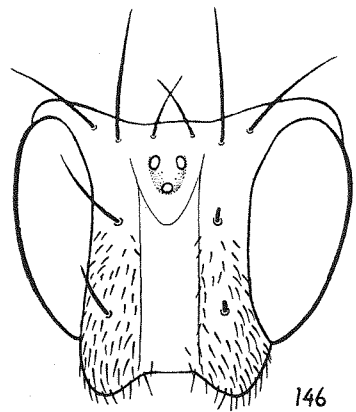
143



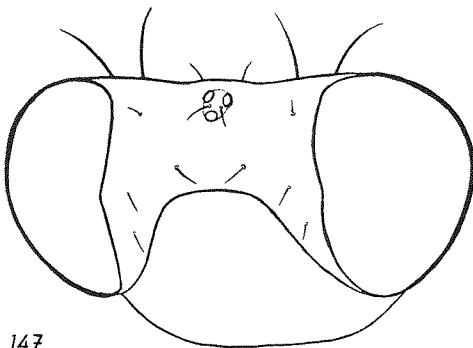
144



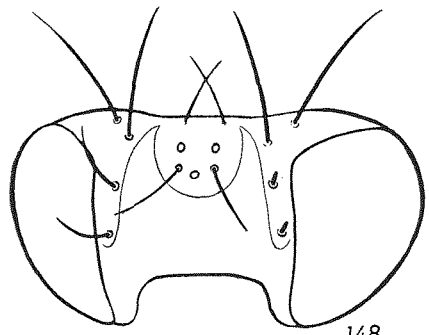
145



146



147



148

Fig. 143—148. Kopf von 143: *Sciosapromyza* (*Dryomyzothea*) *advena* Mall. (Lauxaniidae); 144: *Monocera monstrosa* Wulp (Lauxaniidae); 145: *Microperiscelis annulata* Fall. (Periscelidae); 146: *Trigonometopus frontalis* Meig. (Lauxaniidae); 147: *Celyphus punctifer* Hend. (Celyphidae); 148: *Parochthiphila spectabilis* Loew (Chamaemyiidae)

TON (1944b) stellt zu den Lauxanioidea noch die Diopsidae. Meiner Ansicht nach gibt es keine stichhaltigen Gründe, die das rechtfertigen könnten. Der einzige Autor, der richtig erkannt hat, daß auch die Periscelidae mit den Lauxaniidae nahe verwandt sind, scheint MALLOCH (1932) zu sein. HENDEL hatte die Periscelidae zu den Drosophiloidea gestellt.

Familie Lauxaniidae (Sapromyzidae)

Als apomorphe Merkmale können (abgesehen von der Verkürzung der Analader, die zum Grundplan der Lauxanioidea gehört) genannt werden:

1. Postvertikalborsten konvergent bis gekreuzt (Fig. 143—146).
2. Im weiblichen Postabdomen liegt das 7. Stigma im Bereiche des Tergites (Fig. 160—161).

Ob das zuletzt genannte Merkmal wirklich zum Grundplan der Lauxaniidae gehört, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, da viel zu wenig Arten daraufhin untersucht worden sind. Bei manchen Arten bilden das 7. Tergit und Sternit einen geschlossenen Ring (Fig. 161).

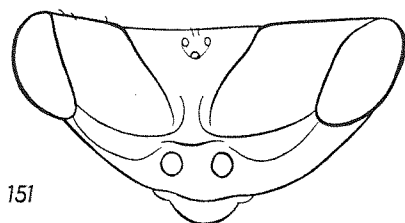
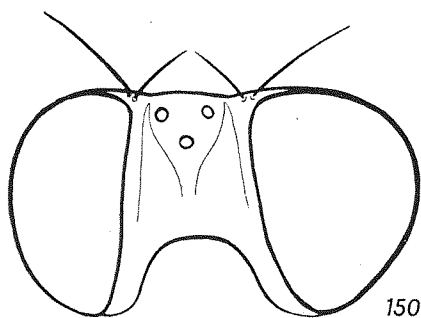
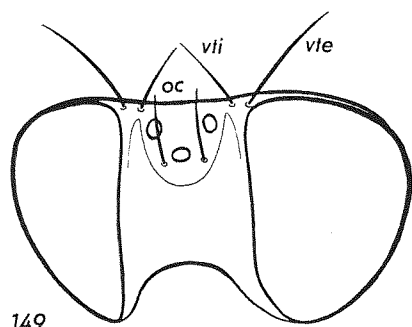


Fig. 149—151. Kopf von 149: *Neoleucopis atratula* Ratzeb. (Chamaemyiidae); 150: *Leucopis silesiaca* Egg. (Chamaemyiidae); 151: *Eurychoromyia mallea* Hend., Typus (Eurychoromyiidae)

Im Gegensatz zu HENDEL, der beide Gruppen wegen der verschiedenen Richtung der Postvertikalborsten weit trennt, hat sich MALLOCH mehrfach für die nahe Verwandtschaft der Lauxaniidae und Sciomyzidae ausgesprochen. Zeitweise (z.B. 1940) hat er die „Sapromyzinae“ sogar als Subfamilie der Sciomyzidae bezeichnet. Das läßt sich meines Erachtens nicht rechtfertigen. Die Lauxaniidae besitzen Merkmale, in denen sie offenbar stärker plesiomorph sind als die Sciomyzoidea. Das gilt z.B. für das 6. Tergit des männlichen Abdomens, das bei den Sciomyzidae rudimentär und nur ganz selten erhalten ist. Bei den Lauxaniidae ist es dagegen normal aus-

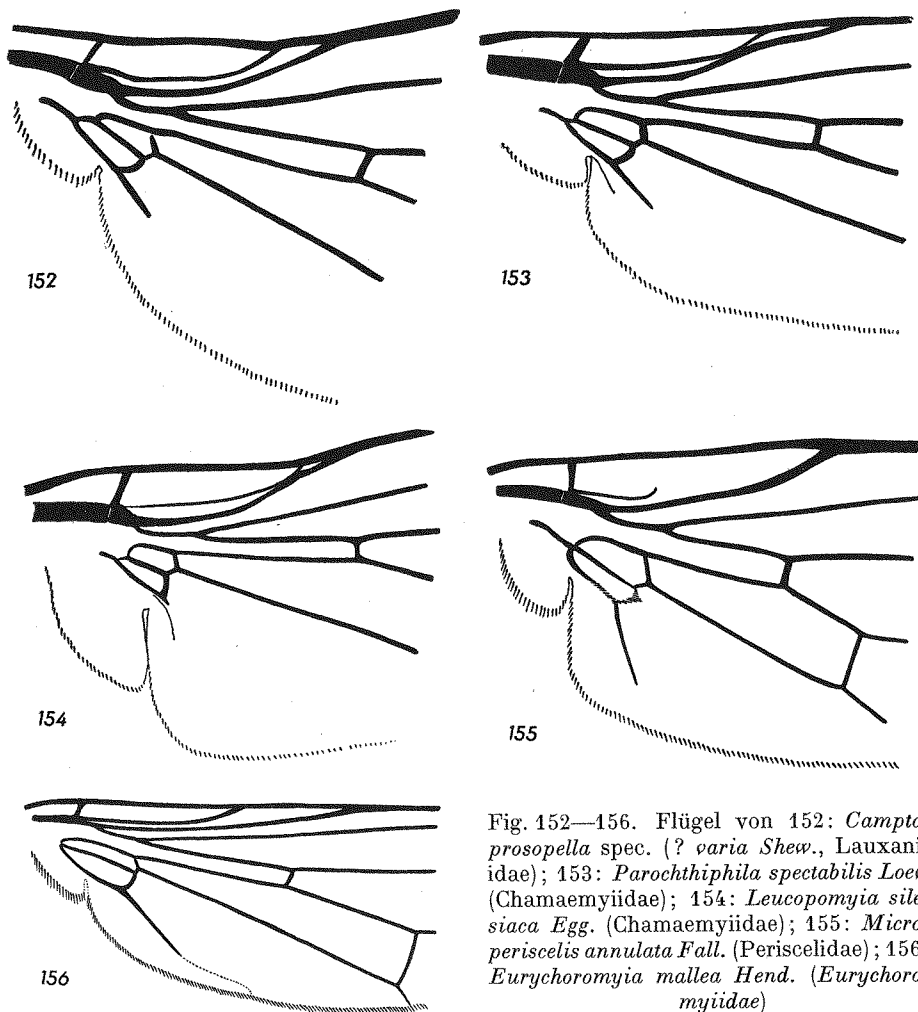


Fig. 152—156. Flügel von 152: *Camptoprosopella* spec. (? *varia* Shew., Lauxaniidae); 153: *Parochthiphila spectabilis* Loew (Chamaemyiidae); 154: *Leucopomyia silesiaca* Egg. (Chamaemyiidae); 155: *Microperiscelis annulata* Fall. (Periscelidae); 156: *Eurychoromyia mallea* Hend. (Eurychoromyiidae)

gebildet. Zwischen Prae- und Postabdomen besteht hier keine äußerlich sichtbare Grenze (Fig. 157). Auch der Besitz von 3 Spermatheken ist vielleicht ein plesiomorphes Merkmal der Lauxaniidae (bzw. Lauxanioidea). Zwischen den Lauxaniidae und den Sciomyzidae käme also höchstens ein Schwestergruppenverhältnis in Frage. Da es aber Gründe gibt, die dafür sprechen, daß die Lauxanioidea eine monophyletische Gruppe sind und daß die Sciomyzidae mindestens mit den Sepsidae näher verwandt sind, so wäre allenfalls die Frage erlaubt, ob vielleicht die Lauxanioidea (aber nicht die Lauxaniidae allein) mit den Sciomyzoidea oder mit den Sciomyzidae + Sepsidae näher verwandt sind. Das ist möglich, aber bisher doch nicht zu beweisen.

Familie Celyphidae

Die nahe Verwandtschaft mit den Lauxaniidae ist bisher wohl niemals bestritten worden. An apomorphen Merkmalen können (abgesehen von der Verkürzung der Analader, die zum Grundplan der Lauxanioidea gehört) genannt werden:

1. Scutellum stark vergrößert, das Abdomen überdeckend.
2. Abdomen stark verbreitert.
3. Kopfborsten reduziert (Fig. 147).
4. Im weiblichen Postabdomen liegt das 7. Stigma nicht frei (Fig. 163).

Die unter 1. bis 3. genannten Merkmale sind autapomorph. Sie begründen die Celyphidae als monophyletische Gruppe, können aber nichts über die Verwandtschaftsbeziehungen der Celyphidae zu anderen Familien aussagen.

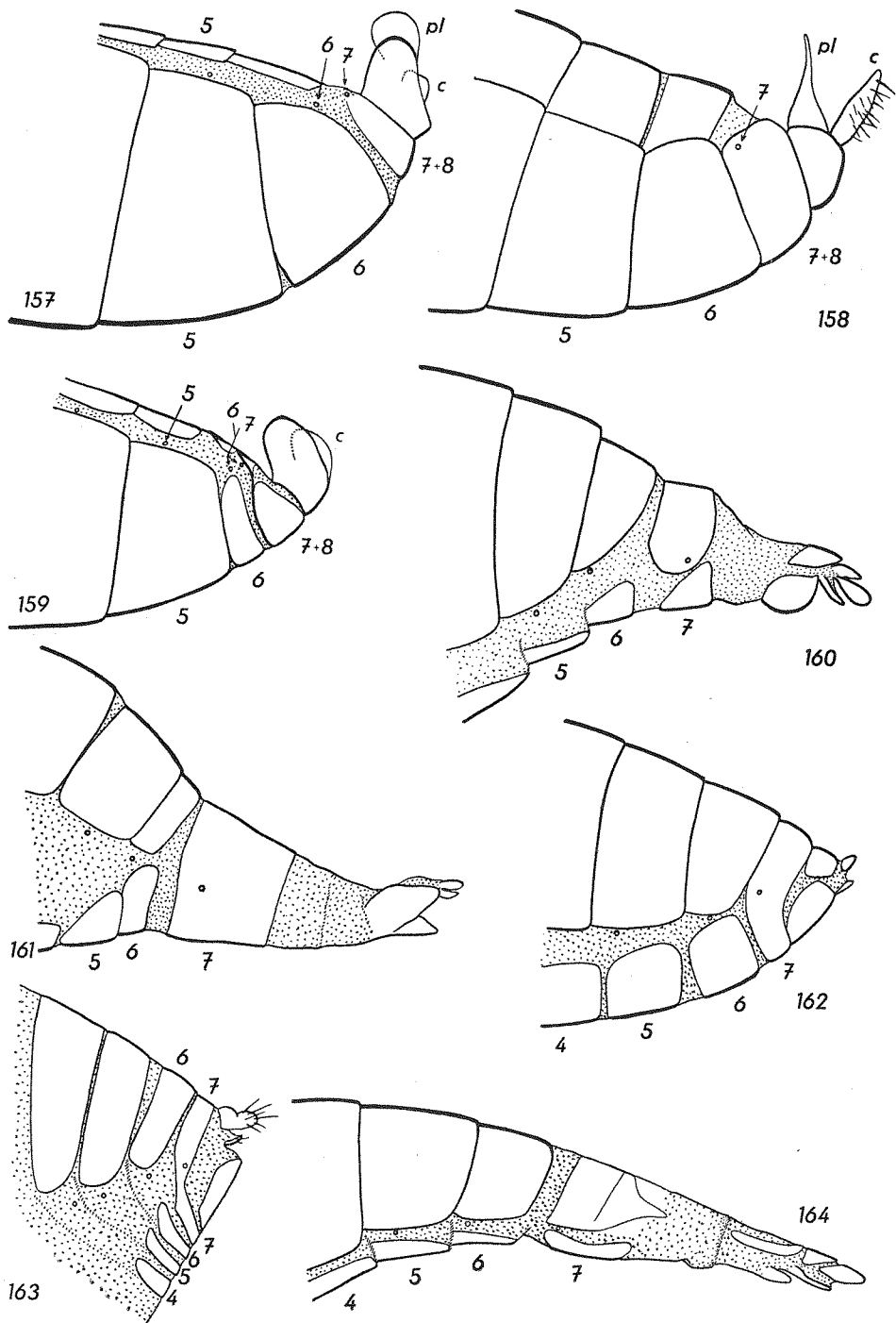
HENDEL (in KÜKENTHAL-KRUMBACH) gibt an: „Kopf ohne Postvertical-, Ozellar-, Orbitalborsten“. Das gilt wohl für die meisten Arten, sicherlich aber nicht für den Grundplan der Celyphidae. Hier sind die genannten Borsten deutlich vorhanden, wenn auch nur schwach ausgebildet (Fig. 147). Interessant ist, daß die *pvt* bei *Celyphus punctifer* Hend. deutlich divergieren können (Fig. 147). Allerdings gibt es auch einzelne Individuen dieser Art, bei der die *pvt* eher parallel und manchmal vielleicht sogar etwas nach innen geneigt sind. Daraus läßt sich wohl schließen, daß der Richtung der *pvt* (im Vergleich zu denen der Lauxaniidae z. B.) keine besondere Bedeutung zukommt. Es läßt sich ja häufig beobachten, daß die *pvt* bei sehr schwacher Ausbildung ihre Richtung verändern. So dürfte auch hier die Abweichung von den Lauxaniidae zu erklären sein.

Ob bei den Celyphidae das 7. Sternit im weiblichen Postabdomen stets mit dem 7. Tergit zu einem geschlossenen Ring verschmolzen ist wie bei *Celyphus punctifer* Hendel (Fig. 163), ist mir unbekannt. Ähnliches kommt auch bei Lauxaniidae (Fig. 161) und Periscelidae (Fig. 162) vor.

Für die Beantwortung der Frage, ob die Celyphidae mit den Lauxaniidae oder mit einer anderen Familie der Lauxanioidea näher verwandt sind, gibt es bisher keine Kriterien, die strengen Anforderungen genügen. Die im Hinblick auf das beschränkte paläotropische Verbreitungsgebiet der Celyphidae nahe liegende Frage, ob die Celyphidae nicht vielleicht nur eine besonders stark apomorphe Teilgruppe der Lauxaniidae sind, läßt sich zur Zeit ebenfalls nicht mit Sicherheit beantworten.

Familie Chamaemyiidae

Ziemlich übereinstimmend werden die Chamaemyiidae von den meisten Autoren für nahe Verwandte der Lauxaniidae gehalten. Am vorsichtigsten spricht sich MALLOCH aus. Er betont (1933) nur die große Übereinstimmung und offensichtlich nahe Verwandtschaft mit den Sciomyzidae und Lauxaniidae. Später (1940, nicht mehr 1948) vereinigte er zeitweilig Sciomyzidae, Chamaemyiidae und Lauxaniidae in einer Familie. Die von ihm beschriebene Gattung *Sciochthis* hält MALLOCH für „a connecting link between the



Sciomyzidae and Chamaemyiidae.“ Leider kenne ich die Gattung nicht. Ich glaube aber nicht, daß ein solches „connecting link“ (im phylogenetischen Sinne) zwischen den Sciomyzidae und Chamaemyiidae existieren kann. Gegen die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Chamaemyiidae und Sciomyzidae können die gleichen Gründe geltend gemacht werden, die schon oben bei den Lauxaniidae angeführt wurden.

Als monophyletische Gruppe sind die Chamaemyiidae durch die folgenden apomorphen Merkmale begründet (abgesehen von der verkürzten Analader, die sie mit allen anderen Familien der Lauxanioidea teilen):

1. Postvertikalborsten konvergent (Fig. 148).

Das gilt für den Grundplan, denn bei den meisten Formen sind die *pvt* und andere Kopfborsten reduziert (Fig. 149—150).

2. Im männlichen Postabdomen fehlen Surstyli (Fig. 159).

3. Weibchen mit 4 Spermatheken (zu je 2 wie in Fig. 270).

4. r_1 an *sc* herangerückt und vor der Mündung mit ihr in Verbindung (Fig. 153—154).

Dazu kommt die räuberische Lebensweise der Larven. Alle Larven, deren Lebensweise bekannt geworden ist, leben räuberisch von Schildläusen, Blattläusen usw.

Das unter 2 genannte Merkmal kommt auch bei Lauxaniidae vor, gehört dort aber nicht zum Grundplan. Für eine nähere Verwandtschaft mit den Lauxaniidae (und vielleicht Celyphidae, bei denen die abweichende Richtung der *pvt* vielleicht sekundär ist) könnten die konvergenten *pvt* sprechen.

Ob die freie Lage des 7. Stigmas im weiblichen Postabdomen (Fig. 164) ein plesiomorphes Merkmal der Chamaemyiidae ist, bleibt unsicher. Das Stigma könnte auch sekundär frei geworden sein, da das 8. Tergit anscheinend Auflösungserscheinungen zeigt (vielleicht im Zusammenhange mit einer Verlängerung des Legrohres).

(Familie Eurychoromyiidae)

Als „isolierten Gruppentypus acalyptrater Musciden“ hat HENDEL (1910) *Eurychoromyia mallea* Hendel aus Bolivien beschrieben. Er weist auf mehrere Übereinstimmungen mit den „Sciomyzinen“ hin, kann aber „unsere Gattung auch hier nicht einzwängen“.

Die 4 von HENDEL beschriebenen weiblichen Exemplare scheinen das Einzige zu sein, was von dieser Art bisher bekannt geworden ist. Mit freundlicher Erlaubnis der Herren REICHERT, Dr. HERTEL und DRAESEKE konnte ich einen Typus des Museums Dresden genauer untersuchen. Danach (Fig. 27 F, 151, 156, 165) scheinen mir als nächste Verwandte von *Eury-*

Fig. 157—164. Männliches Postabdomen von 157: *Camptoprosopella* spec. (? *varia* Shew., Lauxaniidae); 158: *Microperiscelis annulata* Fall. (Periscelidae); 159: *Parochthiphila spectabilis* Loew (Chamaemyiidae); Weibliches Postabdomen von 160: *Griphoneura suffusa* Mall. (Lauxaniidae); 161: *Meiosimyza platycephala* Loew (Lauxaniidae); 162: *Microperiscelis annulata* Fall. (Periscelidae); 163: *Celyphus punctifer* Hend. (Celyphidae); 164: *Parochthiphila spectabilis* Loew (Chamaemyiidae)

choromyia nur die Lauxaniidae und Chamaemyiidae in Frage zu kommen. Mit den Chamaemyiidae stimmt *Eurychoromyia* im Besitze von 4 Spermatheken überein (Fig. 27 F), einem bei den Schizophora sehr seltenen Merkmal. Auch sonst spricht nichts gegen die Annahme einer nahen Verwandtschaft von *Eurychoromyia* mit den Chamaemyiidae. Solange aber das Männchen unbekannt ist, wird man keine Aussage über die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen von *Eurychoromyia* als endgültig begründet bezeichnen wollen.

Familie Periscelidae

HENDEL stellte die Periscelidae noch in seinen letzten Arbeiten zu den Drosophiloidea. Dafür läßt sich keine Begründung finden. MALLOCH war (1932) „inclined to accept it merely as a subfamily of Sapromyzidae“.

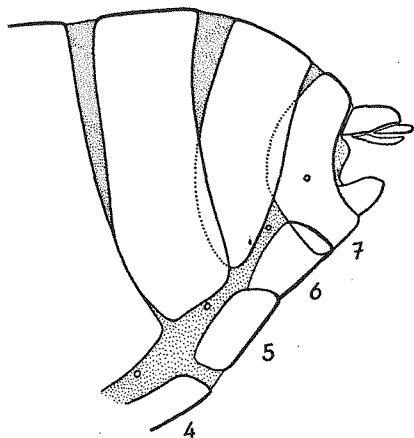


Fig. 165. Weibliches Postabdomen von *Eurychoromyia mallea* Hend. (Eurychoromyiidae)

Das entspricht nur insofern nicht ganz meiner eigenen Ansicht, als die Periscelidae wahrscheinlich innerhalb der Lauxanioidea nicht so eng mit den Lauxaniidae verwandt sind, daß sie mit diesen in einer Familie vereinigt werden könnten. Die beiden Periscelidae wahrscheinlich primär divergenten *pot* legen den Gedanken nahe, daß die Periscelidae in einem Schwestergruppenverhältnis zur Gesamtheit aller übrigen Lauxanioidea stehen könnten. Mehr als eine vage Vermutung ist das aber bisher nicht.

Als monophyletische Gruppe sind die Periscelidae sicher durch die folgenden apomorphen Merkmale begründet:

1. Nur 1 *ors* vorhanden (Fig. 145).
2. Subcosta vor der Mündung verblassend und weit nach der Flügelbasis zurückgezogen (Fig. 155).

3. Begrenzende Adern der Analzelle stark verblaßt (Fig. 155).

4. Im weiblichen Postabdomen ist das 7. Stigma nicht frei (Fig. 162).

Das zuletzt genannte Merkmal teilen die Periscelidae allerdings mit verschiedenen anderen Lauxanioidea.

HENDEL (in KÜKENTHAL-KRUMBACH) gibt dazu noch an: „Vibrissen meist vorhanden“. Das ist aber unzutreffend. Richtiger sagt DUDA (in LINDNER, Vorwort zu Drosophiloidea, p. VII) daß den Periscelidae „von der Mundbehaarung verschiedene *vi*“ fehlen.

Eine genauere Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen zu den anderen Familien der Lauxanioidea ist bisher nicht möglich. Einiges spricht dafür, daß sie in einem Schwestergruppenverhältnis zur Gesamtheit aller übrigen Lauxanioidea stehen könnten. Ein wirklicher Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme ist aber bisher nicht zu erbringen.

6. Pallopteroidea

Für die Annahme, daß die Piophilidae-Thyreophoridae-Neottiophilidae-Palloppteridae-Lonchaeidae zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden, ist zur Zeit kaum ein strengen Anforderungen gewachsener Beweis zu erbringen. Sie beruht hauptsächlich auf der Tatsache, daß für keine der genannten Familien ein näheres Verwandtschaftsverhältnis zu einer Dipterenfamilie, die nicht zu den genannten gehört, wahrscheinlich gemacht werden kann, und daß andererseits die morphologischen Merkmale der genannten Familien so dicht beieinander liegen, daß es schwer fällt, einen Schnitt zwischen sie zu legen.

Als synapomorphe Übereinstimmung zwischen den genannten Familien kann vielleicht die Ausbildung des weiblichen Legrohres gelten: Bei den Palloppteridae-Lonchaeidae ist dieses als ausgesprochener Legebohrer entwickelt; das 7. Abdominalsegment bildet hier die Legrohrscheide. Als Vorstufe dieses Zustandes könnte das Legrohr der Piophilidae-Neottiophilidae angesehen werden (siehe unten).

Mit der Ausbildung des Legrohres hängt auch die Ausbildung des Aedeagus zusammen, der bei allen genannten Formen mehr oder weniger lang schlauchförmig ist.

Abgesehen von den soeben besprochenen noch ungenügend untersuchten Merkmalen ist den genannten Familien noch das folgende apomorphe Merkmal gemein:

Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen.

Dieses Merkmal ist allerdings so häufig unter den Acalyptratae, daß es für sich allein genommen nichts über die Verwandtschaftsbeziehungen seiner Träger aussagen kann. Immerhin spricht es im Verein mit der kleinen Analzelle und dem nach hinten etwas durchgebogenen Verlauf der Analader dafür, daß auch diese Familien in die weitere Verwandtschaft der Heleomyzidae bzw. Clusiidae gehören.

Familien Piophilidae — Thyreophoridae (Piophilariæ)

Die nahe Verwandtschaft dieser beiden Familien ist schon von HENDEL (1916, 1922) angenommen worden, der für sie die Gruppe Piophilariæ schuf. Auch ich habe später neue Gründe für die Annahme dieser Verwandtschaft beigebracht (1941) und neuerdings wird sie auch von PARAMONOW (1954) betont. Trotzdem ist es nicht ganz leicht, die nahe Verwandtschaft der

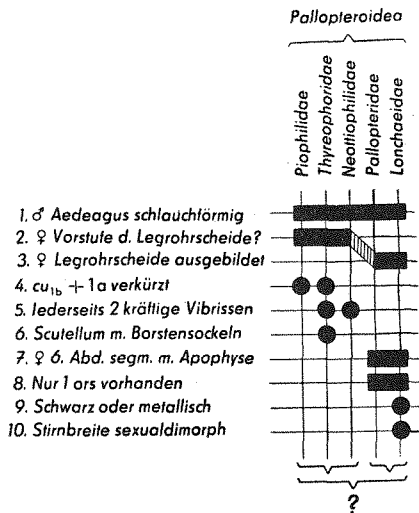


Fig. 166. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Pallopteroidea

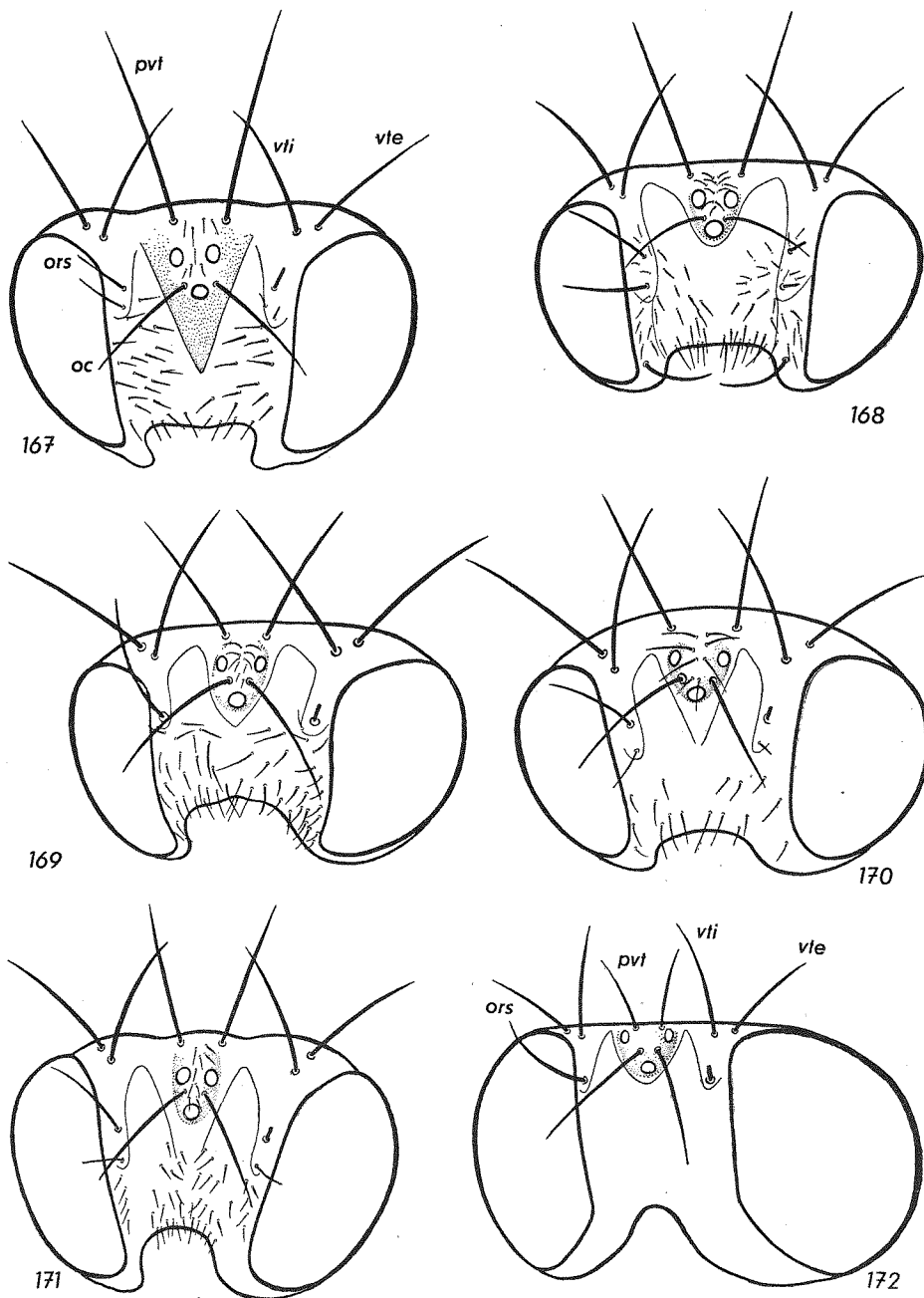


Fig. 167—172. Kopf von 167: *Neottiophilum praeustum* Meig. (Neottiophilidae); 168: *Actenoptera hilarella* Zett. (Neottiophilidae); 169: *Heloparia lentiphora* Hendel (Pallopteridae); 170: *Dasyphlebomyia stylata* Becker (Thyreophoridae); 171: *Amphipogon flavum* Zett. (Piophilidae); 172: *Dasyops latifrons* Meig. ♀ (Lonchaeidae)

beiden Familien streng zu begründen. Die mit Sicherheit als apomorph zu deutenden Merkmale sind so wenig spezifisch und bei den Schizophora so weit verbreitet, daß sie wenig beweisen können:

1. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen.
2. Vibrissen vorhanden.
3. Analader verkürzt; sie erreicht den Flügelrand nicht.

Als Falte ist aber die Fortsetzung der Analader bis zum Flügelrande manchmal deutlich.

Dazu kommen mehrere Übereinstimmungen, die leider zur Zeit nicht recht beurteilt werden können, in der Zukunft aber vielleicht entscheidende Beweise für die Verwandtschaft der beiden Familien liefern könnten:

Die Neigung zur Reduktion der vorderen *ors* (so daß bei den Piophilidae meist nur 1 kräftige *ors* erhalten ist) spricht vielleicht dafür, daß schon die Kürze der Scheitellplatten und die geringe Zahl der Frontorbitalborsten bei den Piophilidae und Thyreophoridae apomorph ist gegenüber der Ausdehnung der Frontorbitalborsten bis zum Vorderrande der Stirn wie sie z. B. bei den Clusiidae vorhanden ist.

Das männliche Postabdomen ist stark asymmetrisch und gegenüber dem Praeabdomen verkleinert; der Aedeagus schlauchförmig. Von den Thyreophoridae ist bisher allerdings nur 1 Art untersucht worden und auch der Grundplan der Piophilidae muß noch als unbekannt gelten. Die Tragfähigkeit der Merkmale des männlichen Postabdomens zu prüfen, muß daher zukünftigen Untersuchungen überlassen bleiben.

Weibliches Legrohr und Spermatheken sind leider nur von den Piophilidae bekannt.

Die Kürze der Analzelle und der Verlauf der Analader (etwas konvex zum Hinterrande des Flügels) sprechen (im Verein mit den oben genannten apomorphen Merkmalen) dafür, daß die Piophilidae und Thyreophoridae in den weiteren Verwandtenkreis der Heleomyzidae und Clusiidae gehören. Bei den Thyreophoridae sind die genannten Merkmale allerdings nicht deutlich. Auch bei ihnen ist aber die Analader verkürzt (ähnlich wie bzw. noch deutlicher als) bei den Piophilidae.

Für eine nähere Verwandtschaft der Piophilidae und Thyreophoridae mit den Sepsidae, wie sie HENDL annahm, lassen sich meines Erachtens keine stichhaltigen Beweise beibringen.

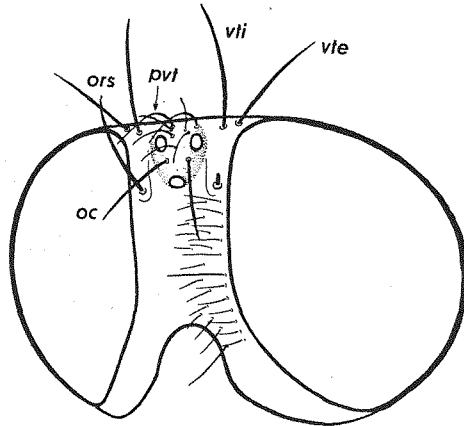


Fig. 173. Kopf von *Dasyops latifrons* Meig. ♂ (Lonchaeidae)

Familie Neottiophilidae

Die Neottiophilidae sind am nächsten verwandt mit den Thyreophoridae und Piophilidae. Merkwürdigerweise scheint das bisher nicht erkannt worden zu sein. CZERNY (in LINDNER) hält sie für Verwandte der Dryomyzidae. Dafür läßt sich aber kein Beweis erbringen. Die vorhandenen apomorphen Merkmale sprechen für eine Verwandtschaft mit den Piophilidae-Thyreophoridae:

1. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen.
2. Vibrissen vorhanden.

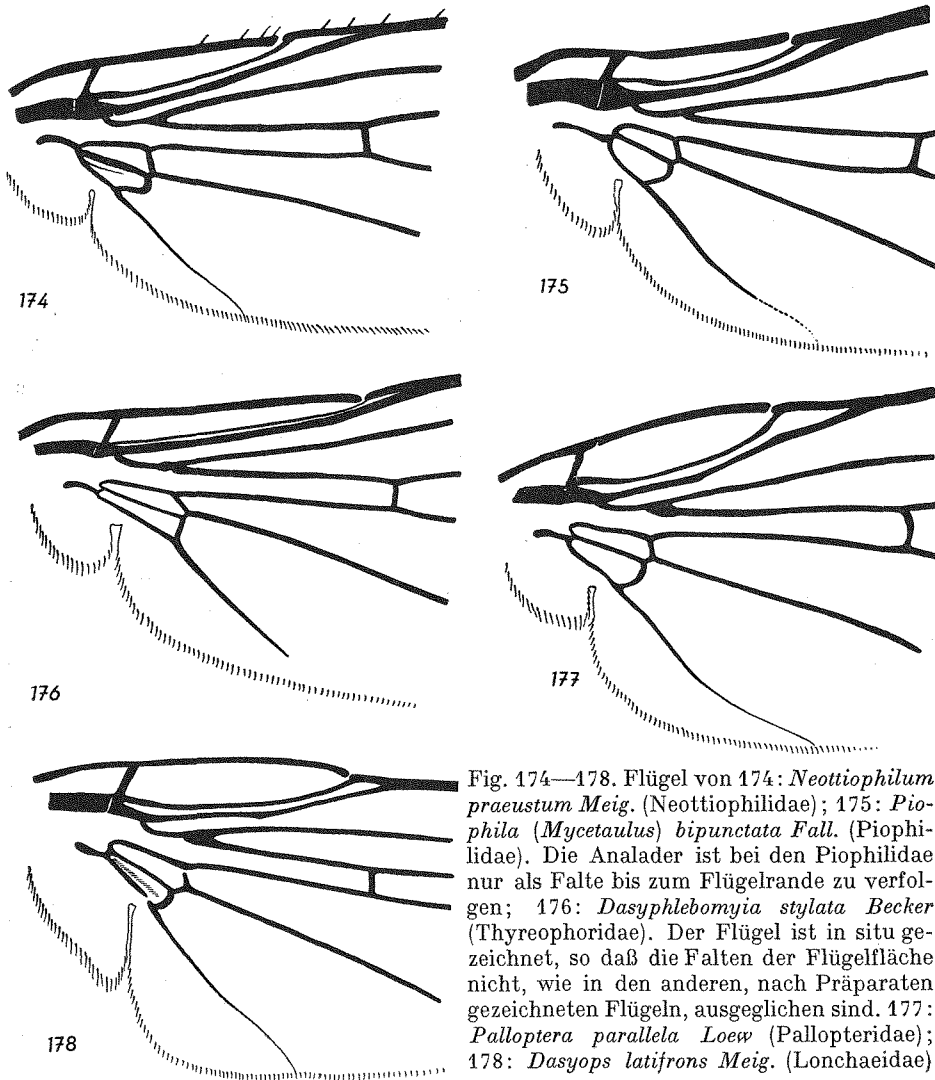


Fig. 174—178. Flügel von 174: *Neottiophilum praeustum* Meig. (Neottiophilidae); 175: *Piophila (Mycetaulus) bipunctata* Fall. (Piophilidae). Die Analader ist bei den Piophilidae nur als Falte bis zum Flügelrande zu verfolgen; 176: *Dasyphlebomyia stylata* Becker (Thyreophoridae). Der Flügel ist in situ gezeichnet, so daß die Falten der Flügelfläche nicht, wie in den anderen, nach Präparaten gezeichneten Flügeln, ausgeglichen sind. 177: *Palloptera parallela* Loew (Pallopteridae); 178: *Dasyops latifrons* Meig. (Lonchaeidae)

Vielleicht ist es auch von Bedeutung, daß bei den Neottiophilidae ähnlich wie bei den Thyreophoridae 2 kräftige Vibrissen jederseits (bzw. hinter der Vibrisse jederseits eine 2. kräftige Borste) vorhanden sind. Besonders bei *Actenoptera* ist die Übereinstimmung mit den Thyreophoridae deutlich. Weitere Übereinstimmungen bestehen im männlichen Postabdomen und im weiblichen Legrohr. Der lange schlauchförmige Aedeagus und das kleine, asymmetrische Postabdomen, hinter dem der Aedeagus in der Ruhe geborgen wird, stimmen, wie die Abbildungen zeigen (Fig. 179, 180), ganz mit dem der Piophilidae und Thyreophoridae überein, freilich ebenso mit den Pallopteridae (siehe dazu unten). Mindestens ebenso gut ist die Übereinstimmung im Bau des weiblichen Legrohres, wie die Fig. 185, 186 zeigen, besonders wenn man z. B. mit den Dryomyzidae vergleicht (Fig. 141, 142). Leider ist das Legrohr der Thyreophoridae nicht bekannt. Auch die langgestreckte Form der Spermatheken (Fig. 27 F) spricht für die Zugehörigkeit der Neottiophilidae zu dieser Verwandtschaftsgruppe. Schließlich paßt auch die Lebensweise der Larven von *Neottiophilum praeustum*, die junge Vögel angreifen, gut zur Lebensweise der Piophilidae und Thyreophoridae.

Der Besitz divergierender, weit getrennter *pvt* bei den Piophilidae, Thyreophoridae und Neottiophilidae ist dagegen ein plesiomorphes Merkmal, das nicht zur Begründung eines Verwandtschaftsverhältnisses herangezogen werden kann.

Stärker plesiomorph als die Piophilidae und Thyreophoridae sind die Neottiophilidae darin, daß die Analader den Flügelrand wohlausgebildet erreicht.

Alles in allem ist es wohl sehr wahrscheinlich, daß die Piophilidae, Thyreophoridae, Neottiophilidae eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden. In diese gehört wahrscheinlich nicht die Gattung *Tapeigaster*, die oft zu den Neottiophilidae gestellt wird. Siehe darüber S. 626.

Familien Pallopteridae — Lonchaeidae

Als Schwestergruppe der Piophilidae-Thyreophoridae-Neottiophilidae sind wahrscheinlich die Pallopteridae-Lonchaeidae anzusehen. Sie stimmen in den oben für die Piophilidae-Thyreophoridae-Neottiophilidae angegebenen apomorphen Merkmalen mit diesen überein. Darüber hinaus ist bei ihnen das 7. Abdominalsegment des Weibchens zu einer Legrohrscheide ausgebildet. Stets scheint nur 1 Frontorbitalborste (*ors*) vorhanden zu sein. Wahrscheinlich entspricht das der auch bei den Piophilidae zu beobachtenden Tendenz zur Rückbildung der *ors*. Darin, daß die Analader den Flügelrand erreicht, stimmen die Pallopteridae-Lonchaeidae mit den Neottiophilidae überein (symplesiomorph).

Am ähnlichsten sind den Piophilidae und Neottiophilidae zweifellos die Pallopteridae. Das gilt zunächst für Habitus, Färbung und Zeichnung. Man vergleiche z. B. *Palloptera venusta* Loew mit *Neottiophilum praeustum*

Meig.! Auch MALLOCH hat auf die große Ähnlichkeit der von ihm aus Neu-seeland beschriebenen Pallopteriden-Gattung *Neomaorina* mit der Piophiliden-Gattung (oder Untergattung) *Mycetaulus* hingewiesen.

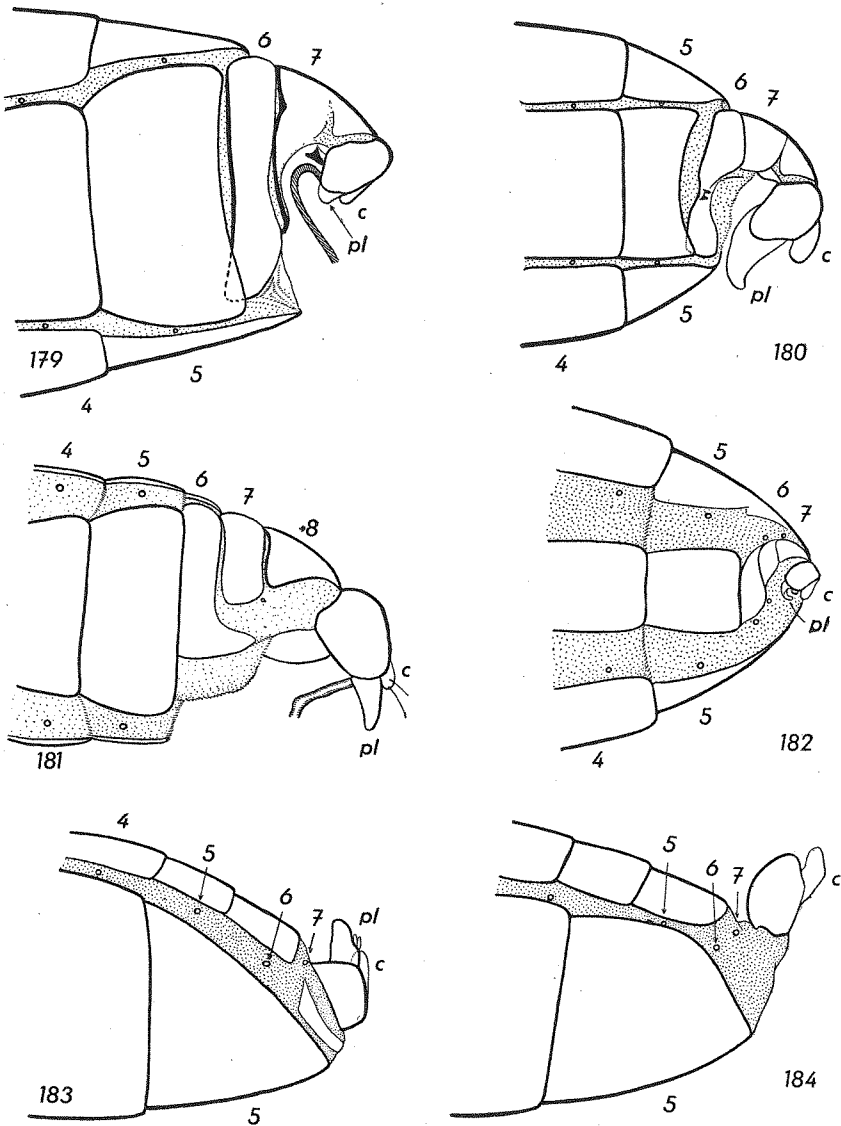


Fig. 179—184. Männliches Postabdomen von 179: *Neottiophilum praeustum* Meig. (Neottiophilidae); 180: *Piophila vulgaris* Fall. (Piophilidae); 181: *Eurygnathomyia opomyzina* Zett. (Pallopteridae); 182: „*Earomyia*“ *obscura* Walk. von Punta Arenas (Lonchaeidae); 183: *Dasyops latifrons* Meig. (Lonchaeidae); 184: *Lonchaea chorea* Fabr. (Lonchaeidae)

Für die Ähnlichkeit der angeführten Familien ist, rein äußerlich gesehen, der Besitz kräftiger divergierender *pot* nicht ohne Bedeutung. Aber das ist ein plesiomorphes Merkmal, das für die Begründung von Verwandtschaftsverhältnissen keine Bedeutung hat.

Als synapomorphe Übereinstimmung der Pallopteridae (und Lonchaeidae) mit den Piophilariidae-Neottiophilidae läßt sich wieder das männliche Postabdomen und das weibliche Legrohr nennen.

Auf die Übereinstimmung im männlichen Postabdomen (Fig. 181) habe ich schon früher (1941) hingewiesen. Vor allem ist der lange, schlauchförmige, wenigstens bei einigen Arten in der Ruhe hinter dem Hypopygium geborgene Aedeagus von Bedeutung. Auch hier erlaubt aber wieder die ungenügende morphologische Durcharbeitung keine genaueren Angaben.

Was das weibliche Legrohr (Fig. 187) anbelangt, so hat schon HENDEL (1933) darauf hingewiesen, daß es bei den Piophilidae „zur Bildung eines ähnlichen Ovipositors gekommen ist wie bei den Pallopterinae, nur daß das Tergit und Sternit des 7. Segmentes seitlich nicht verwachsen sind“. Genauer gesagt: das Legrohr der Piophilidae (und auch das der Neottiophilidae) kann als Vorstufe des Legrohres der Pallopteridae angesehen werden. Bei den Pallopteridae bilden 7. Tergit und Sternit eine geschlossene Röhre. Dabei ist das 7. Stigma aber erhalten geblieben. Wie in der Ausbildung des weiblichen Legrohres, so sind die Pallopteridae im Vergleich zu den Piophilariidae und Neottiophilidae apomorph auch im Besitze von nur 1 *ors*: Die bei den Piophilariidae vorhandene vordere, meist schon sehr kleine *ors* ist bei den Pallopteridae offenbar verlorengegangen (Fig. 169). Im Flügelgeäder läßt sich keine Fortbildung gegenüber dem der Piophilariidae erkennen. Die Analader kann bis zum Flügelrande entwickelt sein; in manchen Fällen ist sie aber, konvergent zu den Piophilariidae, verkürzt (Fig. 177).

Die Receptacula seminis der Pallopteridae sind langgestreckt wie bei den Piophilariidae und Neottiophilidae (Fig. 27L). Aber nicht allein sind die Pallopteridae die Schwestergruppe der Piophilariidae-Neottiophilidae. Noch näher als mit diesen sind sie mit den Lonchaeidae verwandt.

Bis in die neueste Zeit sind Lonchaeidae und Pallopteridae in einer Familie vereinigt gewesen. Erst MALLOCH hat sie als 2 verschiedene Familien angesehen. Ich selbst habe mich auf Grund der Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates ebenfalls für die Trennung der beiden Familien ausgesprochen und eine engere Verwandtschaft der Chamaemyiidae und Lonchaeidae angenommen. Heute bin ich davon überzeugt, daß dies ein Fehler war.

An der Tatsache, daß die Lonchaeidae eine monophyletische Gruppe sind, ist nicht zu zweifeln:

1. Die einheitliche schwarze oder metallische Körperfarbe,
2. der Sexualdimorphismus in der Stirnbreite und
3. wohl auch die unbedeckte Lunula

sind apomorphe Merkmale, die dafür sprechen. Außerdem ist der morphologische Abstand zwischen den einzelnen Arten der Lonchaeidae so gering, daß an ihrer Zugehörigkeit zu einer monophyletischen Gruppe schwer zu zweifeln ist.

Nimmt man aber die Monophylie der Lonchaeidae als gegeben an, dann besteht die Übereinstimmung im Kopulationsapparat nur zwischen den abgeleiteten Lonchaeidae und den Chamaemyiidae. Sie kann also nur auf Konvergenz beruhen, wobei nicht zu verkennen ist, daß diese Konvergenz zu teilweise sehr großen Übereinstimmungen geführt hat.

Bei den mehr plesiomorphen Lonchaeidae (siehe z.B. „*Earomyia*“, Fig. 182) ist das männliche Postabdomen dem der Pallopteridae bemerkenswert ähnlich. Der immerhin noch bestehende Unterschied scheint, von den Lonchaeidae aus gesehen, in der gleichen Richtung zu liegen, in der auch die Weiterbildung des Postabdomens bei den abgeleiteteren Lonchaeidae fortschreitet (Reduktion der zwischen Praeabdomen und Hypopygium gelegenen Segmente usw.). Eine genauere morphologische Untersuchung und Darstellung wäre allerdings sehr erwünscht.

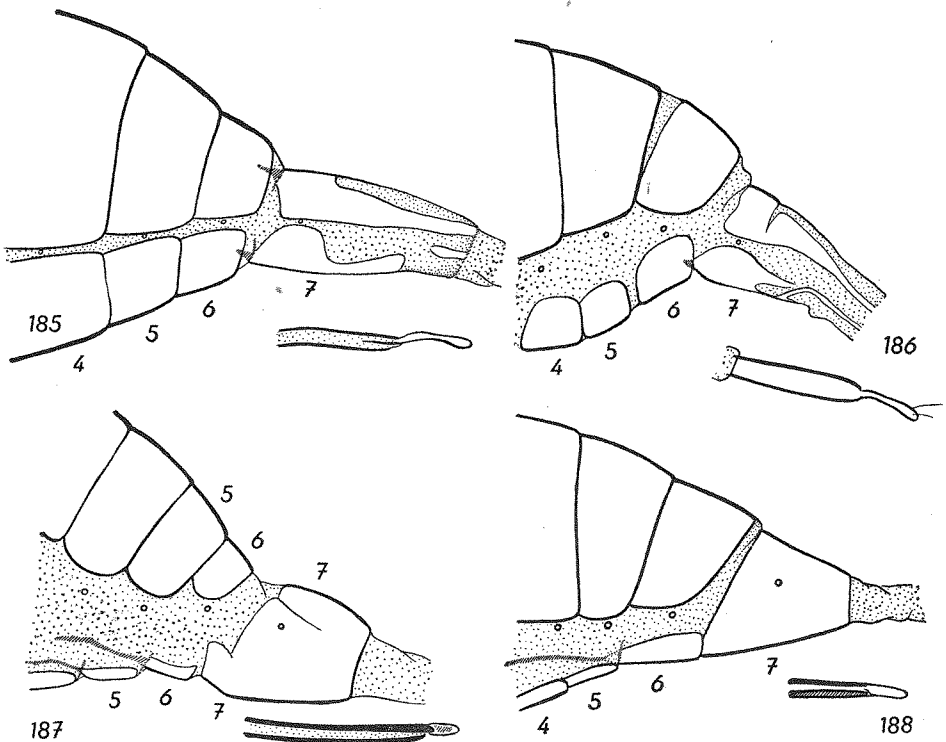


Fig. 185—188. Weibliches Postabdomen von 185: *Neottiophilum praeustum* Meig. (Neottiophilidae); 186: *Piophila (Mycetaulus) bipunctata* Fall. (Piophilidae); 187: *Palloptera parallela* Loew (Pallopteridae); 188: *Dasyops latifrons* Meig. (Lonchaeidae)

Wohl noch eindeutiger spricht das weibliche Legrohr für die nahe Verwandtschaft der Lonchaeidae und Pallopteridae:

Wie bei den Pallopteridae sind auch bei den Lonchaeidae 7. Tergit und Sternit unter Erhaltung des Stigmas zu einer geschlossenen Röhre verschmolzen. Auch in der Ausbildung der Legrohrspitze scheinen die beiden Familien übereinzustimmen (was z. B. für die Agromyzidae nicht gilt).

Sehr charakteristisch ist es auch, daß bei den Lonchaeidae das 6. Sternit proximal in eine Spitze ausgezogen ist (Fig. 188). Genau dasselbe ist bei den Pallopteridae der Fall (Fig. 187), bei denen eine ähnliche Apophyse außerdem am 5. Sternit vorkommt. Etwas Ähnliches habe ich bisher bei keiner anderen Familie der Schizophora gefunden. Es scheint also, daß die Lonchaeidae und Pallopteridae hierin ein synapomorphes Merkmal von besonderer Beweiskraft besitzen.

Ein synapomorphes Merkmal der Lonchaeidae und Pallopteridae dürfte auch der Besitz von nur 1 *ors* sein.

Im Flügelgeäder gibt es keine deutlichen Verschiedenheiten zwischen den Pallopteridae (und den Piophilariidae-Neottiophilidae) und den Lonchaeidae. Wahrscheinlich aber sind eine deutliche Verbreiterung der Flügelbais, die dem ganzen Flügel ein keilförmiges Aussehen gibt, und auch eine gewisse Verbreiterung der Subcostalzelle als Autapomorphien der Lonchaeidae anzusehen.

Pallopteridae und Lonchaeidae stimmen auch im Fehlen der Vibrissen überein. Entgegen manchen Literaturangaben haben auch die Lonchaeidae keine echten Vibrissen. Es ist aber unklar, ob das bei beiden Familien ein plesiomorphes oder ein apomorphes Merkmal ist.

Während an der Monophylie der Lonchaeidae nicht zu zweifeln ist, läßt sich gleiches für die Pallopteridae nicht behaupten. Es ist mir unmöglich, auch nur 1 apomorphes Merkmal anzugeben, das für die Pallopteridae gälte. Ihnen gegenüber besteht also der Verdacht der Sympleisiomorphie. Es ist durchaus möglich, daß Pallopteridae und Lonchaeidae nicht Schwestergruppen sind, sondern, daß die eine oder andere Pallopteridengattung mit den Lonchaeidae näher verwandt ist.

7. Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen

Während bei den vorstehend besprochenen 6 Teilgruppen der Muscaria wenigstens eine gewisse (bei einzelnen sogar eine große) Wahrscheinlichkeit besteht, daß es sich um monophyletische Gruppen handelt, ist das bei dieser 7. Gruppe nicht der Fall. Ich halte es im Gegenteil für wahrscheinlich, daß von den Familien, die ich provisorisch in dieser Gruppe vereinige, die eine oder andere mit den Chloropidae verwandt ist, während andere nähere Beziehungen zu den Drosophiloidea haben dürften. Auch nur einigermaßen zuverlässig begründen läßt sich das aber bisher nicht. Daher bleibt nichts übrig, als diese Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen hier gemeinsam zu besprechen unter ausdrücklicher Betonung der Tatsache, daß

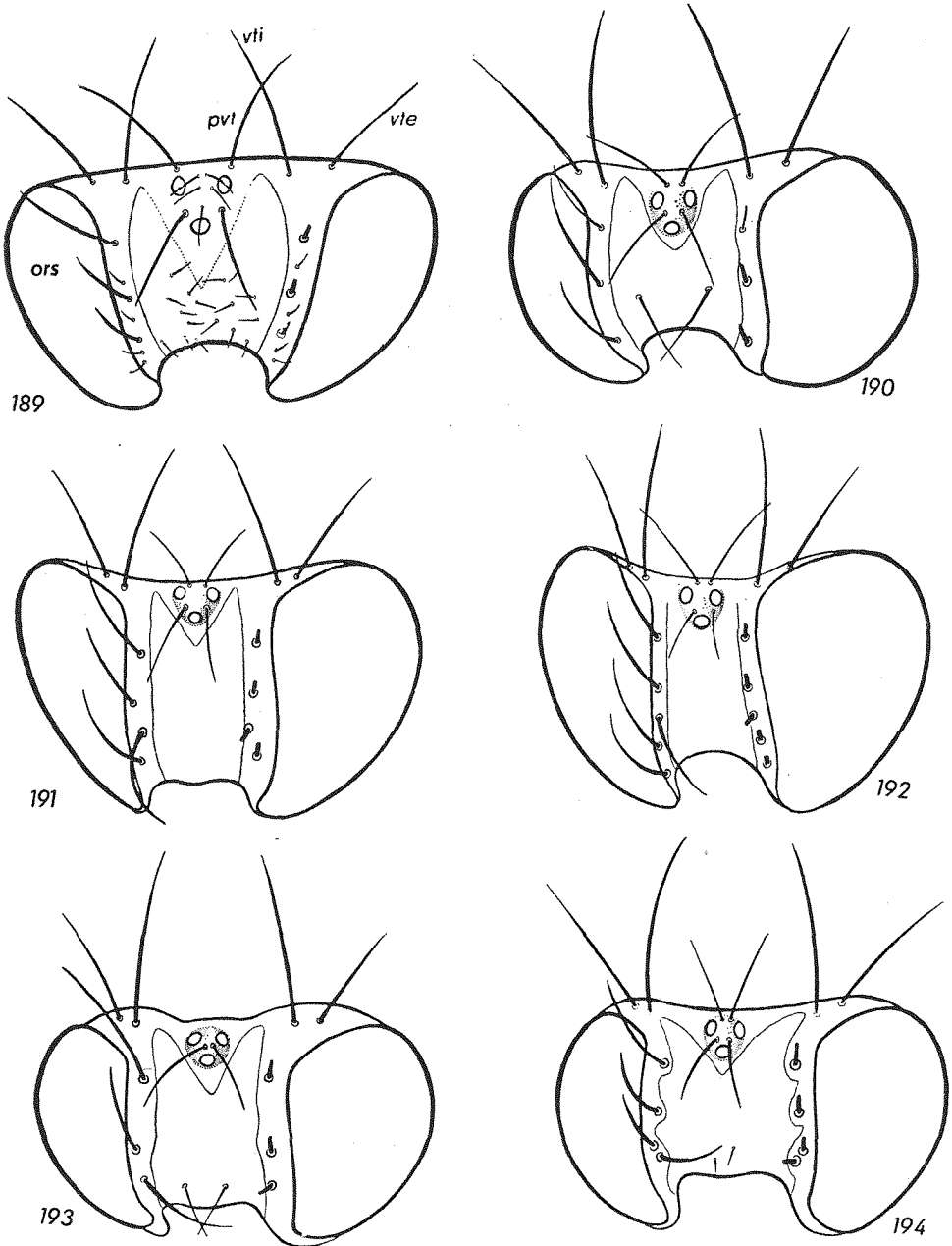


Fig. 189—194. Kopf von 189: *Acartophthalmus bicolor* Oldbg. (Acartophthalmidae); 190: *Clusiodes albinana* Meig. (Clusiidae); 191: *Czernyola atra* Kert. (Clusiidae); 192: *Czernyola* spec. nahe *transversa* Czerny (Clusiidae); 193: *Clusia flava* Meig. (Clusiidae); 194: *Alloclusia similis* Mall. (Clusiidae)

die Gruppe, in der sie hier zusammengefaßt sind, nicht als Gruppenbildung im Sinne der phylogenetischen Systematik zu gelten hat.

Familie Odiniidae

Mit den folgenden relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmalen:

1. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 205).
2. Abschlußquerader der Analzelle (*cu_{1b}*) rückläufig (Fig. 205).
3. Analader (*cu_{1b}* + *1a*) verkürzt (Fig. 205).
4. Vibrissen vorhanden.
5. Von den 3 bis zum Vorderrande der Stirn reichenden *ors* ist die vorderste einwärts gekrümmt (Fig. 195, 196).

HENDEL (1937) bezeichnet diese nach innen gekrümmte Borste als „*ori*“. Mir scheint sie eher der vordersten *ors* z.B. der Acartophthalmidae und nicht etwa den *ori* der Trypetidae, Milichiidae oder Calyptratae homolog zu sein. Über diese Frage siehe im allgemeinen Teil, oben S. 516, 519.

Durch diese Merkmalskombination sind die Odiniidae nicht mit absoluter Sicherheit als monophyletische Gruppe erwiesen. Nimmt man aber die große Ähnlichkeit und das Fehlen merklicher morphologischer Lücken zwischen den wenigen bisher bekannten Arten hinzu, dann wird man an der Monophylie der Gruppe nicht zu zweifeln brauchen. Bis in die neuere Zeit wurden die Odiniidae mit den Agromyzidae vereinigt. Noch in HENDELS Bearbeitung der paläarktischen Agromyzidae (1920) sind die „Odiniinae“ als Unterfamilie enthalten. Auch nach der Trennung der beiden Familien stehen sie bei HENDEL (1922) zunächst noch dicht beieinander: HENDELS Milichioidea umfassen die Odiniidae, Agromyzidae, Carnidae, Milichiidae. Später (1937) hat HENDEL dann die Agromyzidae — übrigens mit Unrecht — zu den Otitoidea versetzt, so daß die Odiniidae in HENDELS späterem Systeme allein in der Nähe der „Carnidae“ und „Milichiidae“ stehen geblieben sind.

Nach meiner Ansicht läßt sich zwar ein entscheidender Grund für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Odiniidae und Agromyzidae nicht beibringen, ebensowenig aber ein entscheidender Gegengrund. Deutet man die nach innen gebogene Frontorbitalborste („*ori*“ nach HENDEL) als Vorstufe der „*ori*“ der Agromyzidae, dann ließe sich auf dieser Deutung ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Odiniidae und Agromyzidae konstruieren. Im übrigen sprechen die apomorphen Merkmale der Odiniidae wie die der Agromyzidae für die Zugehörigkeit dieser Gruppen zum weiteren Verwandtenkreise der Clusiidae. Nicht uninteressant ist in diesem Zusammenhange der Vergleich der „*pvt*“ bei *Odinia* (Fig. 195) und bei *Neoalticomerus* (Fig. 196). Hier zeigt sich, daß die Entfernung zwischen den divergierenden *pvt* und deren Stellung relativ zu den hinteren Ozellen bei nahe verwandten Formen recht verschieden sein können. *Acartophthalmus* (Fig. 189), *Odinia* (Fig. 195), *Neoalticomerus* (Fig. 196), Clusiidae (Fig. 190—194) bilden in dieser Hinsicht eine deutliche Stufenreihe.

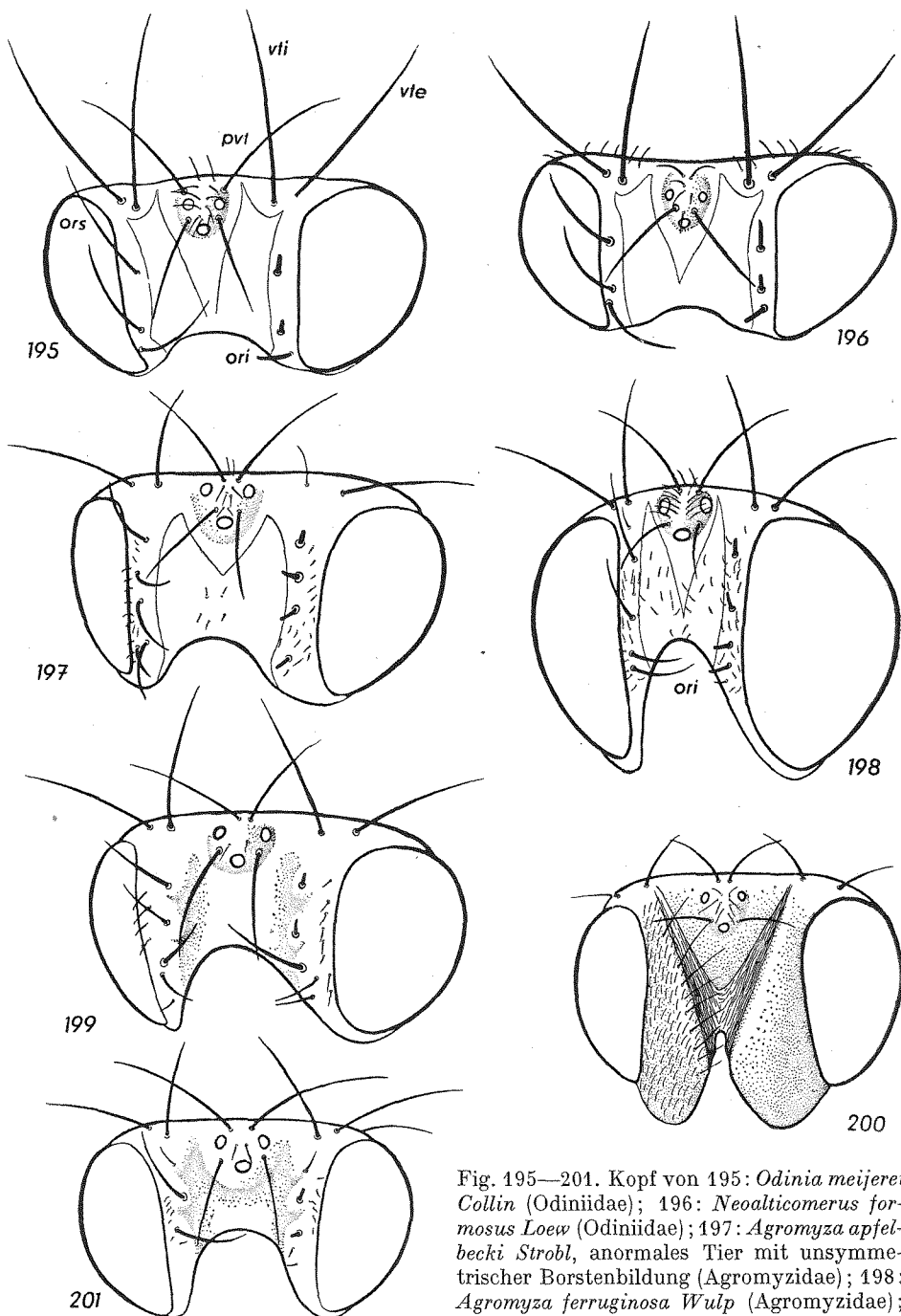


Fig. 195—201. Kopf von 195: *Odinia meijerei* Collin (Odiniidae); 196: *Neoalticomerus formosus* Loew (Odiniidae); 197: *Agromyza apfelbecki* Strobl, anormales Tier mit unsymmetrischer Borstenbildung (Agromyzidae); 198: *Agromyza ferruginosa* Wulp (Agromyzidae); 199: *Phytomyza robusta* Hendel (Agromyzidae); 200: *Encoelocera bicolor* Loew (Agromyzidae); 201: *Phytomyza ranunculi* f. *albipes* Meig. (Agromyzidae)

Zu den Odiniidae gehören die Gattungen *Odinia*, *Neoalticomerus*, *Traginops*, *Paratraginops*, *Schildomyia*, *Turanodinia*. Nur die 3 zuerst genannten sind mir bekannt.

Familie Agromyzidae

Als monophyletische Gruppe sind die Agromyzidae gegen jeden Zweifel durch die Kombination der folgenden apomorphen Merkmale gesichert:

1. Vibrissen vorhanden.
2. 1—7 *ori* vorhanden (Fig. 197—201).
3. Costa mit Bruchstelle an der Mündung von *sc* (Fig. 204, 206).
4. Analzelle klein, Abschluß-, „Querader“ rückläufig (Fig. 204, 206).
5. Analader erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 204, 206).
6. Postabdomen des Männchens zwischen Praeabdomen (5. Abdominalsegment) und Hypopygium mit einfachem Tergitkomplex (6.—8. Tergit, mit 2 Stigmen; Fig. 210), der dem Praeabdomen ohne Bruch angeschlossen ist.
7. Beim Weibchen bildet das 7. Abdominalsegment eine geschlossene Legrohrscheide (Fig. 214).

In seinen früheren Arbeiten (1916, 1922) hat HENDEL die Agromyzidae als nahe Verwandte der Milichiidae angesehen. Er stellte sie damals in die Gruppe der „Milichioidea“. Später (1931, in LINDNER; 1937) nahm er nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu den „Trypetides“ (= Otitoidea) an.

Er stützte sich dabei (1931) hauptsächlich auf den Bau des weiblichen Legrohres. „Da die Agromyziden nun nach Dr. FREY auch denselben charakteristischen Bau des Unterlippenbulbus zeigen wie die genannten bohrfliegenartigen Familien . . .“ so glaubt HENDEL „mit FREY, daß sie auch phylogenetisch in die Nähe dieser Familien zu stellen sind.“ „Auch die Ökologie der Agromyziden harmoniert auffallend mit der dieses Kreises.“ Nach meiner Ansicht sind die Agromyzidae weder mit den „bohrfliegenähnlichen Familien“ (Otitoidea) noch mit den Milichiidae näher verwandt.

Die von HENDEL angeführten Merkmale des Mundbaues müssen aus den oben (S. 527) genannten Gründen vorläufig ganz unberücksichtigt bleiben. Dann bleibt für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Otitoidea nur das weibliche Legrohr und das zur Legrohrscheide umgebildete 7. Segment. In der Tat haben Otitoidea und Agromyzidae hierin ähnliche apomorphe Merkmale. Es gibt aber gewichtige Gründe gegen die Annahme, daß es sich hierbei um synapomorphe Merkmale handelt. Bei den Otitoidea entspricht dem weiblichen Legrohr ein sehr charakteristischer männlicher Kopulationsapparat. Das gesamte Postabdomen des Männchens ist aber, ebenso wie der eigentliche, innere Kopulationsapparat, bei den Agromyzidae ganz anders gebaut als bei den Otitoidea. Aber auch die Übereinstimmung im weiblichen Legrohr ist nicht so groß, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte. Äußerlich übereinstimmend ist nur die vom 7. Segment gebildete weibliche Legrohrscheide. Eine solche kommt aber auch bei anderen Familien vor. Für die Agromyzidae scheint charakteristisch zu

sein, daß sowohl das 7. Tergit wie das 7. Sternit sich weit in das Innere des vorhergehenden Segmentes fortsetzen (Fig. 214). Ich habe bei keiner anderen Familie der Schizophora etwas Ähnliches finden können. Die Stigmen scheinen bei den Agromyzidae stets im Bereiche des 7. Tergites zu liegen. Bei den Otitoidea, bei denen ich keine Spur der Fortsätze des 7. Tergites und Sternites gefunden habe, scheinen die Stigmen dagegen im Bereiche des 7. Sternites zu liegen. Das müßte aber noch genauer untersucht werden.

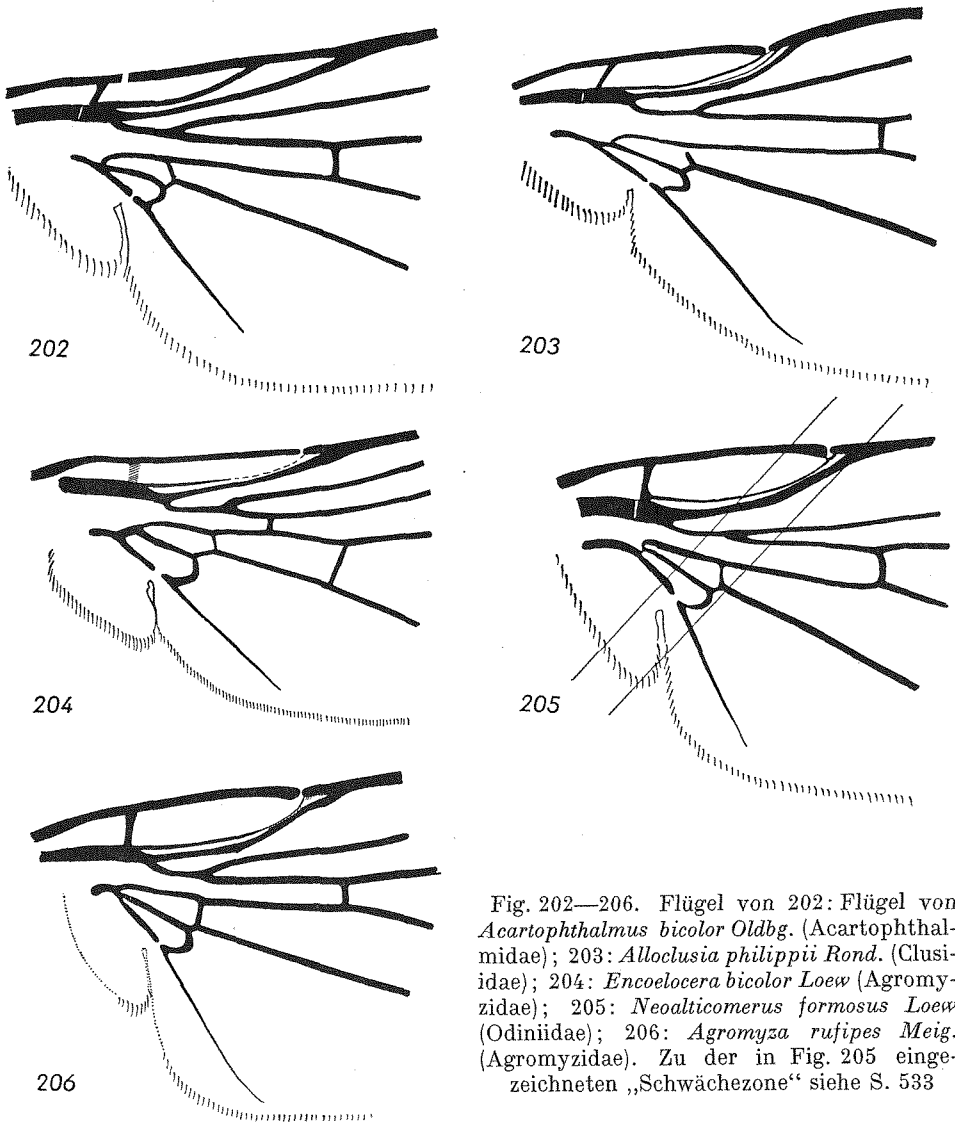


Fig. 202—206. Flügel von 202: Flügel von *Acartophthalmus bicolor* Oldbg. (Acartophthalmidae); 203: *Alloclusia philippii* Rond. (Clusiidae); 204: *Encoelocera bicolor* Loew (Agromyzidae); 205: *Neoaalticomerus formosus* Loew (Odiniidae); 206: *Agromyza rufipes* Meig. (Agromyzidae). Zu der in Fig. 205 eingezeichneten „Schwächezone“ siehe S. 533

Mindestens bei den hochspezialisierten Trypetidae, auf die allein sich auch HENDELs Hinweis auf die mit den Agromyzidae übereinstimmende „Ökologie“ beziehen könnte, wird die Spitze des Legrohres von den verschmolzenen Cerci gebildet. Bei den Agromyzidae sind die Cerci frei (Fig. 215—217).

Die von HENDEL (1928, Fig. 32, p. 47) am Legeapparat des Weibchens von *Phytomyza abdominalis* Zett. (spiegelbildlich auch 1931 in LINDNER, Textfig. 3, p. 3; hier aber ohne Beschriftung) gezeichneten „Valvulae inferiores“ sind übrigens nicht vorhanden! HENDEL hat hier Falten, die sich beim Einschieben des Legebohrers in das 7. Abdominalsegment aus der Gelenkmembran bilden auf Präparaten, die diesen Zwischenzustand zeigen, für morphologisch selbständige Anhänge des Legrohres gehalten. Aus dem Bau des weiblichen Legrohres lassen sich also keine Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Agromyzidae gewinnen.

Für die Annahme einer Verwandtschaft mit den Milichioidea scheint HENDEL früher (1922) besonders der Besitz von *ori* maßgebend gewesen zu sein. Aber mit den Milichiidae und Carnidae, die ebenfalls *ori* besitzen, können die Agromyzidae schwerlich näher verwandt sein. Wie oben gezeigt, bilden sicherlich die Milichiidae, Carnidae, Canaceidae und Tethinidae eine einheitliche Verwandtschaftsgruppe. Unter anderem ist bei dieser die Analader zu einem kurzen Stumpf reduziert. In diese Verwandtschaftsgruppe passen die Agromyzidae nicht hinein. Nach der Länge ihrer Analader könnten sie höchstens die Schwestergruppe der Milichioidea s. str. sein. Aber auch *ori* gehören offenbar nicht zum Grundplane der Milichioidea s. str. Sie haben sich offenbar nur bei den Milichiidae (+ Carnidae) aus den bei anderen Familien dieser Gruppe am Augenrande vorhandenen kurzen Härchen gebildet. Es ist aber fraglich, ob das auch für die Agromyzidae gilt. Hier könnten wie bei den Odiniidae die sogenannten *ori* echte, nach innen gebogene Frontorbitalborsten sein. Die *ori* sind also möglicherweise bei den Agromyzidae anders entstanden als bei den Milichiidae. Wenn diese Deutung zutrifft, dann wären die „*ori*“ der Agromyzidae und Odiniidae synapomorphe Bildungen. Nächste Verwandtschaft dieser beiden Familien wurde ja auch bis in die neueste Zeit angenommen. Ein stichhaltiger Grund gegen die Annahme dieser Verwandtschaft läßt sich nicht angeben. Die stärker apomorphen Merkmale der Agromyzidae könnten sämtlich Weiterbildungen des Grundplanes der Odiniidae sein.

Für eine nähere Verwandtschaft der Agromyzidae mit den Odiniidae könnte auch der männliche Kopulationsapparat sprechen, der allerdings noch einer genaueren Untersuchung bedarf. Bei flüchtigem Vergleich scheint mir aber die Übereinstimmung zwischen dem Kopulationsapparat von *Encoelocera* (Agromyzidae) und dem der Odiniidae auffällig zu sein. Bei den Odiniidae sind allerdings 6. und 7. + 8. Tergit getrennt. Ihre Verschmelzung bei den Agromyzidae könnte ohne Schwierigkeiten als eine Weiterbildung des bei den Odiniidae verwirklichten Zustandes sein. Trotz-

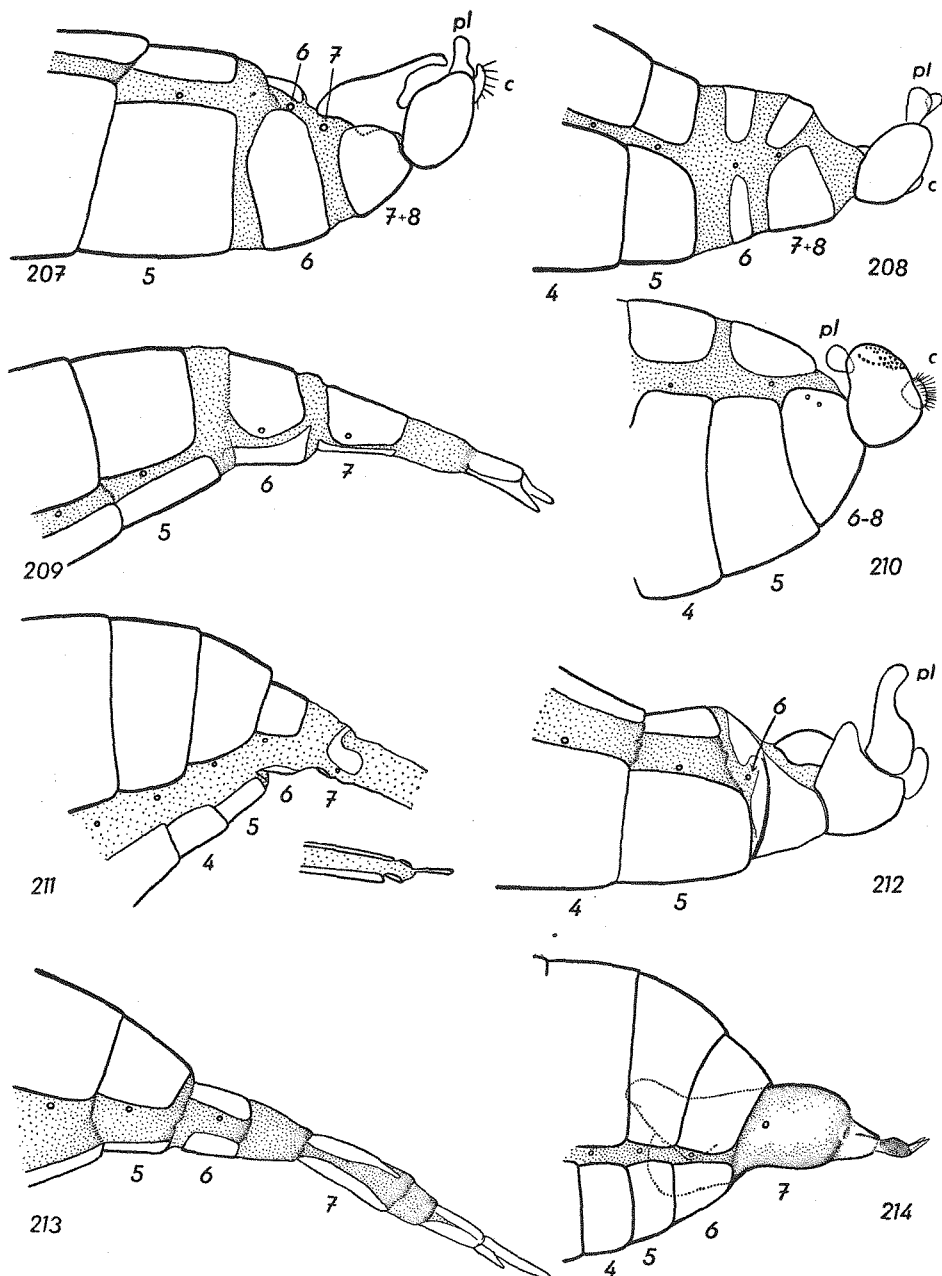


Fig. 207—214. Männliches Postabdomen von 207: *Clusia flava* Meig. (Clusiidae); 208: *Neoalticomerus formosus* Loew (Odiniidae); 209: Weibliches Postabdomen von *Clusia flava* Meig. (Clusiidae); 210: Männliches Postabdomen von *Encoelocera bicolor* Loew (Agromyzidae); 211: Weibliches Postabdomen von *Neoalticomerus formosus* Loew (Odiniidae); 212: Männliches Postabdomen von *Acartophthalmus bicolor* Oldbg. (Acartophthalmidae); 213: Weibliches Postabdomen von *Acartophthalmus nigrinus* Zett. (Acartophthalmidae); 214: Weibliches Postabdomen von *Encoelocera bicolor* Loew (Agromyzidae)

dem muß aber die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß es sich hier um eine synapomorphe Übereinstimmung mit den Milichioidea s. l. oder (bzw. und) den Chloropidae handelt. Für eine nähere Verwandtschaft mit den Odiniidae (und weiter eventuell mit den Clusiidae) könnte auch die stark genäherte Stellung der *pot* sprechen, die fast zwischen den hinteren Ozellen stehen. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Agromyzidae sind bisher zweifellos nicht geklärt. Sicher gesagt werden kann nur, daß sie ganz sicher nicht zu den Otitoidea und den Milichioidea gehören. Gegen die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zu einer dieser Gruppen läßt sich zwar kein einziger Gegengrund anführen, ebensowenig aber auch ein beweiskräftiger Grund zur Stützung dieser Annahme.

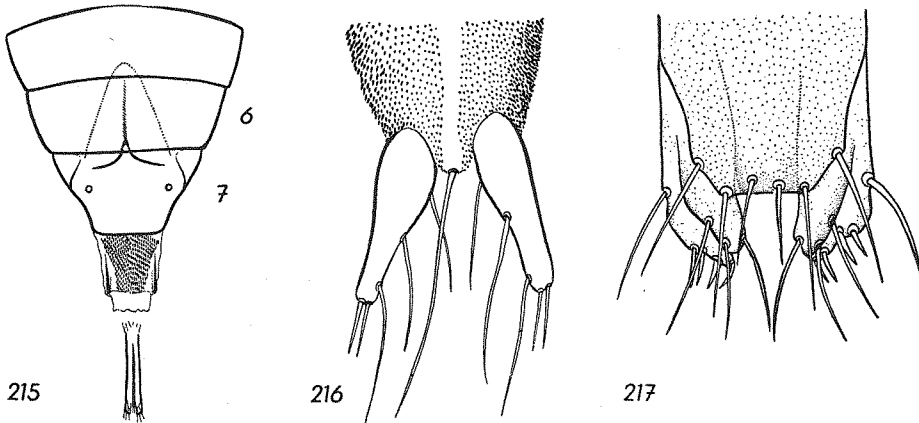


Fig. 215—217. Weibliches Postabdomen bzw. Ende des Legrohres von 215: *Phytomyza abdominalis* Zett. (Agromyzidae); 216: *Encoelocera bicolor* Zett. (Agromyzidae); 217: *Phytomyza abdominalis* Zett. (Agromyzidae)

Zu den Agromyzidae gehört nicht die Gattung *Fergusonina*. Sie ist weiter unten als Vertreterin einer besonderen Familie besprochen (S. 642).

Familie Clusiidae

Als monophyletische Gruppe durch die Kombination der folgenden apomorphen Merkmale ausgezeichnet:

1. Analzelle klein, begrenzende Querader (*cu_{1b}*) rückläufig (Fig. 203).
2. 2. Fühlerglied auf der Außenseite mit 3eckigem Fortsatz.
3. Vibrissen vorhanden.

Die Costa ist im Grundplan der Clusiidae offenbar nicht unterbrochen und bei *Heteromeringia* u. a. vollständig, bei vielen Formen aber an der Mündung von *sc* unterbrochen.

Wie die Lage der Stigmen im Grundplan des weiblichen Postabdomens anzunehmen ist, läßt sich bei der Seltenheit vieler Arten, die eine genauere Untersuchung verhindert, schwer beurteilen. Bei *Clusia flava* liegen 6. und 7. Stigma im Tergit.

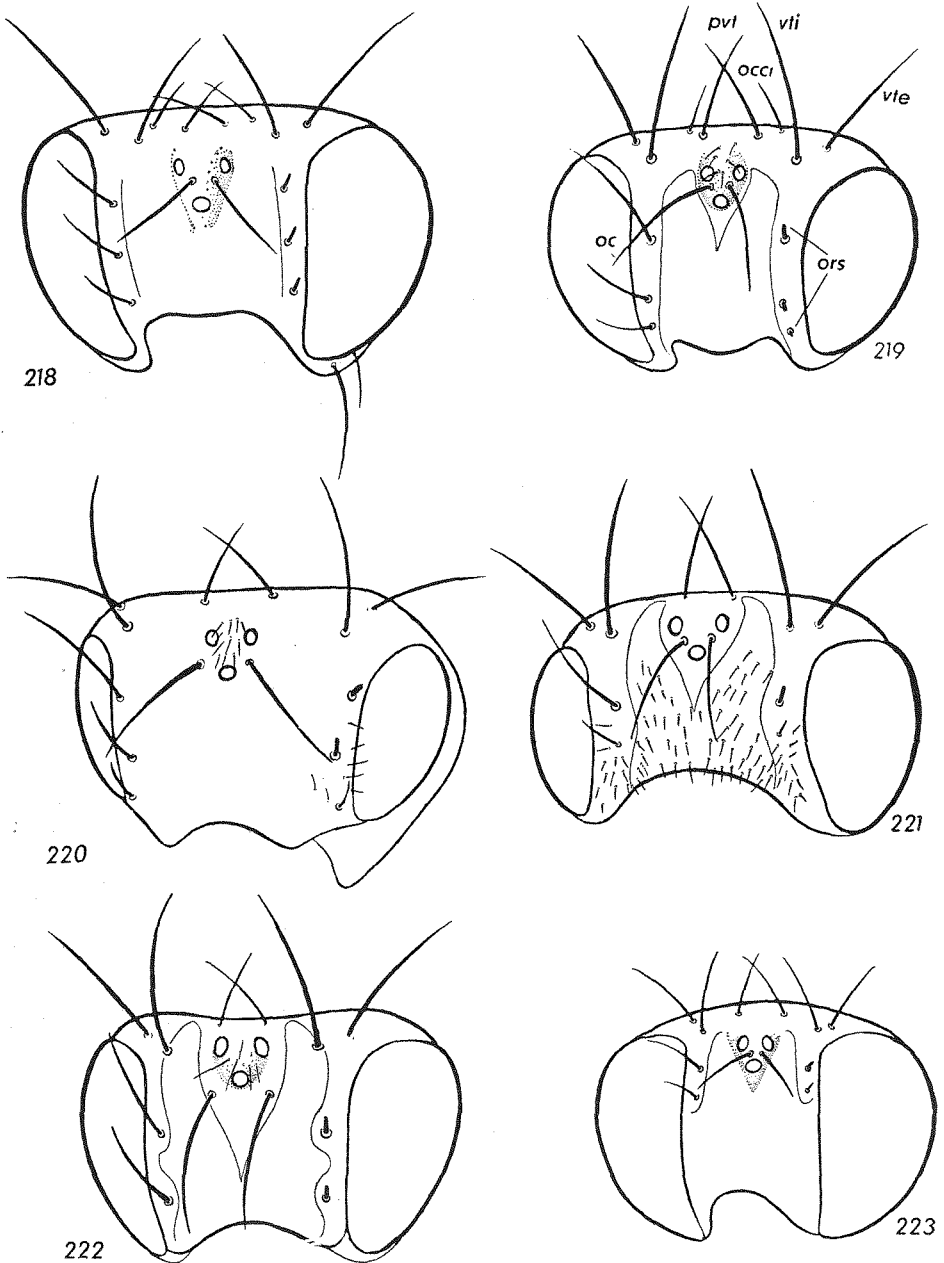


Fig. 218—223. Kopf von 218: *Pseudopomyza atrimana* Meig. (Familie ?); 219: *Heloclusia imperfecta* Mall. (Heleomyzidae); 220: *Listriomastax litorea* Enderl. von Possession Island (Heleomyzidae ?); 221: *Eccoptomera obscura* Meig. (Heleomyzidae); 222: *Trixoscelis marginella* Fall. (Trixoscelidae); 223: *Tapeigaster annulipes* Macq. (? Heleomyzidae)

MALLOCH (1933, p. 232/233) nennt als Merkmal noch „the soft central portion of the face, which is always markedly less sclerotized and generally lower than the parafacials, and has no definite epistomal margin.“ Eine ähnliche Aufweichung der Mittelpartie der Praefrons kommt auch bei Anthomyzidae und Opomyzidae, aber auch bei manchen Pallopteridae (*Eurygnathomyia*!), Piophilidae, bei *Pseudopomyza* und bei anderen vor. MALLOCH selbst erwähnt sie (l. c. p. 233) bei der Heleomyzidengattung *Heloclusia*. Auf der anderen Seite scheint mir die Praefrons bei *Heteromerin-*

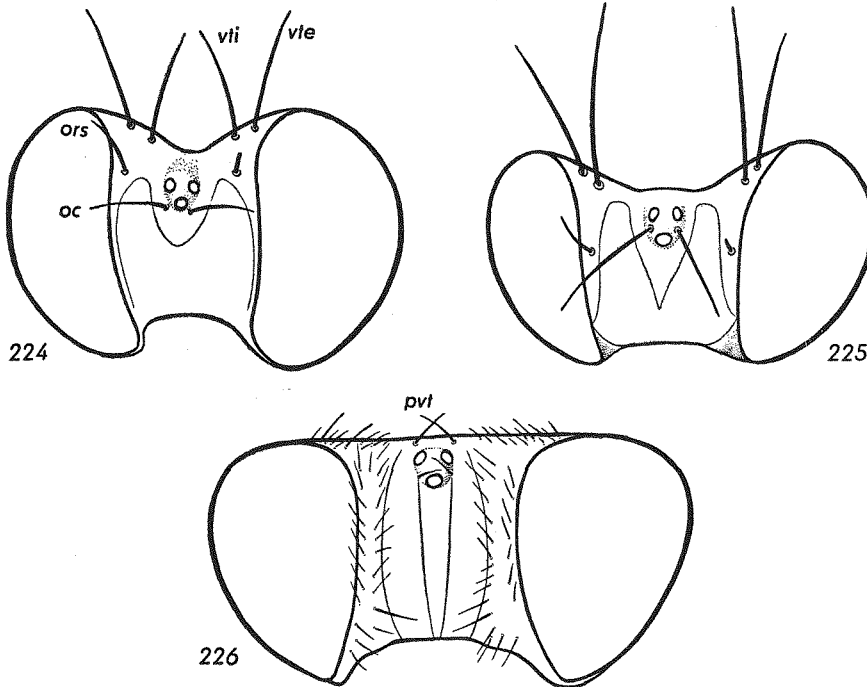


Fig. 224—226. Kopf von 224: *Cairnsimyia cavifrons* Mall. (Heleomyzidae); 225: *Rhinotora pluricellata* Schin. (Rhinotoridae); 226: *Somatia xanthomelas* Schin. (Familie ?)

gia in der Mitte kaum deutlich aufgeweicht zu sein. Ich halte es für wahrscheinlich, daß eine genauere Untersuchung dieses Merkmales, das eine gewisse Parallele zur Aufweichung der Postfrons („Stirnstrieme“) darstellt, Hinweise auf die Verwandtschaftsbeziehungen verschiedener Familien der Schizophora würde liefern können. Bisher sind die Grundlagen für die Benutzung dieses Merkmales aber noch zu unsicher.

Die Postvertikalborsten der Clusiidae sind divergent, einander an der Wurzel auffällig genähert; sie stehen nahe bei den hinteren Ozellen. Wenn irgendwo bei den Schizophora (abgesehen von den Ephydriidae), so wäre hier bei den Clusiidae die Annahme möglich, daß anstelle verlorengegangener konvergenter *pvt* (wie sie z. B. bei den Heleomyzidae vorhanden sind)

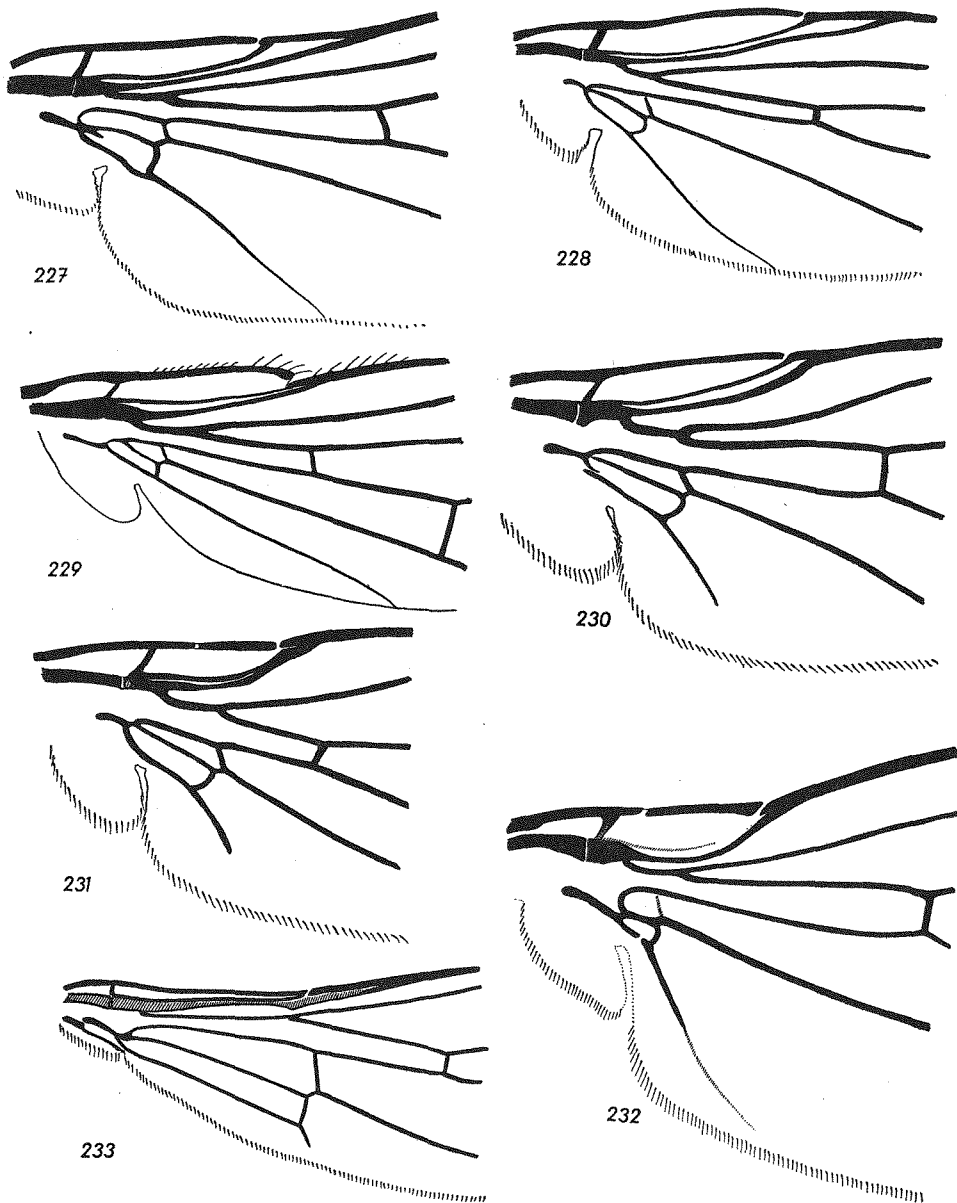


Fig. 227—233. Flügel von 227: *Tapeigaster marginifrons* Bezzi (Heleomyzidae?); 228: *Orbellia hiemalis* L. (Heleomyzidae); 229: *Listriomastax litorea* Enderl. (Heleomyzidae); 230: *Rhinotora pluricellata* Schin. (Rhinotoridae); 231: *Notomyza edwardsi* Mall. (Heleomyzidae); 232: *Pseudopomyza atrimana* Meig. (Familie?); 233: *Somatia xanthomelas* Schin. (Familie?)

Postozellarborsten getreten sind. Beweisbar ist diese Annahme indessen nicht. Ich halte es für ebenso leicht möglich, daß allein die Abplattung des Hinterkopfes, die für die Clusiidae charakteristisch ist, für die Annäherung der Postvertikalborsten an die Ozellen und für die gegenseitige Annäherung der *pvt* an ihrer Wurzel verantwortlich gemacht werden muß.

Wichtiger ist vielleicht die Tatsache, daß ähnlich starke genäherte, stark divergierende und eng an die Ozellen herangerückte *pvt* bei den Odiniidae und Agromyzidae vorkommen.

Später einmal wird sicherlich auch die Tatsache von Bedeutung sein, daß bei manchen Clusiiden ein sehr deutlicher Basalkegel des Aedeagus vorhanden ist, ähnlich wie er für die Micropezozidea beschrieben wurde. Diese Übereinstimmung hat mich zeitweise (1948) veranlaßt, an eine nähere Verwandtschaft der Clusiidae mit den Micropezidae zu denken. Das wäre aber nur vertretbar, wenn es sich bei dem beschriebenen Basalkegel des Penis um eine apomorphe Struktur handeln sollte, die dann als Synapomorphie der Clusiidae und Micropezidae gedeutet werden könnte. Wahrscheinlich trifft das aber nicht zu. Die Übereinstimmung beruht vermutlich mindestens z. T. auf Sympletiomorphie, so daß alle phylogenetischen, auf dieses Merkmal begründeten Schlüsse hinfällig werden. Im übrigen scheint der männliche Kopulationsapparat bei den Clusiidae ziemlich verschieden zu sein. Leider macht die Seltenheit der meisten Arten eine genauere Untersuchung zur Zeit unmöglich.

Eine sichere Entscheidung über die Verwandtschaftsbeziehungen der Clusiidae ermöglichen die bisher bekannten Merkmale der Clusiidae nicht. HENDEL nahm (1916, 1922, 1937) eine nähere Verwandtschaft mit den Anthomyzidae an und vereinigte Chyromyiidae, Clusiidae, Anthomyzidae und Opomyzidae in einer Gruppe „Anthomyzoidea“ (1922), die er dicht neben die „Helomyzoidea“ stellte. Später (1937) ließ er die genaueren Beziehungen dieser Gruppen mehr im Unbestimmten, doch stehen auch in diesem System die Clusiidae zwischen Heleomyzidae (in die die Chyromyiinae als Unterfamilie eingeschlossen werden) und Anthomyzidae-Opomyzidae.

Bei CRAMPTON (1944b) gehören die Clusiidae zu den „Helomyzoidea“, die von den „Opomyzoidea“ durch die Dryomyzoidea getrennt sind.

Richtig ist an allen diesen Einordnungsversuchen wahrscheinlich das Eine, daß die Clusiidae zu den verhältnismäßig zahlreichen Familien im Umkreise der Heleomyzidae gehören, deren Verwandtschaftsbeziehungen zueinander bisher nicht genau angegeben werden können. Ich halte es derzeit für unmöglich, die Frage nach der Schwestergruppe der Clusiidae zu beantworten. Neben den von HENDEL in Betracht gezogenen Familien möchte ich aber auch an die Odiniidae denken.

Familie Acartophthalmidae

Die Gattung *Acartophthalmus* wird heute allgemein, wenn auch als Vertreterin einer eigenen Unterfamilie, in die Clusiidae eingeschlossen. Meiner

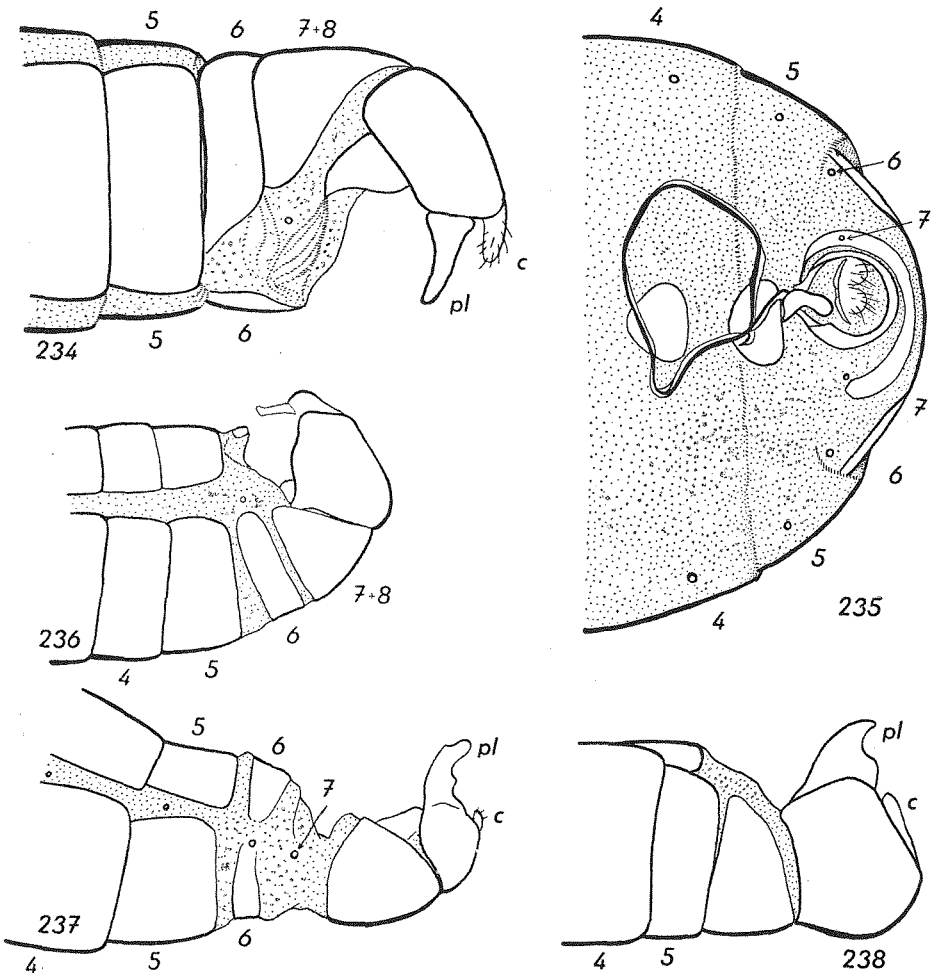


Fig. 234—238. Männliches Postabdomen von 234: *Orbellia hiemalis* L. (Heleomyzidae); 235: *Somatia xanthomelas* Schin. (Familie?); 236: *Trixoscelis obscurella* Fall. (Trixoscelidae); 237: *Dihoplomyza norma* Malloch (Heleomyzidae); 238: *Notomyza edwardsi* Malloch. (Heleomyzidae)

Ansicht nach läßt es sich nicht beweisen, daß *Acartophthalmus* mit den Clusiidae näher verwandt ist als mit anderen Familien der sogenannten Acalyptratae.

An apomorphen Merkmalen sind vorhanden:

1. Costa in der Nähe von *h* unterbrochen (Fig. 202).
2. Analzelle klein (Fig. 202).
3. Analader verkürzt (Fig. 202).
4. Vibrissen vorhanden (Fig. 202).

5. Im männlichen Postabdomen ist zwischen dem Praeabdomen (5. Abdominalsegment) und dem Hypopygium nur 1 Tergitkomplex vorhanden (Fig. 207).

6. In beiden Geschlechtern fehlt das 7. Abdominalstigma (Fig. 207 und Fig. 209).

Die Frontorbitalborsten (*ors*) sind bis zum Vorderrande der Stirn in 3 Paaren vorhanden; *sc* und *r*₁ sind relativ weit voneinander entfernt; an der Mündung von *sc* ist die Costa nicht unterbrochen. An mehreren vorliegenden Präparaten habe ich keine Spermatheka finden können. Die Postvertikalborsten sind an der Wurzel breit getrennt, kräftig und stark divergierend. Für die Annahme, daß sie aus konvergierenden *pot* hervorgegangen oder diese ersetzt haben könnten, gibt es keinerlei Gründe.

Nach alledem zweifle ich nicht daran, daß die Acartophthalmidae ebenso wie die Clusiidae in die weitere Verwandtschaft der Heleomyzidae gehören. Ich kenne aber kein einziges apomorphes Merkmal, das die Acartophthalmidae ausschließlich mit den Clusiidae teilen und auch keine Merkmalskombination, für die das gilt. Die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den beiden genannten Gruppen bleibt also völlig unbewiesen.

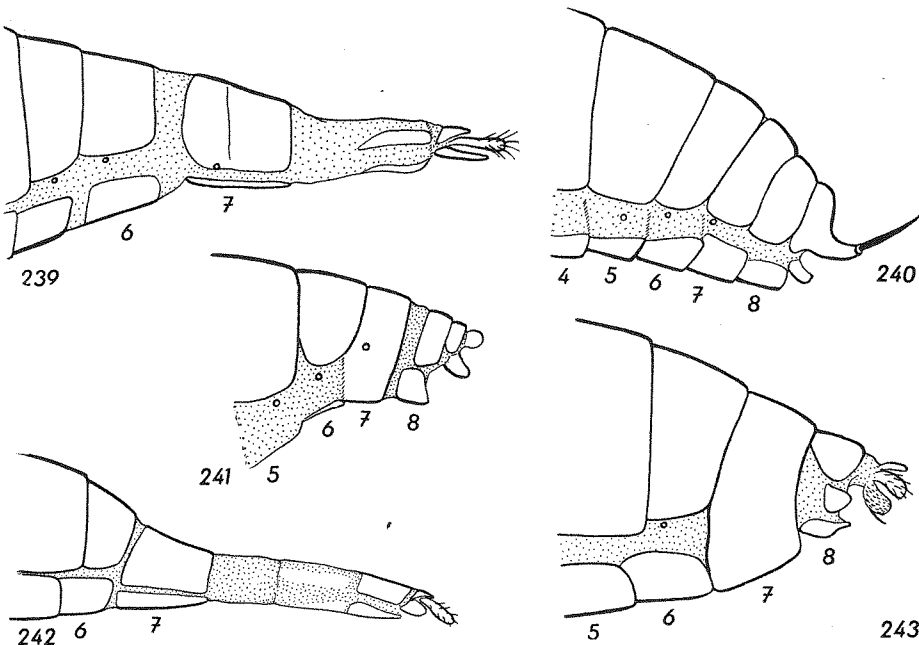


Fig. 239—243. Weibliches Postabdomen von 239: *Heleomyza* (= *Suillia*) *pilimana* Loew (Heleomyzidae); 240: *Dihoplomyza* *norma* Mall. (Heleomyzidae); 241: *Somatia* *xanthomelas* Schin.: 7. Segment geschlossener Ring (Familie?); 242: *Tephrochlamys* *rufiventris* Meig. (Heleomyzidae); 243: *Trixoscelis* *marginella* Fall. 7. Segment geschlossener Ring, ohne Stigma (Trixoscelidae)

Familien Heleomyzidae-Trixoscelidae

Die Heleomyzidae s. l. gehören zu den am schwersten zu beurteilenden Familien der Schizophora. Sie sind zwar durchweg durch eine Anzahl relativ zum Grundplan der Schizophora apomorpher Merkmale ausgezeichnet:

1. Postvertikalborsten konvergent (Fig. 221, 222).
2. Vibrissen vorhanden.
3. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 228).

Diese Merkmale genügen aber bei weitem nicht, um die Heleomyzidae als monophyletische Gruppe zu begründen. Sie sind, auch kombiniert, bei den Schizophora so weit verbreitet, daß sie für die Begründung monophyletischer Gruppen allein fast keine Beweiskraft haben.

Die Heleomyzidae müssen daher zur Zeit als diejenige Gruppe bezeichnet werde, in der alle diejenigen Arten untergebracht werden, die über die oben angeführten Merkmale hinaus keines derjenigen apomorphen Merkmale besitzen, durch die gewisse andere Familien oder Familiengruppen der Schizophora (wie z. B. die Drosophiloidea, Borboridae usw.) ausgezeichnet sind. Viele „Heleomyzidae“ besitzen allerdings mehr als die oben verzeichneten apomorphen Merkmale: Es gibt z. B. viele Arten, bei denen die Analader verkürzt ist und den Flügelrand nicht erreicht (Fig. 231). Bei manchen Arten fehlt das 7. Abdominalstigma (Fig. 236, 243), ist das 7. Segment des weiblichen Postabdomens zu einem geschlossenen Ring umgebildet (Fig. 243), ist im männlichen Postabdomen nur ein Tergitkomplex vorhanden (Fig. 238) usw. Außerdem variiert die Zahl der Spermatheken bei den „Heleomyzidae“ weit mehr, als das bei anderen Familien der Fall ist: Viele Heleomyziden besitzen 3 Spermatheken. Bei einigen Arten der Gattung *Heleomyza* (= *Suillia* auct.!) kommen 4 Spermatheken vor. Andere Arten (z. B. *Tephrochlamys*-Arten, *Notomyza*) haben nur 2 Spermatheken (siehe die Tabelle S. 544).

Da alle diese apomorphen Merkmale zum Grundplan anderer Familien gehören, ist es nicht ausgeschlossen, daß die Träger dieser Merkmale unter den „Heleomyzidae“ mit den betreffenden Familien, z. B. den Drosophiloiden oder Anthomyzidae oder Chyromyidae oder Aulacigasteridae usw. näher verwandt sind. Gegen die „Heleomyzidae“ richtet sich also der Verdacht der Sympletiomorphie. Es wäre daher sehr dringend nötig, die „Heleomyzidae“ nach modernen systematischen Gesichtspunkten kritisch durchzuarbeiten.

Als eigene Familie werden manchmal die „Trioxoscelidae“ von den Heleomyzidae abgetrennt. Es ist durchaus möglich, daß die Gattung *Trioxoscelis* mit einigen anderen Gattungen eine monophyletische Gruppe bildet und von den Heleomyzidae abgetrennt zu werden verdient. Der Umfang dieser Gruppe und die sie begründenden Merkmale stehen aber zur Zeit noch nicht fest. Sicher ist, daß die Verkürzung der Analader hier allein kein taugliches Gruppenmerkmal bildet, da man auf Grund dieses Merkmales allein mit der Gattung *Trioxoscelis* Formen vereinigen würde, die mit ihr

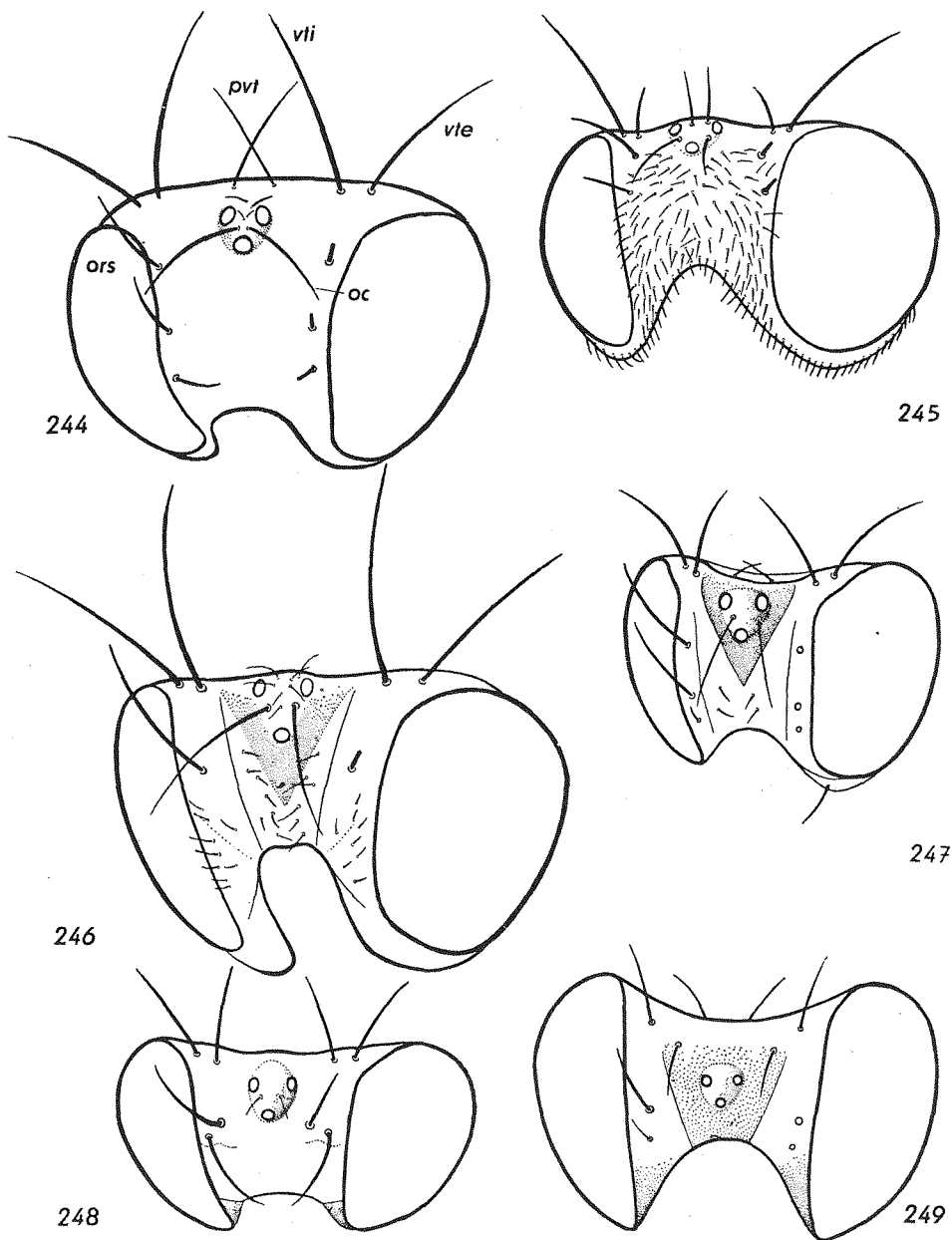


Fig. 244—249. Kopf von 244: *Chyromya flava* L. (Chyromyidae); 245: *Fergusonina curriei* Tonnoir (Fergusoninidae); 246: *Geomyza combinata* L. (Opomyzidae); 247: *Anthomyza sordidella* Zett. (Anthomyzidae); 248: *Aulacigaster leucopeza* Meig. (Aulacigasteridae); 249: *Stenomicroa angustata* Coq. (Anthomyzidae)

sicher nicht näher verwandt sind. Die Merkmale, die WHEELER (1955) für die Trixoscelidae anführt, haben zunächst alle nur diagnostischen Wert. Ihre Deutung als apomorph oder plesiomorph relativ zum Grundplan einer Gruppe nächsthöherer Ordnung, zu der ihre Träger gehören könnten, ist unklar. Daher können diese Merkmale die Trixoscelidae im Sinne von WHEELER auch noch nicht als monophyletische Gruppe begründen.

Nach WHEELER sollen die holarktischen bzw. nearktischen Gattungen *Neossos*, *Paraneossos*, *Zagonia*, *Spilochroa* und *Trixoscelis* hier hergehören. Dazu wäre noch die paläarktische Gattung *Psiloplagia* zu nennen. Nach WHEELER sollen auch die südchilenischen Gattungen *Gephyromyza* und *Cephodapedon*, sowie *Nephoneura*, *Anastomyza* und *Apophoneura* zu den Trixoscelidae gehören. Die paläarktischen Arten der Gattung *Trixoscelis* haben 3 Spermetheken. Sie gleichen in diesem unter den sogenannten Acalyptratae nicht besonders häufigen Merkmale also den meisten paläarktischen Heleomyzidae-Gattungen. Es wäre interessant zu wissen, ob das auch für die chilenischen Gattungen gilt.

Verwandt mit den heute in den Familien Heleomyzidae und Trixoscelidae vereinigten Gattungen sind meines Erachtens auch die Gattungen *Tapeigaster*, *Listriomastax* und *Apetenus*.

Die Gattung *Tapeigaster* ist seit ihrer Entdeckung recht verschieden beurteilt worden. PARAMONOW (1955) stellt sie in seiner kürzlich erschienenen Revision mit MALLOCH zu den Neottiophilidae. Das läßt sich meines Erachtens nicht begründen. *Neottiophilum* und *Actenoptera* (die beiden einzigen und monotypischen Gattungen der Neottiophilidae) sind durch den Bau des männlichen Hypopygiums hinreichend ausgezeichnet (siehe oben S. 604). Nach Bau und Lebensweise sind sie nahe verwandt mit den Thyreophoridae und Piophilidae. Die Postvertikalborsten aller dieser Familien sind divergent (und zwar offensichtlich primär divergent). *Tapeigaster* dagegen hat konvergente Postvertikalborsten (Fig. 223) und das männliche Postabdomen zeigt, soweit man ohne genauere Untersuchungen sehen kann, nichts von den Besonderheiten der Neottiophilidae.

Meiner Ansicht nach gehört *Tapeigaster* in den Verwandtenkreis der „Heleomyzidae“. Die oben für den Grundplan der Heleomyzidae als charakteristisch genannten apomorphen Merkmale sind sämtlich auch bei *Tapeigaster* vorhanden. Von den beiden Merkmalen, in denen sich *Tapeigaster* von den Heleomyzidae unterscheiden soll, trifft mindestens das eine nicht unbedingt zu: die Heleomyzidae haben keineswegs „always quite evident widely spaced bristles“ auf dem Vorderrande des Flügels. Bei *Notomyza* z. B. ist keine Spur von ihnen vorhanden (Fig. 231). Andererseits zeigt *Neottiophilum* diese Börstchen in schönster Ausbildung. Bei *Actenoptera* dagegen fehlen sie völlig. Auf dieses Merkmal kann also kaum Wert gelegt werden. Das Fehlen der „strong preapical dorsal bristle on tibiae“ bei *Tapeigaster* (im Gegensatz zu den Heleomyzidae) kann durchaus damit zusammenhängen, daß die Beborstung bei dieser Gattung überhaupt

einer weichen Behaarung Platz gemacht hat. Im Gegensatz zu den meisten paläarktischen Gattungen der Heleomyzidae hat *Tapeigaster* nur 2 Spermatheken. Das kommt aber auch sonst durchaus bei Heleomyzidae vor (*Tephrochlamys*, *Notomyza*). Gegen die Heleomyzidae könnte auch die Form der Analzelle und der Verlauf der Analader (Fig. 227) sprechen, die

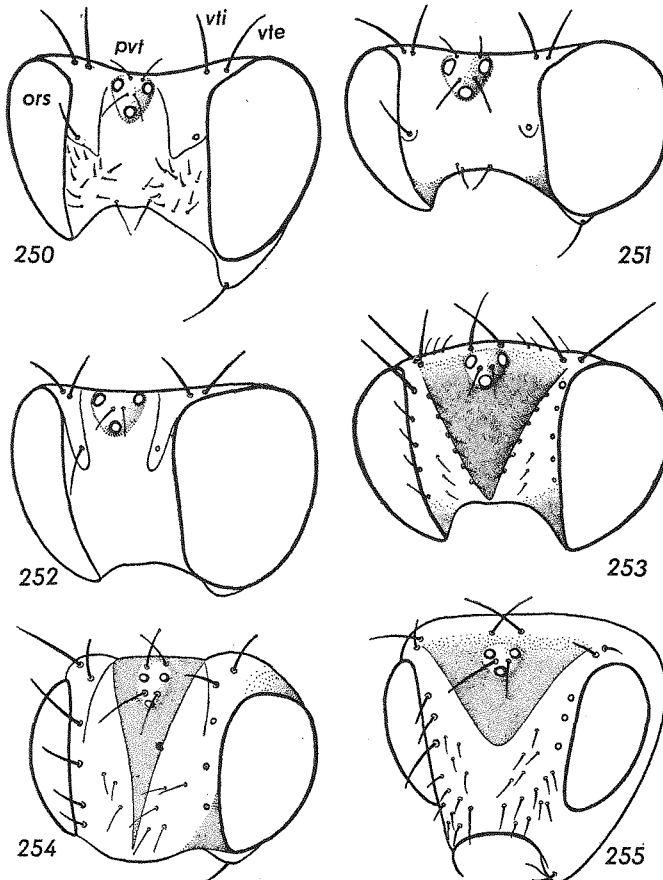


Fig. 250—255. Kopf von 250: *Asteia concinna* Meig. (Asteiidae); 251: *Asteia amoena* Meigen (Asteiidae); 252: *Leiomyza laevigata* Meigen (Asteiidae); 253: *Rhodesiella* (= *Aspistyla*) *plumiger* Meig. (Chloropidae); 254: *Lasiosina* (= *Euchlorops*) *vittata* Malloch: früher zu den Milichiidae gestellt (Chloropidae); 255: *Lasiopleura conopsea* Duda (Chloropidae)

beide eher an die Sciomyzidae erinnern. Von den Sciomyzidae weicht *Tapeigaster* aber im Vorhandensein einer Costabruchstelle, im Besitze von Vibrissen und in der Konvergenz der Postvertikalborsten ab. In allen diesen Merkmalen stimmt die Gattung mit den Helomyzidae überein.

Ich will nicht behaupten, daß *Tapeigaster* wirklich zu den Heleomyzidae selbst gehört. Oben habe ich ja selbst gesagt, daß die „Heleomyzidae“

in ihrer heutigen Begrenzung möglicherweise eine auf relativer Symplesiomorphie begründete Gruppenbildung sind. Aber für die Zugehörigkeit von *Tapeigaster* zu den Neottiophilidae spricht gar nichts, auch nicht die Lebensweise: *Tapeigaster*-Larven leben in Pilzen (wie viele Heleomyzidae). Wahrscheinlich ist *Tapeigaster* ein altes Element der australischen Fauna, das schon zu einer Zeit entstanden ist, als auch die nahe verwandten Gruppen Heleomyzidae, Sciomyzoidea, Calyptratae und andere entstanden. Solange die Beziehungen dieser Gruppen zueinander nicht genau bekannt sind und solange vor allem die Heleomyzidae nicht besser durchgearbeitet sind, wird

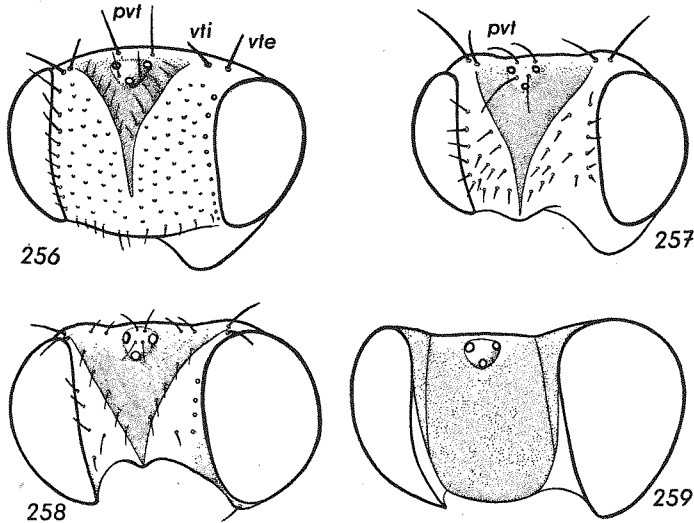


Fig. 256—259. Kopf von 256: *Goniopsita palposa* F. (Chloropidae); 257: *Assuania thalhammeri* Strobl (Chloropidae); 258: *Pachylophus contractus* Beck. (Chloropidae); 259: *Thressa polita* Beck. (Chloropidae)

es auch kaum möglich sein, die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Tapeigaster* genau anzugeben.

Ähnliches gilt für die Gattungen *Listriomastax* und *Apetenus* von Kerguelen, Possession und Marion Isld. Beide Gattungen sind offenbar nahe miteinander verwandt. *Listriomastax* hat zwar voll ausgebildete, *Apetenus* reduzierte Flügel. Die charakteristische Verbreiterung der basalen Abdominaltergite bei beiden Gattungen spricht aber für die auch von SÉGUIN angenommene nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen. SÉGUIN (1940) stellt beide Gattungen zu den Coelopidae. Meiner Ansicht nach läßt sich das nicht begründen. Schon allein die sehr deutliche Unterbrechung der Costa an der Mündung von *sc* (Fig. 229) spricht dagegen. In meiner Bearbeitung der Larvenformen (1952) habe ich *Listriomastax* und *Apetenus* als Anhang zu den Pallopteridae gestellt. Vor allem die Angaben SÉGUINs über das weibliche Legrohr schienen mir für eine Verwandtschaft mit dieser

Familie zu sprechen. Inzwischen habe ich die Gattung *Listriomastax* selbst untersuchen können und festgestellt, daß in der Ausbildung des weiblichen Legrohres und des 7. Abdominalsegmentes keinerlei Übereinstimmung mit den Pallopteridae besteht. Zu dieser Familie gehören *Listriomastax* und *Apetenus* sicher nicht. Bei beiden Gattungen sind die oben für den Grundplan der Heleomyzidae genannten apomorphen Merkmale vorhanden. In der Beborstung des Kopfes scheinen mir besondere Übereinstimmungen mit *Heloclusia* und anderen chilenischen Gattungen der Heleomyzidae zu bestehen. Aber *Listriomastax* weicht von den bekannten chilenischen und

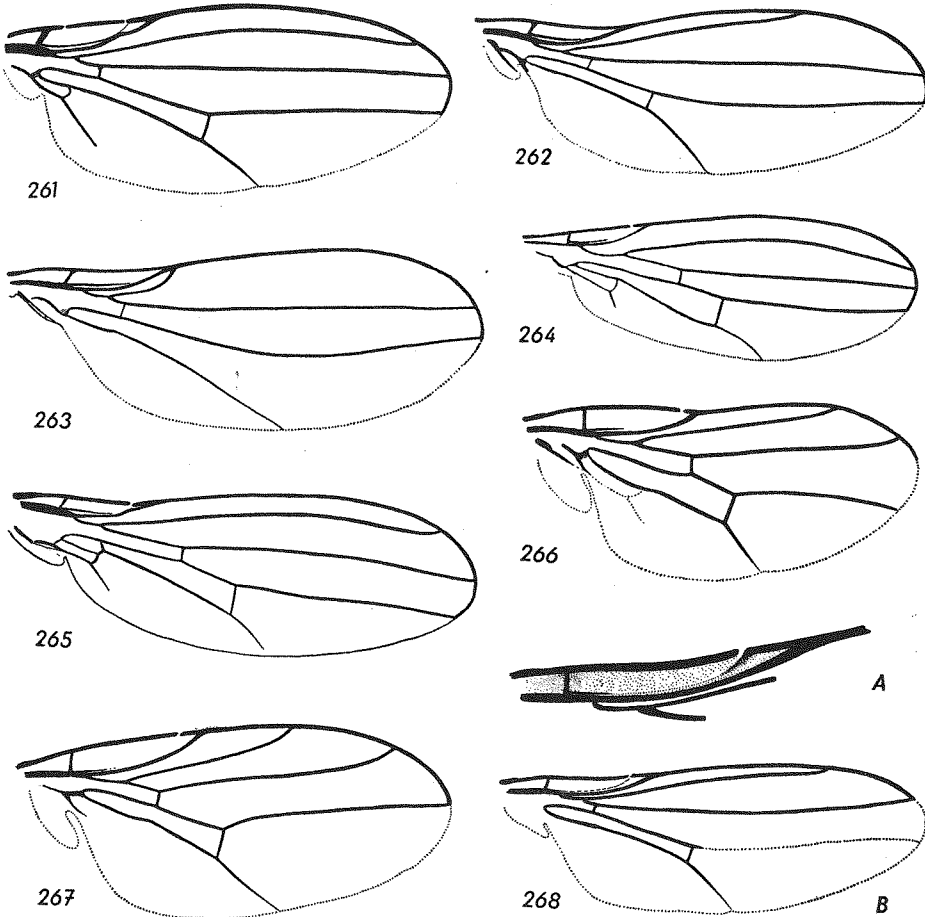


Fig. 261—268. Flügel von 261: *Aulacigaster leucopeza* Meigen (Aulacigasteridae); 262: *Leiomyza laevigata* Meigen (Asteiidae); 263: *Asteia amoena* Meigen (Asteiidae); 264: *Stenomicrota taeniata* Hennig (Anthomyzidae); 265: *Paranthomyza nitida* Meig. (Anthomyzidae); 266: *Capnoptera scutata* Rossi (Chloropidae); 267: *Rhodesiella* (= *Aspistyla*) *plumiger* Meigen (Chloropidae); 268: *Thressa* (= *Chalcidomyia*) *polita* Becker (Chloropidae)

neuseeländigen Arten der Heleomyzidae darin ab, daß ihre Analader den Flügelrand erreicht. Sie besitzt nur 2 Spermatheken.

Zur Aufklärung der genaueren Verwandtschaftsbeziehungen von *Listriomastax* und *Apetenus* wäre genau wie bei *Tapeigaster* zu sagen, daß hierfür besonders die Verwandtschaftsbeziehungen der „Heleomyzidae“ und einiger verwandter Gruppen genauer bekannt sein müßten. Außerdem wäre wohl eine weit bessere Kenntnis der australischen Heleomyzidae Voraussetzung. Gattungen *Pseudopomyza* — *Chiropteromyza*¹⁾

Auch diese beiden Gattungen sind wohl mit den „Heleomyzidae“ mehr oder weniger nahe verwandt, bisher ist es aber nicht möglich, ihre genauen Verwandtschaftsbeziehungen anzugeben.

Die Gattung *Pseudopomyza* ist oft zu den Milichiidae gestellt worden. Das tut auch FREY (1952). Er hat offenbar übersehen, daß ich schon 1937 Bedenken gegen diese Einordnung erhoben habe, die auch durch die Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates nicht zerstreut worden sind (HENNIG 1941). Ich bin heute überzeugt, daß *Pseudopomyza* mit den Milichiidae nichts zu tun haben kann. Das wird schon durch die Form der Analzelle und die Länge der Analader bewiesen. Als nächste Verwandte kommen meines Erachtens nur die „Heleomyzidae“ oder die Anthomyzidae in Frage. Meine frühere Angabe (1941), nach der das Vorhandensein nur eines Tergitkomplexes (6.—8. Tergit) zwischen Praeabdomen und Hypopygium für die „Drosophilides“ charakteristisch sein sollte, so daß *Pseudopomyza* nach diesem Merkmale nur zu den „Drosophilides“ gehören könne, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Die Merkmale von *Pseudopomyza* können sehr gut als Weiterbildungen des Grundplanes der Heleomyzidae gedeutet werden, so wie das auch für die relativ abweichenden Merkmale z. B. der Gattungen *Notomyza*, *Cinderella* u. a. geschieht.

Mit gleichem Recht könnte man sie aber auch als Weiterbildungen der Merkmale der Anthomyzidae ansehen. Das wären aber, so viel ich jetzt sehen kann, die beiden einzigen Möglichkeiten für die Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen von *Pseudopomyza*. Genauer läßt sich schon deshalb nicht sagen, weil vor allem die Heleomyzidae (aber auch die Anthomyzidae, unter denen es ja auch einige fragliche Formen gibt) vorher einer genaueren Durcharbeitung bedürfen.

Die Gattung *Chiropteromyza* wird von ihrem Autor, R. FREY (1952) als Vertreter einer eigenen Familie, Chiropteromyzidae, betrachtet. Diese „vermittelt in mehreren Beziehungen den Übergang zwischen den Tethiniden-Drosophiliden einerseits und den Milichiiden-Agromyziden andererseits“ (FREY). Aber diese Familiengruppen sind nach der in der vorliegenden Arbeit ver-



Fig. 260. Fühlerborste von *Thressa polita* Beck. (Chloropidae)

¹⁾ Beide Gattungen sind auch als Vertreter eigener Familien angesehen worden: Pseudopomyzidae FREY 1941 und Chiropteromyzidae FREY 1952.

tretenen Überzeugung keine phylogenetischen Einheiten (monophyletische Gruppen) und hinsichtlich der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen kann es auch keine „Übergänge“ geben. So läßt sich aus FREYS Angaben nur entnehmen, daß *Chiroptero-myza* wohl ähnlich zu beurteilen sein dürfte wie *Pseudopomyza*, *Cinderella* und ähnliche Gattungen.

Familie Rhinotoridae

Nicht immer werden die Rhinotoridae als selbständige Familie angesehen. Oft werden sie nur als Unterfamilie den Rhopalomeridae angegliedert. So verfährt auch HENDEL in seiner letzten Arbeit (1937 in KÜKENTHAL-KRUMBACH). Früher hatte HENDEL (1916 und 1922) dagegen 2 verschiedene Familien, Rhinotoridae und Rhopalomeridae, angenommen und beide in ganz verschiedene Verwandtschaftsgruppen eingegliedert: die Rhopalomeridae stellte er zu seinen Sciomyzoidea, die Rhinotoridae dagegen ohne nähere Angabe ihrer Verwandtschaftsbeziehungen zu den „Drosophilomorphae“.

Seit WILLISTON sind die großen Verschiedenheiten der Rhinotoridae und Rhopalomeridae oft betont worden:

	Rhopalomeridae	Rhinotoridae
<i>pet</i>	divergent	konvergent oder fehlend
Vibrissen und Backenborste	fehlen	vorhanden
Prosternalbrücke	vorhanden	fehlt
Costabruchstelle	fehlt	vorhanden
Mündung von <i>sc</i>	entfernt von <i>sc</i>	nahe an <i>r</i> ₁
<i>cu</i> _{1b}	gerade	konvex
Analader	bis z. Flügelrande	verkürzt
Ovipositor	lang	kurz

Wie schon oben gezeigt wurde, weisen die Merkmale der Rhopalomeridae auf eine nähere Verwandtschaft mit den Helcomyzidae hin. Die Rhinotoridae sind wohl mit den Heleomyzidae näher verwandt. Für die Verwandtschaft mit den Drosophilomorphae, die HENDEL (1922) annahm, kann ich keinerlei Gründe feststellen. Die genauere Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen den Rhinotoridae und Heleomyzidae bestehen, scheitert an der oben schon mehrfach erwähnten unzureichenden systematischen Durcharbeitung der Heleomyzidae und ihrer nächsten Verwandten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Rhinotoridae als neotropische Gruppe zu den Heleomyzidae in einem ähnlichen Verwandtschaftsverhältnis stehen, wie die ebenfalls neotropischen Rhopalomeridae zu den Helcomyzidae. Die Gruppe zeigt manche Ähnlichkeiten mit der australischen Gattung *Cairnsimyia* („Heleomyzidae“), im Flügel (z. B. überzählige Queradern) auch Ähnlichkeiten mit der südchilenischen Gattung *Aphoneura* („Heleomyzidae“).

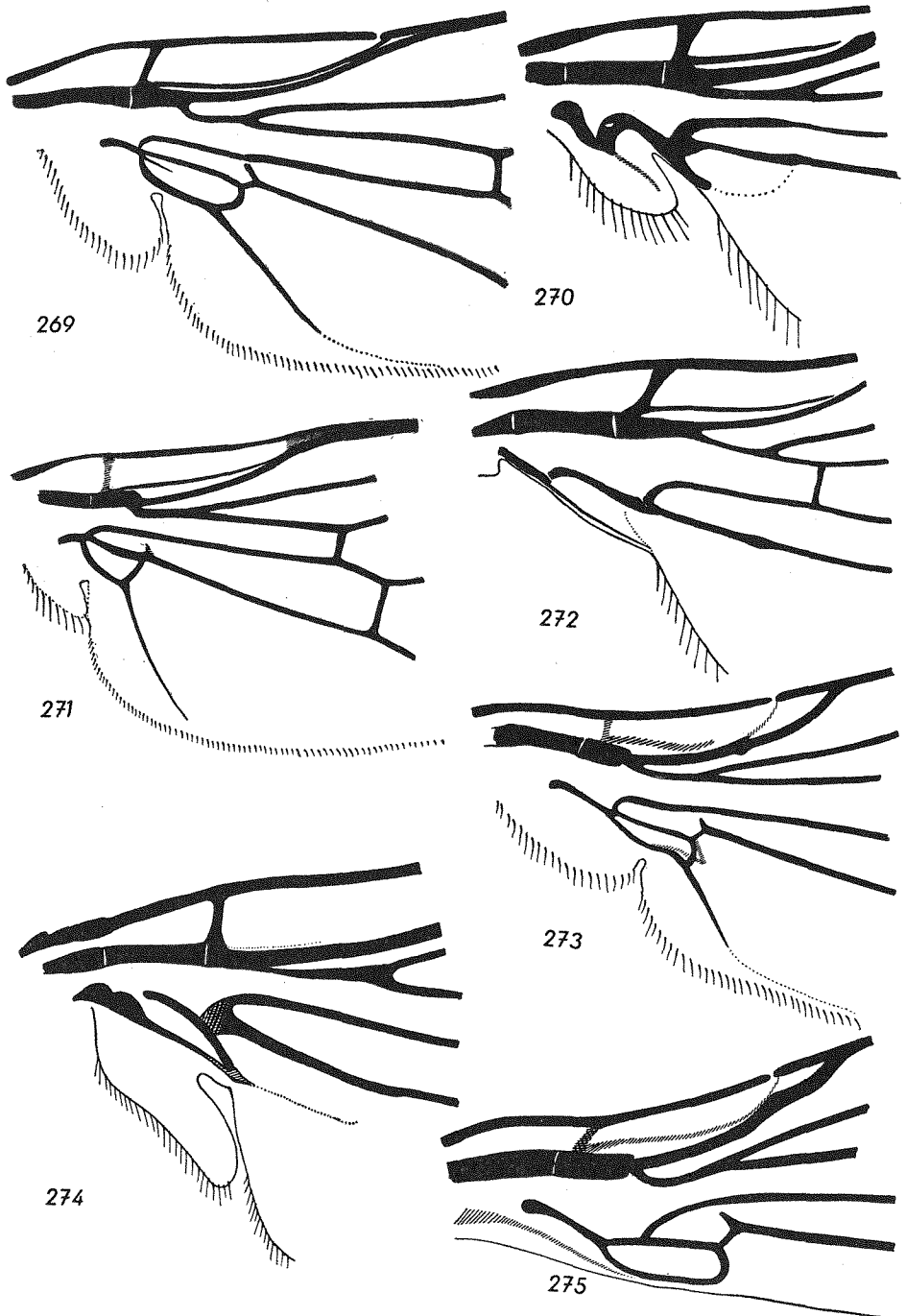


Fig. 269—275. Flügel von 269: *Chyromya flava* L. (Chyromyidae); 270: *Leiomyza laevigata* Meig. (Asteiidae); 271: *Fergusonina carteri* Tonn. (Fergusoninidae); 272: *Asteia amoena* Meig. (Asteiidae); 273: *Opomyza germinationis* L. (Opomyzidae); 274: *Chlorops pumilionis* Berk. (Chloropidae); 275: *Geomyza combinata* L. (Opomyzidae)

Familie Anthomyzidae

Die Anthomyzidae sind eine der am schwersten zu beurteilenden Gruppen der Schizophora: „... the distinguishing criteria have never been satisfactorily defined and are more a matter of personal opinion than elsewhere in the order“ (MALLOCH 1933b). Infolgedessen ist auch der Gattungs- und Artenbestand der Anthomyzidae recht umstritten.

Die mir bekannten Gattungen sind durch die folgenden relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmale ausgezeichnet:

1. Vibrissen vorhanden.
2. Postvertikalborsten konvergent? (Fig. 247).
Divergierende *pot* besitzt *Stenomicro* (Fig. 249), siehe dazu unten, S. 634.
3. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 265).
4. *sc* verkürzt: vor dem Erreichen des Flügelrandes verblaßt (Fig. 265).
5. Die Analader ($cu_{1b} + 1a$) erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 265).
6. Beim Weibchen liegt das 7. Abdominalstigma im 7. Tergit, das einen auf der Ventralseite fast geschlossenen Ring bildet (Fig. 287).

Die Merkmale des männlichen Postabdomens sind verhältnismäßig plesiomorph: Zwischen dem Praeabdomen (5. Segment) und dem Hypopygium sind 2 getrennte Tergitkomplexe (6. und 7. + 8. Tergit) vorhanden. Freibewegliche Surstyli sind vorhanden. Hinter dem Aedeagus liegt eine recht auffällige Faltenbildung. Wenn die oben (S. 540) versuchsweise gegebene Deutung richtig ist, bedeutet das also, daß der Epiphallus bei den Anthomyzidae noch in seiner morphologischen Vorstufe vorhanden ist.

Beim Weibchen scheinen stets, wie bei den Drosophiloidea, Milichioidea, Chloropidae u. a. nur 2 Spermatheken vorhanden zu sein.

Diese Kombination von Merkmalen reicht meines Erachtens vollkommen aus, um die Anthomyzidae als monophyletische Gruppe zu begründen. Allerdings gilt das zunächst nur für eine Gruppe von Gattungen, zu der die holarktischen Gattungen *Anthomyza*, *Paranthomyza*, *Anagnota*, *Mumetopia*, wahrscheinlich auch *Ischnomyia* (mir unbekannt) und die orientalisch-aethiopische Gattung *Amygdalops* gehören.

Für die Gattungen *Cyamops* (nearktisch), *Waterhouseia* (N. S. Wales), *Teratomyza* (Neuseeland und S. Chile) und *Melanthomyza* ist die Zugehörigkeit zu den Anthomyzidae nicht gesichert. Alle diese Gattungen sind mir unbekannt. Andererseits halte ich es für möglich, daß die eine oder andere der heute zu den Asteiidae gestellten Gattungen (z. B. *Nothoasteia*) in Wirklichkeit zu den Anthomyzidae gehört. Nach WIRTH (1955, p. 56) gehört auch *Chamaebosca microptera* Speiser (aus Chile) zu den Anthomyzidae. Möglicherweise gilt das auch für die von WHEELER (1956) beschriebene Gattung *Latheticomyia* (Nord- und Mittelamerika).

Bei der ebenfalls umstrittenen Gattung *Stenomicro* (Synonyma: *Podocera*, *Diadelops*) bin ich sicher, daß sie zu den Anthomyzidae gehört. Sie war von COQUILLET zuerst zu den Drosophilidae gestellt worden. MALLOCH

(1927), der eine erste Revision lieferte, trifft keine Entscheidung und läßt die Gattung „in the complex containing Drosophilidae and Asteiidae“. HENDEL (1931) hielt *Stenomicro* für eine Asteiide, was SABROSKY (1943) nicht billigt. Nach SABROSKYS Ansicht „*Stenomicro* appears to be close to the Drosophilidae“. STURTEVANT (1954) und COLLIN (1944, unter dem Na-

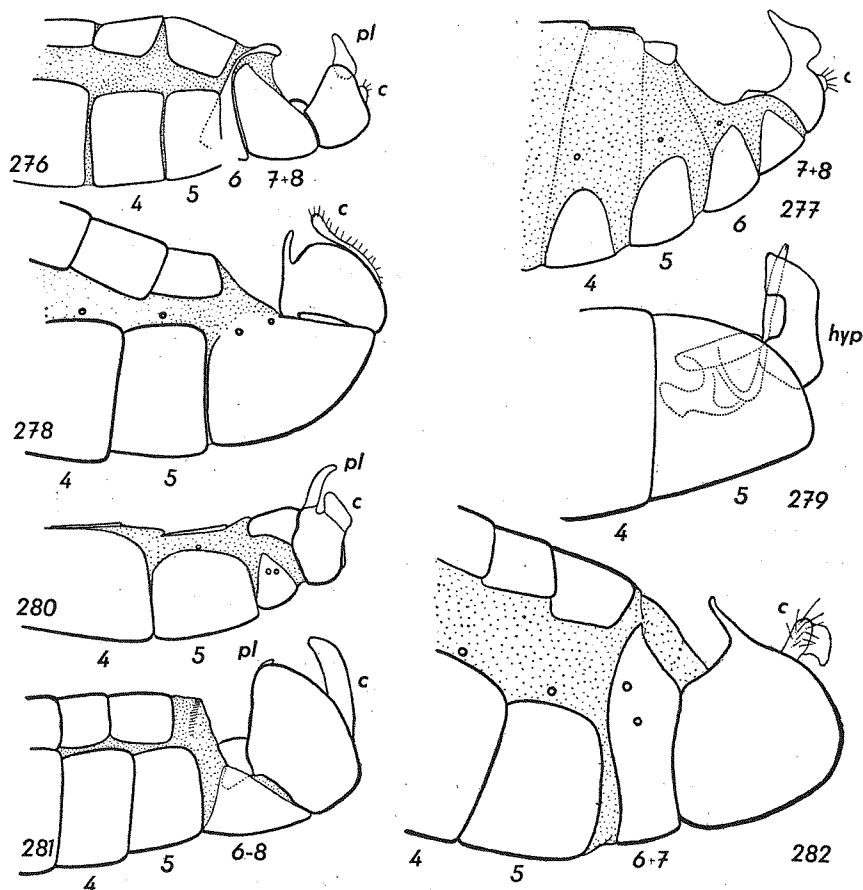


Fig. 276—282. Männliches Postabdomen von 276: *Stenomicro angustata* Coq. (Anthomyzidae); 277: *Asteia elegantula* Zett. (Asteiidae); 278: *Aulacigaster leucopeza* Meig. (Aulacigasteridae); 279: *Fergusonina carteri* Tonn. (Fergusoninidae); 280: *Oscinella frit* L. (Chloropidae); 281: *Opomyza germinationis* L. (Opomyzidae); 282: *Chyromyia flava* L. (Chyromyidae)

men „*Diadelops*“) schließlich verweisen die Gattung zu den Anthomyzidae. Nach meiner Ansicht ist STURTEVANTS und COLLINS Auffassung richtig. Ihr hat sich, soviel ich weiß, jetzt auch Mr. SABROSKY angeschlossen. Für die Annahme einer Zugehörigkeit zu den Drosophiloidea gibt es keine brauchbaren Gründe. Dagegen stimmt die Gattung in allen oben angeführten Merk-

malen mit den Anthomyzidae überein. Nur die divergierenden *pvt* weichen ab. Wir kennen aber mehrere sehr gut begründete Verwandtschaftsgruppen (z. B. die Chloropidae), zu denen Gattungen mit verschieden gerichteten *pvt* gehören, so daß man auch bei *Stenomicro* auf diesen Unterschied keinen besonderen Wert legen wird. Vielleicht hängen mit der Divergenz der *pvt* bei dieser Gattung auch die Neigung der *vti* nach vorn und die deutliche Verschiebung des Ozellendreiecks nach vorn zusammen. Diese Besonderheiten (Fig. 249) und weiterhin das Fehlen der *oc* und der *tb* (Fig. 264), die Verschmelzung des 6. und 7. Sternites mit dem 7. Tergit zur Bildung eines geschlossenen Skelettringes (Fig. 286, sofern sie bei allen Arten vorhanden ist), können ohne Zwang als Weiterbildungen des Grundplanes der Anthomyzidae angesehen werden. Auch die schmale Praefrons mit den einander genäherten Vibrissenecken läßt sich gut einer Stufenreihe einfügen, die von verschiedenen Gattungen der Anthomyzidae gebildet wird. Die Gattung *Mumetopia* scheint dabei der Gattung *Stenomicro* besonders nahe zu kommen. Wahrscheinlich hängt die Verschmälerung der Praefrons mit ihrer membranösen Aufweichung in der Mittellinie zusammen.

Schwieriger noch, als die Anthomyzidae richtig zu umgrenzen, ist es, ihre Verwandtschaftsbeziehungen anzugeben. Bei HENDEL (1916, 1922) bilden die „Chyromyidae“, Anthomyzidae und Opomyzidae eine engere Verwandtschaftsgruppe, für die HENDEL (1922) den Namen „Anthomyzoidea“ verwendet. Später (1937, in KÜKENTHAL-KRUMBACH) vereinigt HENDEL die „Chiromyiinae“ mit den Heleomyzidae, doch stehen in seinem System Heleomyzidae (incl. Chiromyiinae), Clusiidae, Anthomyzidae und Opomyzidae immer noch unmittelbar hintereinander, so daß sich HENDELS Ansicht bis zuletzt wohl nicht sehr gewandelt hat. Andere Autoren, wie CRAMPTON (1944b), trennen Anthomyzidae und Opomyzidae nicht. Das läßt sich meines Erachtens kaum rechtfertigen; denn es ist keineswegs sicher, daß die Opomyzidae mit den Anthomyzidae näher verwandt sind als andere Familien der Schizophora. Zur Zeit dürfte es unmöglich sein, die Verwandtschaftsbeziehungen der Anthomyzidae näher zu bestimmen.

Familie Opomyzidae

Oft werden die Opomyzidae nicht von den Anthomyzidae getrennt. Die Gattungen *Opomyza* und *Geomyza* besitzen aber mehrere Merkmale, die sie von den Anthomyzidae ziemlich stark unterscheiden. Ihrem Grundplane gehören die folgenden relativ zum Grundplane der Schizophora apomorphen Merkmale an:

1. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 273, 275).
2. *sc* verkürzt: sie verblaßt vor dem Erreichen des Flügelrandes. Die Falte, die den ursprünglichen Verlauf der *sc* anzeigt, ist stellenweise dicht an r_1 gedrückt, dessen Verlauf sie etwas beeinflußt (Fig. 273, 275).
3. Analzelle klein (Fig. 273, 275).
4. Die Analader erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 273, 275).

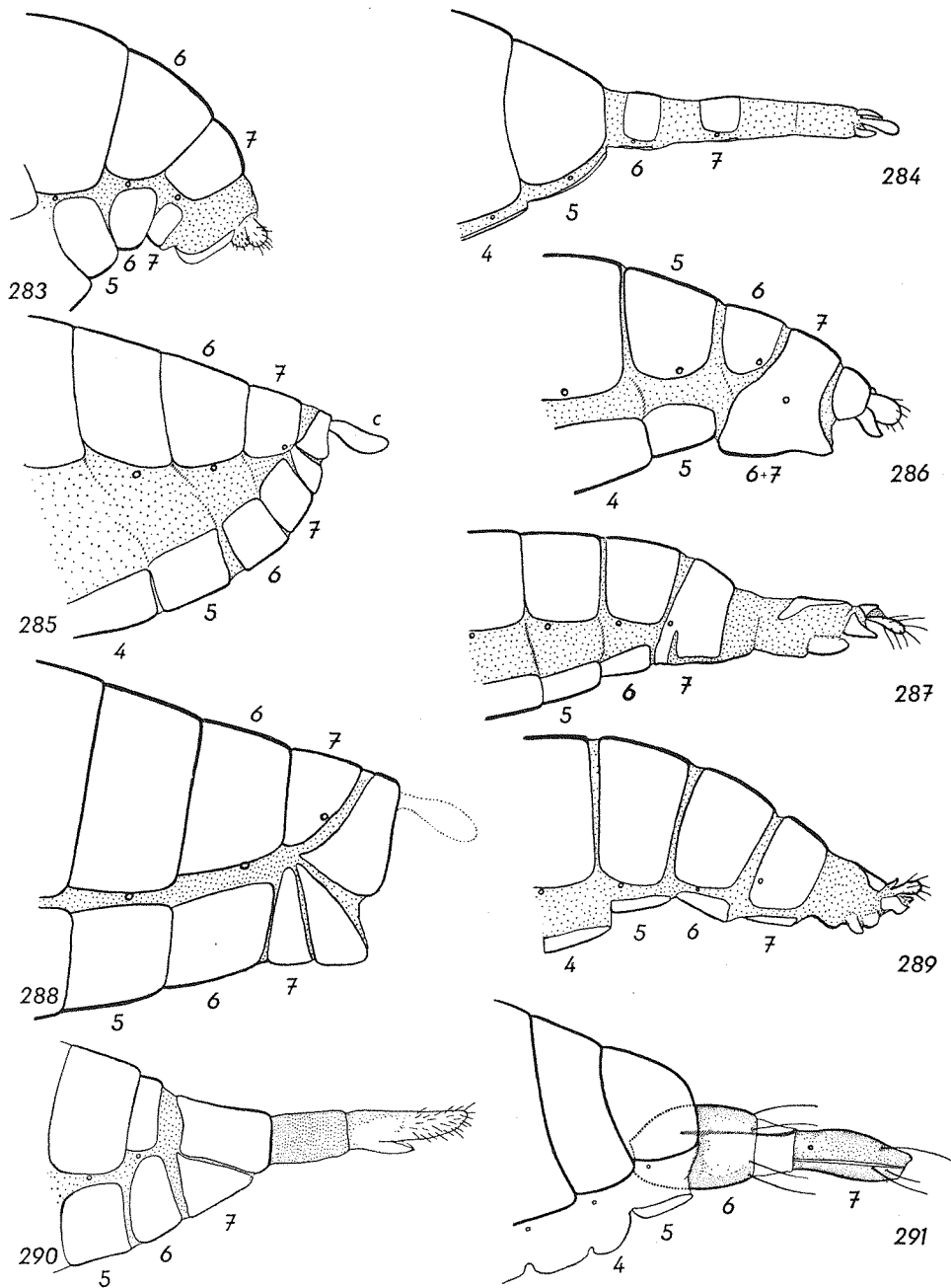


Fig. 283—291. Weibliches Postabdomen von 283: *Chyromya flava* L. (Chyromyidae); 284: *Rhodesiella plumiger* Meig. (Chloropidae); 285: *Aulacigaster leucopeza* Meig. (Aulacigasteridae); 286: *Stenomicroa angustata* Coq. (Anthomyzidae); 287: *Anthomyza gracilis* Fall. (Anthomyzidae); 288: *Schizochroa melanoleuca* Hennig (Aulacigasteridae): Cerci bei dem einzigen vorhandenen Präparat schlecht erhalten, daher nur andeutungsweise eingezeichnet; 289: *Mumetopia nigrimana* Coq. (Anthomyzidae); 290: *Opomyza germinationis* L. (Opomyzidae); 291: *Fergusonina tillyardi* Tonn. (Fergusoninidae)

5. Beim Weibchen fehlt anscheinend das 7. Abdominalstigma. Tergit und Sternit 7 sind vergrößert; sie bilden zusammen eine Art seitlich zusammengedrückter Legrohrscheide, sind aber nicht miteinander verschmolzen. Endsegmente des Postabdomens etwas schneidenartig ausgebildet (Fig. 290).

6. Am männlichen Hypopygium fehlen freibewegliche Surstyli (Fig. 281).

7. Zwischen Praeabdomen (5. Segment) und Hypopygium ist nur 1 Tergitkomplex vorhanden (Fig. 281).

8. Faltenbildung hinter dem Aedeagus zum Epiphallus verfestigt (Fig. 281).

Diese Merkmale genügen, um die Opomyzidae als monophyletische Gruppe zu erweisen. Auch die Weiterbildungen, denen der Grundplan des Flügels unterliegt, sprechen dafür: Sehr charakteristisch für die Opomyzidae ist die Verschmälerung der Flügelbasis und des Flügels überhaupt. Sie wird erreicht durch Rückbildung der Alula und des Axillarlappens. Die Gattungen *Opomyza* und *Geomyza* repräsentieren deutliche Stufen auf diesem Wege zur Rückbildung, der schließlich zu den streifenförmigen Flügelrudimenten der Gattung *Mutilloptera* führt. Nicht uninteressant ist es, daß die Falte, in die sich die Analader bei den Arten der Gattung *Opomyza* fortsetzt, eine Strecke weit dem Flügelrande parallel läuft. Das scheint zu beweisen, daß die Opomyzidae von Vorfahren mit kleiner Analzelle abstammen, bei denen die Analader einen nach oben (zum Vorderrande hin) konkaven Verlauf nimmt, und nicht, wie bei den Familien mit großer Analzelle gerade oder leicht konvex nach dem Flügelrande zieht (siehe dazu oben S. 532).

Die Verschmälerung des Flügels, besonders an seiner Basis, ist eines der wenigen Merkmale, die man als einen Hinweis auf nähere Verwandtschaft der Opomyzidae und Anthomyzidae ansehen könnte. Ich halte indessen diesen wie alle anderen Gründe, die eine solche Annahme stützen könnten, für viel zu unbestimmt, als daß man sich auf sie verlassen könnte. Die meisten Merkmale der Opomyzidae können zwar als Weiterbildung des Grundplanes der Anthomyzidae angesehen werden, doch wäre eine solche Annahme auch dadurch nicht zwingend begründet: die gleichen Merkmale ließen sich ebenso gut als Weiterbildungen des Grundplanes etwa der Heleomyzidae oder auch der Clusiidae oder Pallopteridae verstehen:

Das Fehlen der Vibrissen ist bei den Opomyzidae nicht sicher zu deuten.

Es gibt keine rechten Anzeichen dafür, daß sie reduziert wären. Nur in diesem Falle könnte ja ihr Fehlen als Weiterbildung des Grundplanes der Anthomyzidae angesehen werden. Ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß das Fehlen der Vibrissen bei den Opomyzidae auf deren Verwandtschaft mit einer Familie ohne Vibrissen, z. B. mit den Pallopteridae, hinweist. Einen Beweis dafür gibt es aber nicht.

Das Fehlen konvergierender *pvt* bei den Opomyzidae ist ebenso schwer zu erklären. Die monotypische skandinavische Opomyzidengattung *Ano-*

malochaeta soll divergierende *pvt* besitzen. Praktisch spricht dieses Merkmal weder für noch gegen die Verwandtschaft der Opomyzidae mit den Anthomyzidae, da auch die Anthomyziden-Gattung *Stenomicroa* divergierende *pvt* besitzt.

Die Mitte der Praefrons ist bei den Opomyzidae membranös. Auch das könnte für eine Verwandtschaft mit den Anthomyzidae und Clusiidae sprechen. Praktisch beweist die Übereinstimmung aber ebenfalls nichts, denn ein membranöser Mittelstreifen der Praefrons kommt z. B. auch bei *Eurygnathomyia* (Pallopteridae) vor.

Wohl alle Merkmale des männlichen und weiblichen Postabdomens der Opomyzidae können als Weiterbildungen des Postabdomens der Anthomyzidae aber auch als Weiter-

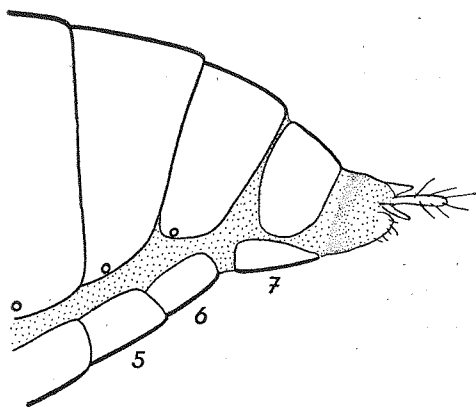


Fig. 292. Weibliches Postabdomen von *Leio-myza laevigata* Meig. (Asteiidae)

bildungen des Abdomens mancher anderen Familie angesehen werden. Praktisch beweisen diese Merkmale bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse also nicht mehr, als daß die Opomyzidae sicherlich eine monophyletische Gruppe sind.

Man sollte bei künftigen Untersuchungen stets an die Möglichkeit einer näheren Verwandtschaft der Opomyzidae mit den Pallopteridae denken. Über die oben gemachten Angaben, denen man

noch die Reduktion der Frontorbitalborsten auf 1 Paar hinzufügen könnte, hinaus spricht die Tatsache, daß ein so guter Kenner wie MALLOCH die Pallopteriden-Gattung *Maorina* (jetzt: *Neomaorina*) zunächst bei den Opomyzidae beschrieb, dafür, daß die bestehenden Ähnlichkeiten zwischen den beiden Familien nicht nur oberflächlich sind.

Heute läßt sich jedenfalls noch nichts Sicheres über die Verwandtschaftsbeziehungen der Opomyzidae sagen. Nur soviel scheint mir wirklich festzustehen, daß eine Vereinigung und Vermengung mit den Anthomyzidae sehr voreilig wäre, da die Annahme einer näheren Verwandtschaft der beiden Gruppen keineswegs gut begründet ist.

Das alles gilt zunächst nur für die Gattungen *Opomyza*, *Geomyza*, *Mutiloptera* und wahrscheinlich auch *Anomalochaeta*. Die Gattungen *Tenuia*, *Neogeomyza* und *Scelomyza* scheinen mir nach ihren Beschreibungen keine Opomyzidae zu sein. Die Typen der beiden zuletzt genannten Gattungen (im Mus. Paris) sind z. T. schlecht erhalten. Ohne genauere Untersuchung des männlichen und weiblichen Abdomens dürfte eine sichere Entscheidung nicht möglich sein.

Familie Chyromyidae

Wie oben berichtet, hatte HENDEL früher (1916, 1922) die Chyromyidae zusammen mit den Anthomyzidae und Opomyzidae in einer Gruppe vereinigt, der er zweitweise (1922) auch die Clusiidae zuzählte („Anthomyzoidea“). Später betrachtete HENDEL (1937 in KÜKENTHAL-KRUMBACH) die Chyromyidae als Unterfamilie der Heleomyzidae. CURRAN (1934) faßt Chyromyidae und Trixoscelidae in einer Familie „Chyromyidae“ zusammen. COLLIN (1943) dagegen, der die Gattung *Trixoscelis* ohne weiteres als Heleomyzide anerkennt, schreibt über die Chyromyidae: „They should not be included in the Heleomyzidae“.

Für die Chyromyidae sind die folgenden, relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmale charakteristisch:

1. Postvertikalborsten konvergent (Fig. 244).
2. Vibrissen vorhanden?

COLLIN (1943) bezweifelt, daß die angeblichen Vibrissen der Chyromyidae den Vibrissen z.B. der Heleomyzidae homolog sind. Vielleicht hat er recht. Ich halte es aber auch für denkbar, daß die Chyromyidae so etwas wie eine morphologische Zwischenstellung zwischen der Vibrissenbildung der Anthomyzidae und der Opomyzidae einnehmen.

3. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 269).
4. Analader verkürzt; sie erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 269).
5. Männliches Postabdomen mit nur 1 Tergitkomplex (der die Abdominalstigmen 6 und 7 enthält) zwischen dem Praeabdomen (5. Segment) und dem Hypopygium (Fig. 282).
6. Frei bewegliche Surstyli sind am Hypopygium nicht vorhanden (Fig. 282).
7. Ein Mittelstreifen der Praefrons ist membranös wie bei Anthomyzidae, Opomyzidae, Clusiidae und einigen anderen.

Die vorderste Frontorbitalborste ist nur bei *Chyromya* nach innen, bei *Aphaniosoma* dagegen wie die anderen Frontorbitalborsten nach oben gekrümmt. Das weibliche Postabdomen ist relativ ursprünglich gebaut: Das 7. Stigma liegt frei in der Pleuralmembran wie die vorhergehenden Stigmen. Männliches und weibliches Postabdomen sind übrigens nur bei einer einzigen Art untersucht.

Zur Zeit dürfte es wohl unmöglich sein, die Verwandtschaftsbeziehungen der Chyromyidae genauer anzugeben. Schon für die Begründung der Chyromyidae als monophyletische Gruppe reichen, bei Verwendung sehr strenger Maßstäbe, die oben angegebenen Merkmale nicht ganz aus, obwohl man schwerlich daran zweifeln wird, daß die sehr artenarmen Chyromyidae eine monophyletische Gruppe sind.

Von den oben angeführten Merkmalen finden sich wohl alle hier und da bei Gattungen, die heute zu den Heleomyzidae gestellt werden. Danach gibt es kaum Gründe, die entscheidend gegen die Zugehörigkeit der Chyromyidae zu den Heleomyzidae sprechen. Ebensowenig gibt es aber Gründe, die ein-

deutig dafür sprechen. Die Heleomyzidae müßten sehr viel besser bekannt sein, als es heute der Fall ist, wenn man entscheiden wollte, ob sich unter ihnen die Schwestergruppe der Chyromyidae befinden kann. Einzelne Übereinstimmungen in apomorphen Merkmalen gibt es auch zwischen den Chyromyidae und Aulacigasteridae, Opomyzidae, Anthomyzidae. Mit den beiden zuletzt genannten Gruppen scheinen die Chyromyidae auch im Besitze von nur 2 Spermatheken übereinzustimmen, während die Heleomyzidae ja meist 3 besitzen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß HENDELS frühere Zuordnung der Chyromyidae zu den „Anthomyzoidea“ der Wahrheit näher kommt als ihr Einschluß in die Heleomyzidae.

Familie Aulacigasteridae

Erst 1924 ist die früher meist zu den Drosophilidae gestellte Gattung *Aulacigaster* von DUDA zum Vertreter einer eigenen Familie gemacht worden. Die wenigen bekannten Arten sind durch eine relativ große Zahl apomorpher Merkmale ausgezeichnet:

1. Postvertikalborsten fehlen (Fig. 248).
2. Ozellarborsten fehlen (Fig. 248).
3. Vorderste Frontorbitalborste nach innen oder nach vorn gerichtet (Fig. 248).
4. Vibrissen vorhanden.
5. Mundöffnung groß.
6. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 261).
7. *tb* fehlt (Fig. 261).
8. Analader verkürzt; sie erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 261).
9. Zwischen Praeabdomen (5. Segment) und Hypopygium ist beim Männchen nur 1 Tergitkomplex (mit 2 Stigmen) vorhanden (Fig. 278).
10. Freibewegliche Surstyli fehlen (Fig. 278).
11. Letztes (7.) Abdominalstigma beim Weibchen im 7. Tergit (Fig. 285).

Durch diese Kombination von apomorphen Merkmalen sind die Aulacigasteridae sicher als monophyletische Gruppe begründet. Es sind allerdings bisher nur 2 Gattungen und Arten bekannt: *Aulacigaster leucopeza* Meig. und *Schizochroa melanoleuca* Hennig. Die beiden Arten stimmen auch darin überein, daß die Weibchen 3 Spermatheken besitzen.

Es ist möglich, daß zu den Aulacigasteridae auch die Gattung *Cyamops* gehört. MELANDERS Angabe „two pairs of fronto-orbitals, on nearly a horizontal row, the inner pair reclinate, the outer pair proclinate“ läßt sich eigentlich nur mit der Zugehörigkeit von *Cyamops* zu den Aulacigasteridae oder Diastatidae vereinbaren. Fehlen der *oc* und *pvt* würde entschieden für die Aulacigasteridae sprechen. CURRAN (1934) wollte die Gattung den Periscelidae zuweisen, während STURTEVANT (1954) sie zu den Anthomyzidae stellt. Leider kenne ich sie nur aus der Beschreibung.

Allgemein wird auch heute noch angenommen, daß die Aulacigasteridae in den Verwandtenkreis der Drosophilidae gehören. Dafür könnte das Vor-

handensein einer vorderen proklinaten Frontorbitalborste sprechen. Diese vordere Frontorbitalborste steht bei *Aulacigaster* etwa zwischen der vordersten reklinaten *ors* und dem Augenrande. Das ist eine Stellung, die sie sonst nur bei den Ephyridae und ihren unmittelbaren Verwandten (Diastatidae) hat. Wahrscheinlich hat vor allem dieser Umstand DUDA veranlaßt, an eine nähere Verwandtschaft der Aulacigasteridae mit den Ephyridae zu denken. Sehr deutlich äußert sich DUDA allerdings über die Verwandtschaftsbeziehungen der Drosophilidae nicht. Die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Ephyridae könnte gestützt werden durch das Vorkommen von Mesopleuralborsten, die bei den Drosophilidae niemals vorhanden sind. Gegen eine nähere Verwandtschaft mit den Ephyridae spricht aber die Tatsache, daß das 7. Abdominalstigma beim Weibchen der Aulacigasteridae vorhanden ist. Dagegen scheint das Fehlen dieses Stigmas zum Grundplane der von den Diastatidae-Camillidae-Ephyridae gebildeten Verwandtschaftsgruppe zu gehören, zu der die Aulacigasteridae folglich ohne komplizierte und unwahrscheinliche Hilfhypothesen nicht gestellt werden können. Verwandtschaft mit den Drosophilidae und eventuell Curtonotidae wäre eher möglich: die meisten Merkmale, in denen sich die Aulacigasteridae von beiden Familien unterscheiden, können als Weiterbildungen des Grundplanes dieser Familien angesehen werden. Ausbildung und Verlauf der *sc* und wohl auch das Vorhandensein von Mesopleuralborsten würden allerdings wohl die Zuordnung zu den Drosophilidae ausschließen. Aber auch Form der Analzelle (*cu_{1b}* kaum rückläufig) und wohl auch Länge und Verlauf der Analader stimmen nicht gut mit den Drosophiloidea überein. Auch das Vorhandensein von 3 Spermatheken weicht von allen Drosophiloidea ab, soweit diese bisher auf dieses Merkmal hin untersucht sind.

So bleibt als einziges Merkmal, das wirklich einen positiven Hinweis auf die Zugehörigkeit der Aulacigasteridae zu den Drosophiloidea enthalten könnte, die proklinat vordere Frontorbitalborste. Da dieses Merkmal aber auch bei anderen Schizophora vorkommt, (z. B. bei Milichiidae, Asteiidae, Calyptratae), bei denen keine unmittelbare Verwandtschaft mit den Drosophiloidea anzunehmen ist, so darf man fragen, wie hoch man seinen Wert in diesem Falle veranschlagen soll. Vielleicht ist es auch nicht ohne Bedeutung, daß die vorderste Frontorbitalborste bei *Aulacigaster* mehr nach innen gekrümmt als wirklich proklinat ist. Einwandfrei proklinat ist sie bei *Schizochroa*. Hier steht sie auch unmittelbar vor der vordersten reklinaten *ors* und nicht zwischen dieser und dem Augenrande wie bei *Aulacigaster*. Beide Eigentümlichkeiten können aber als abgeleitet gelten, denn die gesamte Kopfform ist bei *Schizochroa* ausgesprochen apomorph.

Auf keinen Fall können die Aulacigasteridae in eine der Familien der Drosophiloidea eingeschlossen werden. Allenfalls könnte es sich um die Schwestergruppe eines Familienkomplexes der Drosophiloidea, vielleicht auch der gesamten Drosophiloidea handeln. Vielleicht kommt man der Wahrheit am nächsten mit der Annahme, daß die Aulacigasteridae zwischen

den Heleomyzidae und Drosophiloidea eine ähnlich ungeklärte Stellung einnehmen wie etwa die Chyromyzidae und Anthomyzidae.

Familie Fergusoninidae

Die bisher nur aus Australien bekannte Gattung *Fergusonina* wurde früher allgemein zu den Agromyzidae gestellt. Dafür gibt es keine Begründung.

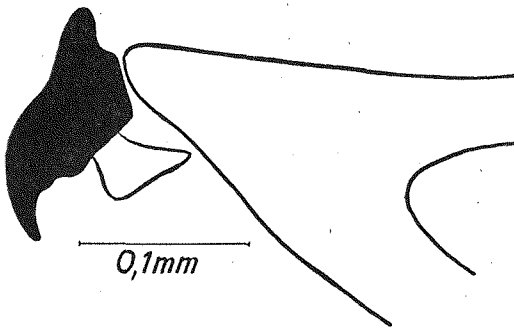


Fig. 293. Mundhaken der Larve von *Fergusonina tillyardi* Tonn. (Australien, *Eucalyptus rubida*), aus dem Puparium herauspräpariert

Schon TONNOIR (1937), der eine eigene Subfamilie, Fergusoninae, für die Gattung begründete, stellt fest, daß manche Familien der Acalyptratae auf geringfügigere Unterschiede begründet seien, als sie die Fergusoninae von den „übrigen“ Agromyzidae trennen. Aber das ist natürlich weder ein Argument für noch ein Argument gegen die Annahme naher Verwandtschaft mit den Agromyzidae.

Fergusonina zeigt die folgenden, relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmale:

1. Analader verkürzt, sie erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 271).

2. Zwischen dem 5. Segment und dem Hypopygium (9. Segment) sind im Postabdomen des Männchens keine Tergite oder Sternite vorhanden (Fig. 279).

3. Surstyli fehlen (Fig. 279).

4. Tergit und Sternit des 6. Abdominalsegmentes beim Weibchen zu einer geschlossenen Röhre verschmolzen (Fig. 291).

5. Beim Weibchen fehlt das 6. Abdominalstigma (Fig. 291).

7. Beim Weibchen bilden 6. und 7. Tergit und Sternit eine allerdings nicht ganz geschlossene Legrohrscheide (Fig. 291). Stigma im Tergit.

Die meisten dieser Merkmale sind allerdings nur an einer oder an wenigen Arten untersucht worden und müssen nachgeprüft werden. Es besteht aber wohl kein Zweifel, daß die Fergusoninidae als eine monophyletische Gruppe bezeichnet werden müssen. Schon das unter 4. genannte Merkmal ist ganz

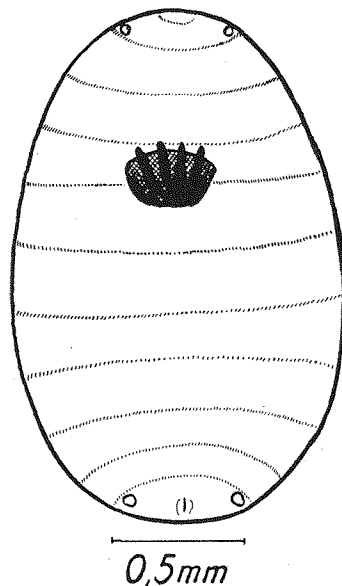


Fig. 294. Puparium von *Fergusonina tillyardi* Tonn., Dorsalansicht

eigenartig und genügt zur Begründung dieser Ansicht. In den meisten dieser Merkmale sind die Agromyzidae stärker plesiomorph als die Fergusoninidae. Danach könnten die Fergusoninidae also recht gut eine besonders apomorphe Teilgruppe der Agromyzidae sein. Es gibt aber auch Merkmale, in denen die Fergusoninidae stärker plesiomorph sind: Das gilt mindestens für das Fehlen der Costa-Bruchstelle (Fig. 271). Auch die Ausbildung des 7. weiblichen Abdominalsegmentes ist bei den Agromyzidae offenbar stärker apomorph als bei den Fergusoninidae. Zwischen den beiden Gruppen könnte also höchstens ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Das läßt sich aber nicht beweisen. Ebenso gut könnte ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Fergusoninidae und einer anderen Familie der Schizophora angenommen werden. Das einzige, was auf die Agromyzidae hinweisen könnte, ist die Legrohrscheide des Weibchens. Diese ist aber einerseits ganz anders gebaut als bei den Agromyzidae, und andererseits kommt eine Legrohrscheide auch bei so vielen anderen Familien vor, daß selbst eine bessere Übereinstimmung nicht allzu beweisend wäre.

Eine auch nur einigermaßen sicher zu begründende Annahme über die Verwandtschaftsbeziehungen der Fergusoninidae läßt sich zur Zeit nicht machen. Für sie gelten etwa dieselben Überlegungen, die bei den Asteiidae (S. 445) angestellt werden. Ich möchte annehmen, daß die Fergusoninidae ähnliche Verwandtschaftsbeziehungen haben wie die Asteiidae. Das würde allerdings zugleich bedeuten, daß auch die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Agromyzidae nicht allzu weitläufig sind. Aber an ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Agromyzidae und Fergusoninidae darf man wohl sicher nicht denken.

Die Larven der Fergusoninidae scheinen bisher nicht beschrieben zu sein. Einige Puparien, die das Deutsche Entomologische Institut besitzt, zeigen keine bemerkenswerten Übereinstimmungen mit den Agromyzidae. Besonders charakteristisch scheint eine merkwürdige, kammartige dorsale Chitinplatte an der Grenze zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment zu sein (Fig. 294).

Familie Asteiidae

Als monophyletische Gruppe werden die Asteiidae durch die folgenden apomorphen Merkmale begründet:

1. Im Flügel fehlt *tb* (Fig. 262, 263).
2. Analzelle und Analader fehlen (Fig. 262, 263).

Bei *Phlebosotera* scheint zwar nach der Abbildung bei DUDA (1927, Fig. 5) beides vorhanden zu sein, doch stellt SABROSKY (1943, p. 571), auch unter Berufung auf HENDEL, fest: „they are not definite veins but merely folds“.

3. Subcosta verkürzt; sie erreicht den Vorderrand des Flügels bestenfalls als Falte, nicht als wirkliche Ader (Fig. 262, 263).

4. In beiden Geschlechtern scheint das 7. Abdominalstigma zu fehlen (Fig. 277, 292).

5. Beim Männchen sind die Surstyli nicht frei beweglich, sondern dem Eandrium fest angegliedert (Fig. 277).

6. Nur 1 *ors* vorhanden (Fig. 250—252).

Die beiden zuletzt genannten Merkmale sind bisher allerdings nur bei wenigen Arten untersucht.

Wichtige Arbeiten über die Familie hat vor kurzem SABROSKY (1957a und b) veröffentlicht. Aus diesen Arbeiten geht auch hervor, welche Gattungen mit Sicherheit zu den Asteiidae gehören. Für die Gattungen *Nothoasteia* und *Echidnocephalus* möchte ich allerdings an die Möglichkeit denken, daß sie zu den Anthomyzidae gehören. Für *Echidnocephalus* zieht das auch SABROSKY in Betracht.

Die Asteiidae werden meist als nahe Verwandte der Drosophilidae angesehen: „This family . . . may ultimately be merged with the Drosophilidae, as it has been heretofore by many workers“ (MALLOCH 1927, p. 445). Auch HENDEL stellt (1922 und später) die Asteiidae zu den Drosophiloidea. Meiner Ansicht nach ist diese Auffassung nicht zu halten. Dagegen spricht vor allem die Tatsache, daß bei den Asteiidae die Costa nirgends unterbrochen ist. Es sprechen aber gute Gründe dafür, daß eine Costa-Bruchstelle (an der Mündung von *sc*) schon von den gemeinsamen Vorfahren der Drosophiloidea und auch von den Vorfahren der Milichioidea und der Chloropidae¹), möglicherweise sogar von einem gemeinsamen Vorfahren aller 3 Gruppen, erworben wurde. Die Asteiidae würden dann höchstens als Schwestergruppe der Drosophiloidea oder einer der beiden anderen genannten Gruppen oder der Drosophiloidea + Milichioidea + Chloropidae angesehen werden können. Einen einigermaßen stichhaltigen Grund für diese Annahme scheint es aber nicht zu geben. Die nach vorn gerichtete Frontorbitalborste von *Leiomyza* (Fig. 252) kann nicht als solche angesehen werden, denn bei anderen Gattungen der Asteiidae ist diese Borste nach oben gerichtet (Fig. 250, 251). Es handelt sich bei *Leiomyza* also sicherlich nur um eine zufällige Richtungsänderung ohne phylogenetische Bedeutung.

Von den apomorphen Merkmalen der Asteiidae könnte die verkürzte Subcosta möglicherweise auf eine Verwandtschaft mit den Periscelidae hinweisen, denn eine Verkürzung der *sc* kommt bei Formen ohne Costa-Bruchstellen sonst wohl nicht vor. Eine Tendenz zur Rückbildung der Analzelle ist bei den Periscelidae auch zu beobachten und beide Familien haben nur 1 Frontorbitalborste.

Tatsächlich stellt ja auch HENDEL die Periscelidae und Asteiidae unmittelbar nebeneinander zu den Drosophiloidea und DUDA verfährt ähnlich. Gegen die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Asteiidae und Periscelidae sprechen aber z. B. der Besitz einer Vibrisse bei den Asteiidae und die recht großen habituellen Unterschiede zwischen den beiden Familien. Man

¹) Für die Chloropidae scheint das nicht ganz sicher. Die Gattung *Pemphigonotus* (= *Minda*) soll eine nicht unterbrochene Costa haben.

wird daher zwar die Möglichkeit der Verwandtschaft mit den Periscelidae im Auge behalten, sich aber doch fragen, ob es nicht andere Möglichkeiten von gleicher oder größerer Wahrscheinlichkeit gibt.

Die größte habituelle Ähnlichkeit haben die Asteiidae wohl mit den Anthomyzidae. Sie ist so groß, daß die Zuordnung mancher Gattungen (z. B. *Stenomicro*) zu einer dieser Familien verschiedenen sehr erfahrenen Autoren Schwierigkeiten bereitet hat. Die Anthomyzidae haben allerdings stets eine Costa-Unterbrechung und meist konvergierende Postvertikalborsten. Aber *Stenomicro*, eine Gattung, die sicher zu den Anthomyzidae gehört (siehe S. 633) hat divergierende *pot*. Bei den Anthomyzidae ist *sc* verkürzt wie bei den Asteiidae, *tb* und Analzelle zeigen bei beiden Familien deutliche Tendenz zur Reduktion. Ein nicht unwesentlicher Unterschied besteht im Vorhandensein einer Costa-Bruchstelle bei den Anthomyzidae und in der Verkürzung der Scheitelplatten (mit nur 1 *ors*) bei den Asteiidae. Das zuletzt genannte Merkmal kommt aber auch bei den Opomyzidae vor, die nach einer nicht unbegründeten Ansicht mit den Anthomyzidae nahe verwandt sein sollen.

Obwohl ein strenger Beweis zur Zeit nicht geliefert werden kann, scheint mir die Ansicht am besten begründet, daß die Asteiidae in die gleiche Verwandtschaftsgruppe gehören wie die Anthomyzidae und Opomyzidae. Die Verkürzung der Subcosta und die deutliche Tendenz zur Rückbildung von *tb* und Analzelle wird auch an die Möglichkeit denken lassen, daß die Asteiidae, Anthomyzidae, Opomyzidae mit den Chloropidae näher verwandt sein könnten.

Familie Cryptochetidae

Die Gattung *Cryptochetum*, von der heute etwa 20 Arten bekannt sind, ist sehr verschieden beurteilt worden. Chamaemyiidae, Lonchaeidae, Milichiidae, Drosophilidae sind als ihre nächsten Verwandten angesehen worden. GHESQUIERE (1943) macht darauf aufmerksam, daß schon BRUES & MELANDER die Gattung als Vertreterin einer eigenen Familie angesehen haben. Das ändert zunächst noch nichts an der Tatsache, daß es sich hier um eine monophyletische Gruppe handelt, mag diese nun als Familie oder nur als Gattung bezeichnet werden. Für sie sind die folgenden relativ zum Grundplane der Schizophora apomorphen Merkmale charakteristisch:

1. Fühlerborste fehlt.
2. 3. Fühlerglied stark verlängert.
3. Vibrissen fehlen (reduziert?).
4. Frontorbitalborsten reduziert (Fig. 304).
5. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 344).
6. Costa unmittelbar hinter *h* unterbrochen (Fig. 344).
7. *tb* fehlt (Fig. 344).
8. Analzelle klein; *cu_{tb}* + *1a* rückläufig (Fig. 344).
9. Analader dicht an den Rand des Anallappens gerückt (Fig. 344).

10. Hypopygium ohne frei bewegliche Surstyli.
11. Zwischen Praeabdomen (5. Segment) und Hypopygium nur 1 Tergitkomplex, der dem Praeabdomen angegliedert erscheint?
12. Im weiblichen Postabdomen beider Geschlechter fehlt das 7. Stigma (Fig. 363).
13. Die Segmente 7 und 8 sind beim Weibchen membranös (Fig. 363).

Das sind alles nur Merkmale, die in der vorliegenden Arbeit besonders beachtet werden. Es wäre sehr leicht, eine größere Anzahl weiterer apomorpher Merkmale bei den Imagines und bei den Larven festzustellen. Die angeführten Merkmale genügen aber vollständig, um die *Cryptochetidae* als monophyletische Gruppe zu erweisen.

Leider ist es mir nicht gelungen, ein ganz klares Bild von den Segmentierungsverhältnissen des Abdomens zu erhalten. Scheinbar zeigt das Abdomen in beiden Geschlechtern 5 Segmente. Das erste scheinbare Segment ist aber wahrscheinlich wie mehr oder weniger bei allen Schizophora durch Verschmelzung der beiden ersten Abdominalsegmente entstanden. Erschwert wird die genaue Feststellung durch die Vergrößerung des Scutellum und durch die geringe Ausbildung der Stigmen. Ein Stigmenpaar habe ich mit Sicherheit nur im letzten äußerlich sichtbaren Segment des weiblichen Abdomens feststellen können. Auch THORPE (1934) äußert sich nicht über die Zahl der vorhandenen Stigmen. Er nimmt an, daß an der Basis des Abdomens ein Segment verschwunden ist, ohne Spuren zu hinterlassen und er kommt dadurch zu der Auffassung, daß das letzte äußerlich sichtbare Segment des Abdomens beim Weibchen als 7. Abdominalsegment zu deuten ist. Dieses Segment wäre dann identisch mit der Legrohrscheide der Otitoidea, der Pallopteridae-Lonchaeidae, Agromyzidae usw. Die Annahme, daß die Legrohrscheide dieser Gruppen mit dem letzten Abdominalsegment der *Cryptochetidae*, bei denen das Legrohr selbst auch einen Stechapparat bildet, identisch sein müsse, scheint die Deutung THORPES beeinflusst zu haben.

Mir scheint die Annahme THORPES nicht gut begründet. Wenn man sich möglichst nahe bei den feststellbaren Tatsachen halten will, kann man wohl nur im Zweifel sein, ob das letzte sichtbare Abdominalsegment der Weibchen als 5. oder 6. Abdominalsegment zu deuten ist. Zur Annahme, daß es das 6. Segment sein müsse, kommt man, wenn man das 1. äußerlich sichtbare „Segment“ als Verschmelzungsprodukt der Segmente 1 und 2 auffaßt. Das ist nicht leicht zu begründen. Für diese Annahme spricht aber, daß man sonst annehmen müßte, daß bei den *Cryptochetidae* 1. und 2. vollständig getrennt sind; denn zwischen dem 1. sichtbaren und dem 2. Segmente liegt eine völlig normale, scharfe Segmentgrenze. So völlig getrennt sind 1. und 2. Segment bei den Schizophora aber sonst nicht. Die Spermatheka liegt bei *Cryptochetum* im letzten äußerlich sichtbaren Abdominalsegment. Bei anderen Schizophora liegt sie (ohne Ausnahme?) im

6. Abdominalsegment. Auch das würde für die Deutung des letzten sichtbaren weiblichen Segmentes von *Cryptochetum* als 6. Abdominalsegment sprechen.

Nimmt man diese Deutung an, dann muß man wohl auch das letzte sichtbare „Segment“ des männlichen Abdomens von *Cryptochetum* zum Postabdomen rechnen, denn äußerlich bestehen, namentlich an der Basis des Abdomens, bei den beiden Geschlechtern keine Unterschiede in den Segmentierungsverhältnissen des Abdomens. Als 5. Segment wäre dann der vorletzte sichtbare Ring des männlichen Abdomens zu bezeichnen.

Es wäre sehr wichtig, diese Fragen einwandfrei zu klären, denn von ihnen hängt die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der *Cryptochetidae* nicht unwesentlich ab. Mit der Erhebung der Gruppe in den Familienrang ist in dieser Hinsicht natürlich noch gar nichts gewonnen. Einen sicheren Hinweis auf die Verwandtschaftsbeziehungen der *Cryptochetidae* geben die oben aufgezählten apomorphen Merkmale nicht. Die Aufzählung enthält keine Merkmale, die für sich oder in charakteristischen Kombinationen außer bei den *Cryptochetidae* nur bei einer einzigen anderen Familie oder monophyletischen Familiengruppe der Schizophora vorkämen.

Ausschließen läßt sich eine nähere Verwandtschaft mit den *Chamaemyiidae*, die ich 1952 im Anschluß an MALLOCH als wahrscheinlich bezeichnete. Die Ausbildung von Analzelle und Analader, Zahl der Spermatheken, Costabruchstellen schließen die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den *Chamaemyiidae* aus, wenn man nicht komplizierte Hilfhypothesen einführen will. Ähnliches gilt für die Verwandtschaft mit den *Lonchaeidae* und *Milichiidae*. Gegen die letzteren spricht entscheidend die Ausbildung der Analader.

Am meisten für sich hat meiner Ansicht nach die Annahme, daß die *Cryptochetidae* zu den *Drosophiloidea* gehören oder mit diesen doch am nächsten verwandt sind. Das entscheidende Merkmal der *Drosophiloidea*, die prokline *ors*, fehlt allerdings den *Cryptochetidae*. Aber das ließe sich leicht dadurch erklären, daß die Frontorbitalborsten bei den *Cryptochetidae* überhaupt reduziert sind. Das ist bei den *Drosophiloidea* (*Ephydridae*!) ja keineswegs ohne Parallele. Ähnlich ist es mit den Postvertikalborsten. Sie sind bei den *Cryptochetidae* parallel bis leicht divergent, im Grundplane der *Drosophiloidea* aber konvergent. Auch bei den *Ephydridae* sind jedoch die *pot* durchweg divergent. Die Besonderheiten der erhaltenen Kopfborsten der *Cryptochetidae* (Fig. 301), die keineswegs leicht zu deuten sind, hängen wahrscheinlich mit der Verkürzung der Stirn (Postfrons) und der Verbreiterung der Ozellenplatte am Scheitel zusammen. Auch das Fehlen der Vibrissen bei den *Cryptochetidae* läßt sich als Reduktionsmerkmal deuten, das mit der Verlängerung der Praefrons und der Verkleinerung der Mundöffnung zusammenhängt.

Positiv für die Verwandtschaft mit den *Drosophiloidea* spricht das Vorhandensein von 2 Costa-Bruchstellen, die Form der Analzelle, bei der die

Rückläufigkeit der Abschluß-, „Querader“ (cu_{1b}) für die Drosophiloidea sehr charakteristisch ist, der geringe Abstand der Analader vom Analrande des Flügels. Auch das Fehlen der tb kommt bei den Drosophiloidea besonders häufig vor. Die Zahl der Spermatheken läßt sich wahrscheinlich ebenfalls gut mit der Zugehörigkeit zu den Drosophiloidea vereinbaren. An 4 mir vorliegenden Präparaten kann ich nur je 1 Spermatheka finden. Das kann leicht als Resultat einer weiteren Reduktion der 2 Spermatheken der Drosophiloidea aufgefaßt werden. Vielleicht habe ich auch nur die 2. Spermatheka bei *Cryptochetum* übersehen. Auf keinen Fall zeigen die Cryptochetidae die charakteristische Spermathekenbildung der Chamaemyiidae und Lonchaeidae-Pallopteridae. Verlust des 7. Abdominalstigmas kommt bei den Drosophiloidea häufig vor, und die Angliederung des Tergitkomplexes 6–8 an das Praeabdomen ist für die meisten Drosophilidae ebenso charakteristisch wie das Fehlen frei beweglicher Surstyli.

Schließlich darf wohl auch die Sprengungsweise des Pupariums für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Drosophiloidea in Anspruch genommen werden (siehe HENNIG 1952). Aus der Kombination der bei den Cryptochetidae vorhandenen apomorphen Merkmale könnte vielleicht sogar eine nähere Verwandtschaft mit den (Curtonotidae-) Drosophilidae abgeleitet werden; doch ist dabei zu bedenken, daß nicht einmal die Gründe für die Annahme einer Verwandtschaft mit den Drosophiloidea wirklich zwingend sind.

8. (Milichioidea)

In dieser Gruppe, deren hier verwendeter Name zuerst von HENDEL (1922) gebraucht wurde, fasse ich die sogenannten Familien Borboridae, Tethinidae, Milichiidae (und Carnidae), Canaceidae und Braulidae zusammen. Sie ist als monophyletische Gruppe durchaus weniger gut begründet als es die Drosophiloidea sind. In annähernd dem gleichen Umfange wie hier tritt die Gruppe zuerst bei HENDEL (1916) auf. Dort sind nur die Canaceidae nicht in der Gruppe enthalten und die Agromyzidae, wohl sicher zu Unrecht, in sie eingeschlossen. Später hat HENDEL seine Ansicht offenbar geändert. Jedenfalls tritt die Gruppe in seinen späteren Arbeiten niemals mehr in annähernd gleichem Umfange auf.

Familie Borboridae

Als monophyletische Gruppe sind die Borboridae durch die Kombination der folgenden relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmale begründet:

1. Metatarsus der Hinterbeine verkürzt und verdickt.
2. pot konvergent (Fig. 296–297).

Bei der Gattung *Archiborborus* sind divergente Postvertikalborsten vorhanden; siehe dazu unten.

3. Interfrontalborsten in 2 Reihen auf Interfrontalleistchen vorhanden (Fig. 296–297).

4. Costa an der ursprünglichen Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 310 bis 311).

Bei den meisten Borboridae ist eine 2. Costabruchstelle unmittelbar hinter *h* vorhanden oder doch vorgebildet. Sie gehört aber sicher nicht zum Grundplan der Borboridae, sondern hat sich erst innerhalb dieser Familie entwickelt (Fig. 311).

5. *sc* verkürzt; sie erreicht den Flügelrand höchstens als Falte (Fig. 310 bis 311).

6. Analader (*cu_{1b}* + *1a*) verkürzt; sie erreicht den Flügelrand nicht (Fig. 310—311).

Bei den meisten Borboridae verschwindet die Analzelle und schließlich die Analader (Fig. 311). Das geschieht offenbar in der Reihenfolge, daß zuerst die Abschluß-, „Querader“ (*cu_{1b}*) der Analzelle verschwindet, während die Analader (*cu_{1b}* + *1a*) zunächst noch erhalten bleibt (Fig. 310), bis auch sie verschwindet. Bei den übrigen Milichioidea ist die Reihenfolge umgekehrt.

7. Analwinkel des Flügels sekundär verbreitert.

Diese Annahme ist nötig zur Erklärung des charakteristischen Verlaufes der Analader bei den Borboridae. Sie ergibt sich auch aus dem Augenschein: der Breite des Flügels an der Basis, seiner im ganzen meist etwas keilförmigen Gestalt und der annähernd rechtwinkligen Begrenzung des Anallappens (Fig. 310, 311; vgl. auch z.B. die Abbildungen bei DUDA 1938 in LINDNER). Durch die Verbreiterung des Anallappens ist offenbar die

Analader aus ihrem ursprünglich etwas geraden Verlaufe abgezogen worden und hat ihren charakteristischen „durchgebogenen“, in Richtung auf den Anallappen konvexen Verlauf erhalten (Fig. 310). Es ist möglich, daß auch der merkwürdig gerade Verlauf von *cu_{1b}*, die etwa in einem rechten Winkel auf *1a* trifft, während sie bei fast allen anderen Familien, die als nähere Verwandte der Borboridae in Frage kommen, rückläufig ist, mit dieser sekundären Verbreiterung des Anallappens zusammenhängt.

8. Postabdomen des Männchens zwischen dem 5. Segment und dem Hypopygium nur mit einem einheitlichen Tergitkomplex (6.—8. Tergit; Fig. 323).

9. Peristomöffnung groß, mit „im Verhältnis zum Kopf gewaltig entwickelten Mundteilen“ FREY 1921).

10. *Vi* vorhanden.

Dazu wären sicher noch manche anderen Merkmale zu nennen, wie etwa die Neigung der *ors* nach außen über den Augenrand, die starke Entwick-

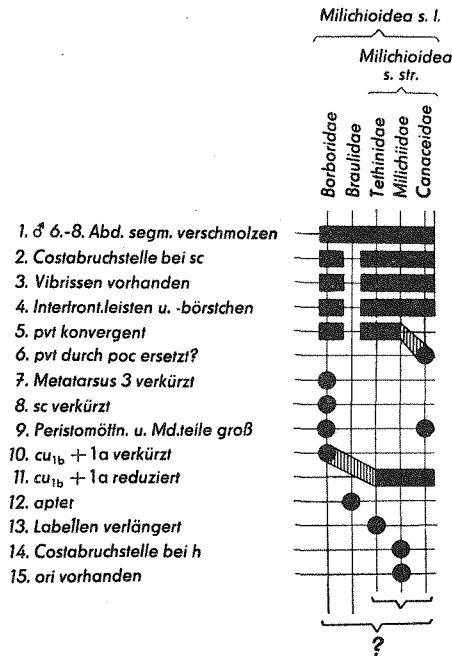


Fig. 295. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milichioidea s. l.

lung der Occipitalbörstchen (*occe* und *occi*) und auch das Vorhandensein eines Filterapparates im Fulcrum (FREY 1921).

Im Hinblick auf die Frage, ob dem Grundplane der Borboridae konvergente oder divergente *pvt* zuzuschreiben sind, verdient die Gattung *Archi-*

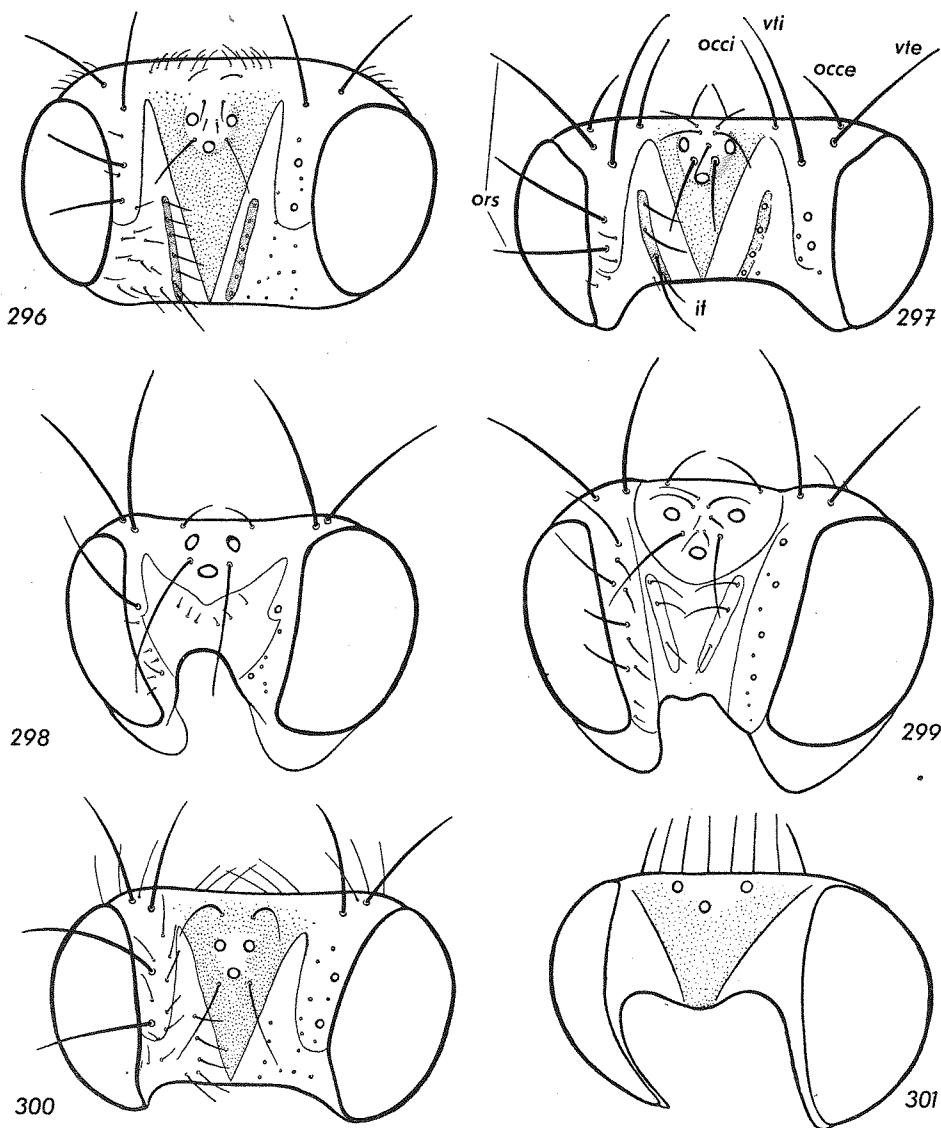


Fig. 296—301. Kopf von 296: *Copromyza equina* Fall. (Borboridae); 297: *Leptocera fontinalis* Fall. (Borboridae); 298: *Pelomyia peruviana* Mall. (Tethinidae); 299: *Rhinoëssa grisea* Fall. (Tethinidae); 300: *Archiborborus* (*Procopromyza*) *chilensis* Rich. (Borboridae); 301: *Cryptochetum buccatum* Hendel (Cryptochetidae).

borborus besondere Erwähnung. DUDA (1925, p. 5) meint, daß ihm „die Vertreter der Gattung *Archiborborus* ... Formenreste aus einer Zeit zu sein scheinen, in der sich die Gattungen *Borborus* und *Leptocera* erst zu sondern begannen.“ Er gibt als Merkmale für die Gattung an: „Interzellaren fehlend, Prae- und Postozellaren meist vorhanden“. Es fragt sich, wie diese auch von RICHARDS (1931) angegebenen Besonderheiten zu deuten sind. Unzweifelhaft scheint mir zunächst nach dem Vergleich mit anderen Borboridengattungen (vgl. Fig. 12 mit Fig. 14), daß die „Praezellaren“ nach vorn verschobene *oc* sind, wie sie z. B. auch oft bei Ephydridae und bei *Trioxscelis* (Fig. 222) vorkommen. Schwerer zu beurteilen sind die „Postozellaren“. Es könnte sich tatsächlich um entsprechend nach hinten verschobene und verstärkte *poc* handeln. Die starke Entwicklung der *poc* bei einigen anderen Borboridae (Fig. 297) legt diese Deutung nahe. Die echten, konvergierenden *pvt* müßten dann bei *Archiborborus* verlorengegangen sein. Nicht unmöglich ist aber auch eine Richtungsveränderung der konvergierenden *pvt*, wie sie ja zweifellos bei Chloropidae u. a. vorkommt. Welche von diesen Deutungen auch zutreffen möge: es scheint mir nicht wahrscheinlich, daß dem Grundplan der Borboridae ursprünglich divergierende *pvt* zuzuschreiben sind, die ausschließlich bei der Gattung *Archiborborus* erhalten geblieben wären. Mir scheint es ziemlich sicher, daß *Archiborborus* einen abgeleiteten Zustand repräsentiert.

Schon durch das oben unter „1.“ genannte apomorphe Merkmal erweisen sich die Borboridae als eine der am besten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Schizophora. Das gilt aber nur für die „Borboridae verae“ im Sinne von DUDA 1925. Von den unter der Bezeichnung „Borboridae spuriae“ vereinigten Gattungen gehört wohl keine zu den Borboridae:

Über die Gattungen *Colocasiomyia* (zu Drosophilidae), *Fiebrigiella* (wahrscheinlich zu Chloropidae) und *Platyborborus* (Stellung noch fraglich) hat sich DUDA (1938, in LINDNER, p. 3) geäußert. Die von MALLOCH aus Neuseeland beschriebene Gattung *Platyborborus*, von der ich nur die Beschreibung kenne, gehört meines Erachtens sicher nicht zu den Borboridae. MALLOCH selbst weist auf die „rather striking resemblance in some respects between this species and some of these placed ... in the Patagonian Genus *Notomyza*, MALLOCH“ hin. Wahrscheinlich gehört *Platyborborus* wirklich in die nähere Verwandtschaft dieser Gattung. Die von DE MEIJERE 1914 beschriebene Gattung *Lipotherina* ist identisch mit *Cypselosoma* HENDEL 1913; siehe oben S. 554 unter Cypselosomatidae.

Die Frage nach der Schwestergruppe der Borboridae ist erheblich schwerer zu beantworten. Entgegen seiner früheren Ansicht (1916) hat HENDEL später die Borboridae stets in die unmittelbare Nähe der Ephydridae gerückt, und so verfährt auch CRAMPTON (1944b), dessen „Superfamily VII, the Borboroidea“ nur die beiden Familien Borboridae und Ephydridae umfaßt. CRAMPTON gibt für seine Maßnahme keine Begründung. HENDEL

scheint zu ihr vor allem durch die Befunde FREYs an den Mundwerkzeugen veranlaßt worden zu sein. Aber der „Filtrier-Apparat“ im Fulcrum ist ein recht problematisches Merkmal (siehe dazu auch unten unter Tethinidae) und die Vergrößerung der Peristom-Öffnung und der Mundwerkzeuge beruht bei Ephydridae und Borboridae sicherlich auf Konvergenz. Das geht schon daraus hervor, daß sie bei den Ephydridae zu einer immer stärkeren konvexen Aufwölbung der Praefrons, bei den Borboridae dagegen zu einer Stauchung der Praefrons mit konkaver Profillinie führt. Die sehr nahe Verwandtschaft der Ephydridae mit den Camillidae, Diastatidae, Curtonotidae und Drosophilidae ist m. E. hinreichend bewiesen (S. 662—675). Dazwischen haben die Borboridae (schon wegen ihrer charakteristischen Analzelle und langen Analader) keinen Platz. Ohne komplizierte Hilfsannahmen lassen sie sich nicht in das systematische Strukturbild der Drosophiloidea einfügen. Schwieriger als diese negativen Feststellungen ist die Frage nach der tatsächlichen Schwestergruppe der Borboridae zu beantworten. Indizien für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit irgendeiner bestimmten anderen Familie der Schizophora kenne ich nicht. Auch wenn die Borboridae wirklich zu den Milichioidea gehören, können sie wohl nur als Schwestergruppe der Gesamtheit aller anderen Familien (der „Milichioidea s. str.“) angesehen (vielleicht mit Ausnahme der Braulidae). Während aber für diese anderen Familien die Zugehörigkeit einer engeren Abstammungsgemeinschaft („Milichioidea s. str.“) genügend wahrscheinlich zu machen ist, gründet sich die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen diesen „Milichioidea s. str.“ und den Borboridae auf verhältnismäßig triviale Indizien:

die Form der Analzelle mit dem annähernd geraden Verlaufe der cu_{1b} , die jedenfalls nicht deutlich rückläufig ist (Fig. 310—316),

die deutlichen Interfrontalleistchen mit 2 Reihen von Interfrontalborsten, die in gleich deutlicher Form außerhalb der Milichioidea kaum vorkommen (vgl. Fig. 306—308).

Die anderen Merkmale der Borboridae und Milichioidea s. str. widersprechen diesen Indizien jedenfalls nicht. Man könnte, wie das HENDEL gelegentlich getan hat, auch die bei den Borboridae und den Milichiidae so ausgesprochen auftretende Neigung zum Kommensalismus hinweisen, die auch als Indiz für eine nähere Verwandtschaft gewertet werden kann.

Familie Tethinidae

Apomorph (relativ zum Grundplan der Schizophora) sind die folgenden Merkmale dieser Familie:

1. *pvt* konvergent (Fig. 298, 299).

Merkwürdigerweise schreibt MALLOCH (1948) den „Tethininae“ im Gegensatz zu den „Milichiinae“ divergierende Postvertikalborsten zu. Tatsächlich sind die *pvt* der Tethinidae aber konvergent, wie auch CZERNY und HENDEL richtig angeben. Es kommen zwar parallele *pvt* vor (Fig. 302: *Pelomyiella cinerella* Hal.), doch handelt es sich hier wohl sicher um eine sekundäre Richtungsänderung der sonst konvergen-

ten *pot*. Es scheint mir, nach ihrer Stellung auf der Ozellenplatte, auch sicher, daß die *pot* der Tethinidae den konvergenten *pot* der Borboridae und nicht etwa den *occi* dieser Familie homolog sind. Wie andere Borsten der Postfrons sind neben den *pot* übrigens auch oft *poc* bei den Tethinidae verhältnismäßig lang und kräftig (Fig. 298, 299).

2. Interfrontalbörstchen in 2 Reihen vorhanden; die Interfrontalleisten, auf denen sie stehen, sind allerdings nicht ganz so deutlich wie bei den Borboridae (Fig. 298, 299).

3. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 312).

4. Analder (*cu_{tb}* + *1a*) fehlt (Fig. 312).

Aus diesem Grunde ist auch die sekundäre Verbreiterung des Anallappens im Flügel nicht so deutlich zu erkennen, wie z. B. bei den Borboridae. Es besteht aber kein Grund daran zu zweifeln, daß die Flügel der Tethinidae aus einem ähnlichen Vorzustande hervorgegangen sind.

5. Zwischen dem 5. Segment und dem Hypopygium ist im männlichen Postabdomen nur 1 Tergitkomplex (6.—8. Tergit) vorhanden (Fig. 319).

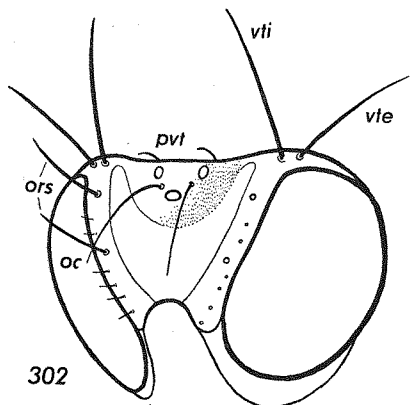
In diesem Komplex habe ich bei allen untersuchten Formen nur 1 Stigma (das 6.) finden können. Es ist daher möglich, daß auch das Fehlen des 7. Abdominalstigmas unter den apomorphen Merkmalen des Grundplanes der Tethinidae genannt werden muß.

6. Labellen verlängert (Rüssel „gekniet“).

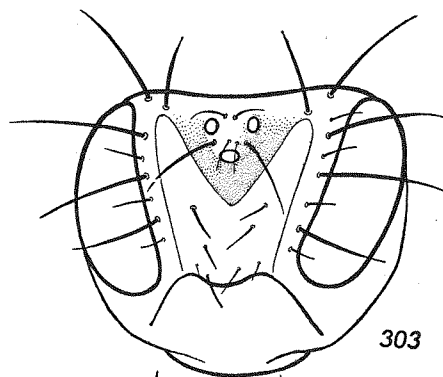
Da diese Kombination apomorpher Merkmale nicht auf die Tethinidae beschränkt ist, kann der Beweis, daß die Tethinidae eine monophyletische Gruppe sind, durch sie nicht als erbracht gelten.

Vielleicht kann das von MALLOCH (1948) erwähnte „pair of small shiny angulate protuberances near epistome“ als charakteristisches apomorphes Merkmal angesehen werden, das für die Tethinidae dann dieselbe Rolle spielen würde, wie der verkürzte und verdickte hintere Metatarsus für die Borboridae, und auf das sich dann ein Beweis für den monophyletischen Charakter der Tethinidae gründen ließe.

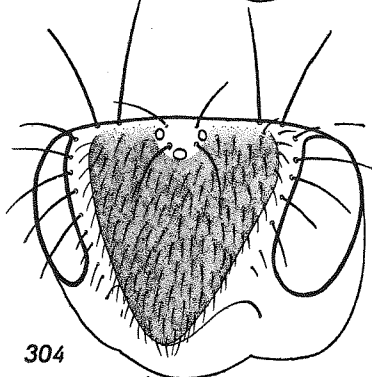
MALLOCH (1948) faßt neuerdings Tethinidae (als Unterfamilie Tethininae) und Milichiidae (als Unterfamilie Milichiinae) in einer Familie („Milichiidae“) zusammen. Das ließe sich erwägen, wenn man beide Gruppen als Schwestergruppen ansehen dürfte. Das Merkmal, das für eine solche Annahme sprechen könnte, wären die bei Tethinidae und Milichiidae verlängerten Labellen. Hier gibt es aber einige Schwierigkeiten bei der *Carnus-Meoneura*-Gruppe („Carnidae“, siehe darüber S. 657). Daher möchte ich die Frage des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Tethinidae und Milichiidae noch nicht für entschieden halten, zumal hier auch noch die Canaceidae in Betracht zu ziehen sind. HENDEL (1922 und später) stellt Tethinidae und Milichiidae-Carnidae in recht verschiedene Verwandtschaftsgruppen nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Filter-Apparates im Fulcrum (FREY 1921). Das ist aber ein sehr geringfügiges, nur bei sehr wenigen Formen untersuchtes und keineswegs eindeutiges Merkmal (siehe HENNIG 1936), das, selbst wenn es bei den Tethinidae durchgängig vorhan-



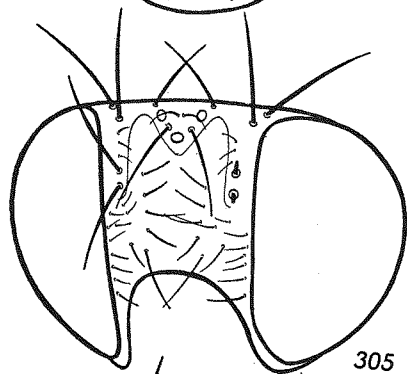
302



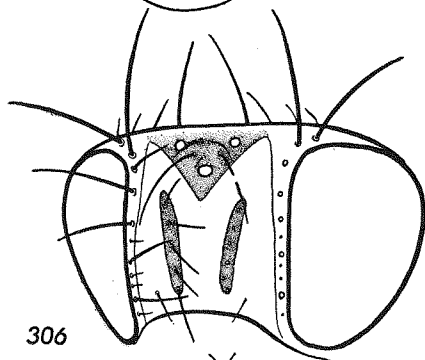
303



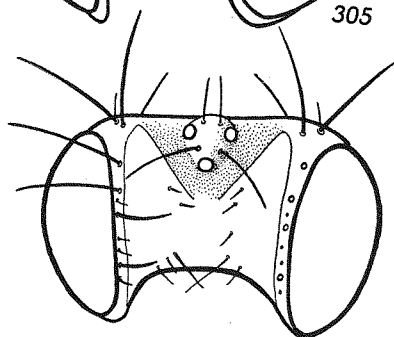
304



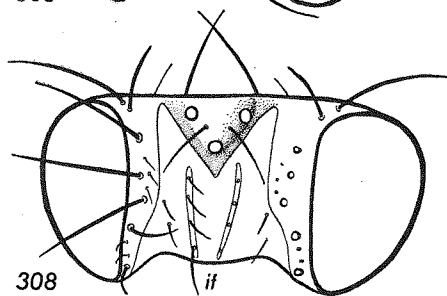
305



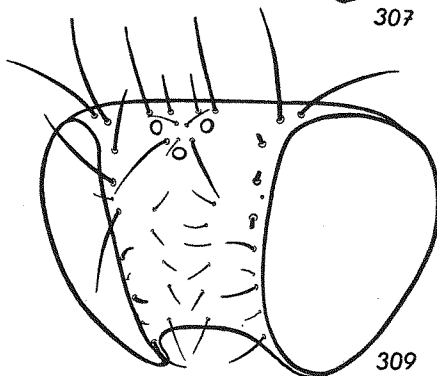
306



307



308



309

den wäre, zwar für eine nähere Verwandtschaft mit einer anderen, durch Filterapparat ausgezeichneten Familie, keineswegs aber gegen eine nähere Verwandtschaft mit den Milichiidae sprechen könnte.

Familie Milichiidae

Mit der folgenden Kombination relativ zum Grundplan der Schizophora apomorpher Merkmale:

1. *pot* konvergent (Fig. 305—309).

Abweichend verhalten sich die „Carnidae“ und einige andere Gattungen der Milichiidae; siehe dazu unten.

2. Interfrontalbörstchen auf Interfrontalleisten vorhanden (Fig. 305 bis 309).

3. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 314—316).

4. Costa auch unmittelbar hinter *h* unterbrochen (Fig. 314—316).

5. Analader fehlt (Fig. 314—316).

6. Anallappen des Flügels verbreitert.

Infolge des Fehlens der Analader läßt sich die sekundäre Verbreiterung des Anallappens bei den Milichiidae ebensowenig wie bei den Tethinidae am Verlaufe dieser Analader erkennen. Die Form des Flügels und seines Anallappens selbst liefert aber gerade bei den Milichiidae genügend Gründe für die Annahme, daß auch bei ihnen eine Verbreiterung des Anallappens stattgefunden hat (Fig. 314 bis 316).

7. Zwischen dem 5. Abdominalsegmente und dem Hypopygium ist im männlichen Postabdomen nur 1 Tergitkomplex vorhanden, der im Grundplane 2 Stigmen (6. und 7. Stigma) besitzt (Fig. 318).

Im Grundplane sind auch bewegliche Surstyli vorhanden. Siehe dazu und zur Weiterbildung des Grundplanes bei den Milichiidae die Abbildungen bei HENNIG (1937).

8. Vibrissen vorhanden.

9. Mindestens die vordere *ors* ist stets nach außen, über den Augenrand, manchmal auch nach vorn (proklinat) gebogen. (Fig. 305—309).

Dadurch kann sich eine sehr große Ähnlichkeit mit gewissen Drosophilidae (z. B. *Cacoxenus*) ergeben, die noch in neuester Zeit zu Unsicherheiten in der Zuordnung mancher Gattungen geführt hat: *Cacoxenus* z. B. ist noch bei ENDERLEIN (1936) als Milichiide behandelt.

10. Nach innen gebogene *ori* vorhanden (Fig. 305—309).

Das gilt nicht für alle Milichiidae. Bei *Prosaetomilichia* und gewissen *Milichia*-Arten fehlen sie oder sind doch nicht deutlich von den Stirnbörstchen verschieden (Fig. 305). Es scheint sich in diesen Fällen aber sicher um einen abgeleiteten, sekundären Zustand zu handeln, so daß *ori* wohl sicher dem Grundplane der Milichiidae zugeschrieben werden dürfen.

Fig. 302—309. Kopf von 302: *Pelomyiella cinerella* Halid. (Tethinidae); 303: *Procanace grisescens* Hendel (Canaceidae); 304: *Xanthocanace ranula* Loew (Canaceidae); 305: *Milichia pubescens* Beck. (Milichiidae); 306: *Desmometopa m-nigrum* Zett. (Milichiidae); 307: *Meoneura obscura* Fall. (Milichiidae); 308: *Phyllomyza securicornis* Fall. (Milichiidae); 309: *Pholeomyia schineri* Hendel (Milichiidae)

Durch diese Merkmalskombination sind die Milichiidae sicher als monophyletische Gruppe begründet. Vor allem die unter „4“ und „10“ angeführten Merkmale sind hierbei entscheidend. Unter dem Einflusse von

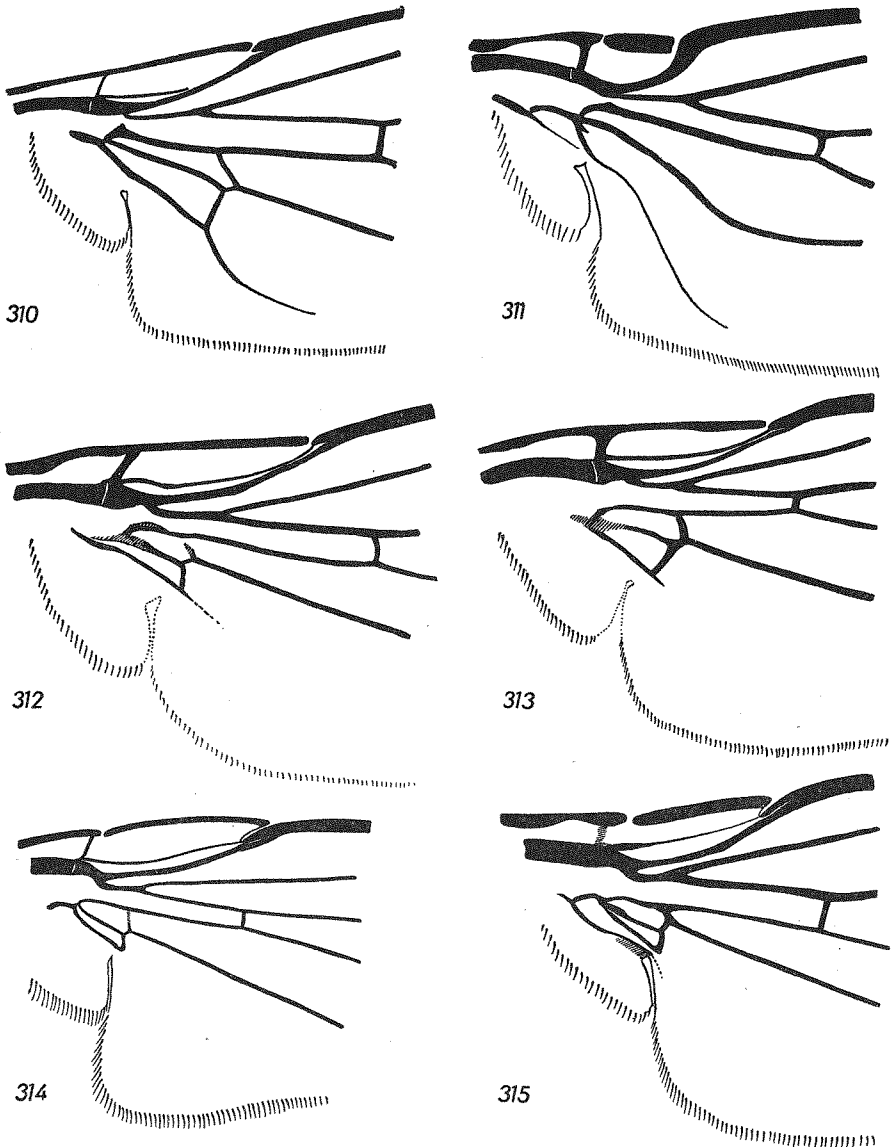


Fig. 310—315. Flügel von 310: *Borborus nitidus* Meig. (Borboridae); 311: *Leptocera zosteræ* Halid. (Borboridae); 312: *Pelomyia coronata* Loew (Tethinidae); 313: *Xanthocanace ranula* Loew (Canaceidae); 314: *Milichia pubescens* Becker (Milichiidae); 315: *Desmometopa sordidum* Fall. (Milichiidae)

FREY (1921) sind von den Milichiidae in neuerer Zeit die „Carnidae“ als eigene Familie abgetrennt worden. Wie 1937 so bin ich auch heute noch überzeugt, daß die „Carnidae“ mit den Milichiidae nächstverwandt sind. Sämtliche oben angeführten apomorphen Merkmale treffen wie für die Milichiidae so auch für die „Carnidae“ zu, mit Ausnahme des unter „1“ (Postvertikalborsten) genannten Merkmals. Aus diesem Unterschiede kann sich aber nur die Frage ergeben, ob die „Carnidae“ (an sich zweifellos eine monophyletische Gruppe mit den Gattungen *Meoneura* und *Carnus*, von denen die zuletzt genannte wohl nichts anderes ist als eine speziell angepaßte *Meoneura*-Art) als Schwestergruppe der Milichiidae anzusehen sind, oder

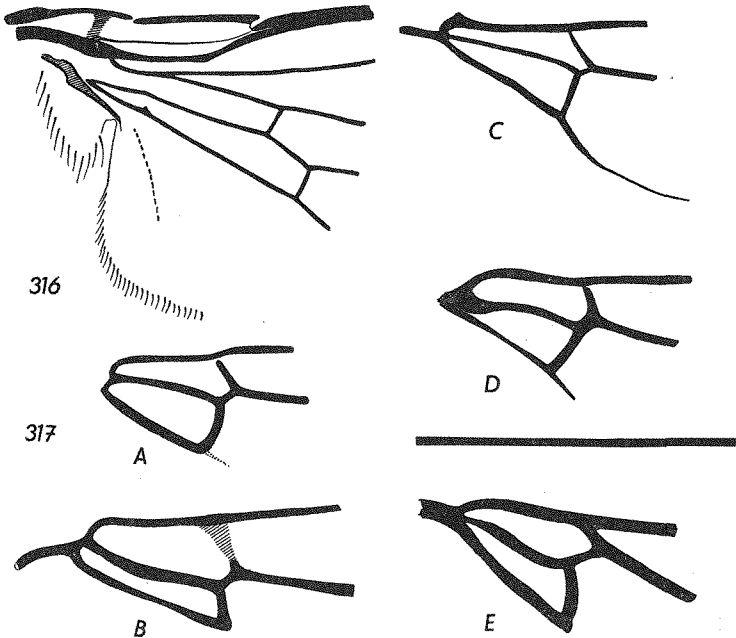


Fig. 316. Flügel von *Meoneura obscurella* Fall. (Milichiidae)

Fig. 317. Analzelle und Analader des Flügels von A: *Rhicnoëssa grisea* Fall. (Tethinidae); B: *Milichia pubescens* Beck (Milichiidae); C: *Borborus nitidus* Meig. (Borboridae); D: *Xanthocanace ranula* Loew (Canaceidae); E: *Madiza glabra* Fall. (Milichiidae)

ob sie vielleicht mit einer Teilgruppe der Milichiidae näher verwandt sind. Die Tatsache, daß die „Carnidae“ eine sehr kleine, artenarme Gruppe von beschränkter Verbreitung sind, deren Besonderheiten alle als Weiterbildungen der Milichiiden-Merkmale angesehen werden können, (Verlust der Analzelle, nachdem schon bei den Milichiidae die Analader fehlt; Verlust von *tb*; Heranrücken von *tp* an *ta*; ebenso weiterhin die Besonderheiten von *Carnus*), spricht wohl für die zuletzt genannte Möglichkeit.

Auch die parallelen Postvertikalborsten (Fig. 307) könnten nicht gegen die nähere Verwandtschaft der „Carnidae“ mit einer Teilgruppe der Milichii-

dae sprechen: Richtungsänderung ursprünglich konvergenter Postvertikalborsten oder auch deren Ersatz durch divergente (bzw. parallele) Postvertikalborsten kommt in gut begründeten monophyletischen Gattungen so häufig vor (vgl. z. B. auch die Milichiiden-Gattungen *Pholeomyia*, Fig. 309, und *Ulia*; auch *Desmometopa*, Fig. 306), daß es gar nicht verwunderlich erscheint, wenn bei den „Carnidae“ dasselbe geschehen ist.

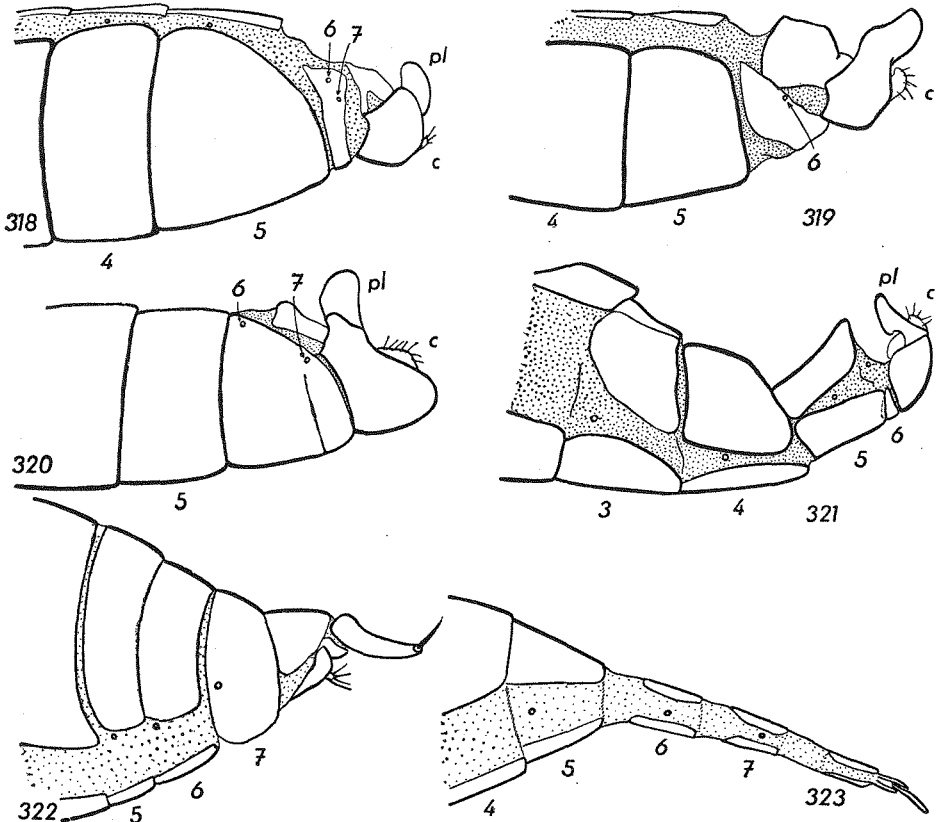


Fig. 318—323. Männliches Postabdomen von 318: *Leptometopa latipes* Meig. (Milichiidae); 319: *Tethina albasetulosa* Strobl (Tethinidae); 320: *Xanthocanace ranula* Loew (Canaceidae); 321: *Copromyza equina* Fall. (Borboridae); Weibliches Postabdomen von 322: *Xanthocanace ranula* Loew (Canaceidae); 323: *Borborus nitidus* Meig. (Borboridae)

Die Labellen sind bei *Meoneura* nach FREY (1921) „fast rudimentär“, während sie bei den Milichiidae oft verlängert sind. Verlängerung der Labellen gehört aber nicht zum Grundplan der Milichiidae. Nach FREY (1921) haben die Maxillen bei *Meoneura* (und ähnlich bei *Carnus*) „einen breiten ventralen Anhang und eine gut entwickelte freie Galea.“ Beides fehlt den Milichiidae. FREYS Angaben stützen sich aber auf so verschwindend wenige Stichprobenuntersuchungen (Milichiidae und „Carnidae“ zusammen 5 Arten),

daß auf die gefundenen Unterschiede kaum Gewicht gelegt werden kann. Das Verhältnis der „Carnidae“ zu den Milichiidae (ob deren Schwestergruppe oder Teilgruppe, d. h. ob in einem Schwestergruppenverhältnis zu einer Teilgruppe der Milichiidae stehend) bleibt vorläufig ungeklärt. Das gilt um so mehr, als auch die Frage der Untergliederung der Milichiidae (d. h. der innerhalb dieser Gruppe bestehenden Schwestergruppenverhältnisse) neu untersucht werden muß, da ich bei meiner Bearbeitung (1937) nur nach der Methode des einfachen Merkmalsvergleiches arbeitete, ohne den wesentlichen Unterschied zwischen plesiomorpher und apomorpher Übereinstimmung zu beachten.

Unsicher scheint mir die Beurteilung von *Hemeromyia remotinervis* Strobl. Die Abbildung von HENDEL (reproduziert in meiner Bearbeitung von 1937, Textfig. 51) zeigt eine deutlich ausgebildete Analader. Nun gibt es aber gute Gründe für die Annahme, daß diese Ader ($cu_{1b} + 1a$) nicht nur dem Grundplane der Milichiidae, sondern sogar dem der übergeordneten Gruppe „Milichioidea s. str.“ fehlt. Wenn also in HENDELS Abbildung nicht eine bloße Falte als Ader gezeichnet ist (wie es auch in der einen oder anderen von meinen Abbildungen unglücklicherweise geschehen ist), dann wird man kaum für wahrscheinlich halten, daß *Hemeromyia remotinervis* zu den Milichiidae-Carnidae gehört.

Zu den Milichiidae gehört nach dem Typus, den ich im Museum Paris untersuchen konnte, auch *Oestroparea grisea* Séguy (aus Swakopmund). Die scheinbar bis zum Flügelrande ausgedehnte Analader ist lediglich eine, allerdings sehr deutlich ausgeprägte, Falte. Die Gattung ist wohl verwandt oder identisch mit *Horaismoptera*.

Familie Canaceidae

Die Canaceidae wurden früher meist als nahe Verwandte der Ephyridae angesehen oder sogar in diese Familie eingeschlossen. Das geschieht auch in den heutigen Systemen meist noch, obwohl schon BECKER und neuerdings WIRTH erkannt haben, daß die Canaceidae mit den Ephyridae nichts zu tun haben.

Mir scheint es sicher, daß die Canaceidae zu den Milichioidea s. str. gehören und keineswegs mit den Ephyridae, ja nicht einmal mit den Drosophiloidae näher verwandt sind.

Im Grundplane sind sie durch die folgenden apomorphen Merkmale ausgezeichnet:

1. *pvt* divergent (Fig. 302—304).

Bei den übrigen Familien der Milichioidea ist Konvergenz der *pvt* als apomorphes Merkmal angegeben. Das bezieht sich auf den Grundplan der Schizophora. Bei den Canaceidae bin ich überzeugt, daß die divergenten *pvt* aus konvergenten hervorgegangen sind oder diese ersetzt haben, ganz ähnlich wie bei den Ephyridae.

2. Interfrontalbörstchen in 2 Reihen auf (nicht sehr deutlichen) Interfrontalleistchen (Fig. 303).

Bei abgeleiteten Formen (Fig. 304) vergrößert sich die Ozellenplatte sehr stark und wird schildförmig, mit gleichmäßiger Behaarung. Dadurch ergibt sich bei

diesen stark abgeleiteten Formen eine besonders große Ähnlichkeit mit bestimmten Ephyridae, während bei den plesiomorphen Formen (Fig. 303) die Übereinstimmung mit den Tethinidae viel stärker in Erscheinung tritt. Bei den abgeleiteten Formen (Fig. 304) ist von Interfrontalbörstchen und Interfrontalleistchen nichts zu erkennen.

3. Mundöffnung groß. Praefrons konvex gewölbt.

Auch dadurch ergibt sich eine große Ähnlichkeit mit den Ephyridae.

4. Vibrissen vorhanden.

HENDEL (in KÜKENTHAL-KRUMBACH 1937) gibt zwar an: „Vibrissen fehlen“. Das ist, wie *Procanace* zeigt, für den Grundplan der Canaceidae sicher nicht richtig. Ich bin überzeugt, daß hier, ganz ähnlich wie bei den Ephyridae, die Verhältnisse durch die Wölbung der Praefrons verschleiert worden sind.

5. *ors* nach außen, über den Augenrand gebogen (Fig. 303, 304).

6. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen (Fig. 313).

7. Analder abgekürzt, nur als ganz kurzer Stumpf vorhanden (Fig. 313).

8. Anallappen des Flügels wahrscheinlich verbreitert.

Hier gilt das bei den Milichiidae gesagte in vollem Umfange.

9. Zwischen dem 5. Abdominalsegmente und dem Hypopygium ist nur 1 Tergitkomplex vorhanden (untersucht nur bei *Xanthocanace ranula* Lw., Fig. 320, hier mit deutlich erkennbarer Trennungsnah; 2 Stigmen (Fig. 320).

10. Weibliches Postabdomen charakteristisch: mit hakenförmigen Cerci. Stigma 7 im stark verbreiterten Tergit (Fig. 322).

Ich habe nur die abgebildete Form näher untersucht. WIRTH (1951) schreibt über das weibliche Postabdomen der Canaceidae: „Female ovipositor usually elongate, consisting of a pair of fleshy spinose dorsal lamellae or sclerotized arcuate caudoventral blades.“

Durch diese Kombination von apomorphen Merkmalen sind die Canaceidae als monophyletische Gruppe gut begründet. Insbesondere liefern diese Begründung die unter „1“, „3“ und „10“ genannten Merkmale, die unter den Milichioidea nur bei den Canaceidae vorkommen. Vergrößerte Mundteile und Peristomöffnung kommt zwar auch bei den Borboridae vor, doch ist dort die Praefrons nicht konvex gewölbt.

Die verkürzte Analader im Verein mit dem Fehlen der für die Borboridae charakteristischen apomorphen Merkmale verweisen die Canaceidae klar zu den „Milichioidea s. str.“ Am größten ist die Übereinstimmung wohl mit den Tethinidae, denen insbesondere *Procanace* sehr ähnlich ist. Aber die Übereinstimmungen beruhen alle auf Symplesiomorphie beweisen also nichts. Zur Zeit ist kein Merkmal bekannt, das eine nähere Verwandtschaft der Canaceidae mit den Tethinidae, oder auch mit den Milichiidae beweisen könnte. Es ist also nicht möglich anzugeben, ob die Canaceidae als Schwestergruppe einer der beiden genannten Familien oder als Schwestergruppe der Tethinidae + Milichiidae angesehen werden müssen.

Familie Braulidae

Das völlige Fehlen der Flügel und die sehr stark durch autapomorphe Anpassungsmerkmale veränderte Morphologie des Kopfes machen eine

sichere Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe sehr schwierig. Man kann vielleicht sagen, daß keine Familie der Schizophora so stark abgeleitete Merkmale besitzt, daß die Braulidae nicht mit ihr am nächsten verwandt sein könnten. Das Vorhandensein eines einheitlichen Tergitkomplexes zwischen 5. Segment und Hypopygium ist viel weiter verbreitet, als ich früher glaubte. So ist auch das kein sicherer Anhaltspunkt für die Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen. Immerhin ist das Merkmal wichtig genug.

Praktisch kommen als nähere Verwandte für die Braulidae wohl nur die Familien der Drosophiloidea und der Milichioidea in Frage. Imms hatte die Chamaemyiidae als nächstverwandte Familie angesehen. Ich bin auch heute noch der Ansicht, daß nichts für, aber manches gegen diese Annahme spricht (siehe HENNIG 1952).

Für die Milichioidea spricht wohl besonders die Tatsache, daß auch bei den Borboridae eine deutliche Neigung zur Flügellosigkeit, zur Abplattung des Körpers, zum Vorkommen in Tierbauten und zum Kommensalismus weit verbreitet ist. Auch von den Milichiidae ist Kommensalismus vielfach bekannt. Dazu kommt es manchmal zur Ausbildung von Anpassungsmerkmalen, die denen der Braulidae ähneln: „In Anpassung an den Tiermist in Mikro- und Makrokavernen sind gewisse Arten blind oder sehschwach, lassen bisweilen auch die Schwinger und Flügel vermissen . . .“ (Borboridae, nach DUDA in LINDNER 1938, p. 4).

Alles in allem muß ich zur Zeit die Zugehörigkeit der Braulidae zu den Milichioidea für am besten begründet halten, wenn von einem eigentlichen Beweise, der strenger Anforderungen genügen könnte, auch keine Rede ist.

Zusammenfassend kann über die Milichioidea gesagt werden, daß sie als monophyletische Gruppe viel weniger gut begründet sind als die Drosophiloidea. Sie besitzen die folgenden relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmale:

1. *pvt* konvergent.

Divergente *pvt* bei manchen Milichiidae, den „Carnidae“ und Canaceidae.

2. Vibrissen vorhanden.

3. Interfrontalborsten in 2 Reihen, auf je 1 Interfrontalleiste.

4. Costa an der Mündung von *sc* unterbrochen.

5. Analader (*cu_{1b}* + *1b*) abgekürzt, erreicht den Flügelrand nicht.

6. Anallappen des Flügels verbreitert.

7. Postabdomen des Männchens mit einem einheitlichen Tergitkomplex zwischen 5. Segment und Hypopygium.

Von diesen Merkmalen ist keines, das nicht auch bei mehreren anderen Teilgruppen der Schizophora vorkäme und auch die Kombination der Merkmale ist nicht so, daß sie die nahe Verwandtschaft der unter dem Namen Milichioidea vereinigten Familien mit Sicherheit beweisen könnte. Für die Milichioidea s. str. (d. sind Canaceidae, Tethinidae und Milichiidae) ist vielleicht die charakteristisch dreieckige Form der Analzelle (Fig. 317), bei der

cu_{1b} nicht rückläufig ist, mit dem kurzen Stumpf der Analader der beste Hinweis auf die nähere Verwandtschaft der zugehörigen Familien; denn auch bei den Drosophiloida zeigt sich, daß die charakteristische Form der Analzelle außerordentlich zäh beibehalten wird.

Die Ausbildung der Analzelle und Analader der Borboridae (Fig. 317C) kann ohne Schwierigkeit als Vorstufe ihrer bei den Milichioidea verwirklichten Ausbildungsform angesehen werden. Das wäre noch keineswegs ein zwingender Grund für die Annahme näherer Verwandtschaft, aber die Ausbildung der Interfrontalborsten und Interfrontalleisten stimmt gerade bei den Borboridae in so charakteristischer Weise mit den Milichiidae überein, daß auch hierin ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft gesehen werden kann.

9. Drosophiloida

Die Drosophiloida sind meiner Ansicht nach eine der am besten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Schizophora. Das gilt aber nur,

wenn man den Inhalt der Gruppe auf die sogenannten Familien Ephydridae, Camillidae, Diastatidae, Curtonotidae und Drosophilidae beschränkt. Die Begründung geht am besten von den Ephydridae aus.

Familie Ephydridae

Auch die Ephydridae dürfen als eine der am besten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Schizophora angesehen werden. Für ihren Grundplan ist die Kombination der folgenden apomorphen Merkmale charakteristisch:

1. Costa an der Mündung von sc unterbrochen.

Der kurze Costa-Abschnitt zwischen der Bruchstelle und der Mündung von r_1 ist gegen r_1 gedrückt durch den proximalen Costaabschnitt, der sich über die Bruchstelle geschoben hat. So ist an der Bruchstelle eine Art Narbenbildung entstanden, die wohl auch als charakteristisch für die Ephydridae gelten darf (Fig. 342).

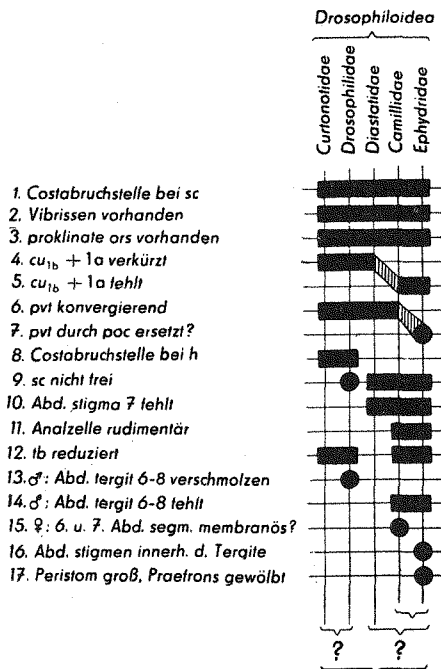


Fig. 324. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Drosophiloida

2. Costa auch hinter h unterbrochen (Fig. 342).

3. sc mündet nicht frei, sondern verschmilzt vor ihrer Mündung mit r_1 oder ist im Endabschnitt verblaßt (Fig. 342).

4. tb fehlt (Fig. 342).

5. Analzelle und Analader fehlen (Fig. 342).

Die hintere Begrenzung der Analzelle ist bei den Arten, die ich daraufhin untersucht habe, in charakteristischer Form als Ader erhalten (Fig. 342). Die übrigen reduzierten Adern — einschließlich *tb* — sind meist als Falten deutlich erkennbar. Sie treten als hyaline Linien besonders dann deutlich hervor, wenn die Flügelmembran in ihrer Umgebung gebräunt ist.

6. Die Stigmen der Abdominalsegmente liegen bei beiden Geschlechtern in den Tergiten, nicht in der Pleuralmembran wie bei den meisten „Acalyptratae“.

Dieses Merkmal ist bisher zwar nur stichprobenweise bei verhältnismäßig wenigen Ephyriden untersucht, doch habe ich es bei allen untersuchten Arten gefunden, obwohl diese den verschiedensten Teilgruppen der Ephyriden angehörten.

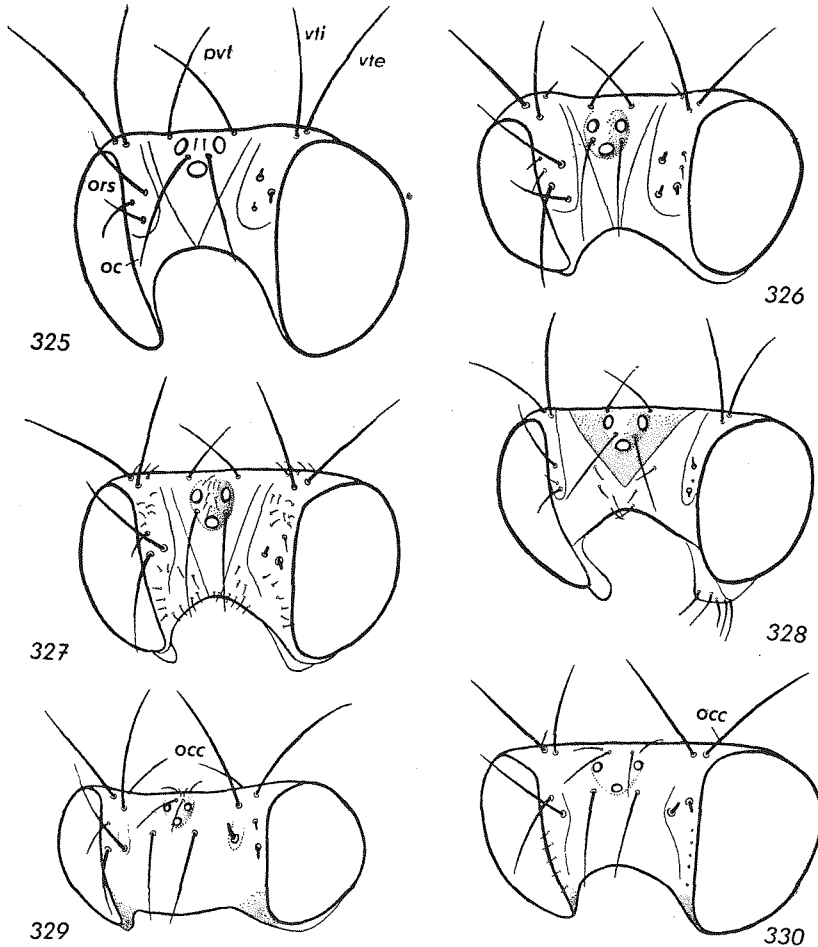


Fig. 325—330. Kopf von 325: *Campichoeta basalis* Meigen (Diastatidae); 326: *Euthychaeta spectabilis* Loew ♀ und 327: ♂ (Diastatidae); 328: *Camilla glabra* Fall. (Camillidae); 329: *Paralimna sinensis* Schin. (Ephyridae); 330: *Discocerina plumosa* Fall. (Ephyridae)

7. Das 7. Andominalstigma scheint bei beiden Geschlechtern zu fehlen (Fig. 361).

Für dieses Merkmal gilt das unter 6. Gesagte in vollem Umfange.

8. Zwischen dem 5. Tergit und dem Hypopygium ist kein Tergit ausgebildet. Das Hypopygium schließt daher unmittelbar an das 5. Tergit an (Fig. 356).

Auch für dieses Merkmal gilt das unter 6. Gesagte.

9. Konvergierende *pvt* fehlen. Hinter den Ozellen sind dafür oft divergierende „*pvt*“ vorhanden, die oft als *poc* bezeichnet werden (Fig. 329—335).

Das Fehlen konvergierender *pvt* darf bei den Ephyridae wohl sicher als apomorphes Merkmal angesehen werden. Dafür spricht die Tatsache, daß bei den Diastatidae, Camillidae, Curtonotidae und Drosophilidae ausschließlich konvergierende *pvt* vorhanden sind. Wären alle diese Familien zusammengekommen als Schwestergruppe der Ephyridae anzusehen, dann wäre es noch denkbar, die divergierenden *pvt* als ursprüngliches Merkmal der Ephyridae anzusehen. Da aber von den genannten Familien einige mit den Ephyridae näher verwandt zu sein scheinen, läßt sich das Vorkommen divergenter *pvt* bei den Ephyridae zwanglos eigentlich nur als sekundäres Merkmal verstehen. Eine andere Frage ist es, was mit den *pvt* bei den Ephyridae geschehen ist. HENDEL scheint mindestens früher (1916) der Ansicht gewesen zu sein, daß die konvergierende *pvt* der Ephyridae in den Borsten zu suchen sind, die in Fig. 329 der vorliegenden Arbeit als *occ* bezeichnet sind. In ihrer eigentlichen Stellung als „Postvertikalborsten“ wären sie nach HENDEL durch Postocellarborsten ersetzt worden. Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß die in Fig. 329 als *occ* bezeichneten Borsten mit den konvergierenden *pvt* der Diastatidae und Camillidae homolog sind. Ob aber diese konvergierenden *pvt* bei den Ephyridae wieder divergierend geworden oder ob sie verlorengegangen und dann durch *poc* ersetzt worden sind, das ist schwer zu entscheiden. Wenn irgendwo bei Acalyptratae, dann halte ich allerdings diese letztgenannte Möglichkeit bei den Ephyridae für gegeben.

10. Mundöffnung groß, Praefrons gewölbt.

Daß die Mundöffnung bei den Ephyridae eine steigende Vergrößerung, die Praefrons daher eine steigende Wölbung erfährt, ist bekannt. Es läßt sich bisher aber leider nicht genau angeben, welcher Ausbildungszustand zum Grundplan der Ephyridae gehört. Für den Vergleich mit den Camillidae und Diastatidae wäre es wichtig, das genauer zu wissen.

11. Vibrissen vorhanden.

HENDEL schreibt zwar (1937 in KÜKENTHAL-KRUMBACH, p. 1974): „Eigentliche, auf einem Vibrisseneck inserierte Borsten fehlen, wenn auch oft Peristomal- und Gesichtsborsten in verschiedener Zahl und Stärke vorhanden sind.“ Nach meiner Ansicht kann aber gar kein Zweifel darüber bestehen, daß die Besonderheiten der Ephyridae durch die stärkere Wölbung der Praefrons bzw. die Vergrößerung der Mundöffnung zu erklären sind. Dadurch ist das „Vibrisseneck“ gleichsam in die Breite gezogen und die dort vorhandenen Borsten sind stärker verteilt. Der Auffassung, daß dieser Zustand von einem Vorzustande abzuleiten ist, wie er bei Camillidae und Diastatidae erhalten blieb, steht nichts im Wege.

12. Eine proklineate *ors* vorhanden.

Sie steht bei den Ephyridae zwischen den reklinaten *ors* und dem Augeprande (Fig. 325) oder vor den reklinaten *ors* (Fig. 328). In vielen Fällen ist sie ganz zurückgebildet (Fig. 333—335).

Für andere Merkmale der Ephydridae ist bisher keine sichere Deutung möglich. Über die Mesopleuralborsten wird bei den Drosophilidae noch einiges zu sagen sein.

Wenn nun die Schwestergruppe der Ephydridae gesucht werden soll, so kann das natürlich nur eine Gruppe sein, die möglichst viele der genannten apomorphen Merkmale mit den Ephydridae teilt. Als solche Gruppe kommen nur die Camillidae in Frage.

Familie Camillidae

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Familie sind sehr verschieden beurteilt worden (siehe DUDA 1935, in LINDNER), doch sind von jeher als

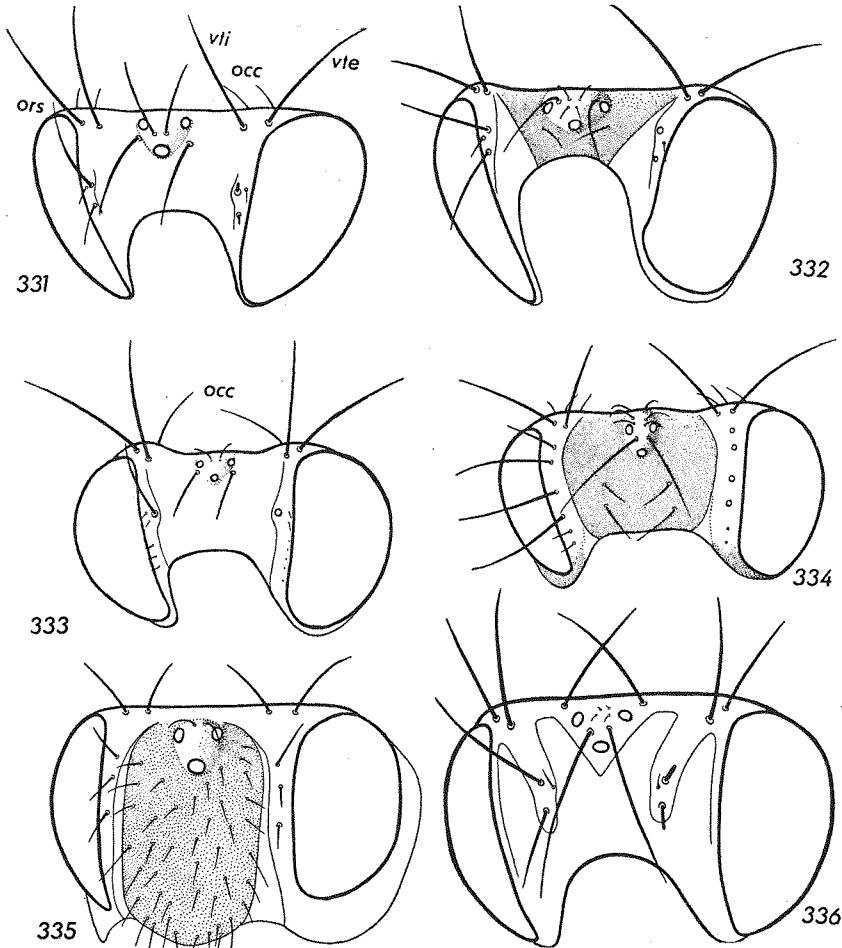


Fig. 331—336. Kopf von 331: *Actocetor marginatus* Wied. (Ephydridae); 332: *Hydrellia griseola* Fall. (Ephydridae); 333: *Notiphila riparia* Meig. (Ephydridae); 334: *Ephydra riparia* Fabr. (Ephydridae); 335: *Homalometopus albiditinctus* Becker (Ephydridae); 336: *Curtonotum anus* Meig. (Curtonotidae)

nächste Verwandte nur die Drosophilidae und Ephydridae in Betracht gezogen worden. In neuerer Zeit wurde die einzige Gattung, *Camilla*, meist zu den Drosophilidae gestellt, bis FREY (1924) sie zur Vertreterin einer eigenen Familie erhob. Meines Erachtens kann es darüber keinen Zweifel geben, daß die Camillidae mit den Ephydridae am nächsten verwandt sind. Sie stimmen mit den Ephydridae in den oben (S. 662—663) unter 1—5 und in

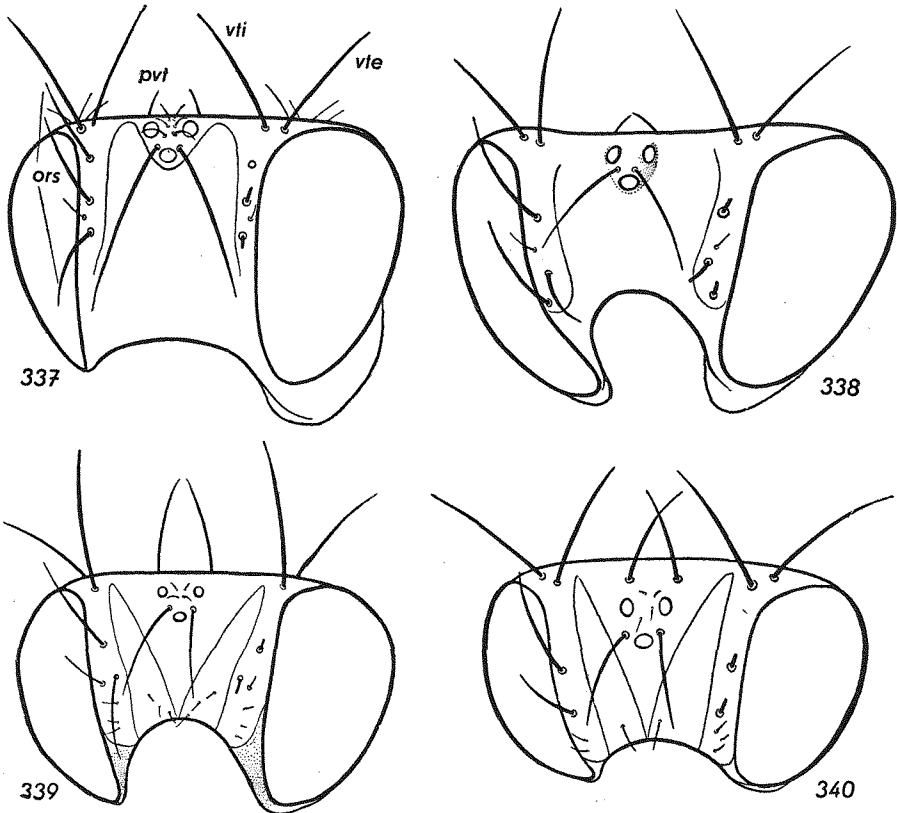


Fig. 337—340. Kopf von 337: *Stegana strobli* Mik (Drosophilidae); 338: *Chymomyza nigrimana* Meig. (Drosophilidae); 339: *Scaptomyza graminum* Fall. (Drosophilidae); 340: *Scaptomyza* spec.: aberrantes Exemplar ohne Spur der proklinaten *ors*. (Drosophilidae)

dem unter 11 und 12 genannten apomorphen Merkmalen überein. Einige dieser Merkmale sind ausschließlich den Camillidae und Ephydridae gemeinsam (siehe Fig. 328 und Fig. 343, 349).

Stärker plesiomorph als die Ephydridae sind sie nur in der Ausprägungsform der bei den Ephydridae unter 6—10 genannten Merkmale:

Die Stigmen der Abdominalsegmente (wenigstens im Praeabdomen) liegen frei in der Pleuralmembran (Fig. 357, 362).

Zwischen dem 5. Tergit und dem Hypopygium ist im männlichen Postabdomen 1 Tergit vorhanden (Fig. 357).

Konvergierende *pvt* sind vorhanden (Fig. 328).

Die Mundöffnung ist weniger groß, die Praefrons weniger gewölbt als beim Männchen.

Dieses Merkmal ist allerdings weniger brauchbar, da seine Verschiedenheiten bisher nicht klar herausgearbeitet wurden. Der Unterschied ergibt sich aber wohl schon daraus, daß ein deutliches Vibrisseneck mit deutlichen Vibrissen bei den Camilliden vorhanden ist.

Zu nennen wäre als relativ zu den Ephydridae plesiomorphes Merkmal vielleicht auch das Fehlen eines Filterapparates im Fulcrum, doch ist dieses Merkmal bisher noch etwas undurchsichtig. Ebensovienig sicher sind die Lage der proklinaten *ors* vor den reklinaten *ors* und das Vorhandensein von Mesopleuralborsten zu beurteilen.

Infolge des Besitzes der angeführten relativ plesiomorphen Merkmale können die Camillidae nur als Schwestergruppe, nicht als Teilgruppe der Ephydridae angesehen werden. Dazu müßten sie aber erst selbst als monophyletische Gruppe erwiesen werden. Bei *Camilla glabra* Fall. ist das weibliche Postabdomen fast ganz membranös: Tergit und Sternit des 6. und 7. Segmentes sind vollständig reduziert. Wenn das für alle Camillidae zutrifft, dann wären sie damit als monophyletische Gruppe begründet, denn es handelt sich zweifellos um ein apomorphes Merkmal. Bei der sehr geringen Artenzahl der Camillidae ist die Frage auch ziemlich belanglos. Mit Sicherheit ist die Gruppe bisher nur aus Europa bekannt. Außerdem scheint wenigstens 1 Art (*Camilla africana* Bezzi) auch in Afrika vorzukommen (DUDA 1939, p. 4—5). Die von DE MEIJERE und FREY aus Orientalis beschriebenen Arten dürften nach DUDA dagegen echte Drosophilidae (*Sphaerogastrella* usw.) sein.

Die Schwestergruppe der Camillidae + Ephydridae (eine gemeinsame Bezeichnung für diese beiden miteinander verwandten Gruppen liegt nicht vor) ist schwer anzugeben. In Frage kommen die Drosophilidae, Curtonotidae und Diastatidae. Ich bin der Ansicht, daß für die Diastatidae mehr spricht als für die anderen genannten Familien.

Familie Diastatidae

Unter dieser Bezeichnung werden die Gattungen *Euthychaeta*, *Campichoeta* und *Diastata* vereinigt. Mit den Camillidae + Ephydridae haben sie die folgenden apomorphen Merkmale gemeinsam:

1. Costa an der Mündung von r_1 unterbrochen (Fig. 345).
2. *sc* vor der Mündung mit r_1 verschmolzen (Fig. 345).
4. 7. Abdominalstigma fehlt (Fig. 351, 352, 358).
5. Prokline *ors* vorhanden (Fig. 325—327).

Allerdings teilen die Diastatidae kein einziges dieser genannten Merkmale allein mit den Camillidae und Ephydridae. Selbst das Fehlen des 7. Abdominalstigmas, das unter den genannten Merkmalen am meisten für eine

nähere Verwandtschaft mit den Camillidae + Ephyridae sprechen würde, kommt bei einigen Drosophilidae vor.

In einigen Merkmalen sind die Diastatidae stärker plesiomorph als alle anderen hier unter den Drosophiloidea genannten Familien: Die Costa ist nur einmal unterbrochen und die *tb* ist stärker ausgebildet als bei allen an-

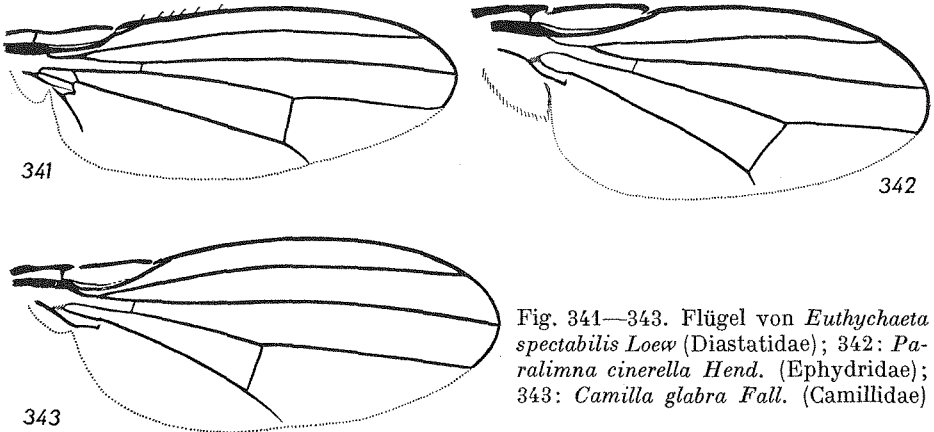


Fig. 341—343. Flügel von *Euthychaeta spectabilis* Loew (Diastatidae); 342: *Paralimna cinerella* Hend. (Ephyridae); 343: *Camilla glabra* Fall. (Camillidae)

deren mir bekannten Drosophiloidea. Die Diastatidae könnten danach also recht gut die plesiomorphe Schwestergruppe aller anderen Drosophiloidea sein. Wer das behaupten wollte, würde schwer zu widerlegen sein.

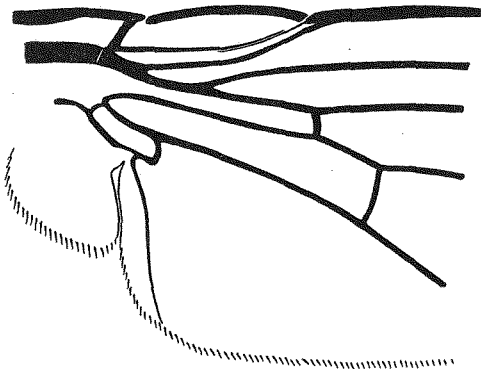


Fig. 344. Flügel von *Cryptochetum buccatum* Hendel (Cryptochetidae)

Was mich veranlaßt, trotzdem an eine nähere Verwandtschaft mit den Camillidae + Ephyridae zu denken, sind folgende Überlegungen: Die Subcosta ist vor ihrer Mündung eng an *r*₁ angelegt bzw. mit dieser verschmolzen. Bei den Curtonotidae dagegen, die vielleicht mit den Drosophilidae näher verwandt sind, ist *sc* bis zur Mündung frei. Das spricht vielleicht dafür, daß die Diastatidae den für die Ephyridae charakteristischen Weg eingeschlagen haben.

Bei den Diastatidae steht die proklinate *ors* zwischen den reklinaten *ors* und dem Augenrande. Das kommt sonst nur noch (abgesehen von den Aulacigasteridae) bei den Ephyridae vor. Bei den Diastatidae sind (allerdings nicht bei allen) wie bei den Camillidae und Ephyridae Mesopleuralborsten vorhanden. Die Tendenz zur Rückbildung der Analzelle und ihre Form (insbesondere der stark winkelig gebrochene Verlauf von *cu*_{tb}) scheint mir bei den Diastatidae eher auf eine

Verwandtschaft mit den Ephydridae als mit den Drosophilidae hinzuweisen. Auch die bei *Diastata* bemerkbare Tendenz (Fig. 352) zur Reduktion der beiden zwischen Praeabdomen und Hypopygium gelegenen Tergite könnte so gedeutet werden.

Nachdrücklich will ich betonen, daß alle die angegebenen Gründe, die für eine nähere Verwandtschaft der Diastatidae mit den Camillidae zu sprechen scheinen, teils triviale teils solche Merkmale benutzen, deren Bedeutung noch unklar ist. Sie halten also strengen Maßstäben (S. 508) nicht stand. Ebensowenig ist es bisher möglich, die Diastatidae mit Sicherheit als monophyletische Gruppe zu begründen. Ich kenne kein apomorphes Merkmal, das dafür sprechen würde. Die Tatsache, daß es verhältnismäßig leicht ist, diagnostische Merkmale für die Diastatidae anzugeben, hat damit gar nichts zu tun. Wenn man behaupten wollte, daß etwa die eine oder andere Gattung der „Diastatidae“ mit den Camillidae + Ephydridae oder auch mit den Drosophilidae näher verwandt sei als die anderen, so würde das zur Zeit mit guten Gründen weder zu behaupten noch zu widerlegen sein. Bei der sehr geringen Artenzahl und beschränkten geographischen Verbreitung der Diastatidae ist diese Unsicherheit im übrigen nicht besonders schwerwiegend.

Familie Drosophilidae

Als monophyletische Gruppe dürfen wohl auch die Drosophilidae angesehen werden. Relativ zum Grundplan der Schizophora besitzen sie allerdings nur wenige apomorphe Merkmale, weniger jedenfalls als die Ephydridae:

1. Costa an 2 Stellen unterbrochen (Fig. 348).
2. *sc* am Ende verblaßt, nicht frei in die Costa mündend (Fig. 348).
3. Analzelle klein, *cu_{1b}* rückläufig (Fig. 348).
4. Analader verkürzt (Fig. 348).
5. Vibrissen vorhanden.
6. Proklineate *ors* vorhanden (Fig. 337—340).
7. Zwischen Praeabdomen (5. Segment) und Hypopygium ist nur ein vollständig ausgebildetes Segment vorhanden.

Die meisten dieser Merkmale teilen die Drosophilidae mit allen anderen Familien der Drosophiloidea. Mir ist kein sicher apomorphes Merkmal bekannt, das die Drosophilidae ausschließlich mit einer anderen Familie teilen. Trotzdem halte ich eine gewisse Wahrscheinlichkeit für gegeben, daß als Schwestergruppe der Drosophilidae die Curtonotidae anzusehen sind. Das würde allerdings voraussetzen, daß die Drosophilidae als monophyletische Gruppe anzusehen sind. Das ist sehr wahrscheinlich. Zur Begründung genügt schon die Ausbildung des männlichen Postabdomens. Nach GLEICH-AUF (1936) scheint der zwischen Praeabdomen und Hypopygium vorhandene einzige Tergitkomplex „aus 2 vereinigten Tergiten“ zu bestehen. „Zwar ist eine Trennungslinie, auch nur andeutungsweise, bei der Imago nicht mehr zu erkennen. DOBZHANSKY aber gelang es, Entwicklungsstadien zu finden,

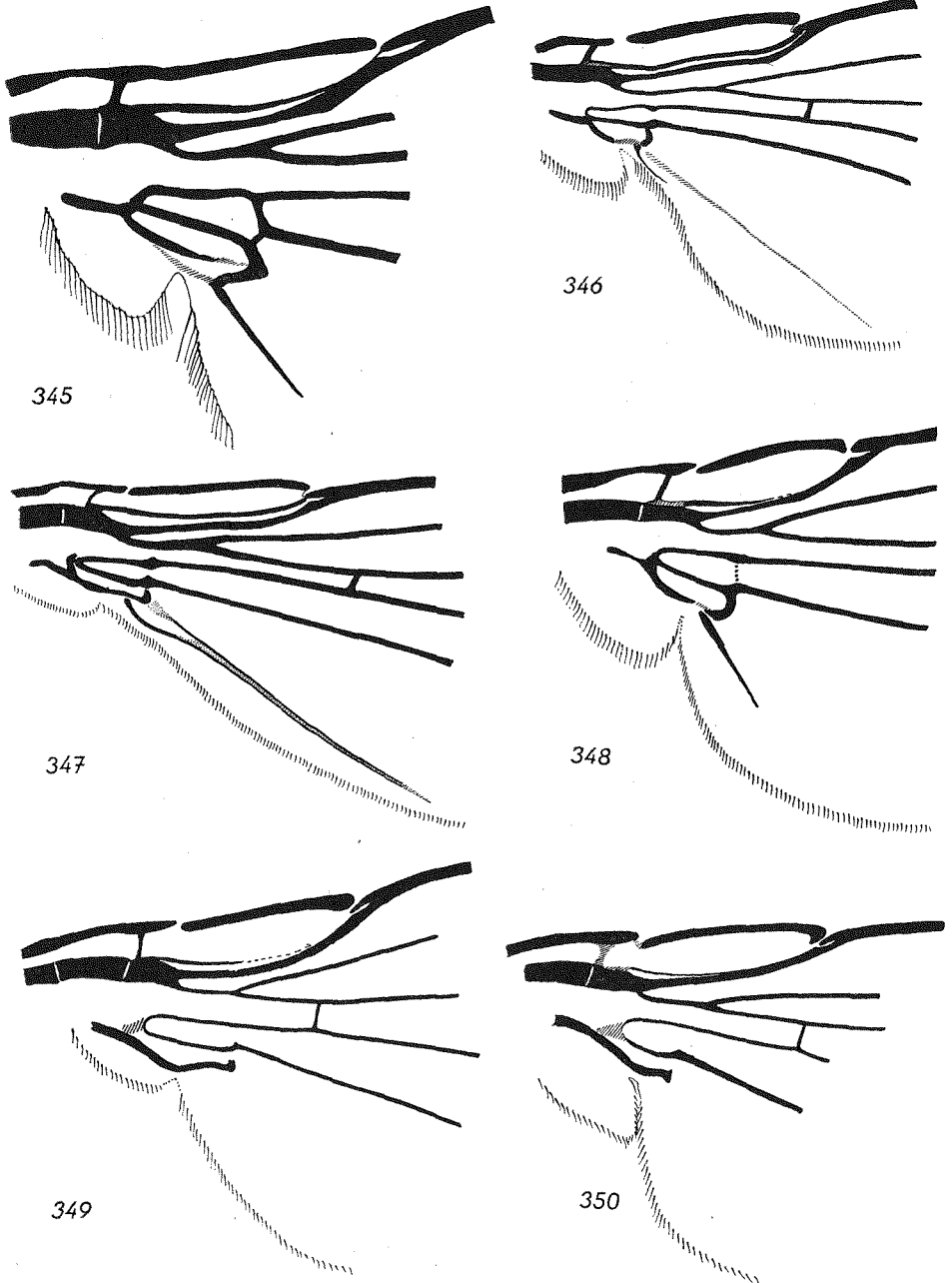


Fig. 345—350. Flügel von 345: *Euthychaeta spectabilis* Lw. (Diastatidae); 346: *Curtonotum anus* Meig. (Curtonotidae); 347: *Curtonotum bathmedum* Hendel (Peru, Curtonotidae); 348: *Leucophenga maculata* Duf. (Drosophilidae); 349: *Camilla glabra* Fall. (Camillidae); 350: *Paralimna cinerella* Hend. (Ephydriidae)

auf denen die Verschmelzung dieses, bei der Imago letzten, freien 6. Tergits aus dem 6. und 7. Tergit deutlich zu erkennen war.“ Die Ausbildung des männlichen Postabdomens z. B. bei *Chymomyza nigrimana* Meig. (Fig. 338) scheint zu zeigen, daß als Hauptkomponente in dem vereinigten Tergitkomplex das 6. Tergit enthalten ist (Lage des Stigmas!), wofür auch die Tatsache spricht, daß sich der genannte Tergitkomplex äußerlich vollkommen gleich aussehend an das letzte Segment des Postabdomens anschließt. Bei den übrigen Familien der Drosophiloidea ist das Postabdomen ganz andersartig ausgebildet. Es ist möglich, daß auch die Lage der proklinaten *ors* ein apomorphes Merkmal der Drosophilidae ist (siehe dazu S. 513). Sie steht niemals außerhalb der Reihe der reklinaten *ors* wie bei den Diastatidae und manchen Ephhydridae, sondern vor ihr und manchmal zwischen ihr und der Stirnstrieme (Fig. 337—340). Da diese zuletzt genannte Stellung nur bei relativ abgeleiteten Drosophilidae vorzukommen scheint, dürfte es sich auch um eine apomorphe Stellung handeln. Leider ist aber nicht bekannt, welches die Stellung der proklinaten *ors* im Grundplan der Drosophiloidea war. Daher läßt sich auch nicht entscheiden, ob die Stellung außerhalb oder die Stellung vor der Reihe der reklinaten *ors* als plesiomorph anzusehen ist. Mir ist ein Exemplar einer *Scaptomyza*-Art bekannt, bei dem die proklinaten *ors* auf beiden Seiten vollständig fehlt (Fig. 340). Was hier der individuellen Variabilität zuzuschreiben ist, kommt bei den Ephhydridae als Merkmal ganzer Unterfamilien vor.

Familie Curtonotidae

Mit den folgenden, relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmalen:

1. Costa an 2 Stellen unterbrochen (Fig. 346—347).
2. Proklinaten *ors* vorhanden (Fig. 336).
3. Analzelle kurz, cu_{1b} rückläufig (Fig. 346—347).
4. Analader verkürzt, nicht bis zum Flügelrande reichend (Fig. 346—347).

Nach den Angaben DUDAS könnte es scheinen, als seien die Curtonotidae hinsichtlich des zuletzt genannten Merkmales stärker plesiomorph als alle anderen Drosophiloidea. Er schreibt ihnen (1935, in LINDNER) „eine fast den Flügelhinterrand erreichende a_1 “ zu. Genauere Untersuchung zeigt aber, daß die Verhältnisse anders liegen: Die scheinbare Analader („ a_1 “) bei *Curtonotum anus* Meig. (deren Flügel auch DUDA abbildet), ist in Wirklichkeit eine einfache Falte (Fig. 346). Die wirkliche Analader („ a_1 “ = cu_{1b} + $1a$) ist sehr kurz und liegt dicht am Analrande des Flügels. Sehr interessant ist z. B. der Flügel von *Curtonotum bathmedum* Hendel (Neotropis, Fig. 347). Hier ist die Flügelfalte offenbar durch Chitin ausgefüllt und eine Strecke weit als scheinbare Ader entwickelt. Die bei *Curtonotum anus* so kurze „Analader“ ist anscheinend in den Sog dieser Falte geraten und läuft, sekundär verlängert, eine lange Strecke weit parallel neben der aderartigen Falte her. Zwischen beiden ist die Flügelfläche verdunkelt. Es ist dies einfach ein neues Beispiel für die so oft zu beobachtende (siehe HENNIG 1954)

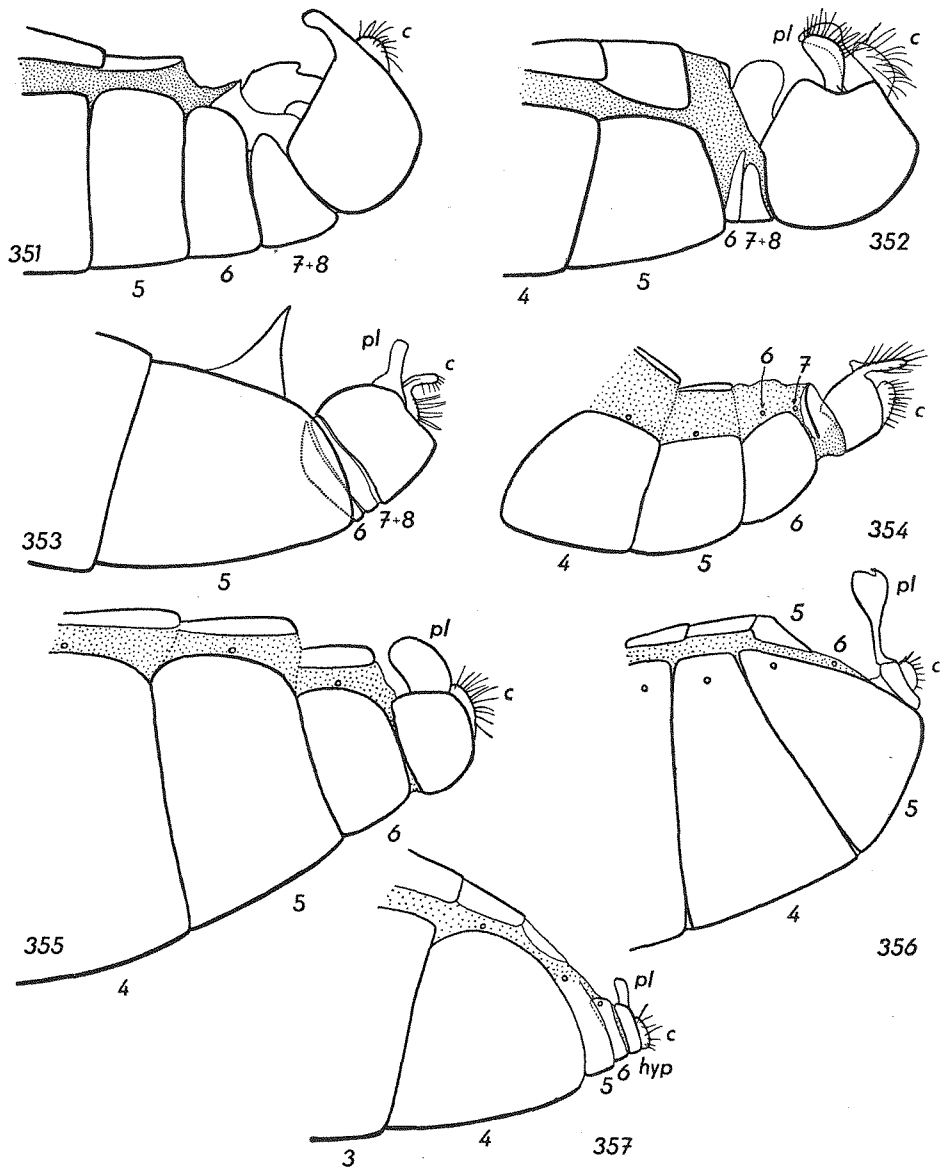


Fig. 351—357. Männliches Postabdomen von 351: *Euthychaeta spectabilis* Loew (Diastatidae); 352: *Diastata fuscata* Fall. (Diastatidae); 353: *Curtonotum anus* Meig. (Curtonotidae); 354: *Chymomyza distincta* Egg. (Drosophilidae); 355: *Leucophenga maculata* Duf. (Drosophilidae); 356: *Psilopa polita* Meig. (Ephydriidae); 357: *Camilla glabra* Fall. (Camillidae)

Wirkung der Flügelfalten auf die Flügeladern. Dabei kann es durchaus sein, daß die Flügelfalte, in deren Sog die „Analader“ gerät, das alte Bett dieser „Analader“ darstellt, aus dem sie vielleicht vorher abgezogen war (siehe S. 532). Auf jeden Fall darf die Länge der „Analader“ bei manchen *Curtonotum*-Arten nicht als plesiomorphes Merkmal gewertet werden. Sie ist offenbar sekundär entstanden.

Obwohl die oben angeführten apomorphen Merkmale der Curtonotidae keinen sicheren Hinweis auf die Verwandtschaft dieser Familie mit irgend einer bestimmten anderen Familie der Drosophiloidea bieten, halte ich es doch für möglich, daß die Curtonotidae als Schwestergruppe der Drosophilidae anzusehen sind.

Weiter oben wurden schon die Gründe angegeben, die für eine nähere Verwandtschaft der Diastatidae mit den Camillidae + Ephyridae zu sprechen scheinen. In das Bild dieser Verwandtschaftsgruppe lassen sich

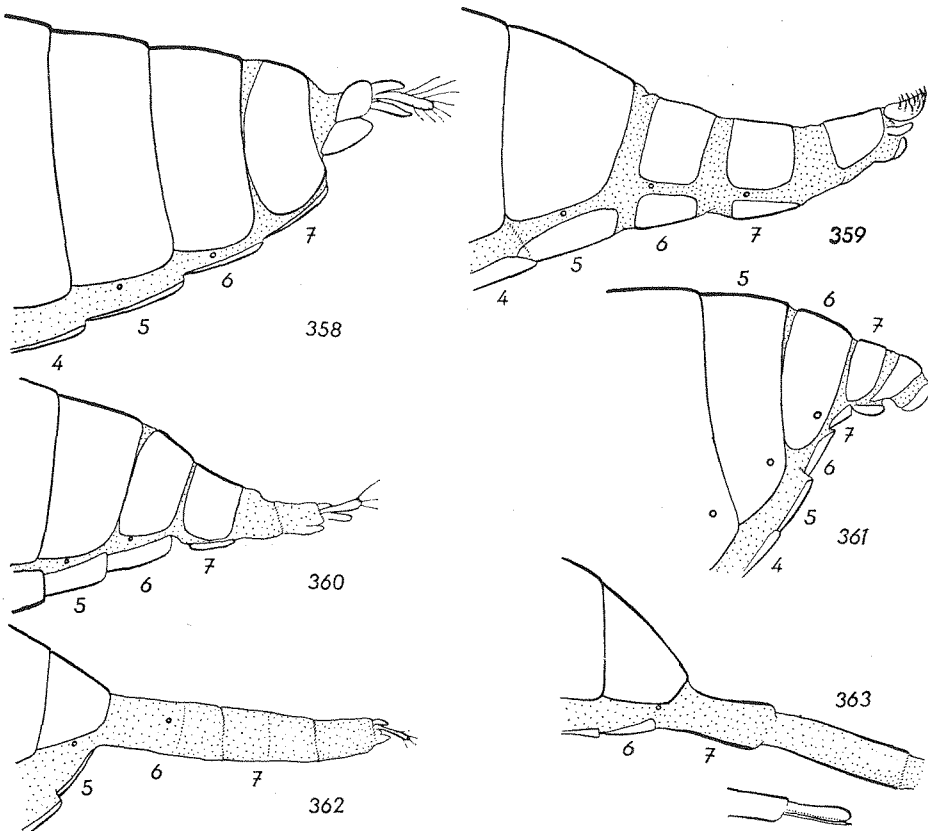


Fig. 358—363. Weibliches Postabdomen von 358: *Euthychaeta spectabilis* Loew (Diastatidae); 359: *Curtonotum anus* Meig. (Curtonotidae); 360: *Leucophenga maculata* Duf. (Drosophilidae); 361: *Paralimna cinerella* Hendel (Ephyridae); 362: *Camilla glabra* Fall. (Camillidae); 363: *Cryptochetum buccatum* Hendel (Cryptochetidae)

die Curtonotidae dann aber schlecht einfügen. Gerade die Merkmale, auf denen die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Diastatidae mit den Camillidae und Ephydridae basiert, fehlen bei den Curtonotidae. In der Stellung der proklinaten vor den reklinaten *ors*, in der Form der Analzelle und im Verlaufe der Analader scheinen die Curtonotidae eher mit den Drosophilidae übereinzustimmen. Auf die Banalität und unklare Deutung dieser Merkmale bzw. ihrer Alternativen wurde allerdings schon bei den Diastatidae hingewiesen, und es ist im Grunde genommen ebenso wahrscheinlich, daß die Curtonotidae zusammen mit den Diastatidae eine monophyletische Gruppe bilden, wie auch von manchen Autoren früher angenommen worden ist. Stärker plesiomorph als die Drosophilidae (und darin besonders mit den bzw. mit gewissen Diastatidae übereinstimmend) sind die Curtonotidae im Besitze zweier wohl ausgebildeter, wenn auch kleiner Tergite zwischen Praeabdomen und Hypopygium (Fig. 353). Dieses Merkmal ist aber nur bei einer Art untersucht.

Um als Schwestergruppe der Drosophilidae angesehen werden zu können, müßten die Curtonotidae aber als monophyletische Gruppe erwiesen sein. Dieser Beweis ist zur Zeit nicht zu führen. Soweit ich die Curtonotidae kenne, fehlt ihnen *tb*. Auf dieses Merkmal ist aber kein Gewicht zu legen, da auch bei den Drosophilidae die *tb* oft so schwach ausgebildet ist, daß man im Zweifel sein kann, ob man ihr Vorhandensein oder ihr Fehlen annehmen soll. DUDA stellte zu den Curtonotidae die Gattungen *Apsinota* (incl. *Thaumastophila*), *Parapsinota* und *Curtonotum*.

Zusammenfassend kann über die Drosophiloidea gesagt werden, daß sie als monophyletische Gruppe gut begründet sind durch die Kombination folgender, gegenüber dem Grundplane der Schizophora apomorpher Merkmale:

1. Costa an der Mündung von r_1 unterbrochen.
Meist kommt dazu noch eine 2. Bruchstelle hinter *h*, die aber nicht zum Grundplane gehört, da sie den Diastatidae fehlt. Aber auch hier scheint sie schon vorgelbildet zu sein.
2. *sc* im Endabschnitt dicht an r_1 gedrängt und mehr oder weniger deutlich mit ihr verschmolzen.
3. Analzelle klein, die abschließende Ader cu_{1b} rückläufig.
4. Analader ($cu_{1b} + 1a$) stark verkürzt, den Flügelrand nicht erreichend.
5. Eine proklinate *ors* vorhanden, deren Stellung (relativ zur Reihe der reklinaten *ors*) im Grundplane leider unbekannt ist.
6. Vibrissen vorhanden.
7. *pvt* konvergent.

Bei den Ephydridae sekundär divergent oder durch divergente *poc* ersetzt.

Dazu könnte vielleicht noch das Vorhandensein von nur 2 Receptacula seminis genannt werden, doch ist die Deutung dieses Merkmales zu unsicher. Jedenfalls habe ich bei allen untersuchten Weibchen aus allen Familien der Drosophiloidea nicht mehr als 2 Receptacula gefunden.

Als monophyletische Teilgruppen sind die Ephydridae sicher, die Drosophiloidae und Camillidae wohl hinreichend sicher begründet. Dagegen ist die Monophylie der Curtonotidae und Diastatidae nur unsicher begründet. Unsicher bleibt auch das Verwandtschaftsverhältnis der sogenannten Familien zueinander. Hier scheint nur die Tatsache sicher, daß Camillidae und Ephydridae Schwestergruppen sind.

10. Chloropidae¹⁾

MALLOCH (1948, p. 499) bezeichnet die Chloropidae als eine der am besten gekennzeichneten („most clearly distinguished“) Familien der Acalyptratae. Charakteristisch sind für sie nach MALLOCH:

1. Eine scharfe Kante am Vorderrande der Prosternalplatte, vor der die Körperwand unvermittelt abfällt.
2. Eine ähnliche Kante am Vorderrande der Propleura.

Diese Merkmale kommen nach MALLOCH (1948) bei keiner anderen Familie vor. Da es sich zweifellos um apomorphe Merkmale handelt, können die Chloropidae als gut begründete monophyletische Gruppe angesehen werden.

Immerhin ist nicht bekannt, wieviele Gattungen und Arten MALLOCH auf diese Merkmale hin untersucht hat. In den Arbeiten anderer Autoren werden sie meist nicht genannt. Sie sind manchmal nicht leicht festzustellen und z. B. bei *Rhodesiella* kaum eindeutig nachweisbar.

HENDEL (1931) hat den Besitz von 1+2 Notopleuralborsten als charakteristisches Merkmal der Chloropidae angegeben. MALLOCH (1934) schränkt die Bedeutung des Merkmales ein, aber doch nur in dem Sinne, daß bei *Eugaurax* 2+3 Notopleuralborsten vorhanden seien. Das kann als Weiterbildung der Anordnung 1+2 angesehen werden. Wichtiger ist, daß bei *Rhodesiella*, an deren Zugehörigkeit zu den Chloropidae nicht zu zweifeln ist, nur die normale Zahl von 1+1 Notopleuralborsten vorhanden ist.

Trotz dieser Einschränkungen kann nicht bezweifelt werden, daß es sich bei den Chloropidae um eine monophyletische Gruppe handelt; denn wenn auch das eine oder andere der angeführten Merkmale manchmal fehlt, so schließen sich die abweichenden Formen morphologisch doch so dicht an andere, sicher zu den Chloropidae gehörende Arten an, daß an der nahen Verwandtschaft nicht gezweifelt werden kann. Außer den bereits oben genannten Merkmalen besitzen die Chloropidae noch die folgenden, relativ zum Grundplan der Schizophora apomorphen Merkmale:

3. *pvt* konvergent (Fig. 253—259).

Als stets vorhandenes diagnostisches Merkmal kann die Konvergenz der *pvt* aber nicht angesehen werden. Abgesehen davon, daß die *pvt* oft ganz fehlen, gibt es

¹⁾ Als neue Familie der „Acalyptratae“ hat PARAMONOW (1956) vor kurzem die Mindidae (mit der einzigen Art *Minda rubra* Param. Australien) beschrieben. Nach freundlicher Mitteilung von Mr. CURTIS W. SABROSKY ist *Minda* mit der Chloropiden-Gattung *Pemphigonotus* Lamb identisch.

Chloropidae mit parallelen oder divergierenden *pvt*. Diese können wie die konvergierenden *pvt* vom Ozellenhöcker breit getrennt und um die Breite der hinteren Ozellen voneinander entfernt sein (*Goniopsita*, Fig. 256). In anderen Fällen stehen sie auf dem Ozellenhöcker und sind an der Basis einander genähert. Da es sich bei diesen Formen mit parallelen oder divergierenden *pvt* nicht um Arten handelt, die sonst besonders plesiomorphe Merkmale zeigen, darf wohl angenommen werden, daß zum Grundplan der Chloropidae konvergente *pvt* gehören, wie sie z. B. bei *Rhodesiella* vorhanden sind.

4. Ozellendreieck groß (Fig. 253—259).

Im einzelnen ist die Ausdehnung des Ozellendreiecks allerdings verschieden. In manchen Fällen erreicht es mit seiner Spitze den Vorderrand der Stirn nicht (*La-siopleura*, *Goniopsita*, Fig. 255, 256), in anderen ist es mit sehr breiter, stumpfer Spitze am Vorderrande so weit ausgedehnt und so breit, daß die weiche Stirnstrieme auf je einen schmalen Streifen nahe beim Augenrande zurückgedrängt ist (Fig. 259).

5. Costa vor der Mündung von r_1 (besser: an der ehemaligen Mündung von *sc*) unterbrochen (Fig. 266—268)?

Diese Bruchstelle kann bei manchen Exemplaren von *Rhodesiella plumiger Meigen* sehr unbedeutend und schwer sichtbar sein, ist aber trotzdem immer nachweisbar. Bei „*Minda*“ (syn. zu *Pemphigonotus*) soll allerdings nach PARAMONOW die Costa-Bruchstelle fehlen.

6. *sc* nur an der Basis als Ader entwickelt, von da bis zur Costa-Bruchstelle höchstens als Falte nachweisbar (Fig. 266—268).

Bei *Thressa* (= *Chalcidomyia*), bei der *sc* auch weiter distal stärker entwickelt zu sein scheint, handelt es sich offenbar um eine nachträgliche Bräunung (Reaktivierung des alten Traktes von *sc*), die mit der für diese Gattung charakteristischen Pigmentierung der Costal- und Subcostalzelle entstanden ist. Ein scharf begrenzter Distalabschnitt von *sc* ist auch hier nicht vorhanden. Immerhin deutet die Pigmentierung den alten Verlauf von *sc* an (Fig. 268).

7. *tb* fehlt (Fig. 266—268).

8. Analzelle und Analader fehlen (Fig. 266—268).

Die ursprüngliche Lage und Form der Analzelle und Analader ist bei einigen Chloropidae (z. B. *Capnoptera*) noch deutlich zu erkennen, doch sind beide niemals als Adern ausgebildet (bzw. von solchen umrandet). MALLOCH (1948, p. 499) sieht „the almost invariable slight flexure near the middle of the fifth wing vein“ als charakteristisches Merkmal der Chloropidae an. Offenbar handelt es sich um die ursprüngliche Abzweigungsstelle von *cu_{1b}*.

9. Im männlichen Postabdomen ist zwischen dem 5. Segment und dem Hypopygium nur 1 einheitlicher Tergitkomplex (im Grundplan mit 2 Stigmen) vorhanden (Fig. 280).

Bisher sind allerdings nur sehr wenige Arten auf dieses Merkmal hin untersucht worden und es wäre wichtig, durch ausgedehntere Untersuchungen festzustellen, ob im Grundplan der Chloropidae wirklich nur 1 Tergitkomplex zwischen Praeabdomen und Hypopygium vorhanden ist. Auf jeden Fall gilt das für *Rhodesiella plumiger Meig.*, und ich habe keinen Grund daran zu zweifeln, daß das Merkmal tatsächlich zum Grundplan der Chloropidae gehört.

10. Vibrissen vorhanden.

Auch die Anordnung der Frontalborsten könnte sich für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Chloropidae als wichtig erweisen. Bisher läßt sich aber schwer beurteilen, welche Anordnung der Frontorbital-

borsten bei den Chloropidae zum Grundplane gehört und welche als abgeleitet angesehen werden muß. Entlang dem Augenrande sind meist mehrere Borsten vorhanden, die meist nach oben, manchmal nach vorn gerichtet sind, und meist bis zum Vorderrande der Stirn ausgedehnt sind. Untereinander sind diese Borsten meist nicht verschieden, doch ist ihre Zahl auf den beiden Körperseiten des gleichen Individuums manchmal verschieden. Manchmal unterscheiden sich die genannten Borsten auch kaum von den Börstchen der Stirnstrieme.

Leider ist es nicht möglich, die Schwestergruppe der Chloropidae anzugeben. HENDEL fügte diese Familie (1916) in keine Gruppe höheren Ranges ein. Später (1922) tritt sie bei ihm als Vertreterin einer eigenen Gruppe „Chloropoidea“ unter den „Drosophilomorpha“ auf. CRAMPTON (1944b) vereinigt Chloropidae und Drosophilidae in einer Gruppe „Drosophiloidea“, die bei ihm zu einer ganz anderen Sektion gehört als die „Borborioidea“ (Borboridae und Ephydriidae). Für CRAMPTONS Auffassung lassen sich meines Erachtens keine Gründe beibringen und jedenfalls hat er sie nicht beigebracht.

Streng genommen lassen sich zwar durchschlagende Gegengründe weder gegen die Auffassung beibringen, daß die Chloropidae mit den Drosophilidae nahe verwandt sind, noch gegen die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Milichioidea. Noch weniger aber gibt es positive Gründe für eine dieser Annahmen. Ebenso gut könnte man an eine nähere Verwandtschaft mit den Asteiidae denken (siehe darüber S. 645) und das würde dann wohl eine nähere Verwandtschaft mit den Drosophiloidea und Milichioidea gänzlich ausschließen. MALLOCH hat gelegentlich (1934) die Vermutung ausgesprochen, daß Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Chloropidae und Psilidae bestehen könnten, doch gibt er auch dafür keine Gründe an.

So läßt sich über die Tatsache hinaus, daß die Chloropidae sicherlich eine monophyletische Gruppe sind, leider nichts über deren Verwandtschaftsbeziehungen angeben.

11. Calyptratae

Die Calyptratae sind eine der am sichersten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Schizophora. Sie sind im Grundplan ausgezeichnet durch die folgenden apomorphen Merkmale:

1. Zweites Fühlerglied außen mit Längsspalt.
2. Innere Mundöffnung mit Gelenkkapsel („Theca“).
3. Äußere Mundöffnung mit Praestomalzähnen.
4. Abdominalstigmen in den Tergiten.
5. Vibrissen vorhanden.
6. Untere Frontorbitalborsten (*ori*) vorhanden (Fig. 15).
7. Vordere obere Frontorbitalborste proklinat (Fig. 15).

Zu einigen dieser Merkmale sind Bemerkungen nötig:

zu 1): Der Spalt im 2. Fühlerglied ist nicht so streng auf die Calyptratae

beschränkt, wie auch ich früher annahm. Er ist einerseits bei einigen Cordyluridae noch schwach ausgebildet. Andererseits gibt es unter den Drosophilidae und Ephydridae Formen, bei denen ein solcher Spalt nicht weniger ausgebildet ist als bei den Calyptratae. Da er aber hier mit ganz anderen apomorphen Merkmalen kombiniert auftritt als bei den Calyptratae, kann die Möglichkeit, daß zwischen den Drosophiloidea, die einen solchen Spalt im 2. Fühlerglied besitzen, und den Calyptratae engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen, wohl mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Der Spalt muß bei beiden Gruppen unabhängig entstanden sein. Obwohl somit der Spalt im 2. Fühlerglied mit Recht als ein charakteristisches apomorphes Merkmal der Calyptratae bezeichnet werden darf, kann er allein schwerlich die Zugehörigkeit einer problematischen Art oder Artengruppe zu den Calyptratae beweisen.

zu 2) und 3): Trotz aller Vorbehalte, die auch hier gemacht werden müssen oder schon gemacht worden sind, können wohl auch diese Merkmale als apomorphe Merkmale des Grundplanes der Calyptratae genannt werden. Es muß aber die Möglichkeit eingeräumt werden, daß diese Merkmale auch sekundär verloren gehen können. Ob das bei den Mormotomyiidae geschehen ist, oder ob diese Familie die genannten Merkmale noch nicht besitzt, möglicherweise als Schwestergruppe aller übrigen Calyptratae angesehen werden muß, ist bisher unentschieden.

Die Costa ist im Grundplan der Calyptratae anscheinend nicht unterbrochen. Über die Cordyluridae („Scatophagidae“) schreibt SÉGUIN (1952): „brissure costale à l'apex de sc 1 peu visible ou nulle, négligeable dans tous les cas.“ Die Neigung zur Herausbildung einer Costa-Bruchstelle scheint aber doch im Grundplan der Calyptratae vorhanden zu sein. Wahrscheinlich darf man eine gewisse Brüchigkeit und Schwäche der Costa in der Nähe der Mündung von *sc*, ähnlich wie bei den Sciomyzidae, für den Grundplan der Calyptratae annehmen. Es ist denkbar, daß eine Verstärkung der Costa an dieser Stelle in manchen Fällen auch sekundär erfolgt ist, so daß bei manchen Calyptratae die Costa an der Mündung von *sc* vielleicht (sekundär) weniger von einer Bruchstelle zeigt als der Grundplan.

Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der Calyptratae sind noch in vielen Punkten ungeklärt.

Sicher scheint, daß die Muscidae s. str. (im Sinne meiner Bearbeitung in LINDNER 1955; = Muscidae sensu ROBACK 1951) eine monophyletische Gruppe sind. Bei ihnen erreicht die Analader ($cu_{1b} + 1a$) den Flügelrand nicht. Im weiblichen Postabdomen fehlt nach HERTING (1957) das Stigma des 6. Abdominalsegmentes. Bei den Larven sind nach ROBACK die Mundhaken miteinander verschmolzen oder so aneinandergedrückt, daß sie verschmolzen erscheinen. Das alles sind eindeutig apomorphe Merkmale.

Sicher scheint auch, daß zwischen diesen „Muscidae s. str.“ (= Muscidae sensu ROBACK 1951) und den Fanniinae (= Fanniidae sensu ROBACK) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Die Fanniinae (Fanniidae) selbst sind

zweifelloos eine monophyletische, durch apomorphe Merkmale ausgezeichnete Gruppe. In manchen Merkmalen sind sie stärker plesiomorph als die Muscidae s. str.: Die Weibchen besitzen noch das 6. und 7. Abdominalstigma und die Larven noch getrennte Mundhaken. In einigen apomorphen Merkmalen aber stimmen sie mit den Muscidae s. str. überein: Die Analader ist verkürzt und über das Cephalopharyngealskelett der Larven schreibt ROBACK: „cornua do not flare und do not have windows and there are no parastomal bars.“ Das gilt alles ebensowohl für die Fanniinae (Fanniidae) wie für die Muscidae s. str. Somit ist also die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Fanniinae und den Muscidae s. str. gut begründet. Beide zusammen bilden die (monophyletische) Familie Muscidae (im Sinne meiner Bearbeitung dieser Familie in LINDNER 1955—1956). Bei ROBACK (1951) hat die Gruppe keinen Namen.

Eine monophyletische Gruppe bilden meiner Ansicht nach auch die Familien mit Hypopleuralborsten. Ich habe diese Gruppe (durchaus provisorisch, nur um einen handlichen Namen zu ihrer Bezeichnung zu haben) „Calliphoroidea“ genannt. ROBACK (1951) unterscheidet an ihrer Stelle 2 Gruppen, „Oestroidea“ und „Sarcophagoidea“, die er unabhängig voneinander entstanden sein läßt. Ich kann in seiner Arbeit keinen stichhaltigen Grund für diese Annahme finden und möchte daher lieber annehmen, daß die „Calliphoroidea“ (= Sarcophagoidea + Oestroidea sensu ROBACK) eine monophyletische Gruppe sind. Auch HERTING scheint das anzunehmen. Er scheint das einheitliche 8. „Sternit“ für ein apomorphes Merkmal dieser Gruppe anzusehen. Im übrigen dürfen wohl auch die Hypopleuralborsten als ein solches angesehen werden.

Die Larvaevoridae und Oestridae faßt ROBACK (1951) in einer Gruppe „Oestroidea“ zusammen. Für deren Imagines gibt er an: „with the development of a mesothoracic postnotum“, für die Larven: „parastomal bars and windows not present“. Beides sind sicherlich apomorphe Merkmale und namentlich das bei beiden Gruppen entwickelte, bei anderen Schizophora aber nicht vorkommende Postskutellum spricht wohl tatsächlich dafür, daß beide Familien miteinander nahe verwandt sind.

Bei den Oestridae führt ROBACK die Gasterophilinae nicht an. Vermutlich deshalb, weil die „Gasterophilidae“ sonst meist zu den Acalyptratae gestellt werden. Aber die Gründe, die ich (1952) für die Zugehörigkeit der Gasterophilinae zu den Oestridae geltend gemacht habe, scheinen mir nach wie vor zu bestehen und auch HERTING (1955) spricht sich auf Grund seiner Untersuchungen des weiblichen Postabdomens dafür aus. Im übrigen besitzen die Gasterophilinae ein Postscutellum (mesothoracic postnotum) wie die übrigen Oestridae und die Larvaevoridae.

Wenn die Oestridae wirklich mit den Larvaevoridae am nächsten verwandt sind, könnte zwischen beiden Gruppen wohl nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen, wie die verschiedene Lebensweise der Larven

schon wahrscheinlich zu machen scheint. Zur Oestrident-Frage siehe auch ZUMPT (1958).

Die Sarcophagoidea ROBACKS (Sarcophagidae + Calliphoridae) sind eine auf ausgesprochen plesiomorphe Merkmale begründete Gruppenbildung. ROBACK gibt als Merkmal für diese Gruppe zwar an: „fourth vein always ends before the wing tip in the adult“ und das ist bei den Calyptratae, wie auch ROBACK richtig annimmt, ein apomorphes Merkmal. Aber auch die Oestridae und Larvaevoridae besitzen dies Merkmal zum allergrößten Teil. Wenn ROBACK dieses Merkmal bei den „Oestroidae“ nicht nennt, so hat er wahrscheinlich an einige Oestridae und wenige Larvaevoridae gedacht, die keine „Spitzenquerader“ besitzen, bei denen die „4. Längsader“ (m_1) also gerade bis zum Flügelrande verläuft und hinter der Flügelspitze mündet. Möglicherweise ist das aber ein sekundärer Zustand. Eine Untersuchung des Flügelgeädern der Dipteren zeigt (siehe HENNIG 1954), daß die Längsadern in ihrem Verlaufe ursprünglich an Falten der Flügelfläche gebunden sind. Oft haben sie sich im Verlaufe der Phylogenese aber von diesen Falten gelöst. Die Falten selbst haben sich dabei aber nicht verändert, wenn sie auch oft als solche nicht mehr erkennbar sind. Sie üben noch immer einen gewissen „Zwang“ auf die Längsadern aus, der sich manchmal so auswirkt, daß die Ader wieder in ihr altes Faltenbett zurückfällt. Das geschieht bemerkenswert selten, aber doch bisweilen. Etwas Derartiges könnte nun auch bei den Oestridae (vor allem den Gasterophilinae) und Larvaevoridae mit gerade verlaufender m_1 geschehen sein. Daß diese Ader bei den Formen, bei denen sie nach vorn abgebogen ist und eine „Spitzenquerader“ bildet, sich aus ihrem alten Faltenbett entfernt hat, wird oft durch einen Aderanhang an der Abbiegungsstelle angedeutet, der den Verlauf der Falte anzeigt, in der die Ader ursprünglich bis zum Flügelrande verlief. In diese Falte scheint also der Endabschnitt von m_1 bei einigen Oestridae und Larvaevoridae zurückgekehrt zu sein. Ein ähnlicher Fall von Rückwendung des Endabschnittes von m_1 scheint bei der Gattung *Polietes* vorzuliegen. Diese Gattung gehört zu den Muscini, bei denen der Endabschnitt von m_1 sonst auch in Richtung auf die Mündung von r_{4+5} abgebogen ist.

Vielleicht ist auch die Analader der Calliphoroidea ähnlich zu beurteilen. Es scheint mir, daß diese bei den Calliphoroidea immer verkürzt ist wie bei den Muscidae. Nur für wenige Oestridae und Larvaevoridae scheint das nicht zu gelten. Es gibt aber gute Gründe für die Annahme, daß bei Larvaevoridae die Analader sekundär bis zum Flügelrande verlängert sein kann (siehe S. 528). Vielleicht ist auch bei den Oestridae, bei denen die Analader unverkürzt sein soll, in den Abbildungen, die mir von diesen Formen allein bekannt sind, eine die Analader bis zum Flügelrande fortsetzende Falte als Ader gezeichnet worden.

Die Frage, welchen Verlauf die Längsader m_1 und die Analader im Grundplan der Calliphoroidea hat, scheint jedenfalls noch nicht endgültig beantwortet. Ihre Beantwortung wäre aber recht wichtig für die Entscheidung

der Frage, ob die Calyptratae mit Hypopleuralborsten (vielleicht mit Ausnahme der Egiiniinae) eine monophyletische Gruppe bilden (wie ich angenommen habe: Calliphoroidea) oder nicht (wie ROBACK annimmt). Sie wäre aber auch wichtig für die Frage nach der Schwestergruppe der Calliphoroidea (oder ihrer Teilgruppen).

Diese Frage hängt aufs engste zusammen mit der Beurteilung der Cordyluridae und Anthomyiidae. ROBACK (1951) faßt beide in einer Familie zusammen, die er „Anthomyiidea“ nennt. Von dieser Familie nimmt er an, daß sie sich am wenigsten vom Grundplane der Calyptratae entfernt habe „... and on this basis are considered the most primitive“. Gegen die Anthomyiidae im Sinne ROBACKS richtet sich aber der Verdacht der Sympleiomorphie. Von den beiden Unterfamilien, die ROBACK unterscheidet, haben die „Anthomyiinae“ stets mehr als 1 Sternopleuralborste. Das ist, wie ROBACK annimmt, ein abgeleitetes (apomorphes) Merkmal, das sie mit den Muscidae (incl. Fanniinae) und Calliphoroidea teilen. Es ist also möglich, daß die Anthomyiinae sensu ROBACK mit den Muscidae und Calliphoroidea näher verwandt sind. Auch dafür, daß die Anthomyiinae (= Anthomyiidae im Sinne der Bearbeitung in LINDNER, Fliegen der paläarktischen Region) eine monophyletische Gruppe sind, liegt noch kein strenger Beweis vor. Von den Scopeumatinae sensu ROBACK (= Cordyluridae der meisten neueren Autoren) haben nach ROBACK nur wenige („a very few“) mehr als 2 Sternopleuralborsten. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß einige Gattungen der Cordyluridae mit den Anthomyiidae und den übrigen Calyptratae näher verwandt sind als andere. ROBACK selbst deutet diese Möglichkeit an: „If the evidence of the male genitalia is reliable, the Anthomyiinae developed from the line of *Scopeuma* rather than *Paraleloma*“.

ROBACK faßte die Cordyluridae („Scopeumatinae“) und Anthomyiidae („Anthomyiinae“) mit den Muscidae (incl. Fanniinae) in einer Gruppe Muscoidea zusammen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Muscoidea sensu ROBACK ebenso wie die Calliphoroidea (mit Hypopleuralborsten) eine monophyletische Gruppe sind. Gewisse Überlegungen, die in den Arbeiten von ROBACK (1951) und HERTING (1955) angestellt werden, könnten eine solche Annahme nahelegen. Es gibt aber auch manches, was dagegen sprechen könnte. Die Möglichkeit, daß zwischen den Calliphoroidea (= Oestroidae + Sarcophagoidea sensu ROBACK) und den Muscidae (incl. Fanniinae) ein Schwestergruppenverhältnis besteht, kann jedenfalls bisher nicht ausgeschlossen werden. Daher halte ich weder die Gruppe Anthomyiidae sensu ROBACK noch die Gruppenbildung Muscoidea sensu ROBACK für einen Fortschritt im Sinne der phylogenetischen Systematik. Die Lage wird noch kompliziert durch die Mormotomyiidae, die wohl sicher zu den Calyptratae gehören (siehe VAN EMDEN 1950), deren genaues Verwandtschaftsverhältnis zu den „Cordyluridae“ und den übrigen Calyptratae aber noch nicht geklärt ist, und durch die sogenannten Pupipara. Deren Zugehörig-

keit zu den Calyptratae ist in neuester Zeit durch GOVIN (1949) für die Hippoboscidae und durch JOBLING (1951) für die Streblidae mit neuen Gründen gestützt worden. Lediglich über die Nycteribiidae liegen keine neuen Untersuchungen vor. Aber weder die Verwandtschaftsbeziehungen dieser 3 Fa-

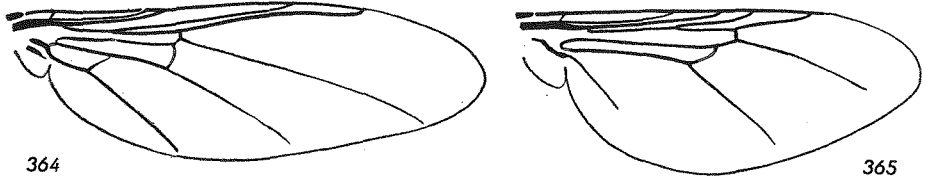


Fig. 364. Flügel von *Ornithomyia fringillina* Curtis

Fig. 365. Flügel von *Hippobosca equina* L.

milien zueinander noch das Verwandtschaftsverhältnis, in dem diese Familien zu anderen Calyptratae stehen, sind bisher geklärt.

Zusammenfassung

Für alle Familien der Diptera Schizophora, insbesondere der sogenannten Acalyptratae, wird die Frage untersucht, ob und mit welcher Begründung sie als monophyletische Gruppen im Sinne der phylogenetischen Systematik angesehen werden können. Einige von ihnen werden zu Familiengruppen (Überfamilien) zusammengefaßt, die ebenfalls als monophyletische Gruppen angesehen werden können. Für die einzelnen Merkmale dieser Familien und Familiengruppen wird die Frage untersucht, in welchen Richtungen sie sich entwickelt haben, und welcher Wert ihnen infolgedessen für die Begründung der monophyletischen Taxa zugesprochen werden kann.

Summary

The author reviews the families of Diptera Schizophora, especially those of the so called Acalyptratae, and discusses the question whether and for which reasons they may be considered as monophyletic groups in the sense of phylogenetic systematics. Some of the families are combined to family groups (superfamilies) which also may be considered as monophyletic groups. The evolutionary trends of the various morphological characters of these families and family groups are discussed with the purpose to elucidate their value for determining the monophyly of the various taxa.

Резюме

Для всех семейств Diptera Schizophora, в особенности так называемых Acalyptratae исследуется вопрос можно ли их рассматривать и с каким обоснованием как монофилетические группы в смысле филогенетической систематики. Некоторые из них объединяются в семейственные группы (надсемейства), которые тоже можно рассматривать как монофилетические группы. По отдельным признакам этих семейств и семейственных групп исследуется вопрос в каком направлении они развивались и какое значение можно им поэтому придать для обоснования монофилетической таксы.

Literatur

- ACZÉL, M., Notes on the Tylidae I, II. Acta Zool. Lilloana, 8, 161—196, 1949.
—, Catálogo de la familia de las „Tylidae“ (Calobatidae + Micropezidae + Neriidae, Diptera) en la región neotropical), l. c., 8, 309—389, 1949.

- ACÉL, M., Morfologia externa y divisón sistematica de las „Tanypezidiformes“ con sinopsis de las especies argentinas de „Tylidae“ („Micropezidae“) y „Neriidae“ (Dipt.), l. c., **11**, 483—589, 1951.
- , Orthopyga and Campylopyga, new Divisions of Diptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **47**, 75—80, 1954 a.
- , Neriidae von Neuguinea. Treubia, **22**, 505—531, 1954 b.
- , Nothybidae, a new family of Diptera. Treubia, **23**, 1—18, 1955.
- , Revisión parcial de las Pyrgotidae neotropicales y antárticas, con sinópsis de los géneros y especies. Rev. Brasil. Ent. **4**, 161—184, 1956.
- COLLIN, J. C., The British species of Helomyzidae. Ent. Mon. Mag., **79**, 234—251, 1943.
- , The British Species of Anthomyzidae. Ent. Mon. Mag., **80**, 265—272, 1944.
- , British Micropezidae. Ent. Record, **57**, 115—119, 1945.
- CRAMPTON, G. C., The External Morphology of the Diptera. Bull. 64, Connecticut Geol. Nat. Hist. Survey, p. 10—165, 1942.
- , A comparative morphological study of the terminalia of male Calyptrate Cyclorrhaphous Diptera and their Acalyptrate relatives. Bull. Brooklyn ent. Soc., **39**, 1—31, 1944 a.
- , Suggestions for grouping the families of Acalyptrate Cyclorrhaphous Diptera on the Basis of Male Terminalia. Proc. ent. Soc. Wash., **46**, 152—154, 1944 b.
- CURRAN, C. H., The Families and Genera of North American Diptera. New York, 1934.
- DUDA, O., Die außereuropäischen Arten der Gattung *Leptocera* Olivier = *Limosina* Macquart mit Berücksichtigung der europäischen Arten. Arch. Naturg., **90** A 11, p. 5—215, 1925.
- , Revision der altweltlichen Astiidae. Deutsche Ent. Zeitschr., **1927**, 113—147, 1927.
- , 58 a—g. Perisclidae, Astiidae, Aulacogastridae, Curtonotidae, Diastatidae, Camillidae und Drosophilidae. Vorwort p. V—VIII, in: Lindner, E., Flieg. pal. Reg. VI. 1, Stuttgart, 1935.
- , 57. Sphaeroceridae, in: Lindner, E., Flieg. pal. Reg. VI. 1, 182 pp., Stuttgart, 1938.
- , Revision der afrikanischen Drosophiliden I. Ann. hist.-nat. Mus. Nat. Hung., **32**, 1—57, 1939 (4—5).
- EMDEN, F. VAN, *Mormotomyia hirsuta* Austen and its systematic position. Proc. Roy. ent. Soc. London, (B) **19**, 121—128, 1950.
- ENDERLEIN, G., Zweiflügler, Diptera. Tierwelt Mitteleur., **6**, III. Teil, 2. Liefg., XVI + 259 pp., 1936.
- FREY, R., Studien über den Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora nebst Bemerkungen über die Systematik dieser Dipterengruppe. Acta Soc. Fauna Flora Fenn., **48**, no. 3, 245 pp., 1921.
- , Diptera Brachycera von den Sunda-Inseln und Nord-Australien. Rev. suisse Zool., **41**, 299—339, 1934.
- , Enumeration Insectorum Fenniae **6**, 1—63, Helsingfors, 1941.
- , Über *Chiropteromyza* n. gen. und *Pseudopomyza* Strobl. Notul. ent., **32**, 5—8, 1952.
- , Studien über ostasiatische Dipteren V. Psilidae, Megamerinidae. Notul. ent., **35**, 122—137, 1955.
- GHESEQUIÈRE, J., Recherches sur les Diptères d'Afrique. II. Notice monographique sur les Muscoides Cryptochaetidae, parasites de Coccides Monophlebinae. Rev. zool. bot. afr., **36**, 390—410, 1943.
- GLEICHHAUF, R., Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster* (Meigen). Zeitschr. wiss. Zool., **148**, 1—66, 1936.
- GOVIN, FR., Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. Mém. Mus. Hist. nat. Paris, (N. S.) **28**, 167—269, 1949.
- , L'appareil buccal de *Braula caeca* Nitzsch et la position systématique de cette espèce. Arch. zool. exp. gén., Notes et Rev., **88**, 123—130, 1951.

- HENDEL, FR., Diptera, Fam. Muscaridae, subfam. Platystomidae, Genera Insectorum, Fasc. 157, 179 pp., 1914.
- , Beiträge zur Systematik der Acalyptraten Musciden. Ent. Mitt., **5**, 294—299, 1916.
- , Die paläarktischen Agromyziden. (Prodromus einer Monographie). Arch. Naturg., **84 A 7**, p. 109—174, 1920.
- , Die paläarktischen Muscidae acalyptratae Girsch. = Haplostomata Frey nach ihren Familien und Gattungen I. Die Familien. Konowia, **1**, 145—160, 1922; 153—265, 1923.
- , Zweiflügler oder Diptera II: Allgemeiner Teil; in: Dahl, Fr., Tierwelt Deutschl. **11**. Teil, 135 pp., Jena, 1928.
- , Kritische und synonymische Bemerkungen über Dipteren. Verh. zool. bot. Ges. Wien, **81**, 4—19, 1931.
- , 59. Agromyzidae, in: Lindner, E., Flieg. pal. Reg. VI, **2**, 570 pp., Stuttgart, 1931 bis 1936.
- , Von Dr. Zürcher in den Jahren 1913—1918 in Paraguay gesammelte acalyptrate Dipteren. Rev. Ent., **3**, 213—224, 1933.
- , Diptera = Fliegen; in: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie **4**, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta **3**, p. 1729—1998, Lieferung 8—11, 1936—1937.
- HENNIG, W., Zur Kenntnis des Kopulationsapparates der Tyliden. Zool. Anz., **107**, 67—76, 1934.
- , Über Bau und Verwandtschaft der Kerguelenfliege *Calycopteryx moseleyi* Eat., Zool. Anz., **108**, 196—201, 1934.
- , Revision der Tyliden. Stettin. ent. Ztschr., **95**, p. 65—108, 294—330, 1934; **96**, 27—67, 1935; Konowia, **15**, 129—144, 201—239, 1936.
- , Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorrhaphen Dipteren. Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, **31**, 328—370, 1936.
- , Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates und der Systematik der Tanypeziden. Dtsch. ent. Ztschr., 1936, p. 27—38, 1936.
- , Beiträge zur Systematik und Tiergeographie der Pyrgotiden. Arb. morphol. taxon. Ent., **3**, 243—256, 1936.
- , Beziehungen zwischen geographischer Verbreitung und systematischer Gliederung bei einigen Dipterenfamilien: ein Beitrag zum Problem der Gliederung systematischer Kategorien höherer Ordnung. Zool. Anz., **116**, 161—175, 1936.
- , Systematisch-tiergeographische Beiträge zur Kenntnis der Tethiniden. Ent. Rdsch., **54**, 136—140, 1936.
- , Übersicht über die Arten der Neriiden und über die Zoogeographie dieser Acalyptratengruppe. Stettin. ent. Ztg., **98**, 240—280, 1937.
- , Beiträge zur Kenntnis der Clusiiden und ihres Kopulationsapparates. Encycl. Ent., (B) II, Dipt. **9**, p. 121—138, 1938.
- , Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung von *Braula coeca* Nitzsch. Arb. morphol. taxon. Ent., **5**, 164—174, 1938.
- , Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates und der Systematik der Acalyptraten I. Chamaemyiidae und Odiniidae. Arb. morphol. taxon. Ent., **5**, 201—213, 1938.
- , dasselbe II. Tethinidae, Milichiidae, Anthomyzidae und Opomyzidae. I. c., **6**, 81—94, 1939.
- , dasselbe III. Pallopteridae, Thyreophoridae, Diopsidae, *Pseudopomyza*, *Pseudodinia*. I. c., p. 54—65, 1941.
- , dasselbe IV. Lonchaeidae und Lauxaniidae. Acta zool. Lilloana, **6**, 333—429, 1948.
- , Nachtrag zu meiner Bearbeitung der Otitidae in Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region (Teil 46/47). Arb. morphol. taxon. Ent., **6**, 266—267, 1939.
- , Kritische Übersicht über die verwandtschaftliche Stellung der bisher als „Phytalmiidae“ zusammengefaßten Gattungen. I. c., **7**, 58—64, 1940.
- , Über die systematische Stellung von *Palaeotimia hoesti* Meun. I. c., **7**, 89—91, 1940.

- HENNIG, W., *Formicosepsis de Meijere* und *Cypselosoma Hendel*, zwei Gattungen der Tytiden. Stettin. ent. Ztg., **102**, 129—131, 1941.
- , Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen und die Morphologie der Sternalregion des Thorax der Dipteren. Arb. morphol. taxon. Ent., **8**, 231—249, 1941.
- , *Seioptera*, eine für die taxonomische Methodik interessante Dipterengattung. Arb. morphol. taxon. Ent., **8**, 73—76, 1941.
- , 39a. Sepsidae in: Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Liefg. 157, 159, Stuttgart, 1949.
- , 39b. und 39c. Megamerinidae und Diopsidae, l. c., Lieferung 143, 1941.
- , 40. Piophilidae, l. c., Liefg. 151, 1943.
- , 41. Psilidae, l. c., Liefg. 140, 1941.
- , 44. Tanypezidae, l. c., Liefg. 106, 1937.
- , 45. Ulidiidae, l. c., Liefg. 133, 1940.
- , 46/47. Otitidae, l. c., Liefg. 126, 128, 1939.
- , 48. Platystomidae, l. c., Liefg. 155, 1945.
- , 52. Coelopidae, l. c., Liefg. 106, 1937.
- , 60a. Milichiidae et Carnidae, l. c., Liefg. 115, 1937.
- , 60b. und 60c. Odiniidae und Braulidae, l. c., Liefg. 122, 1938.
- , Über einige verkannte Dipteren-Gattungen. Acta zool. Lilloana **6**, 169—170, 1948.
- , Die Larvenformen der Dipteren, I—III. Berlin, 1948—1952.
- , Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.
- , Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Ent., **3**, Sonderheft, p. 1—85, 1953.
- , Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. Beitr. Ent., **4**, 245—388, 1954.
- , 63 b. Muscidae in: Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Liefg. 182, 185, 194, 197, 199, Stuttgart 1955—1958.
- , Systematik und Phylogenese. Ber. Hundertjahrfeier Dtsch. ent. Ges., p. 55—70, Berlin, 1957.
- HERTING, B., Ein Beitrag zur Systematik der calyptraten Fliegen. Mitt. schweiz. ent. Ges., **28**, 220—221, 1955.
- , Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, **45**, 429—461, 1957.
- JOBLING, B., A record of the Streblidae from the Philippines and other Pacific Islands, including morphology of the abdomen, host-parasite relationships and geographical distribution, and with descriptions of fine new species. Trans. R. ent. Soc. London, **102**, 211—246, 1951.
- MALLOCH, J. R., The species of the genus *Stenomicroa* Coquillett. Ann. Mag. nat. Hist., (9) **20**, 23—26, 1927.
- , Notes on Australian Diptera, No. XIII. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **52**, 399—446, 1927.
- , A new genus of Diopsid-like Diptera. Stylops, **1**, 266—268, 1932.
- , Acalyptrata, in: Dipt. Patag. S. Chile, **6**, 4, p. 177—392, 1933—1934.
- , A remarkable Anthomyzid from New Zealand. Stylops, **2**, 113—114, 1933b.
- , The North American genera of the Dipterous subfamily Chamaemyiinae. Ann. Mag. nat. Hist., (11) **6**, 265—274, 1940.
- , Key to the families of Acalyptrata, with notes on some of the families. Dipt. Patag. S. Chile, **6**, 491—499, 1948.
- MEIJERE, J. C. H. DE, Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandtschaft der Conopidae. Tijdschr. Ent., **46**, 144—225, 1904.
- PARAMONOW, S. J., Notes on Australian Diptera XV. On the Family Thyreophoridae. Ann. Mag. nat. Hist., (12) **7**, 292—297, 1954.
- , Notes ... XX. A Review of the Genus *Tapeigaster* Macq. (Neottiophilidae, Acalypt.). l. c., (12) **8**, 453—464, 1955.

- PARAMONOW, S. J., Notes ... XXI. Mindidae—a new family of Acalyptrata. I. c., (12) 9, 779—783, 1956.
- RICHARDS, O. W., Sphaeroceridae in: Dipt. Patag. S. Chile, 6, 82—84, 1931.
- ROBACK, S. S., A classification of the Muscoid Calyptrate Diptera. Ann. ent. Soc. Amer., 44, 327—361, 1951.
- SABROSKY, C. W., New Genera and Species of Asteiidae, with a Review of the Family in the Americas. Ann. ent. Soc. Amer., 36, 501—514, 1943.
- , *Orygma luctuosa* in North America. Canad. Ent., 81, 303—304, 1950.
- , Additions to the knowledge of old World Asteiidae. Rev. franc. Ent., 23, 216—243, 1957a.
- , Synopsis of the New World species of the Dipterous family Asteiidae. Ann. Ent. Soc. Amer., 50, 43—61, 1957b.
- SÉGUY, E., Croisière du Bougainville aux îles australes francaises IV. Diptères. Mém. Mus. Hist. nat. Paris, (N. S.) 14, 203—267, 1940.
- , Scatophagidae, in: Genera Ins. 209, Bruxelles, 1952.
- SHILLITO, J. F., A note on Speiser's genus *Centrioncus* and a revised definition of Diopsidae. Proc. R. ent. Soc. London, (B) 19, 109—113, 1950.
- STEYSKAL, G. C., The postabdomen of male Acalyptrate Diptera. Ann. Ent. Soc. Amer., 50, 66—73, 1957.
- , A revision of the family Dryomyzidae. Papers Michigan Acad. Sci., 42, 55—68, 1957.
- STURTEVANT, A. H., Nearctic flies of the family Perisclidae and certain Anthomyzidae referred to the family. Proc. U. S. Nat. Mus., 103, 551—561, 1954.
- THORPE, W. H., The Biology and Development of *Cryptochaetum grandicorne*, an internal Parasite of *Guerrinia serratulae* (Coccidae). Quart. Journ. micr. Sci., (N. S.) 77, 273—304, 1934.
- TONNOIR, A. L., Revision of the genus *Fergusonina* Mall. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 62, 126—146, 1937.
- WHEELER, M. R., *Paraneossos*, a New Genus of Trixoscelidae. Wasmann Journ. Sci., 13, 107—112, 1955.
- , *Latheticomyia*, a New Genus of Acalyptrate Flies of Uncertain Family Relationship. Proc. U. S. Nat. Mus., 106, 305—314, 1956.
- WIRTH, W. W., A revision of the Dipterous family Canaceidae. Occas. Pap. Bishop. Mus., 20, 245—275, 1951.
- , Los Insectos de las Islas Juan Fernandez 20. Ephydridae. Rev. Chilena Ent., 4, 51—72, 1955.
- ZUMPT, F., Some remarks on the Classification of the Oestridae s. lat. Journ. Ent. Soc. Southern Africa, 20, 154—159, 1958.

Verzeichnis der in den Textfiguren gebrauchten Abkürzungen

ae	Aedeagus
ap	Phallapodem (Tragplatte)
c	Cerci
f	Falte bzw. Fortsatz hinter dem Aedeagus
hy	Hypandrium (9. Sternit, „Gabelplatte“)
hyp	Hypopygium
if	Interfrontalborsten
oc	Ozellarborsten
occe	Äußere Occipitalborsten
occi	Innere Occipitalborsten
ori	Untere Frontorbitalborsten
ors	Obere Frontorbitalborsten
orsa	Vordere obere Frontorbitalborsten
orss	Hintere obere Frontorbitalborsten

<i>pa?</i>	Parameren
<i>pl</i>	Paralobi (Surstyli)
<i>pvt</i>	Postvertikalborsten
<i>sspr</i>	Samenspritze (Samenpumpe)
<i>sty?</i>	Styli
<i>vte</i>	Äußere Vertikalborsten
<i>vti</i>	Innere Vertikalborsten

Index

(Von den im Text erwähnten Gattungen sind hier nur diejenigen verzeichnet, bei denen kritische Bemerkungen über die systematische Zugehörigkeit gemacht werden, oder die aus anderen Gründen besonders bedeutungsvoll sind)

Acalyptratae	549	Cypselosomatidae	551
Acartophthalmidae	621	<i>Dichromyia</i>	579
<i>Acrostictella</i>	579	Diastatidae	667
Actenoptera	605	Diopsidae	564
<i>Actia</i>	528	Drosophilidae	669
Agromyzidae	613	Drosophiloidea	665
Anthomyiidae	681	Dryomyzidae	585
Anthomyzidae	633	Dryomyzoidea	582
<i>Apetenus</i>	628	<i>Encoelocera</i>	615
<i>Archiborborus</i>	650	Ephydridae	662
Archischiza	547	<i>Eumecosomyia</i>	578
<i>Asteia</i>	535	Eurychoromyiidae	599
Asteidae	643	Euxestinae	580
Aulacigasteridae	640	Fanniinae	678
Borboridae	664	Fergusoninidae	642
Braulidae	660	<i>Formicosepsis</i>	553, 554
<i>Bromophila</i>	579	Gasterophilinae	679
<i>Cairnsimyia</i>	631	Helcomyzidae	584
Calliphoridae	680	Heleomyzidae	624
Calliphoroidea	679	<i>Hemeromyia</i>	659
<i>Calycopteryx</i>	551	Hippoboscidae	682
Calyptratae	677	Larvaevoridae	679
Camillidae	665	<i>Latheticomyia</i>	633
Campylopyga	507	Lauxaniidae	595
Canaceidae	659	Lauxanioidea	593
Carnidae	657	<i>Lipotherina</i>	554
Celyphidae	597	<i>Listriomastax</i>	628
<i>Centrioncus</i>	565	Lonchaeidae	605
Chaetopsidae	581	<i>Longinasus</i>	573
<i>Chamaebosca</i>	633	<i>Loriomyia</i>	579
Chamaemyiidae	597	<i>Lycosepsis</i>	554
Chiropteromyzidae	630	<i>Malacomyia</i>	585
Chloropidae	675	Megamerinidae	568
Chyromyidae	639	<i>Melanthomyza</i>	631
<i>Cinderella</i>	630	<i>Metopochetus</i>	551
Clusiidae	617	Micropezidae	558
Coelopidae	585	Micropezoidea	550, 554
Conopidae	547	Milichiidae	655
Cordyluridae	681	Milichioidea	648
Cryptochetidae	645	Mindidae	675
Curtonotidae	671	Mormotomyiidae	681
<i>Cyamops</i>	640	Muscaria	549

Muscidae	678	<i>Rivellia</i>	579
Myrmecomysiinae	579	<i>Salticella</i>	531
<i>Neogeomyza</i>	638	Sapromyzidae	595
Neottiophilidae	604	Sarcophagidae	680
Neriidae	556	Sarcophagoidea	680
<i>Nothoasteia</i>	644	<i>Scelomyza</i>	638
Nothybidae	565	<i>Schizochroa</i>	640
Nothyboidea	562	<i>Schizostomia</i>	573
Odiniidae	611	<i>Sciochthis</i>	597
Oestridae	679	Sciomyzidae	592
Oestroidea	679	Sciomyzoidea	581
<i>Oestroparea</i>	659	Sepsidae	591
Opomyzidae	635	<i>Somatia</i>	573
<i>Ornithomyia</i>	533	<i>Stenomicro</i>	633
Ortalidiformes	575	Streblidae	682
Orthopyga	507	Strongylophthalmyiidae	571
<i>Orygma</i>	591	<i>Syringogaster</i>	568
Otitidae	577	Tachiniscidae	580
Otitoidea	573	Taeniapteridae	558
Palloppteridae	605	Tanypezidae	568
Palloppteroidea	601	Tanypezidiformes	569
Periscelidae	600	<i>Tapeigaster</i>	621
Phythalmiidae	577	<i>Tenuia</i>	638
Piophilidae	601	Tephritoidea	575
<i>Platyborborus</i>	651	<i>Teratomyza</i>	633
Platystomidae	578	Tetanoceroidea	581
<i>Psaeropterella</i>	579	Tethinidae	652
Pseudopomyzidae	630	<i>Texara</i>	568
Psilidae	573	Thyreophoridae	601
Pterocallinae	580	Trepidariidae	558
Pupipara	681	Trixoscelidae	624
Pyrgotidae	580	Trypetidae	580
Rhinotoridae	631	Tylidae	554
Rhopalomeridae	584	Ulidiinae	580
Richardiidae	579	<i>Waterhouseia</i>	633

A New Stem-inhabiting Gall Midge of *Poa pratensis*

(Diptera: Cecidomyiidae)

By

H. F. BARNES

Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts.

(With 1 figure)

In April 1957 I was privileged to receive for identification material of a curious *Mayetiola*-like species of gall midge from cand. rer. nat. HANSJOACHIM SCHOBBER. While resembling other species of the genus *Mayetiola* both as regards the characters of the adults and the possession of a puparium, as well as living at the base of a grass, this midge is peculiar in that the males have a curious hook-shaped terminal sclerotisation of the penis-sheath.