

- HEINEMANN, H. v., Die Schmetterlinge Deutschlands und der Schweiz. Zweite Abtheilung. Kleinschmetterlinge, 1, pt. 1, Die Wickler. Braunschweig, 1863.
- HERRICH-SCHÄFFER, G. A. W., Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa, zugleich als Text, Revision und Supplement zu J. HÜBNER'S Sammlung europäischer Schmetterlinge 4, 1849; 6, 1843—1856.
- OBRAZTSOV, N. S., Versuch einer systematischen Übersicht der europäischen *Eucosmini*-Gattungen. Ztschr. Wien. Ent. Ges., 30 (1945), 20—48, 1946.
- , Die Gattungen der palaearktischen *Tortricidae*. I. Allgemeine Aufteilung der Familie und die Unterfamilien *Tortricinae* und *Sparganothinae*. 1. Fortsetzung. Tijdschr. Ent., 98, 147—228, 1955.
- , Die Gattungen der palaearktischen *Tortricidae*. II. Die Unterfamilie *Olethreutinae*. Ibidem, 101, 229—261, 1958.
- , Dasselbe, 2. Teil. Ibidem, 102, 175—216, 1959.
- SWATSCHKE, B., Die Larvalsystematik der Wickler (*Tortricidae* und *Carposinidae*). Abhandlungen zur Larvalsystematik der Insekten, No. 3. Berlin, 1958.

Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen

(*Diptera*)

RUDOLF BÄHRMANN

Lehr- und Forschungsanstalt für Bienenzucht
Tälermühle, Kreis Stadtroda, Bezirk Gera

(Mit 49 Textfiguren)

Inhalt	Seite
Einleitung	486
Material und Methode	487
I. Morphologie des Abdomens der Insekten mit Bezugnahme auf die Verhältnisse bei den Empididen	487
Die praegenitalen Segmente	487
Der Genitalkomplex	490
Der Grundbauplan des Hypopygiums der Empididen	491
II. Vergleichend-morphologische Darstellung der einzelnen Bestandteile des Hypopygiums	494
Hypandrium	494
Epandrium	504
Der Aedoeagus und seine Anhangsgebilde	511
Cerci	515
Gonopoden	517
Hypopygien mit auffälligen morphologischen Besonderheiten	518
III. Stellungnahme zur Sytematik der Empididen	528
Tabellarische Übersicht der untersuchten Arten	535
Erklärung der Abkürzungen	537
Zusammenfassung	537
Literatur	539

Einleitung

Eine genaue Kenntnis der Morphologie einer Tiergruppe ist unerlässlich, um die systematische Stellung der betreffenden Gruppe anzugeben. So haben von jeher bei systematischen Fragen innerhalb der Ordnung der Dipteren z. B. das vergleichende Studium des Flügelgeädters und die Chaetologie eine große Rolle gespielt. Auch dem Genitalapparat — besonders dem männlichen — wird seit dem Anfang dieses Jahrhunderts in diesem Zusammenhang besondere Bedeutung geschenkt. Zuerst wiesen SNODGRASS, WESCHÉ, CRAMPTON u. a. darauf hin, welchen Wert der Genitalapparat für systematische Fragen besitzt.

In letzter Zeit gewinnt die Kenntnis des Genitalapparates der Insekten in zunehmendem Maße an Bedeutung. Dies geht aus der wachsenden Zahl der Arbeiten darüber hervor. Auch das 1956 erschienene Handbuch der Genitalorgane der Insekten von TUXEN ist ein Beweis dafür. Bereits im Jahre 1904 veröffentlichte SNODGRASS eine Monographie der männlichen Kopulationsorgane der Familie der *Dolichopodidae*. Für die mit den Dolichopodiden eng verwandte Familie der *Empididae* ist keine ähnliche Arbeit vorhanden.

Für die eigenen Untersuchungen wurde die Familie der *Empididae* gewählt, um mit Hilfe einer möglichst umfassenden Aufklärung des Baues der männlichen äußeren Genitalien Genaueres über die systematische Stellung der Empididen aussagen zu können. Denn die Meinungen hierüber sind sehr unterschiedlich. BRAUER (1880) bringt lediglich zum Ausdruck, daß die Empididen zu der Gruppe der Orthorhapha gehören. HENNIG (1948) vereinigt die Empididen mit den Dolichopodiden zu einer Gruppe, den Empidiformia, die den Musciformia als Schwestergruppe gegenüber gestellt werden. Beide, die Empidiformia und die Musciformia, werden dann zur nächst höheren Kategorie der Muscomorpha zusammengefaßt. Daraus geht hervor, daß nach der Auffassung HENNIGS Empidiformia und cyclorhaphhe Brachyceren auf eine ihnen gemeinsame Stammform zurückzuführen sind.

Eine andere Ansicht vertritt ACZÉL (1954). Er gliedert die Brachyceren in zwei Gruppen und unterscheidet dabei je nach der Lage des Hypopygiums zum praegenitalen Abdomenanteil zwischen Orthopyga und Campylopyga. Die Trennung der beiden Gruppen verläuft zwischen den Familien der *Empididae* und der *Dolichopodidae*. Hiernach werden die Empididen zu den niederen Dipteren, den Orthopyga gezählt, während er die Dolichopodiden den Cyclorhaphen anschließt. Damit wird der Ansicht HENNIGS widersprochen, eine enge phylogenetische Verwandtschaft bestehe zwischen Empididen und Dolichopodiden. Doch auch schon LAMEERE (1906) und CRAMPTON (1942) vertraten die Meinung, daß Empididen und Dolichopodiden in einen engeren Verwandtschaftskreis gehören.

Aus dem Dargestellten folgt, daß die phylogenetisch-systematische Stellung der Empididen umstritten ist. Eine umfassende Kenntnis der Hypopygien soll diese systematische Frage so weit wie möglich klären

helfen. Ferner ist es das Ziel der Arbeit, zu untersuchen, inwiefern verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Familien der *Empididae* und der *Dolichopodidae* bestehen, ob beide Familien etwa auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen oder ob die Dolichopodiden nur einer Teilgruppe der Empididen als gleichwertige systematische Kategorie gegenüber zu stellen sind. Schließlich soll die Untersuchung der Hypopygien eine Aussage über die Zuordnung der einzelnen Unterfamilien der Empididen zueinander ermöglichen.

Wenn auch vor allem von WEBER und SNODGRASS immer wieder betont wird, daß ein Organ stets in seiner Gesamtheit, also unter Hinzunahme der Muskulatur und der Innervierung, betrachtet werden muß, um von seinem Bau ein einigermaßen übersichtliches Bild zu erhalten, so kann bei der Untersuchung der Hypopygien einer Familie von mehr als 3000 recenten Arten allerdings nicht anders verfahren werden, als lediglich die äußere Morphologie so gut wie nur irgend möglich aufzuklären. Eine umfassende Untersuchung samt Muskulatur und Innervierung kann dann später auf Grund der durch diese Arbeit ermittelten Kenntnisse an einzelnen Arten vorgenommen werden, die in systematischer Hinsicht eine besondere Schlüsselstellung einnehmen.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. HENNIG, für die Überlassung des Themas, des Materials aus der Sammlung des Deutschen Entomologischen Institutes in Berlin-Friedrichshagen, sowie für vielfache Anregungen und wertvolle Hinweise. Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. J. HÜSING und Herrn Prof. Dr. F. PEUS für Überlassung von Material und Herrn Dr. G. TEMBROCK, dem Leiter des Zoologischen Institutes der Humboldt-Universität zu Berlin, für den mir zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz.

Material und Methode

Von Sammlungsmaterial wurden die letzten Abdominalsegmente zusammen mit dem Hypopygium vom übrigen Abdomen getrennt, in 10%iger Kalilauge mazeriert und darauf in 2%igem Wasserstoffsuperoxyd aufgehell. Für die Untersuchung wurden die Hypopygien dann in 100%igen Alkohol überführt. Um ihnen beim Zeichnen eine möglichst stabile Lage zu verleihen, bettete ich die Hypopygien in Glyzeringelatine ein und konnte sie so in einem Blockschälchen, bei geringer Erwärmung, beliebig drehen. Die Zeichnungen fertigte ich unter Zuhilfenahme eines Abbéschen Zeichengerätes an. Häutige Bestandteile sind in den Zeichnungen flächig punktiert dargestellt.

I. Morphologie des Abdomens der Insekten mit Bezugnahme auf die Verhältnisse bei den Empididen

Die praegenitalen Segmente

Das Abdomen der Insekten besteht ursprünglich aus zwölf Segmenten, von denen jedoch das zwölfte Segment keinen echten Segmentcharakter besitzt. Bei einer Untersuchung des Abdomens der orthopteroiden Insekten, als den Vorfahren der Holometabolen, zeigt sich, daß hier die Abdominalregion noch aus elf Segmenten zusammengesetzt wird. In dieser ursprünglichen Form tritt uns die Segmentierung des Abdomens bei Dipteren nie mehr entgegen. Es ist eine Reduktion der Abdominalsegmente in beiden Geschlechtern eingetreten.

Die Genitalöffnung liegt bei den männlichen Dipteren im neunten Segment, und im folgenden seien nun zuerst die acht praegenitalen Segmente näher betrachtet.

Im allgemeinen setzt sich eines dieser acht Segmente aus einem tergalen und einem sternalen Anteil zusammen, wobei zu beobachten ist, daß sich das Tergit gewöhnlich an den Seiten des Segmentes ein wenig über das Sternit wölbt.

Stigmen treten maximal bei den Segmenten 1—8 auf. Acht Paar Stigmen erscheinen bei Tipuliden, Bibioniden, Rhagioniden, Mydaiden u. a., sieben oder acht Paar Stigmen beispielsweise bei Chironomiden, Stratiomyiden, Scenopiniden. Bei stärker abgeleiteten Formen treten dann nur noch sieben Paar Stigmen auf, was übrigens für alle männlichen Dipteren gilt. Ja selbst weniger als sieben Paar Stigmen können vorhanden sein (Chloropiden, Ephydriden, Anthomyiiden u. a.).

Bei den Empididen sind somit immer nur sieben Paar Stigmen zu erwarten, und zwar an den ersten sieben Segmenten, folglich ist das achte Segment nie mit Stigmen versehen.

Reduktionen oder sonstige Abänderungen treten vor allem dort auf, wo das Abdomen an den Thorax anschließt und dort, wo das Genitalsegment oder Hypopygium auf die praegenitalen Segmente folgt. So wurde bei den untersuchten Formen durchweg festgestellt, daß das erste Segment immer kleiner ist als die darauf folgenden. An den vor dem Hypopygium liegenden Segmenten sind Abweichungen von der Normalform besonders am achten, aber auch am siebenten bis fünften Segment zu beobachten, worauf nun ausführlicher eingegangen werden soll.

Das achte Segment läßt nicht immer eine so deutliche Trennung zwischen Tergit und Sternit erkennen wie die ersten sieben Segmente; auch können an ihm Umbildungen verschiedener Art auftreten. Bei den gonopodentragenden Empidinen ist es oft von den vorangehenden Segmenten nicht oder nur wenig zu unterscheiden (Fig. 1 A). Vielfach ist das achte Segment jedoch nur in Form eines schmalen Ringes vorhanden, der dann auch noch mehr oder weniger unter dem siebenten Segment verborgen sein kann, so bei manchen Arten der Gattungen *Empis*, *Rhamphomyia* oder *Chelifera* (Fig. 34 B). Verschiedentlich können Tergit und Sternit in der Art voneinander abweichen, daß ein Größenunterschied zwischen beiden auftritt, so bei Hybotinen (Fig. 1 C). Bei den Formen, bei denen das Hypopygium in der Medianen aufgerichtet wird, ist das Tergit des achten Segmentes meist stark reduziert (Fig. 1 D—E). Auch in mehr oder weniger häufiger Form tritt das achte Segment mitunter auf. Daß am siebenten Segment Abweichungen von der Normalform möglich sind, bestätigen die Figuren 1 H—L. Eigenartige Veränderungen der Abdominalsegmente 5—8 finden sich bei einigen Arten der Empidinen. Bei *Rhamphomyia pokornyi* BEZZI ist das sechste Segment stark blasig aufgetrieben, das siebente Segment verhältnismäßig klein und eigentümlich lappig gebaut, besonders im

Sternalbereich (Fig. 1 K). Vom achten Segment ist nur das Sternit deutlich ausgebildet. Noch absonderlichere Verhältnisse liegen bei *Empis bistortae* MEIG. vor. Das sechste Segment ist z. T. im fünften verborgen, vor allem mit dem sternalen Teil, und ist wie das folgende siebente Segment mit lappigen

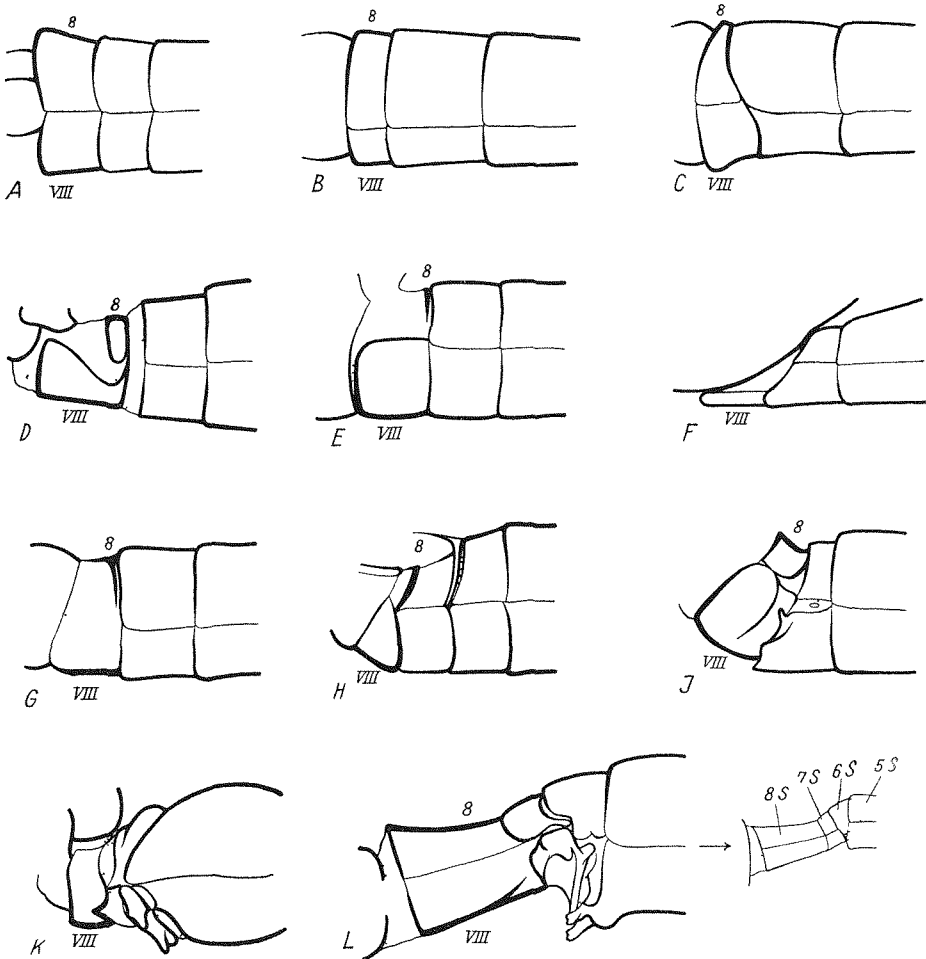


Fig 1 Praegenitale Segmente, lateral, von *Rhamphomyia plumifera* ZETT (A), *Syndyas nigripes* ZETT. (B), *Hybos major* BEZZI (C), *Rhagas unica* WALK (D), *Chelipoda melanocephala* FABR (E), *Heleodromia curtipes* BECK (F), *Platynema pulicaria* FALL (G), *Chelipoda fimbriata* COLLIN (H), *Empis gravipes* LW. (I), *Rhamphomyia pokoinyi* BEZZI (K), *Empis bistortae* MEIG (L)

Fortsetzen ausgestattet. Es folgt darauf ein sehr langgestrecktes achtes Segment, das in dieser Länge bei keiner der anderen Arten gefunden wurde.

Möglicherweise erleichtern diese Bildungen die Beweglichkeit des Abdomens bei der Kopulation.

Der Genitalkomplex

Wie bereits erwähnt, befindet sich die männliche Genitalöffnung im neunten Abdominalsegment, das auch als Hypopygium bezeichnet wird. Zum ersten Male gebraucht WESTHOFF (1882) den Ausdruck „Hypopygium“. Die auf das Genitalsegment folgenden Segmente sind stark reduziert und bilden z. B. bei Asiliden einen deutlichen Analkegel, der in dieser Form bei den Empididen an keiner der untersuchten Formen gefunden wurde. Der Analkegel oder die ihm homologen Bildungen werden von CRAMPTON (1942) als Proctiger bezeichnet. Das zehnte Segment besitzt keine weiteren Anhänge — in ihm befindet sich die Analöffnung. Bildungen, die den Extremitäten homolog sind, treten am elften Segment in Form von Cerci auf.

Die Cerci der Empididen können mit den Cerci niederer Dipteren homologisiert werden, die nach CRISTOPHERS (1923) bei Culiciden in beiden Geschlechtern vorhanden sind.

Das Hypopygium oder das neunte Abdominalsegment ist gemäß seiner Funktion als Genitalsegment im Vergleich zu den praegenitalen Segmenten mannigfachen Umbildungen unterworfen.

Ein Tergit und ein Sternit sind bei den Empididen fast immer vorhanden und deutlich voneinander unterscheidbar. Auch greift hier, ähnlich wie bei den vorangehenden Segmenten, das Tergit gewöhnlich an den Seiten mehr oder weniger über das Sternit hinweg. Ein Novum für das Genitalsegment ist die fast regelmäßig auftretende Spaltung des Tergits, das auch als Epandrium bezeichnet wird.

Vom Sternit oder dem Hypandrium ist der euphallische Komplex eingeschlossen, zu dem ein schlauchförmiger mehr oder weniger langer Aedoeagus, an dessen Basis eine Vesica und craniadweisend ein Ejaculationsapodem gehören. Ferner setzen an der Aedoeagusbasis seitlich noch ein Paar Parameren an, die den schlauchförmigen Aedoeagus scheidenartig umgeben. Bei den Formen der Empididen, bei denen Parameren auftreten, sind diese — das gleiche gilt für den Aedoeagus — meist nur wenig oder gar nicht länger als das Hypandrium, so daß sie kaum über das Hypopygium hinausragen. Anders liegen die Verhältnisse bezüglich des Aedoeagus bei solchen Arten, bei denen dieser lang und dünn ist. Zu dem Ejaculationsapodem können noch weitere apodemale Bildungen oder sekundäre Chitinversteifungen treten und zum Teil dazu dienen, den euphallischen Komplex im Hypandrium zu verankern.

Ferner zählen zum Hypopygium ein Paar Gonopoden oder Styli, die sich bei ursprünglichen Formen in Basi- und Dististyli gliedern lassen.

Bei den Trichoceriden (*Trichocera*) sind Basi- und Dististyli annähernd gleich groß. Diese Eigenschaft spricht für ihr ursprüngliches Verhalten. Bei Rhagioniden, Asiliden, Bombyliiden u. a. ist ein Dististylus zu beobachten, der an Größe hinter dem Basistylus zurückbleibt.

Bei den für meine Untersuchung verfügbaren Arten der Empididen habe ich niemals einen Dististylus gefunden.

Der Grundbauplan des Hypopygiums der Empididen

Alle für das Hypopygium der Dipteren charakteristischen Bestandteile, wie sie soeben aufgeführt wurden, treffen wir, mit Ausnahme eines deutlichen Analkegels, bei der Gruppe der Empidiformia an. Vergleicht man jedoch das Hypopygium eines primitiven Vertreters der orthorhaphen Brachyceren mit dem einer Form aus der Gruppe der Empidiformia, so zeigt sich gemäß der abgeleiteten phylogenetischen Stellung der Empidiformia eine recht auffällige Abwandlung in der Gesamtgestaltung des Hypopygiums; das gilt für die Familie der *Empididae* und in noch höherem Maße für die Dolichopodiden.

Ein auffälliger Unterschied zwischen beiden Familien liegt darin, daß sich die Dolichopodiden im Bau des Hypopygiums recht einheitlich (*stenomorph*) verhalten, was dem Gesamthabitus dieser Dipteren entspricht. Bei den Empididen hingegen kann man eine große Vielfalt der Formen beobachten.

Trotz der großen Vielfalt der Ausbildungsformen der Hypopygien, kann für diese bei den Empididen ohne Mühe ein Grundbauplan festgelegt werden. Am deutlichsten tritt er bei der Unterfamilie der *Empidinae* in Erscheinung. Bei einigen Gattungen dieser Unterfamilie treten noch Gonopoden auf, was gleicherweise für die Unterfamilie der *Hemerodromiinae* gesagt werden kann, nur ist hier die Ausgestaltung des Hypandriums, zuweilen auch des Epanthriums, bereits stärker abgeleitet als bei den Empidinen. In jedem Fall aber ist den gonopodentragenden Formen eine phylogenetisch ursprüngliche Stellung einzuräumen. Betrachten wir das Hypopygium von *Empis simplicipes* Lw. (Fig. 2). Das letzte Abdominalsegment vor dem Hypopygium, das achte Segment, ist recht vollkommen ausgebildet, wenn auch das Tergit an seiner Basis nicht fest sklerotisiert, sondern häutig ist. Dieses Segment kann bei anderen Arten auf verschiedene Art und Weise verändert sein. Eine deutliche Grenze, wie bei den Abdominalsegmenten 1 bis 7 zwischen Tergit und Sternit, ist beim achten Segment häufig nur schwer zu erkennen, vielmehr erscheint es gewöhnlich in Ringform, wobei Tergit und Sternit ineinander übergehen. Es schließt sich nun das Hypopygium bei *Empis simplicipes* Lw. in geradliniger Verlängerung der vorangehenden Abdominalsegmente an diese an und läßt von der Seite gesehen eine Dreiteilung erkennen. Dorsal liegt das Epanthrium, ventral das Hypandrium; beide Teile werden seitlich durch ein Paar Gonopoden bedeckt. Sie haben von den genannten Teilen des Hypopygiums die größte Ausbildung erfahren und reichen ein Stück über das Ep- und Hypandrium hinaus. Häutig sind die Gonopoden sowohl mit dem Ep- als auch mit dem Hypandrium verbunden; doch bestehen sie aus selbständig sklerotisierten Platten, was besagt, daß sie keineswegs als bloße Anhangsgebilde des Ep- oder des Hypandriums gedeutet werden können. Für eine Homologisierung der hier als Gonopoden — Basistyli — bezeichneten Gebilde mit solchen, wie sie beispielsweise bei Rhagioniden oder Asiliden auftreten, spricht vor allem das erste Hauptkriterium für homologe Organe, das REMANE neben zwei weiteren Haupt-

kriterien in seinen „Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik“ aufstellt. Dieses erste der drei Hauptkriterien bezieht sich auf eine Homologisierung von Organen oder Organteilen „bei gleicher Lage in vergleichbaren Gefügesystemen“. Das zweite Hauptkriterium, das „Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen“ kann in unserem Falle nicht zur Klärung der Homologie herangezogen werden, da die Gonopoden bei den Empididen recht einfach gebaut sind und somit nicht in „zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen“ können,

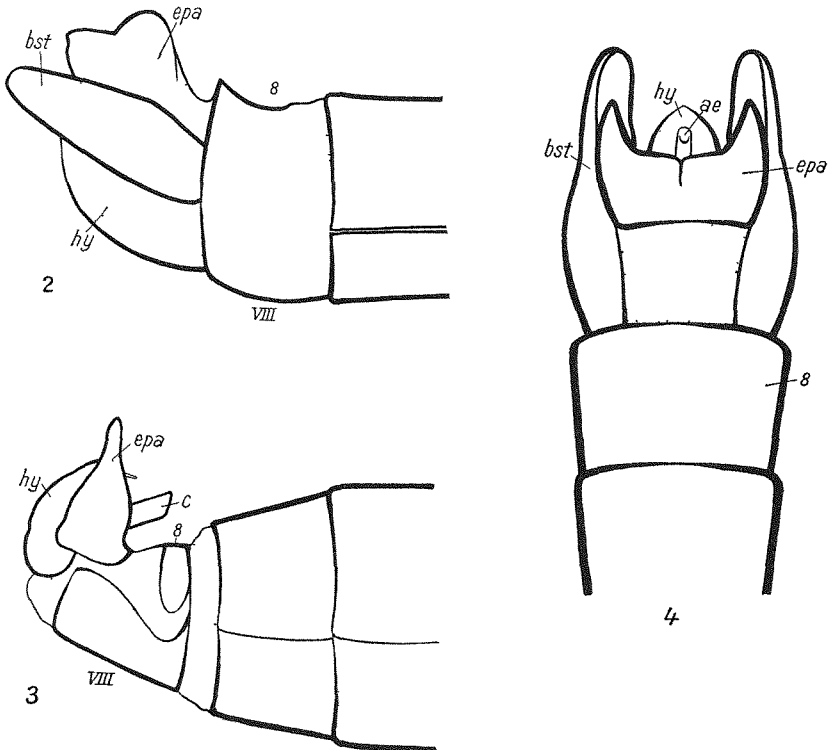


Fig. 2 *Empis simplicipes* Lw., hyp lateral — Fig. 3 *Rhagas unica* WALK., hyp lateral —
Fig. 4 *Empis simplicipes* Lw., hyp dorsal

wobei, wenn dem so ist, die Sicherheit wächst, daß die miteinander verglichenen Organe oder deren Teile wirklich einander homolog sind. Auch das dritte Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen muß außer Betracht bleiben, da solche nicht ermittelt werden konnten. So dienen neben dem ersten Hauptkriterium lediglich die Hilfskriterien, die REMANE angibt, als Stütze für eine Homologisierung der Gonopoden bei Empididen mit solchen, wie sie bei Rhagioniden oder Asiliden auftreten.

Bei der Betrachtung der Einzelteile des Hypopygiums fällt auf, daß das Hypandrium langlich und ventral geschlossen ist. Nach den Seiten und dem Distalbereich hin ist es randwärts aufgebogen. Seine Spitze richtet sich um

90° auf und berührt so das Epandrium. Letzteres besteht aus einer kleinen Platte, die sich proximal aus einem sklerotisierten in einen häutigen Anteil fortsetzt. Distal läuft das Epandrium in ein Paar kurze Spitzen aus. Median ist der Ansatz zu einem Spalt zu erkennen. Die Mehrzahl der Empidinen besitzt ein tiefgespaltenes Epandrium, so daß die Form, wie sie bei *Empis simplicipes* Lw. auftritt, als eine Vorstufe stärker abgeleiteter Formen aufzufassen ist (Fig. 4).

Der Aedoeagus ist hier, wie bei allen Vertretern der Gattung, verhältnismäßig einfach gebaut. Er besteht nur aus einem dünnen Schlauch, der an der Basis vesica-artig verdickt ist. An dieser Verdickungsstelle setzt gewöhnlich ein Apodem schaufelförmig an und weist craniad. Bei *Empis simplicipes* Lw. zieht das Apodem zur Dorsalkante des achten Segmentes, in das die Aedoeagusbasis und somit das Apodem zurückgezogen sind (Fig. 2). Der Aedoeagus liegt der ventralen Wand des Hypandriums an und endet ungefähr an dessen Spitze. Diese Aedoeagusform stellt schon einen recht abgeleiteten Zustand dar.

Die häutigen Anteile der Basis des Epandriums und des achten Segmentes lassen sich als Reduktionerscheinungen deuten. Cerci sind offenbar völlig reduziert. Sonst treten sie bei den meisten Formen auf, auch bei anderen Vertretern der *Empidinae*. Es ist merkwürdig, daß die Cerci jeweils dort fehlen, wo Gonopoden vorhanden sind, so bei den Gattungen *Empis*, *Rhamphomyia*, *Hemerodromia*, *Chelifera*. Daraus kann man ersehen, daß auch diese Gattungen erheblich von einer möglichen Vorstufe der Empidiiformia abgeleitet sind. Es läßt sich das später noch an anderen Merkmalen zeigen.

Bei der Gattung *Hilara* sind sowohl Cerci als auch Gonopoden nebeneinander anzutreffen.

Da der soeben geschilderten Form Cerci fehlen, die zweifelsohne zum Grundbauplan der Empididen gehören, sei deren Ausbildung an einer weiteren Form dargestellt, die einen ebenfalls recht ursprünglichen Zustand veranschaulicht. Wir wählen eine Art, die, wie *Empis simplicipes* Lw., in den Verwandtschaftskreis der *Empidinae* gehört: *Rhagas unica* WALK. (Fig. 3). Das achte Segment ist im tergalen Bereich stärkeren Reduktionen unterworfen. Der sklerotisierte Anteil des Tergits erstreckt sich nur über ein schmales Stück an der Basis. Der übrige Teil des Segmentes ist häutig und geht unmerklich in die Intersegmentalhaut des Hypopygiums über.

Am Hypopygium sind bei seitlicher Betrachtung wiederum drei Anteile zu erkennen, die denen von *Empis* jedoch nicht homolog sind. Distal schließt sich an das achte Segment im ventralen Bereich ein Hypandrium an, das dem von *Empis simplicipes* Lw. recht ähnlich ist. Das Hypandrium spaltet sich allerdings bei *Rhagas* kurz vor der Spitze in zwei Zipfel. Es schließt einen wenig auffälligen Aedoeagus ein, der in seiner Längsausdehnung wenig über das Hypandrium hinausreicht. Direkt über dem Hypandrium liegt das Epandrium. Es zeigt dorsal eine tiefe Spaltung, ähnlich wie sie in Fi-

gur 29B für *Anthepiscopus* dargestellt ist. An der Basis des Epandriums bleibt jedoch immer eine feste sklerotisierte Verbindung zwischen beiden Spalthälften bestehen. Weiterhin läßt jede von ihnen nach innen noch einen kleinen chitinen Fortsatz entspringen, so daß jede Spalthälfte von dorsal betrachtet einen gabelartigen Eindruck macht.

Zwischen den Epandriumhälften erheben sich dorsadweisend ein Paar Cerci, die mit dem Epandrium häutig verbunden sind.

Mit Hilfe der Homologiekriterien nach REMANE muß gefolgert werden, daß es sich hier tatsächlich um Bildungen handelt, die den Cerci niederer Dipteren homolog sind. Und nach der Meinung verschiedener Autoren sind bei niederen Dipteren Cerci eindeutig vorhanden (BERLESE 1903; CHRISTOPHERS, 1923; CRAMPTON, 1942).

In unserem Falle können wiederum nur das erste Hauptkriterium sowie die Hilfskriterien zur Homologisierung mit den Cerci bei niederen Dipteren herangezogen werden.

Bei keiner der untersuchten Arten spricht etwas dagegen, daß es sich bei den in Figur 3 mit c bezeichneten Gebilden um Cerci handle, die, wie noch gezeigt werden wird, mitunter einen bemerkenswerten Formwandel aufweisen. Hinzugefügt sei, daß durch die schon erwähnte Reduktion des achten Tergits das Hypopygium förmlich auf das achte Segment hinauftritt, dabei um annähernd 90° in der Sagittalebene gedreht und somit ziemlich senkrecht aufgerichtet wird. Diese Erscheinung tritt konvergent verschiedentlich wieder auf, besonders deutlich bei der Unterfamilie der Clinoceratinen.

I. Vergleichend-morphologische Darstellung der einzelnen Bestandteile des Hypopygiums

Hypandrium

Das Hypandrium, das Sternit des Genitalsegmentes, zeigt bei den Empididen kaum annähernd die Form eines der Sternite der übrigen Abdominalsegmente. In einem Punkt allerdings läßt sich eine Übereinstimmung feststellen; so wie beim ersten bis siebenten Segment gewöhnlich die tergalen Segmentanteile größer sind als die sternalen und über diese seitlich hinweggreifen, so liegen auch die Verhältnisse im neunten, im männlichen Genitalsegment. Ist dies auch keineswegs die Regel, so kann es doch als ein noch verbreiteter plesiomorpher Zustand angesehen werden. Gemäß der Eurymorphie der Hypopygien lassen auch die Hypandrien eine recht vielfältige Ausbildung erkennen. Wir können mit Hilfe vergleichend-morphologischer Gesichtspunkte vier verschiedene Gruppen von Bildungsformen des Hypandriums unterscheiden.

1. Plattenförmige Hypandrien, bei denen solche unterschieden werden, die
 - a) keine wesentlichen Reduktionen und Asymmetrien aufweisen und solche, die
 - b) mehr oder weniger stark reduziert und asymmetrisch ausgebildet sind.

2. Schalenförmige Hypandrien, die auch wieder in
 - a) kaum oder nur wenig reduzierte und
 - b) solche mit auffälligen Reduktionen oder Asymmetrieerscheinungen eingeteilt werden.
3. Diese Gruppe umfaßt Hypandrien, bei denen die Seitenränder dorsal miteinander verschmolzen sind.
4. Hierher gehören Hypandrien, die sich durch besondere Größe auszeichnen.
- 1a. Plattenförmige, wenig oder gar nicht reduzierte Hypandrien.

Die einfachsten Formen des Hypandriums finden sich u. a. bei den Gattungen *Syndyas* und *Parahybos* (Fig. 5A—B). Bei *Syndyas* ist das Hypandrium länglich oval und läuft distal in ein stumpfes Ende aus; proximal ist es fast zu einem Drittel seiner Länge in das achte bis siebente Abdominalsegment zurückgezogen, was wohl für das Hypandrium, nicht

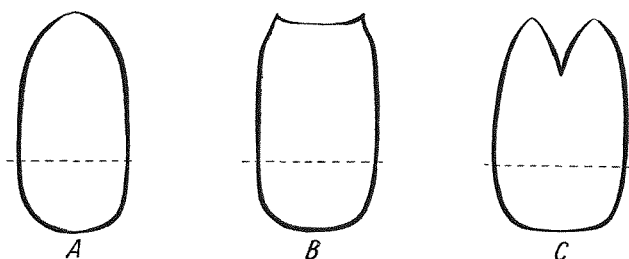


Fig. 5. Hypandrium, ventral, von *Syndyas* (A), *Parahybos* (B), *Syneches* (C), - - - -: distaler Rand d. 8. Segmentes

aber für das Epandrium gilt und vor allem bei den Hybotinen mehrfach beobachtet werden kann. Der seitliche Rand des Hypandriums ist nur wenig aufgebogen, an einer Stelle jedoch besteht eine brückenartige Verbindung über dem Aedoeagus, ähnlich wie bei *Hybos grossipes* L. (Fig. 28 brv). Das Hypandrium von *Parahybos* unterscheidet sich von dem soeben geschilderten nur dadurch, daß es distal in zwei schwach hervortretende Spitzen ausgezogen ist. Distal vollständig abgerundet ist das Hypandrium von *Trichina flavipes* MEIG., das sich bis zur Basis hin verbreitert und ähnlich wie bei *Hybos grossipes* L. eine brückenartige Verbindung über dem Aedoeagus bildet. Das kann man auch beim Hypandrium von *Symballophthalmus dissimilis* FALL. beobachten. Doch ist hier die Verbindung schon in erheblichem Maße asymmetrisch und dorsal über dem Aedoeagus nicht ganz geschlossen. Auch im übrigen fällt an diesem Hypandrium eine leicht asymmetrische Form auf, was in noch stärkerem Maße für *Tachydromia calcanea* MEIG. gilt (Fig. 9B). Das Hypandrium bildet auf der linken Seite distal einen eckigen Vorsprung, dem rechts ein lappenförmiger Anhang entspricht. Er wölbt sich dachartig über den Aedoeagus. Mit der linken Seite des Hypandriums ist diese dachartige Wölbung nicht verschmolzen.

1b. Plattenförmige, reduzierte und asymmetrische Hypandrien.

Den Hypandrien der Gattungen *Parahybos* und *Syndyas* noch recht ähnlich ist das Hypandrium von *Syneches*. Ein abweichendes Merkmal ist die mediane Spaltung (Fig. 5C), die das Hypandrium in zwei symmetrische Zipfel auslaufen läßt. Auch hier kann man wieder beobachten, daß das Hypandrium zu einem geringen Teil seiner Länge in das achte bis siebente Abdominalsegment zurückgezogen ist. Auch eine geschlossene Verbindung von einer Seitenkante zur anderen wird wieder über dem Aedoeagus gebildet, diesmal in besonders fester Form. In einem sehr engen Zusammenhang mit dem Hypandrium von *Syneches* stehen die Hypandriumformen der Gattung *Hybos*, wenn auch die Form der letzteren von der Figur 5C in verschieden starkem Maße abweicht.

Die Hypandrien der *Hybos*-Arten sind im allgemeinen stärker in das achte bis siebente Segment zurückgezogen, als das bei den bisher genannten Arten der Fall ist. Besonders deutlich veranschaulichen diese Eigenschaft die Arten *Hybos grossipes* L. und *Hybos culiciformis* FABR.

In der Ausgestaltung der brückenartigen Verbindung über dem Aedoeagus ergeben sich Abweichungen. So ziehen bei *Hybos major* BEZZI die Fortsätze der Seitenkanten des Hypandriums nicht aufeinander zu, um in eins zu verschmelzen, wie dies bei *H. grossipes* (Fig. 28) der Fall ist, sondern aneinander vorbei. Die nebeneinander liegenden Enden der Fortsätze sind nur häutig miteinander verbunden. Bei *Hybos femoratus* MÜLLER streben die seitlichen Fortsätze nur ein kleines Stück aufeinander zu; eine brückenartige Verbindung tritt nicht auf. Im Umriß sind die Hypandrien der *Hybos*-Arten immer mehr oder weniger asymmetrisch. Meist endet das Hypandrium in zwei ungleich großen Zipfeln, von denen der rechte größer ist als der linke! (Vgl. S. 504). Bei *Hybos grossipes* L. ist unweit vom distalen Rand auf der linken Seite noch ein unpaarer Fortsatz vorhanden, der distad weist und dem auf der rechten Seite eine kräftige Wölbung des Hypandriumrandes entsprechen könnte (Fig. 6A).

Die stärkste Reduktion der hier aufzuführenden Hypandrien kommt bei der Gattung *Euhybos* zum Ausdruck (Fig. 6B). Das Hypandrium ist wiederum unter dem achten bis siebenten Abdominalsegment verborgen, und zwar so weit, daß von dem ohnehin schon sehr kleinen Hypandrium nur die beiden distalen Fortsätze hervorschauen. Bei genauerer Betrachtung gewinnt man den Eindruck, daß sich ein Teil der rechten Seite über die linke hinweggeschoben haben mag, denn von rechts kommt ein Teil des Hypandriums über dem linksseitigen Zipfel zu liegen, woraus eine Zweischichtung resultiert, die kaum den ursprünglichen Verhältnissen entsprechen dürfte.

Über das Größenverhältnis des Hypandriums von *Euhybos* zu den Hypandrien anderer Hybotinen-Arten sollen Figur 5 u. 6 Aufschluß geben. Epandrium und Aedoeagus von *Euhybos* entsprechen in ihrer Größe ungefähr denen bei anderen verwandten Gattungen, so daß eine starke Disproportionalität in der Größe zwischen Hypandrium und den übrigen Teilen des Hypopygiums vorliegt.

Eine andere Form der Reduktion zeigt das Hypandrium von *Platynema pulicaria* FALL. (Fig. 6C), das, bedingt durch seine dreieckige Gestalt, nur an den seitlichen Ecken mit dem Epandrium in Verbindung steht.

Tief gabelartig ausgebuchtet sind die Hypandrien der *Bicellaria*-Arten (Fig. 7A). Die Länge der gabelartigen Fortsätze variiert bei den einzelnen

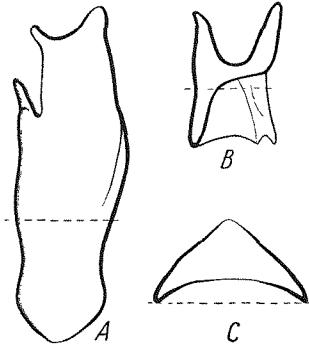


Fig. 6. Hypandrium, ventral, von *Hybos* (A), *Euhybos* (B), *Platynema* (C), ---- : distaler Rand d. 8. Segmentes

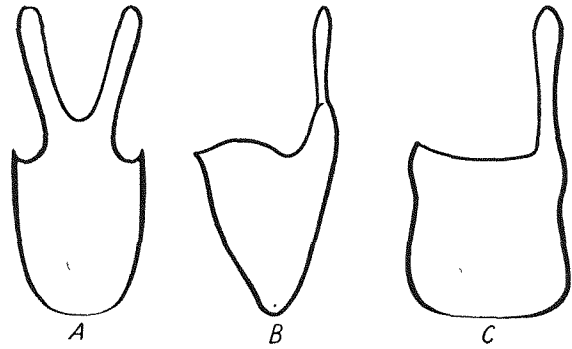
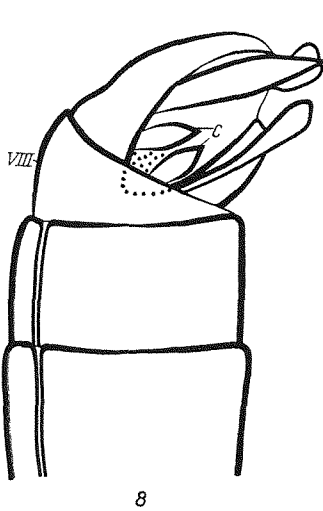
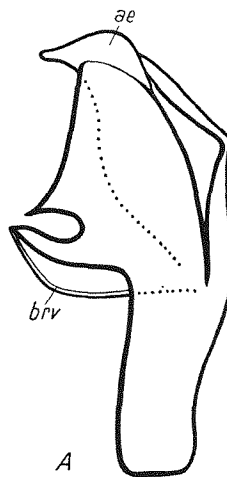


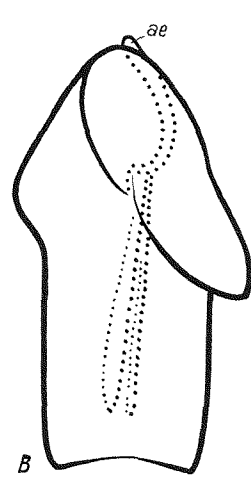
Fig. 7. Hypandrium von *Bicellaria intermedia* LUNDB., ventral (A), lateral (B), von *Trichina opaca* LW., ventral (C)



8



A



9

Fig. 8. *Trichina opaca* LW., hyp lateral — Fig. 9. Hypandrium von *Oedalea tristis* SCHOLTZ, lateral (A), von *Tachydromia calcaranea* MEIG., ventral (B)

Arten. Gewöhnlich ist bei *Bicellaria* ähnlich wie beispielsweise bei *Hybos* das Hypandrium proximal in das Abdomen zurückgezogen. Hier gilt dies auch für das Epandrium, was bei *Hybos* und verwandten Gattungen nie der Fall ist.

Bei *Bicellaria intermedia* LUNDB. ist der Rand stark aufgebogen (Fig. 7 B), anders bei *B. nigra* MACQ., wo der seitliche Rand dorsal nur wenig aufgebogen, dann aber nach innen umgerollt ist. Es treten bei *Bicellaria* keine merklichen Asymmetrien im Gegensatz zur Gattung *Trichina* auf, bei der diese im Zusammenhang mit einer Drehung und Verkipfung des gesamten Hypopygiums eine Erklärungsmöglichkeit finden (Fig. 8). Das Hypandrium hat eine ähnliche Form wie bei *Bicellaria*, einer der Gabeläste jedoch fehlt z. B. bei *Trichina opaca* Lw. (Fig. 7 C). Bei *Trichina fuscipes* ZETT. besteht eine wohlausgebildete brückenförmige Verbindung des Hypandriums über dem Aedoeagus, wie sie von Formen der Unterfamilie der *Hybotinae* bekannt ist.

Starke Asymmetrien treten am Hypandrium der Gattungen *Oedalea* und *Euthyneura* auf. Eine Untersuchung des Hypandriums bei *Oedalea tristis* SCHOLTZ zeigt, daß es bis zur Hälfte seiner Länge gespalten ist (Fig. 9 A). Die Spalthälften sind nicht gleich groß und bilden je einen vertikal gestellten seitlichen Lappen. An ihrem Grunde verbinden sie sich dorsal mittels einer dünnen chitinen Leiste über der Aedoeagusbasis. Die andere einheitliche Hälfte des Hypandriums ragt als horizontal gelagerte breite Platte in das achte Segment.

Die Spaltung des Hypandriums tritt nicht bei allen *Oedalea*-Arten auf, vielmehr erinnern einige Formen an das Hypandrium von *Euthyneura gyllenhali* ZETT. (Fig. 11 A—B), das seiner ganzen Länge nach zur linken Seite hin und dorsad gebogen, in eine asymmetrische Spitze ausläuft.

Bei einer Betrachtung der morphologischen Ventralseite, erkennt man, daß die rechte Seite in der Ausbildung bevorzugt ist, so auch bei *Oedalea tristis* (Fig. 11 C). Diese Form des Hypandriums kehrt bei den verschiedensten Gattungen der Ocydromiinen und Tachydromiinen wieder, so z. B. bei *Oropezella*, *Chersodromia*, *Tachydromia*, *Platypalpus*.

Wegen ihres besonderen Baues sollen nun noch einige Hypandriumformen Erwähnung finden, die bei Arten der Gattung *Platypalpus* auftreten. Bei *Platypalpus striola* OLDBG. ist der Distalteil des Hypandriums förmlich um den Aedoeagus herumgedreht, und zwar von rechts nach links (Fig. 10 A), eine Erscheinung, die bereits bei *Euhybos*, wenn auch in etwas anderer Form, zur Darstellung kam.

Am Hypandrium sind besonders sklerotisierte Ansatzstellen für chitinige Verbindungsstreben zu den Cerci und zu Teilen des Epandriums ausgebildet, was bei *Platypalpus ciliaris* FALL. besonders auffällig ist.

Auch kann man hier wieder eine schmale brückenartige Verbindung beobachten, die von den Hypandriumseiten über den Aedoeagus hinweg zieht (Fig. 10 A, brv).

Eigenartig sieht das Hypandrium von *Platypalpus nigratarsis* FALL. aus, das besonders linksseitig stark asymmetrisch ist. In die rechte Seite nimmt es den Aedoeagus auf und ist mit ihm verschmolzen. Es besteht keine deutliche Trennung zwischen Hypandrium und Aedoeagus, so daß über den

morphologischen Wert des rechtsseitigen Lappens des Hypandriums keine genaue Aussage moglich ist (Fig. 10C).

Ein basaler, horizontal gelegener Anteil des Hypandriums erstreckt sich wie bei *Oedalea tristis* SCHOLTZ in die letzten Abdominalsegmente.

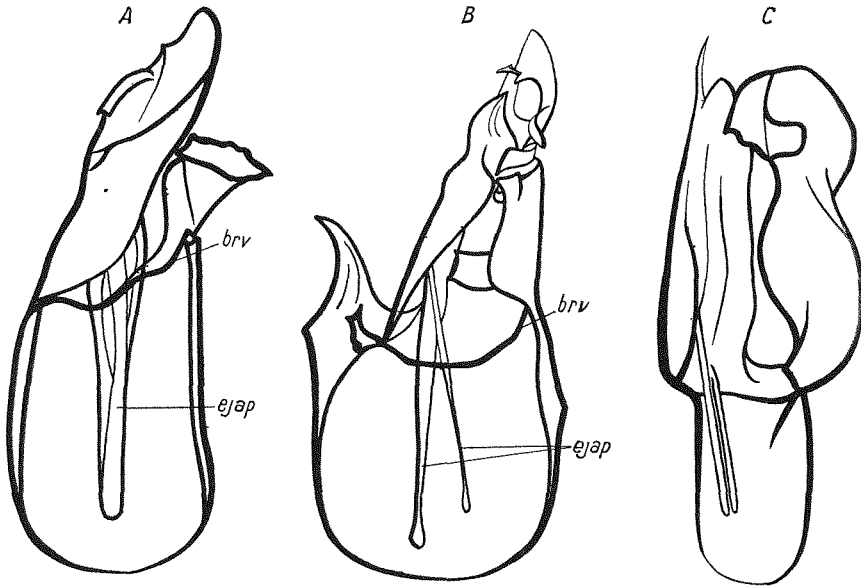


Fig 10. Hypandrium, dorsal, von *Platypalpus striola* OLDBG (A), *Platypalpus ciliaris* FALL (B), *Platypalpus nigratarsis* FALL (C)

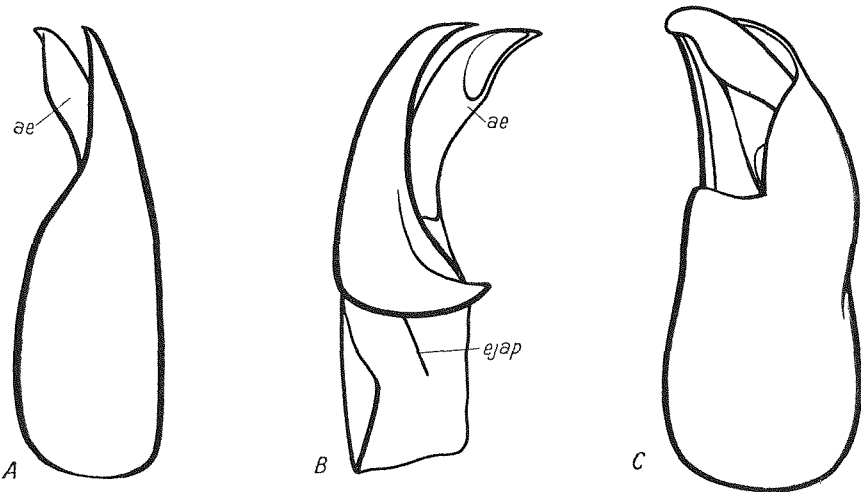


Fig 11 Hypandrium von *Euthyneura gyllenhalii* ZETT, ventral (A), dorsal (B), von *Oedalea tristis* SCHOLTZ, ventral (C)

2a. Schalenartig gebogene, wenig oder kaum reduzierte Hypandrien

Im Gegensatz zu den soeben besprochenen Hypandrien, die im wesentlichen eine flächige Gestalt besitzen, handelt es sich jetzt um solche, die an den Seitenrändern mehr oder weniger stark aufgebogen sind. Dabei kann das Hypandrium längsgestreckt, eine ovale Form haben, so bei *Anthepiscopus* oder *Rhagas*. Bei beiden Formen ist das Hypandrium distal leicht zweizipflig und erinnert an das von *Syneches*. Den Grad der seitlichen Aufbiegung zeigt u. a. Figur 3. Bemerkenswert ist noch, daß das Hypandrium auch hier wieder, ähnlich wie von Hybotinen oder Tachydromiinen bekannt,

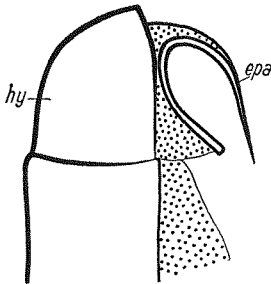


Fig. 12. *Chelipoda fimbriata*
COLLIN, hyp lateral

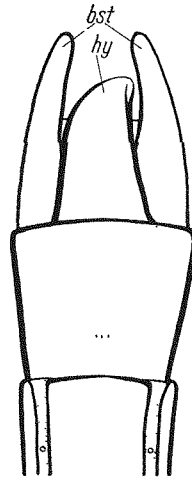


Fig. 13. *Empis simplicipes*
Lw., hyp ventral

basal unter dem achten Segment verborgen ist. Innerhalb der *Rhagas*- und *Anthepiscopus*-Verwandtschaft findet sich diese Erscheinung auch noch bei *Gloma* und *Oreogeton*.

Eine wesentlich stärkere seitliche Aufbiegung des Hypandriums, als sie die genannten Formen erkennen ließen, zeigt die Gattung *Microphorus*. Bei *Microphorus anomalus* MEIG. beispielsweise sind die Seiten des Hypandriums in der Mitte besonders erhöht (Fig. 33). Die Seitenansicht dieses Hypandriums erinnert entfernt an eine Ausbildungsform, wie sie bei den Hemerodromiinen vorliegt (Fig. 14B). Doch ist das Hypandrium von *Microphorus anomalus* MEIG. im Gegensatz zu dem in Figur 14B dargestellten dorsal offen.

Es existiert wiederum nur über der Aedoeagusbasis eine schmale brückenartige Verbindung zwischen beiden Rändern des Hypandriums.

Völlig abweichend von den bisher bekannten Formen verhält sich das Hypandrium der *Hilara*-Arten (Fig. 32E). Es ist um 180° in der Medianen aufgebogen, so daß seine ein wenig zerzipfelte Spitze craniad weist. Dorsal

besteht nur an der Basis eine dünne brückenartige Verbindung zwischen beiden Hypandriumseiten. Doch zeigt sich an dieser Form des Hypandriums, daß offenbar die Tendenz besteht, zu einer geschlossenen Ausbildungsform des Hypandriums zu gelangen, wie sie dann bei den Hemerodromiinen und Clinoceratinen verwirklicht ist. Als charakteristisch für die Hypandrien der Hilara-Arten gilt noch, daß die Chitinisierung in der Medianen der morphologischen Ventralseite schwächer ist als in den Seitenwänden. Das Hypandrium stellt den größten Teil des Hypopygiums dar.

Ein noch typisch schalenförmiges Hypandrium findet sich bei der Gattung *Chelipoda*, bei deren Arten dann im wesentlichen nur solche Hypandrien auftreten, wie sie später unter 3. betrachtet werden sollen. Das Hypan-

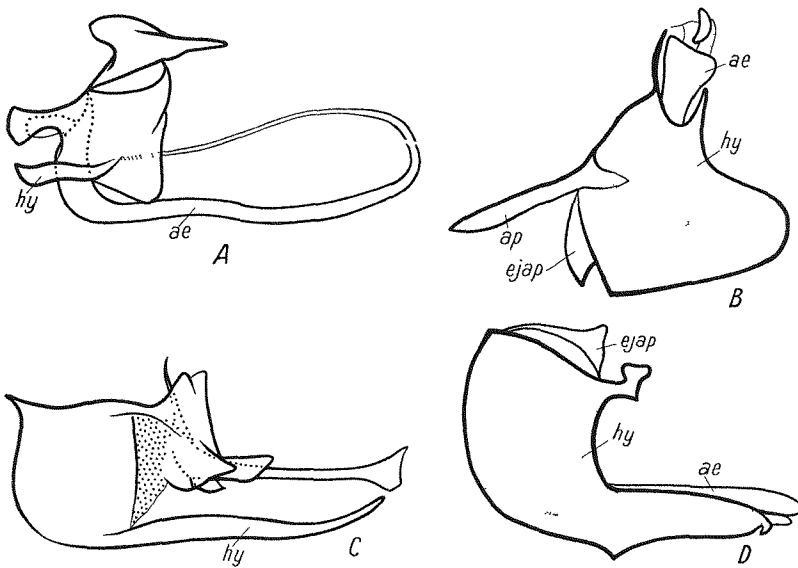


Fig. 14. Hypandrium und Aedoeagus, lateral, von *Brachystoma vesiculosum* FABR. (A), *Chelifera frigellii* ZETT. (B), *Microphorus sycophantus* MELAND. (C), *Hemerodromia oratoria* FALL. (D)

drium von *Chelipoda fimbriata* COLLIN ist den Hypandrien von *Rhagas unica* WALK. und *Antheopiscopus oedalinus* ZETT. ähnlicher als den Hypandrien der übrigen untersuchten *Chelipoda*-Arten. Es ist sehr einfach gebaut, ohne jede Zerzipfelung oder sonstige Auffälligkeiten (Fig. 12). Ähnliches gilt vom Hypandrium von *Empis simplicipes* Lw. (Fig. 2, 4, 13). Hier ist das Hypandrium den anderen Teilen des Hypopygiums an Größe ungefähr ebenbürtig, was für die meisten *Empis*- und *Rhamphomyia*-Arten nicht zutrifft, da bei ihnen das Hypandrium vielfach starken Reduktionen unterworfen und somit kleiner als die anderen Teile des Hypopygiums ist.

2b. Schalenartig gebogene, reduzierte oder asymmetrische Hypandrien.

Das Hypandrium von *Microphorus sycophantor* MELAND. ist nur proximal in der bekannten Weise schalenförmig gestaltet. Der größte Teil seiner Länge wird durch einen ventral in der Medianen gelegenen unpaaren Fortsatz gebildet, der in fester chitiner Verbindung mit dem Basalteil steht. Dorsal ist noch eine sklerotisierte seitliche Bedeckung des Aëdoeagus vorhanden, die keine besondere morphologische Bedeutung besitzt. Mit dem Basalteil steht dieser Anhang nur dorsal in fester chitiner Verbindung, im übrigen ist die Verbindung häutig (Fig. 14C). Es treten am Hypandrium geringe Asymmetrien auf, die wohl, wie schon an anderen Beispielen gezeigt wurde, auch hier auf eine Drehung des Hypopygiums zurückgeführt werden können. Sie ist bei der genannten Art in ähnlicher Weise zu beobachten, wie bei *Microphorus anomalus* MEIG.

Besonders auffällige Reduktionen des Hypandriums treten, wie schon kurz angedeutet, vor allem bei den Gattungen *Empis*, *Rhamphomyia* und *Brachystoma* auf. Bei der zuletzt genannten — ähnliches gilt für viele *Empis*- und *Rhamphomyia*-Arten — läuft das Hypandrium nur als schmaler chitiner Streifen ventral um den Aëdoeagus (Fig. 14A). Dorsal geht er in ein wenig sklerotisiertes lappiges Gebilde über, das paarig vorhanden ist und eine häutige Verbindung zur Aëdoeagusbasis und zur Basis der Cerci eingeht. Der ventral unter dem Aëdoeagus sich befindende Teil des Hypandriums ähnelt bei verschiedenen *Empis*-Arten dem soeben dargestellten, doch fehlt weitgehend das bei *Brachystoma* auftretende lappig-häutige Gebilde, das dem Hypandrium über dem Aëdoeagus anhängt.

Die Reduktion des Hypandriums schreitet bei *Rhamphomyia dentata* OLDBG. und *Rh. plumifera* ZETT. soweit fort, daß von diesem kaum noch etwas oder gar nichts mehr zu sehen ist (Fig. 32A—B hy). Somit führt die Reduktion zu einem völligen Verschwinden des Hypandriums.

3. Hypandrien, deren Seitenränder dorsal miteinander verschmolzen sind.

Zuerst soll das Hypandrium von *Hemerodromia oratoria* FALL. betrachtet werden (Fig. 14D). Es bildet basal eine breite Röhre, die auf der morphologischen Dorsalseite völlig geschlossen ist. Der distale Teil des Hypandriums verjüngt sich stark und ist um 90° aufgebogen. Dieser sich verjüngende Teil ist median ventral sowohl als auch dorsal gespalten und flankiert zu beiden Seiten den Aëdoeagus.

Einer weit stärkeren Verschmelzung unterworfen sind die Hypandrien der *Chelifera*-Arten (Fig. 14B). Hier besitzt das Hypandrium, mit Ausnahme der Öffnung zum achten Segment, nur noch eine kleine Öffnung, die Durchtrittsstelle des Aëdoeagus durch das Hypandrium, die sich dorsal ungefähr in dessen Mitte befindet. Den Rand dieser Öffnung bilden dorsal ausgezogene Zipfel des Hypandriums, die sich dem Aëdoeagus anlegen. Distal ist das Hypandrium völlig geschlossen. Dorsal sind craniad weisend

ein Paar Apodeme mit dem Hypandrium verwachsen (Fig. 14B ap), eine Bildung, die sonst nirgends in der Art bei den untersuchten Formen gefunden wurde.

Die Arten der Clinoceratinen besitzen im allgemeinen nur Hypandrien vom soeben besprochenen Typus. Allein abweichend von den untersuchten Formen der genannten Unterfamilie verhält sich die Gattung *Synamphotera* und erinnert damit an *Hemerodromia oratoria* FALL. Das Hypandrium von *Synamphotera pallida* LW. (Fig. 15A) ist basal röhrig ausgebildet. Der di-

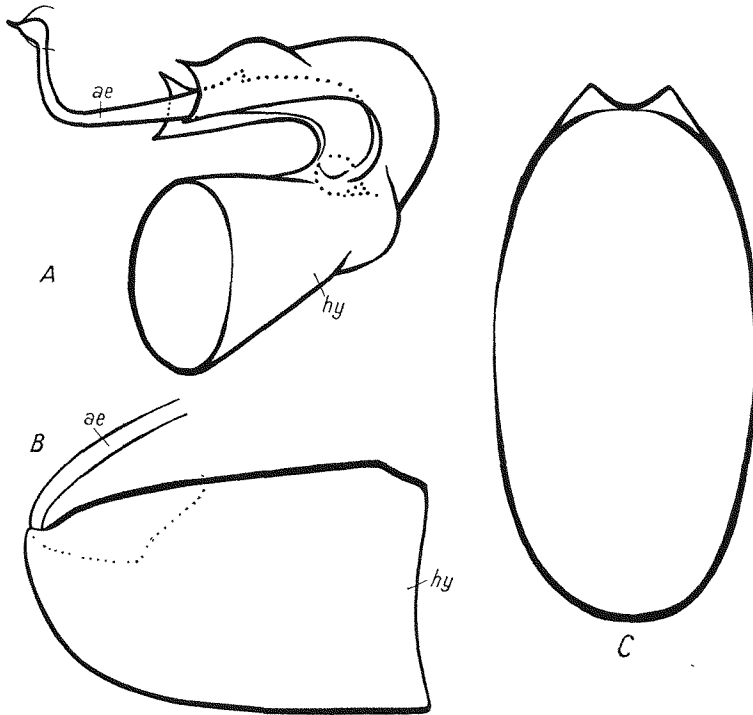


Fig. 15. Hypandrium, lateral, von *Synamphotera pallida* LW. (A), *Wiedemannia lota* HOL. (B), ventral, von *Heleodromia immaculata* HOL. (C)

stale Teil ist um 180° aufgebogen, so daß ähnlich wie bei *Hilara*, das Ende des Hypandriums craniad weist. An der Stelle, wo die Aufbiegung einsetzt, beginnt sich das Hypandrium median ventral und dorsal zu spalten. Es kommt wieder zu einer dem Aedoeagus paarig flankierenden Bildung, wie bei *Hemerodromia oratoria* FALL. (Fig. 14D).

Die Durchtrittsstelle des Aedoeagus durch das Hypandrium besteht bei den Gattungen *Dolichocephala*, *Clinocera*, *Wiedemannia* nur aus einer kleinen Öffnung. Sie befindet sich bei allen drei Gattungen dorsal im distalen Bereich des Hypandriums (Fig. 15B, 39). Je nach dem Umfange des Aedoeagus ist die Durchtrittsöffnung verschieden groß.

Man kann sich wohl diese Ausbildungsform des Hypandriums so entstanden denken, daß die aufgebogenen Seitenränder durch betontes Wachstum dorsal einander immer näher rückten, bis es schließlich zu einer Verschmelzung beider kam und somit die Form resultierte, wie sie bei den Gattungen *Chelifera*, *Dolichocephala*, *Clinocera* und *Wiedemannia* vorliegt.

4. Hypandrien, die sich durch besondere Größe auszeichnen

Bei *Chelipoda melanocephala* FABR. nimmt das Hypandrium den überaus größten Teil des Hypopygiums ein. Es ist, wie von *Hilara* her bekannt, um ungefähr 180° in der Medianen aufgebogen und geht proximal an verschiedenen Stellen in häutige Teilbezirke über, besonders in dem Teil, der an den ebenfalls häutigen Bereich des achten Tergits grenzt. Eine Öffnung zeigt das Hypandrium lediglich distal, wo der Aedoeagus und ein Paar Parameren über das Hypopygium hinausragen (Fig. 38).

Abschließend sei noch auf die Hypandrien zweier *Heleodromia*-Arten hingewiesen, die wie diejenigen der *Chelipoda*-Arten den größten Teil des Hypopygiums ausmachen. Das Hypopygium von *Heleodromia immaculata* HOL. ist, wie noch gezeigt wird, bohnenförmig gestaltet (Fig. 41). Es wird mit Ausnahme eines kleinen dorsalen Bereiches vom Hypandrium gebildet. Ein wenig anders liegen die Verhältnisse bei *Heleodromia pectinulata* STROBL (Fig. 40). Das Hypandrium ist hier walnußschalenartig gebaut, also dorsal offen. Median ventral ist es nur gering sklerotisiert. Eine ausführlichere Darstellung findet sich weiter unten (Vgl. S. 523).

Epandrium

Der mannigfachen Gestalt der Hypandrien steht eine verhältnismäßig einheitliche Ausbildungsform des Epandriums gegenüber, das, mit Ausnahme weniger Formen, ohne große Schwierigkeit bei allen Unterfamilien auf eine gemeinsame Form zurückgeführt werden kann. Abweichend sind in erster Linie solche Epandrien, bei denen durch Lageverschiebungen des gesamten Hypopygiums Asymmetrien auftreten, was als besonders auffällig bereits für Hybotinen, Ocydromiinen und Tachydromiinen angegeben wurde.

In der einfachsten Ausbildung hat das Epandrium die Form, wie sie aus Figur 17A zu ersehen ist. Es besteht aus zwei Lappen, die dorsal in der Medianen breit und tief voneinander getrennt, basal jedoch deutlich miteinander verbunden sind. Auf beiden Seiten des Hypopygiums greift das Epandrium gewöhnlich auf die Ventralseite über und bildet somit den größten Teil des Hypopygiums, so bei *Anthepiscopus*, *Gloma*, *Microphorus*, *Oreogeton*. Für Hybotinen, Ocydromiinen und Tachydromiinen gilt das allgemeine (Fig. 42).

Zu denjenigen Formen, deren Epandrium dieser oben geschilderten einfachen, wahrscheinlich verhältnismäßig ursprünglichen Gestaltung entspricht, gehören z. B. die Gattungen *Parahybos*, *Syneches*, *Bicellaria* (Fig. 17A). Bei *Bicellaria sulcata* ZETT. ist die dorsale Einbuchtung weit

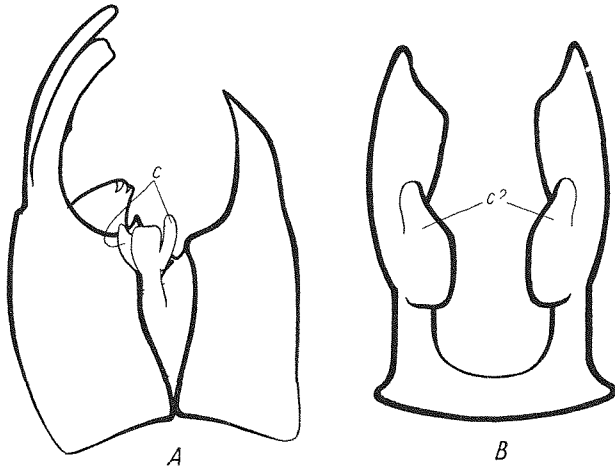


Fig 16 Epandrium, dorsal, von *Euhybos triplex* WELK (A), *Hilaria quadrifaria* STROBL (B)

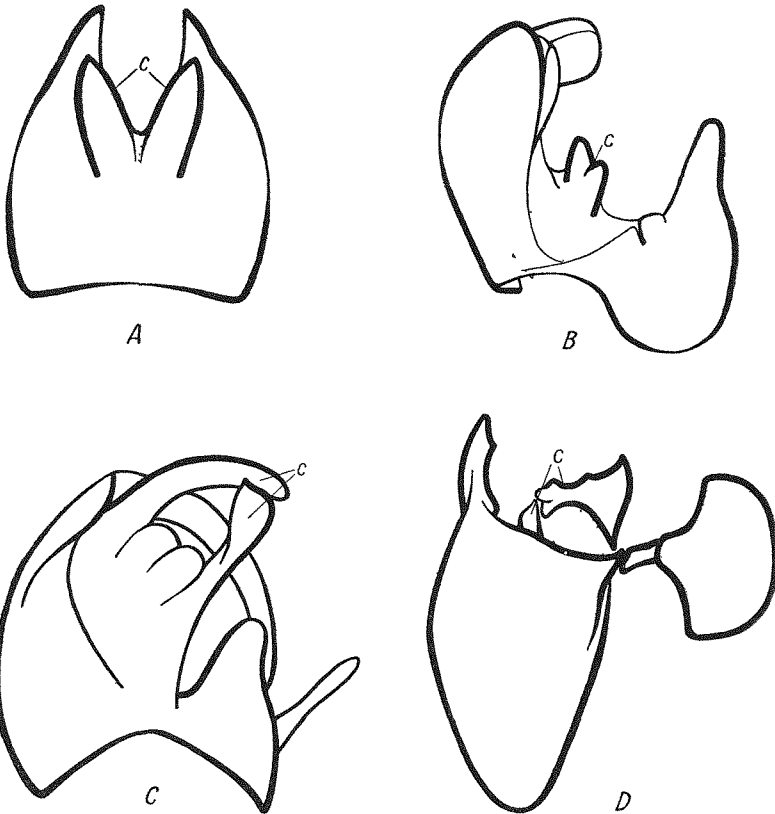


Fig 17 Epandrium, dorsal, von *Bicellaria sulcata* ZETT (A), *Tachydromia calcanea* MEIG (B), *Tachypeza fuscipennis* FALL (C), *Drapetus ephippiata* WALK (D)

weniger tief als bei den meisten anderen untersuchten Arten. Offenbar zeigen solche Formen bezüglich der Ausbildung des Epandriums einen verhältnismaßig ursprünglichen Zustand, solche mit sehr tief gespaltenem Epandrium, wie *Eukhybos* und *Tachydromia* hingegen verhalten sich ausgesprochen apomorph. In der konkaven Ausbuchtung, in der sich die Analöffnung befindet und die Cerci über das Hypopygium hinaustreten, ist das Epandrium sehr oft häutig ausgebildet (Fig. 23B).

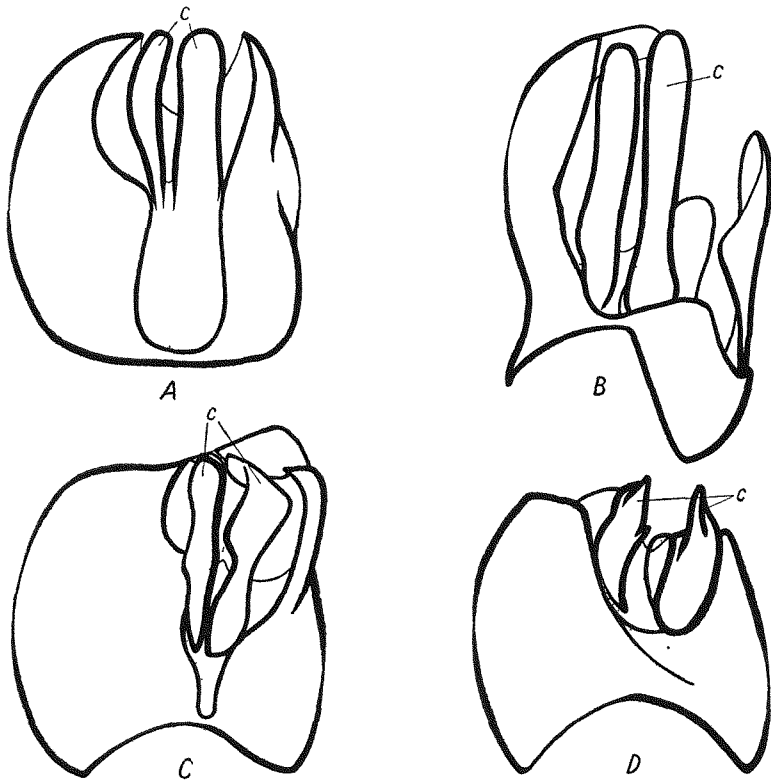


Fig. 18. Epandrium, dorsal, von *Platypalpus exigua* MEIG. (A), *Tachydromia arrogans* L. (B), *Platypalpus ciliaris* FALL. (C), *Platypalpus nigricoxa* MIK (D)

Bei *Oreogeton* findet sich an den dorsalen Randern des Epandriums auf jeder Seite ein kleiner Fortsatz (Fig. 20), der fest chitinig mit dem Epandrium verbunden ist und vielleicht mit den Surstyli der Clinoceratinen homologisiert werden kann, was jedoch nicht eindeutig ist.

Betrachten wir die Epandrien einiger Arten der Gattungen *Eukhybos*, *Syndyas*, *Hybos*, so ist als auffälliges Merkmal die asymmetrische Ausbildung zu erwähnen. Bei *Eukhybos* (Fig. 16A) läßt sich deutlich eine bevorzugte Ausgestaltung der rechten Seite — im Bilde der linken — erkennen, eine Tatsache, auf die bereits in anderem Zusammenhange hingewiesen wurde.

Besonders stark ist die Asymmetrie der Ependrien bei den Tachydromiinen ausgeprägt. Auch hier zeigt sich wieder, daß die rechte Seite in der Ausbildung bevorzugt ist. Das kann soweit gehen, daß allein der rechtsseitige Teil des Ependriums einigermaßen normal ausgebildet wird, während der links gelegene sehr stark reduziert ist, auch in keiner festen Verbindung mehr zum rechten Anteil steht, wie bei *Tachydromia calcanea* MEIG. und *Drapetis ephippiata* WALK. (Fig. 17B, 17D).

Oft trägt der rechts gelegene Lappen des Ependriums an seinem Distalteil noch einen Fortsatz, der links nicht vorhanden ist, so bei *Tachydromia calcanea* MEIG. (Fig. 17B), *Platypalpus ciliaris* FALL. (Fig. 18C), *Oropezella sphenoptera* LW.

Weichen die Hypopygien im Bezuge auf ihr gesamtes Aussehen von ursprünglichen Formen ab, so erfahren auch die zu ihnen gehörenden Ependrien in ihrer Ausgestaltung und Lage verschiedenartige Änderungen.

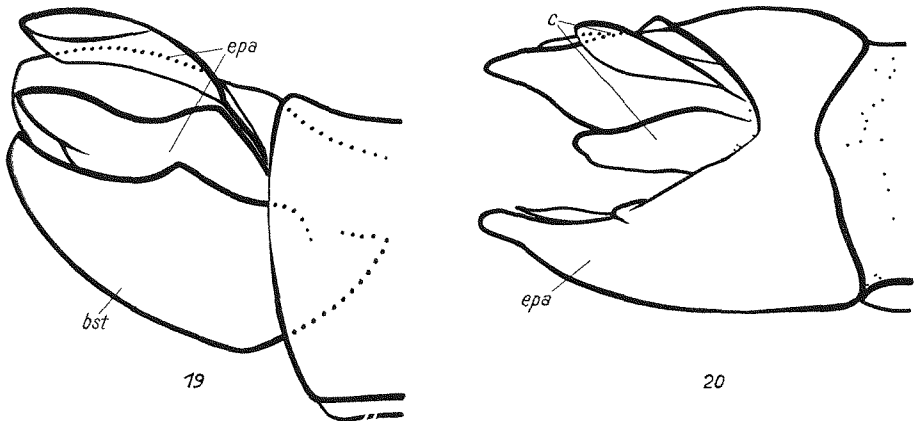


Fig. 19. *Rhamphomyia aterima* FREY, hyp lateral — Fig. 20. *Oreogeton basalis* LW., hyp lateral

Bei den *Glinocera*- und *Wiedemannia*-Arten z.B. greift das Ependrium nicht über das Hypandrium hinweg, sondern liegt darüber (Fig. 39). Die Ventralränder des Ependriums sind in dem Falle regelmäßig aufeinander zugebogen. Sie stehen oft durch ein zwischen ihnen gelegenes medianes Sklerit miteinander in Verbindung. Eine solche, meist langgestreckte und stark sklerotisierte Bildung, die mit den Ventralkanten des Ependriums häutig verbunden ist, tritt in dieser prägnanten Form vor allem bei den *Clinocerat*en auf (Fig. 34, v), führt von der Aedoeagusbasis bis zur Cercibasis und schließt sich an beide häutig an.

Betrachtet man die morphologische Dorsalseite eines Ependriums einer der *Glinocera*-Arten, so läßt sich keine grundlegende Änderung zu einer der bereits betrachteten Formen finden. Es ist allerdings für die Ependrien der *Glinocera*-Arten und verwandter Formen eine dorsale Ausbuchtung

regelmäßig mit einem hautigen Verschuß verbunden (Fig. 21 B). Bei einigen Arten z. B. *Clinocera inermis* Lw., *Cl. tibiella* Mlk., *Cl. nigra* Meig., finden sich vom distalen Teil des Epandriums ausgehend ein Paar chitinige Fortsätze, die in mehr oder weniger fester sklerotisierter Verbindung zum Epandrium stehen und ohne weiteres der CRAMPTONSchen Definition der Surstyli „secondary lobate differentiations of epandrium“ genügen und somit als solche angesehen werden können, was noch durch ihre caudale Lage den Cerci gegenüber gestützt wird (Fig. 21 A, 39).

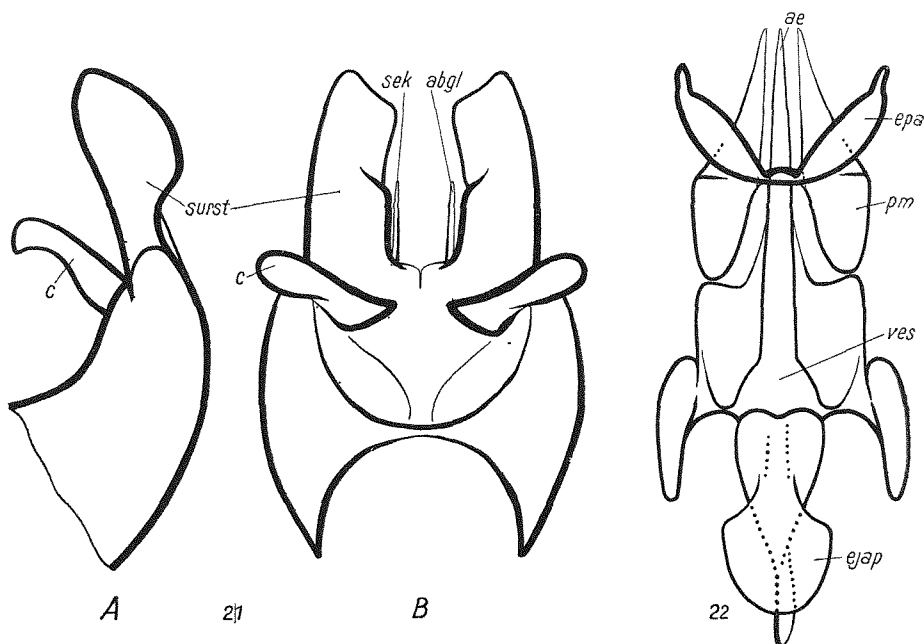


Fig. 21. Epandrium von *Clinocera inermis* Lw., lateral (A), dorsal (B) — Fig. 22. Epandrium und Aedoeagus von *Chelipoda vocatoria* FALL., dorsal

Eine weitere sekundäre Bildung des Epandriums zeigt *Clinocera inermis* Lw. in Form dünner plattenformiger Gebilde (Fig. 21 B sek abgl), die wohl eine Sonderbildung des Epandriums darstellen. Sie können oft an verschiedenen Stellen auftreten.

Bei einer Dorsalansicht des Epandriums von *Chelifera melanocephala* HALIDAY (Fig. 34A) erkennt man eine deutliche Trennung der beiden Epandriumhälften. Nur an der Basis sind sie häutig miteinander verbunden. Diese Ausbildungsform des Epandriums ist vor allem bei den Hemerodrominen verbreitet und kann als abgeleitet gelten, da, besonders bei Hybotinen, Ocydrominen und Tachydrominen gezeigt wird, daß die Tendenz zu einer Trennung der beiden Epandriumhälften immer im Zusammenhang mit anderen apomorphen Eigenschaften des Epandriums, z. B. Asymme-

trien, auftritt. So muß auch für die Hemerodromiinen angenommen werden, daß die völlige Durchtrennung der beiden Epandriumhälften keinem ursprünglichen Zustande entspricht, wenn andererseits auch noch Gonopoden auftreten, die ein ursprüngliches Merkmal darstellen.

Als weitere apomorphe Eigenschaft des Epandriums kann eine Spaltung gelten, die bei manchen Arten jede der beiden Teilhälften des Epandriums distal erfährt. Noch nichts davon zu erkennen ist bei *Chelifera precatoria* FALL. Eine deutliche Spaltung zeigt *Ch. melanocephala* HAL. (Fig. 34 A—B), besonders stark ausgeprägt ist sie bei *Hemerodromia raptoria* MEIG. (Fig. 32 D, epa).

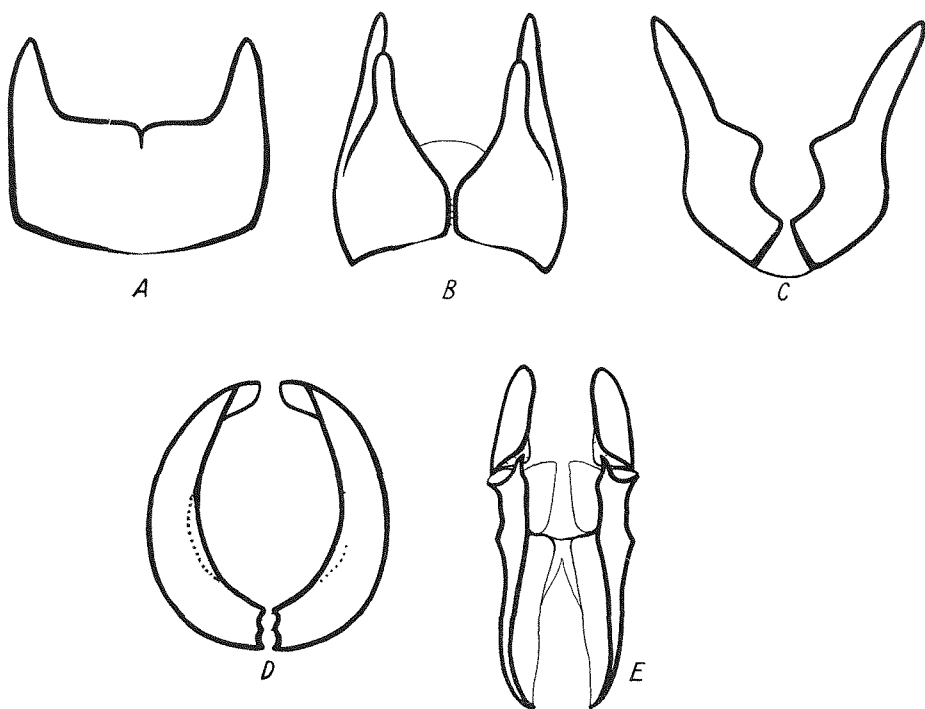


Fig. 23. Epandrium, dorsal, von *Empis simplicipes* LW. (A), *Empis ciliata* FABR. (B), *Rhamphomyia heterochroma* BEZZI (C), *Empis plumipes* ZETT. (D), *Rhamphomyia nodipes* FALL. (E)

Im Gegensatz zu den eingangs besprochenen Epandrien der Gattungen *Parahybos*, *Bicellaria*, *Oreogeton* usw. sind auch die Epandrien der Gattungen *Empis* und *Rhamphomyia* recht apomorph, was schon einmal angedeutet wurde. Dorsal sind beide Epandriumhälften oft völlig durchteilt, wie bei *Chelifera melanocephala*, manchmal stark reduziert oder lappig geformt.

Einen verhältnismäßig ursprünglichen Eindruck macht das Epandrium von *Empis simplicipes* Lw. (Fig. 23 A), obwohl es in seinen Lateralbereichen

einer Reduktion unterworfen ist. Dorsal in der Medianen ist es jedoch nicht durchteilt, zeigt aber schon distal eine Einkerbung. Die meisten anderen untersuchten *Empis*- und *Rhamphomyia*-Arten besitzen zwei vollständig getrennte Epandriumhälften, die nur an der Basis hautig miteinander verbunden bleiben. Die ventralen Ränder sind oft zur Medianen hin eingekrümmt.

Als besonders apomorph kann eine Form des Epandriums bezeichnet werden, wie sie bei *Rhamphomyia nodipes* FALL. vorliegt. Das Epandrium zerfällt in mehrere Teile, die nur hautig zusammenhängen. Die beiden langen craniad weisenden Fortsätze (Fig. 23E) reichen bis zum siebenten Abdominalsegment. Das mehrfache Auftreten hautiger Anteile im Epandriumbereich scheint u. a. zu den apomorphen Eigenschaften der Epandrien bei den Gattungen *Empis* und *Rhamphomyia* zu zählen. Bei mehreren der untersuchten Arten ist dieses Merkmal zu finden.

Eine starke Reduktion hat das Epandrium von *Empis plumipes* ZETT. im Verhältnis zu den übrigen Teilen des Hypopygiums erfahren (Fig. 23D).

Alle bisher aufgezeigten Epandrien lassen sich mit geringen Einschränkungen auf eine Grundform zurückführen, wie sie beispielsweise bei *Parahybos* oder *Bicellaria* vorliegt. Es sollen jetzt die wenigen Ausnahmen betrachtet werden, bei denen das anders ist.

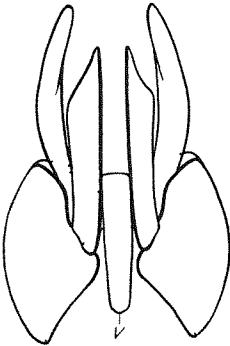


Fig. 24 Epandrium, ventral, von *Clinocera tibiella* MEX

Vielleicht kann man das Epandrium von *Chelipoda vocatoria* FALL. noch am ehesten seiner Form nach an die bei den genannten Gattungen u. a. auftretende Grundform anschließen. Bemerkenswert jedoch ist die starke Reduktion des Epandriums im Vergleich zum Hypandrium, dem ersteres quasi nur als Anhangsel aufsitzt (Fig. 22). Von der Dorsalseite gesehen zeigt das Epandrium eine tiefe mediane Spaltung und eine deutliche basale Verbindung der beiden Spalthalften.

Das Epandrium der *Hilara*-Arten gleicht einer U-förmig gebogenen Spange, die den übrigen Teilen des Hypopygiums hautig aufliegt (Fig. 16B). Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Heleodromia immaculata* HOL. Auch hier bildet das Epandrium einen sehr kleinen Anteil des Hypopygiums und liegt dem großen bohnenförmigen Hypandrium deckelartig auf, nicht in Form einer Spange, sondern oval plattenförmig und läuft distal in kleine Haken aus (Fig. 41).

Ganzlich anders ist das Epandrium von *Heleodromia pectinulata* STROBL gebaut, das an Größe dem Hypandrium gleicht, in der Mitte tief gespalten ist und einen später noch näher zu betrachtenden unpaaren Fortsatz trägt, der bis zum Rande des Hypopygiums reicht (Fig. 40).

Der Aedoeagus und seine Anhangsgebilde

Der Aedoeagus besitzt eine schlauchförmige Gestalt von unterschiedlicher Länge und ist mitunter stark gebogen. An seiner Basis ist er bisweilen blasig angeschwollen und reicht bei manchen Formen mittels dieser Anschwellung bis in das achte oder siebente Abdominalsegment. Als Anhänge kommen Apodeme verschiedener Größe und Form vor, die fast durchweg an der Aedoeagusbasis ansetzen; außerdem Parameren, deren Auftreten allerdings auf folgende der untersuchten Gattungen beschränkt ist: *Syneches*, *Parahybos*, *Hybos* ?, *Chelipoda*, *Microphorus*, *Bicellaria*, *Trichina* und *Oedalea*. Auch die Parameren gehen im allgemeinen ähnlich wie die Apodeme von der Aedoeagusbasis aus, nur erstrecken sich jene im Gegensatz zu diesen in distaler Richtung und umgeben den Aedoeagus scheidenartig.

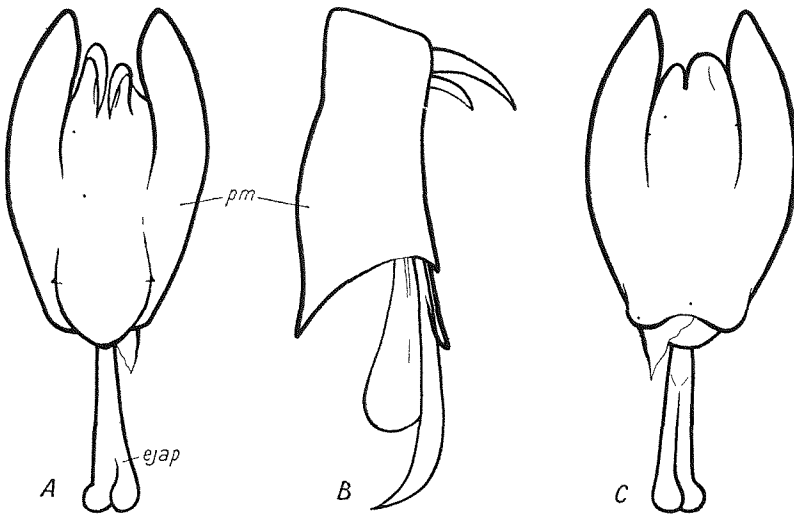


Fig. 25. Aedoeagus von *Bicellaria spuria* FALL., dorsal (A), lateral (B), ventral (C)

Der Aedoeagus von *Syneches muscarius* FABR. ist kurz und gedrunken ragt nicht über das Hypopygium hinaus. Seine endständige Öffnung liegt auf der Dorsalseite, ist recht groß und von chitinen Haken umgeben. Seitlich ist der Aedoeagus von zwei mächtigen Parameren eingehüllt, die an der wenig auffälligen Aedoeagusbasis ansetzen. Ein horizontal angelegtes Apodem zieht breitflächig proximad und ist mit den Parameren verbunden. Senkrecht zu ihm steht noch ein kleines median gelegenes Apodem (Fig. 26 A u. B). Eine ähnliche Gestalt, wie eben dargestellt, besitzt der Aedoeagus von *Bicellaria spuria* FALL. Auch hier ist er kurz und gedrunken, seine Endöffnung ist aber im Gegensatz zu der von *Syneches* recht klein und liegt nicht ganz symmetrisch zwischen zwei dorsal gekrümmten Haken des Aedoeagus, die unterschiedlich groß sind. Der Aedoeagus wird wieder seitlich

von zwei großen flächigen Parameren umgeben, die ventral miteinander verwachsen sind (Fig. 25). Das Apodem ejap ist geteilt und ein wenig asymmetrisch. Bei *Bicellaria nigra* MACQ. ist der Aedoeagus verlängert, schaut aber nicht über das Hypopygium hinaus, sondern ist zur Ventralen hin eingeklappt.

Der Aedoeagus von *Chelipoda vocatoria* FALL. trägt an seiner Basis eine deutliche Vesica und verjüngt sich zur Endöffnung hin. Die Öffnung liegt, oval geformt, auf der Dorsalseite des Aedoeagus. Seitlich wird er wiederum durch scheidenartige Parameren flankiert, die basal an der Vesica ansetzen. Kurz hinter dieser Ansatzstelle bilden sie eine brückenartige Verbindung über dem Aedoeagus (Fig. 26D), weiter caudal eine breite häutige Verbindung unter dem Aedoeagus und laufen von hier in die scheidenartigen Fortsätze aus, die den Aedoeagus umgeben. An Apodemen ist einmal ein großes schaufelförmiges Paar vorhanden (Fig. 26Cap), zu dem sich noch ein median gelegenes (Fig. 26D ejap) mit zwei kleinen seitlichen Flügeln gesellt.

Unklar liegen die Verhältnisse bezüglich des Vorhandenseins von Parameren bei der Gattung *Hybos*, wie z. B. *H. grossipes* L. zeigt. Der Aedoeagus selbst ist denkbar einfach gebaut (Fig. 28). Er ist birnenförmig, nicht ganz symmetrisch, läuft distal in mehrere Haken aus und ist basal zu einer Vesica erweitert, an der ein bandförmiges Apodem ansetzt, das craniad bis zum siebenten Segment reicht. Der Aedoeagus ist mit dem Hypandrium häutig verbunden. Zwischen Hypandrium und Aedoeagus befinden sich in Höhe der brückenartigen Verbindung, die das Hypandrium über dem Aedoeagus herstellt, drei Sklerite, die untereinander häutig bis fest, auch mit dem Aedoeagus einerseits und andererseits mit dem Hypandrium verbunden sind (Fig. 28sk). Sklerit 1 (Fig. 28, 1) überdeckt den Aedoeagus linksseitig, Sklerit 2 (Fig. 28, 2) zieht von rechts unter dem Aedoeagus entlang und verbindet sich häutig mit dem Sklerit 3 (Fig. 28, 3), das links um den Aedoeagus herumzieht und vom Sklerit 1 seinen Ausgang nimmt. Alle drei Sklerite sind asymmetrisch, was bei der Betrachtung des Gesamtbaues des Hypopygiums nicht verwundert. Die rechtsseitig gelegene Platte ist interessanterweise die größte von allen dreien! (Vergl. über Asymmetrien, S. 504, S. 526).

Es taucht die Frage auf, ob es sich bei dieser Bildung um ein Reduktionsprodukt von Parameren handelt oder um eine Bildung, die in keinem Zusammenhang mit dem Aedoeagus steht. Eine ähnliche Fragestellung ergibt sich bei *Oreogeton basalis* Lw. Hierauf kann keine befriedigende Antwort gegeben werden. Die Form des Aedoeagus, wie sie in Figur 28 für *Hybos grossipes* L. angegeben ist, findet sich allgemein bei vielen Hybotinen, Empidinen, Ocydromiinen und Tachydromiinen. Bei asymmetrischen Formen (Ocydromiinen und Tachydromiinen), ist der Aedoeagus in das schraubig gedrehte Hypandrium hineingewunden, so daß er mit diesem oft eine Einheit bildet. Man vergleiche hierzu Figur 10 A—B. Bei diesen beiden *Platypal-*

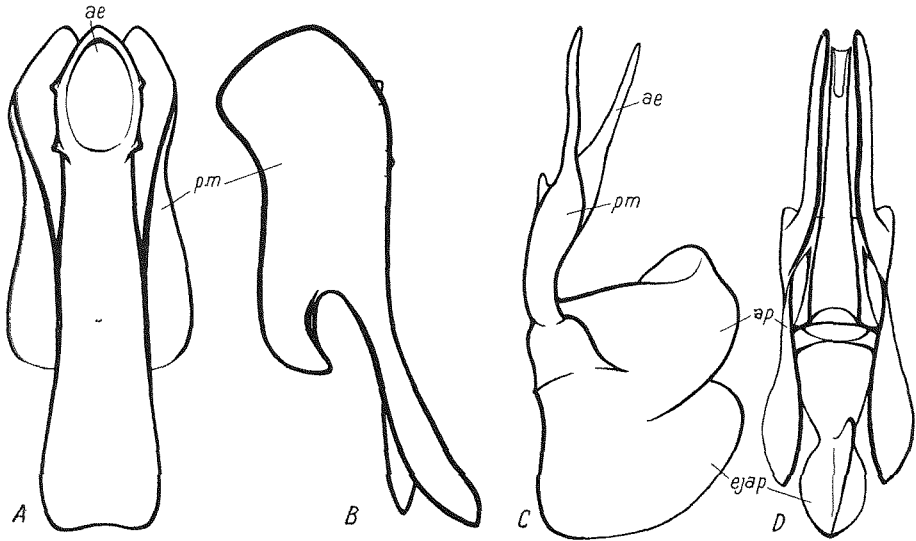


Fig. 26. Aedoeagus von *Syneches muscarius* FABR., dorsal (A), lateral (B), von *Chelipoda vocatoria* FALL., lateral (C), dorsal (D)

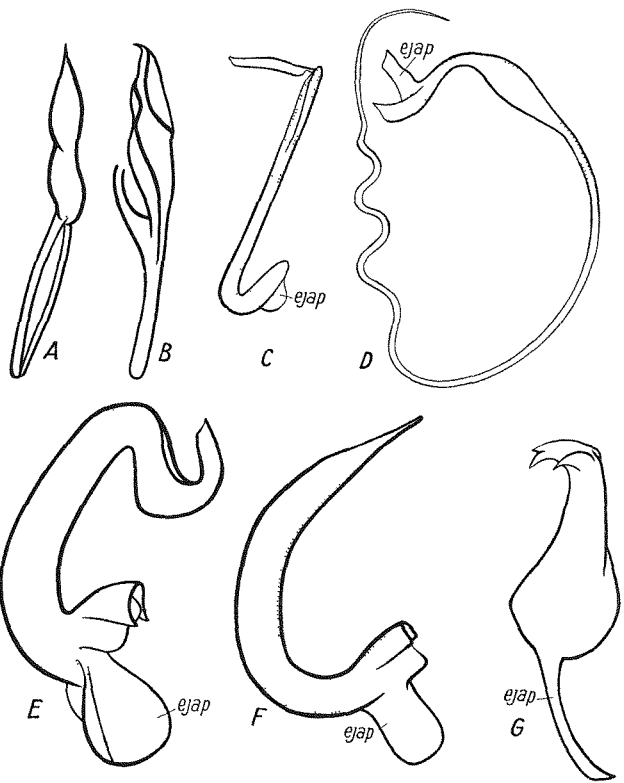


Fig 27. Aedoeagus von *Platypalpus nigrutarsis* FALL. (A), *Symballophthalmus dissimilis* FALL. (B), *Clinocera tibiella* MIK (C), *Rhamphomyia plumifera* ZETT. (D), *Empis nigrutarsis* MEIG. (E), *Rhamphomyia heterochroma* BEZZI (F), *Hybos grossipes* L (G)

pus-Arten ist der Aedoeagus distal fest mit dem Hypandrium verbunden, und deutlich erkennbar ist bei einer Dorsalansicht des Hypandriums mit eingeschlossenem Aedoeagus nur die Aedoeagusbasis mitsamt der von dieser ausgehenden Apodome (Fig. 10A). Der Aedoeagus der Ocydromiinen und Tachydromiinen ist meist reduziert, eine deutliche Vesica ist nirgends zu erkennen (Fig. 27 A—B).

Eine Besonderheit im Bau der Apodome zeigt *Microphorus anomalus* MEIG. Von der Aedoeagusbasis, die ein wenig vesica-artig angeschwollen ist, entspringen ventral in der Medianen zwei Apodome, von denen eines, wie bekannt, in cranialer Richtung zieht, das andere jedoch caudal bis auf die Höhe des Aedoeagusendes (Fig. 33).

Merkwürdig langgestreckte Aedoeagusformen zeigen die Gattungen *Empis* und *Rhamphomyia*, aber auch *Iteaphila*. Von einer zur Vesica an-

geschwollenen Aedoeagusbasis geht in cranialer Richtung ein wenig auffälliges Apodem aus, das bisweilen fehlt. In caudaler Richtung zieht dann ein langer, dünner Aedoeagus, der meist noch innen eine Membranauskleidung des Hohlraumes erkennen läßt. Der dünne Aedoeagusschlauch ist mehrfach gebogen und gewunden (Fig. 27 D, 32A—B). Aber auch kürzere Aedoeagusformen treten auf, die dann stärker im Durchmesser sind und immer ein deutliches Apodem besitzen (Fig. 27 E—F).

Trichterförmige Apodome kommen bei *Chelifera* und *Hemerodromia* vor. Im übrigen ist hier keine deutliche Vesica ausgebildet und der Aedoeagus ist verhältnismäßig kurz. Er erhebt sich gar nicht oder nur wenig über das Hypopygium. Eine recht einheitliche

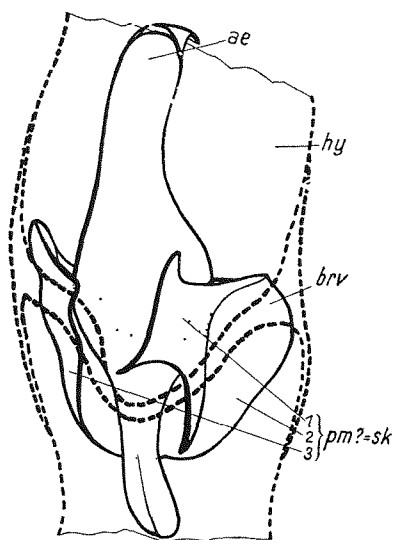


Fig. 28. Aedoeagus von *Hybos grossipes* L., dorsal

Aedoeagusform besitzen die Clinoceratinen, die sich ja auch im Gesamthabitus mit geringen Ausnahmen recht stenomorph verhalten. Eine Vesica ist wenig auffällig, ein Apodem in den meisten Fällen vorhanden, aber sehr klein. Nach dem Durchtritt durch die Hypandriumöffnung biegt der Aedoeagus in cranialer Richtung um, wie Figur 36A zeigt. Eine starre Verbindung zum Hypandrium besteht nicht. Der distale Teil des Aedoeagus ist oft häutig ausgebildet (Fig. 27C) und kann gegen den übrigen Teil bewegt werden. Bei manchen Arten ist der Aedoeagus kurz vor dem Ende blasig angeschwollen, dann läuft er in eine dünne Spitze aus.

Cerci

Auf Grund der Lage — seitlich neben der Analöffnung — werden diese sich dort befindenden Strukturen (Fig. 17 A) als Cerci angesprochen. Homologe Bildungen gibt es in allen Unterfamilien, eine Ausnahme machen die Hemerodromiinen. Die Cerci, die im typischen Falle beborstet sind, können, wie die anderen Teile des Hypopygiums, sklerotisiert sein, so z. B. bei *Parahybos* (Figur 42) oder aber sind nur häutig, was allgemein für Hybotinen zutrifft. Mit einer Drehung und damit verbundenen asymmetrischen Gestalt des Hypopygiums können auch die Cerci asymmetrisch geformt oder gar miteinander verschmolzen sein.

In der Unterfamilie der *Empidinae* treten innerhalb der Reihe der untersuchten Arten Cerci nur bei denjenigen Formen deutlich in Erscheinung,

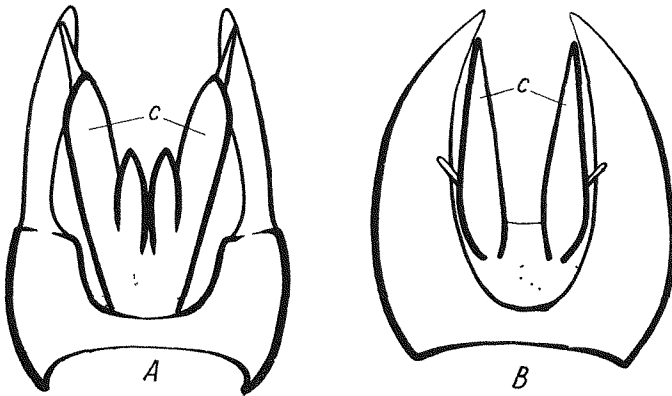


Fig. 29. Epandrium, dorsal, von *Gloma fuscipennis* MEIG. (A), *Anthepiscopus oedalinus* ZETT. (B)

die keine Gonopoden besitzen und sich in der Gestaltung des Hypopygiums dem oben beschriebenen Typ von *Rhagas unica* WALK. nähern. Die Cerci sind verhältnismäßig groß und deutlich sklerotisiert (Fig. 20).

Abweichend verhalten sich die Cerci der Gattung *Gloma*. Aus dem häutigen Basalfeld des Epandriums gehen ein Paar Cerci hervor, von denen sich jeder Cercus nochmals in einen kürzeren und einen längeren Fortsatz teilt. Der letztere besitzt darüber hinaus noch eine deutlich abgesetzte Spitze (Fig. 29 A).

Interessante Verhältnisse liegen bei der Gattung *Hilara* vor. Das Epandrium (Fig. 16 B) zeigt am inneren Rande auf jeder Seite eine wulstförmige Erhebung, die mit dem Epandriumrand fest verschmolzen ist. Bei der Betrachtung der Epandrien verwandter Gattungen ergibt sich, daß bei *Trichohilara metapleurialis* COLLIN offenbar echte Cerci vorhanden sind, was aus einer Abbildung COLLINS (1933) hervorgeht (Fig. 30 A). Bei einer anderen verwandten Form, *Hilara armata* COLLIN (Fig. 30 B), ist die Cercinatur der offensichtlich homologen Bildung in Figur 30 A noch deutlich zu erkennen, sie scheint aber schon, wie der Figur 30 B zu entnehmen ist, eine festere

Verbindung mit dem Epandrium eingegangen zu sein, als die Cerci von *Trichohilara metapleurialis*. Einen noch stärker abgeleiteten Fall zeigt *Atrichopleura citima* COLLIN (Fig. 30C), woran sich betreffs der Cerciableitung

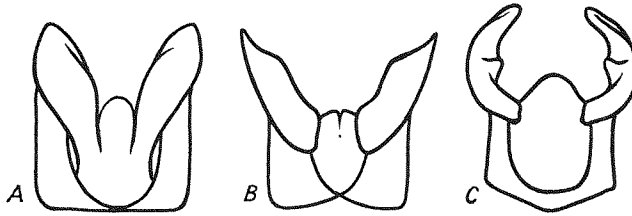


Fig. 30. *Trichohilara metapleurialis* COLLIN (A), *Hilara armata* COLLIN (B), *Atrichopleura citima* COLLIN (C), „Hypopygial structures“ nach COLLIN

Hilara quadrifaria STROBL. (Fig. 16B) anschließen läßt. Es liegt offenbar eine starke apomorphe Bildung vor, bedingt durch Reduktion und Verschmelzung der Cerci mit dem Epandrium.

Die Cerci der Clinoceratinen gleichen in vielem denen der Gattung *Bicelaria*. Mitunter werden sie jedoch stark vergrößert und lappig oder zerteilt ausgebildet (Fig. 31). Fast bis auf den Grund gespalten und somit zweiteilig ist jeder der beiden Cerci von *Clinocera varipennis* Nov. (Fig. 31G). Bei *Wiedemannia tricuspidata* BEZZI besteht jeder Cercus aus einer Grundplatte, von der drei Fortsätze ausgehen (Fig. 31H).

In der Figur 31 soll v jeweils den sklerotisierten Verbindungssteg von der Cerci-basis zur Aedoeagusbasis darstellen.

Bei *Parahybos* oder *Syneches* z. B. treten wohlausgebildete Cerci auf, stark reduziert sind sie bei den Arten der Gattungen *Euhybos* und *Hybos*

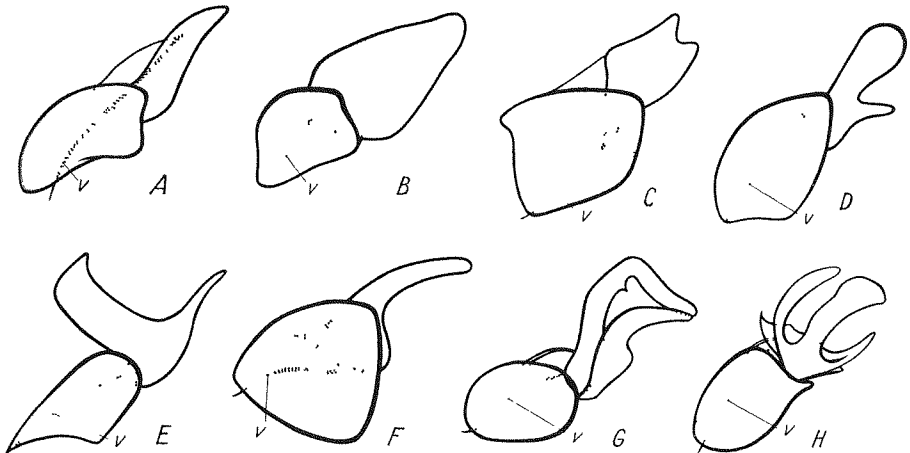


Fig. 31. Epandrium und Cerci, lateral, von *Clinocera tibiella* MIK (A), *Wiedemannia beckeri* MIK (B), *Wiedemannia czernyi* BEZZI (C), *Wiedemannia fallaciosa* LW. (D), *Wiedemannia aquilex* LW. (E), *Clinocera bipunctata* HAL. (F), *Clinocera varipennis* NOV. (G), *Wiedemannia tricuspidata* BEZZI (H)

(Fig. 16A). Es handelt sich in diesen Fällen immer nur um schwachhäutige Bildungen die zum Teil asymmetrisch sind.

Für die Ocydromiinen zeigt Figur 17A eine Form der Cerci am Beispiel von *Bicellaria*. Oft sind jedoch auch hier, ähnlich wie bei den Hybotinen, die Cerci stärker reduziert, bei *Oropezella* oder *Ocydromia* dünn, stabförmig und leicht asymmetrisch.

Bei den Tachydromiinen sind in Verbindung mit der Gesamtgestalt des Hypopygiums weitgehend asymmetrische Cerci anzutreffen. Figur 17 u. 18 zeigen von *Platypalpus exigua* MEIG. zu *Drapetis ephippiata* WALK. mehrere Übergangsformen, in denen die verschieden starke Asymmetrie der Cerci zum Ausdruck kommt.

Gonopoden

Die Gonopoden oder Basistyli, die, wie bereits erwähnt, nur bei den Unterfamilien der *Empidinae* und *Hemerodromiinae* auftreten, sind einfache plattenförmige Gebilde (Fig. 2). Bei den einzelnen Arten allerdings

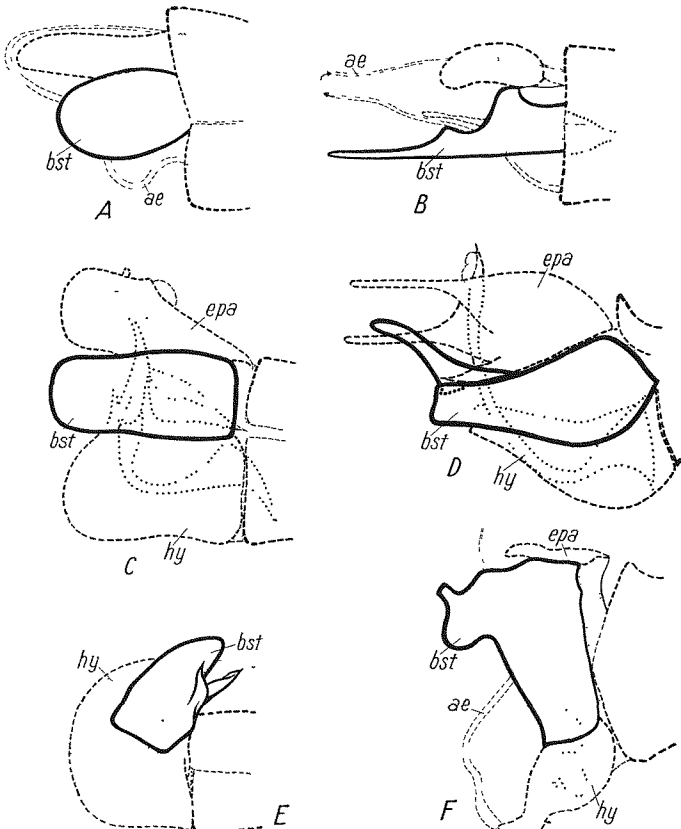


Fig. 32. Basistylus, lateral, von *Rhamphomyia plumifera* ZETT. (A), *Rhamphomyia dentata* OLDBG. (B), *Chelifera precatatoria* FALL. (C), *Hemerodromia raptor* MEIG. (D), *Hilara aeronetha* MIK (E), *Empis plumipes* ZETT. (F)

ergeben sich Formverschiedenheiten. So sind die Gonopoden von *Rhamphomyia dentata* OLDBG. sehr langgestreckt und dünn (Fig. 32 B), bei *Rh. plumifera* ZETT. eiförmig (Fig. 32 A). Von besonderer Gestalt sind die Gonopoden bei *Empis plumipes* ZETT. (Fig. 32 F). Sie übertreffen die anderen Teile des Hypopygiums bei weitem an Größe und sind stark gelappt.

Bei *Hemerodromia* können Abgliederungen an den Basistyli auftreten, die wohl sekundär entstanden sind (Fig. 32 D). Wie schon auf Seite 491 erwähnt, wurde das Auftreten von Dististyli nirgends beobachtet.

Hypopygien mit auffälligen morphologischen Besonderheiten

Es sollen im Anschluß an die vergleichend-morphologische Darstellung der einzelnen Bestandteile des Hypopygiums noch einige Hypopygien in ihrer Gesamtheit betrachtet werden, bei denen mitunter Deutungsschwierigkeiten auftreten, die sich nur auf Grund genauer morphologischer Vergleiche beseitigen lassen. Ferner sei darauf hingewiesen, daß eine eingehende Betrachtung apomorpher Baueigentümlichkeiten der Hypopygien und die Beurteilung ihres morphologischen Wertes für systematische Schlußfolgerungen von besonderer Notwendigkeit sind.

Es sollen nun zunächst diejenigen Faktoren genannt werden, die wesentlich an der vielgestaltigen Ausbildung des Hypopygiums bei den zu betrachtenden Empididen beteiligt sind und in den verschiedenen Unterfamilien mehrmals zu konvergenten Ausbildungsformen geführt haben:

1. Reduktion des Hypopygiums;
 - a) Reduktion des Hypandriums;
 - b) Reduktion des Epandriums;
 - c) Reduktion der Gonopoden;
 - d) Reduktion der Cerci;
 - e) Reduktion des Analkegels.
2. Asymmetrische Bildungen des Hypopygiums.
3. Verschmelzungen.
4. Drehung des Hypopygiums.

Unter Berücksichtigung dieser Besonderheiten sei nun der morphologische Bau einiger Hypopygien erläutert.

Zuerst soll das Hypopygium von *Microphorus anomalus* MEIG. (Fig. 35) dargestellt werden. Vom fünften bis zum achten Abdominalsegment nehmen die einzelnen Segmente an Größe ab und sind einer eigentümlichen Drehung unterworfen. Die genannten Segmente werden aus der Achsenrichtung des Abdomens nach rechts und zur Ventralseite hin gedreht, so daß das Hypopygium mit seinem distalen Teil ungefähr in craniale Richtung weist. Außerdem ist das Hypopygium, wie schon bei *Rhagas* geschildert, aufgebogen, das achte Tergit stark reduziert, und somit übernimmt auch hier wieder das achte Sternit die Funktion einer Tragplatte für das Hypopygium.

Eine interessante Ausbildung hat das Hypandrium erfahren (Fig. 33). Es zeigt eine annähernd kahnförmige Gestalt. Bei seitlicher Betrachtung jedoch stellt man in der Mitte eine Erhöhung der Seitenwände fest, die sich median in geringer Breite über dem Aedoeagus miteinander verbinden. Die Tendenz zum Dorsalschluß des Hypandriums wird noch mehrfach beobachtet und erreicht, wie schon dargestellt, ihre größtmögliche Ausbildung bei der Unterfamilie der *Glinoceratinae*. Es ist nicht ausgeschlossen, daß betreffs dieses Merkmals bei den genannten Formen ein synapomorphes Verhalten vorliegt, wofür die morphologischen Befunde bei verschiedenen Arten sprechen. Nicht selten findet man von der Dorsalverbindung der beiden Hypandriumseiten ausgehend eine schmale chitinige Platte oder ein Paar sklerotisierter Stäbe, die miteinander häutig verbunden sind, mit der Cercibasis in Verbindung stehen und auf diese Weise einen Zusammenhang zwischen Hypandrium und Cercibasis schaffen (Fig. 33, v).

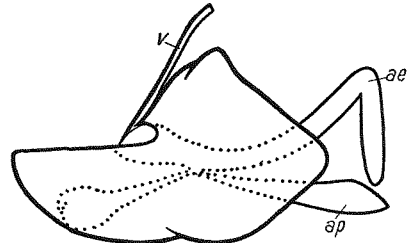


Fig. 33. *Microphorus anomalus* MEIG.,
hy lateral

Das Epandrium ist ähnlich dem von *Rhagas unica* WALK. gestaltet. Von der Seite gesehen macht es einen breit-plattenförmigen Eindruck. An seinen distalen Fortsätzen trägt es kleine chitinige Zipfel. Cerci sind vorhanden und wieder häutig mit dem Epandrium verbunden.

Die Form des Aedoeagus, wie sie bei *Microphorus anomalus* MEIG. zu beobachten ist, findet bei den untersuchten Empididen nicht ihresgleichen. An seiner Basis trägt er keine vesica-artige Anschwellung. Zum Distalende des Hypopygiums hin ist er aufwärts gekrümmt und erfährt in seinem Endabschnitt eine im spitzen Winkel geführte Neigung zur Ventralen. Dem sklerotisierten Aedoeagus liegt innen ein häutiger Anteil schlauchförmig an, der sich im Präparat nur an wenigen Stellen von der sklerotisierten Außenwand sichtbar abhebt. An der Basis des Aedoeagus greifen ventral zwei Apodemalfortsätze an, von denen der eine, wie auch bei den anderen Arten festgestellt, in cranialer Richtung zieht, sich in unserem Falle langsam verbreiternd, während der andere sich caudad bis in Höhe der Aedoeagusbasis erstreckt.

Wir wählen nun ein gonopodentragendes Hypopygium zum Gegenstand unserer Betrachtung, *Chelifera melanocephala* HALIDAY (Fig. 34). Die Abbildung vermittelt wieder den Eindruck einer Dreiteilung des Hypopygiums, wie sie in der Form von *Empis simplicipes* Lw. bekannt ist. Suchen wir aber zunächst das achte Segment auf. Es ist dünn, ringförmig, nur schwach sklerotisiert und völlig unter das siebente Segment geschoben, so daß es bei oberflächlicher Betrachtung nicht sichtbar ist. Das Hypopygium schließt dann, ohne in irgendeiner Richtung gedreht zu sein, an das achte Segment an.

Das Hypandrium ist stärker abgeleitet, als das von *Microphorus anomalus* MEIG.

Es hat sich nämlich dorsal in verstärktem Maße geschlossen und läßt im wesentlichen nur eine Durchtrittsöffnung für den Aedoeagus frei. Ein Extrem innerhalb der Gattung *Chelifera* bildet *Ch. frigellii* ZETT. (Fig. 14 B). Die Durchtrittsstelle für den Aedoeagus liegt im Hypandrium der Gattung *Chelifera*, nicht wie z. B. bei der Gattung *Clinocera*, am distalen Ende der Dorsalseite, sondern proximal zur Mitte verschoben, was eine Aufkrümmung des Aedoeagus in der Mitte des Hypopygiums zur Folge hat.

Das Epandrium ist kräftig ausgebildet und tief gespalten, so daß gar keine sklerotisierte Verbindung zwischen den Spalthälften mehr bestehen bleibt, nur eine häutige Verbindung ist zu erkennen. Die beiden Hälften sind jeweils noch einmal in zwei Endlappen geteilt, so daß bei einer Betrachtung

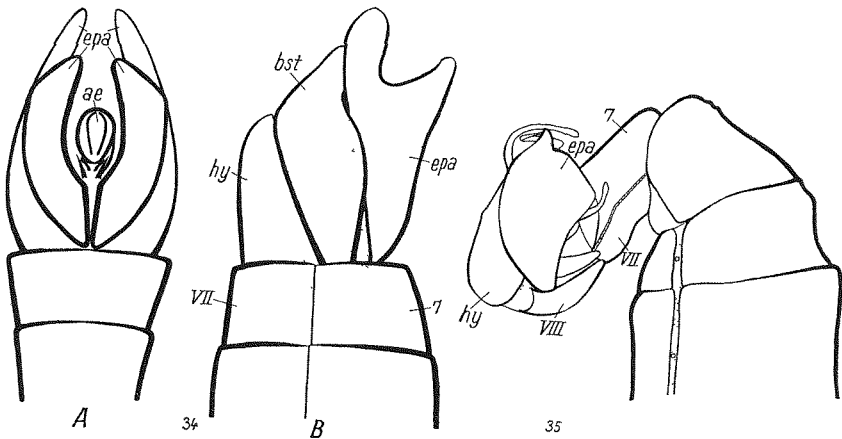


Fig. 34. *Chelifera melanocephala* HAL., hyp dorsal (A), hyp lateral (B) — Fig. 35. *Microphorus anomalus* MEIG., hyp lateral

ung des Epandriums von der Dorsalseite her der Eindruck eines vierzipfligen Gebildes entsteht (Fig. 34A). Zur Basis hin verjüngen sich die Epandriumspalthälften erheblich. Cerci sind keine vorhanden.

Der Aedoeagus ist ein recht kompliziertes Gebilde. An der Basis trägt er eine vesica-artige Anschwellung, von der sich in craniale Richtung ein trichterförmiges Apodem erstreckt. Von der Vesica aus in dorsaler Richtung zieht der Aedoeagus, erreicht die Dorsalkante des Epandriums nicht und ist mit seiner Spitze ventral eingekrümmt.

Die Gonopoden sind groß, plattenförmig und überragen das Hypandrium, darüber hinaus bedecken sie seitlich einen Teil des Hypandriums. Sie werden zur Basis hin schmaler, ähnlich wie die Epandriumspalthälften.

Wir können bei den einzelnen Vertretern der Gattung *Chelipoda* verfolgen, wie das Hypandrium schrittweise abgeleitet auftritt. Ein beachtlich apomorphes Hypopygium besitzt *Chelipoda melanocephala* FABR.

(Fig. 38). Hyp- und Epandrium sind noch deutlich voneinander getrennt, was nicht immer so sein muß, wie es die Gattungen *Heleodromia*, *Microphorella* oder die Dolichopodiden zeigen.

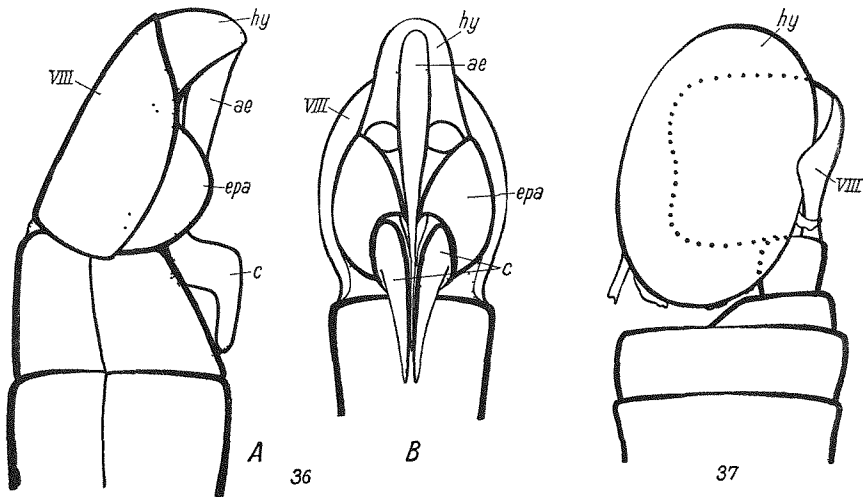


Fig. 36. *Clinocera barbatula* Mlk, hyp lateral (A), hyp dorsal (B) — Fig. 37. *Heleodromia curtipes* Beck., hyp dorsal

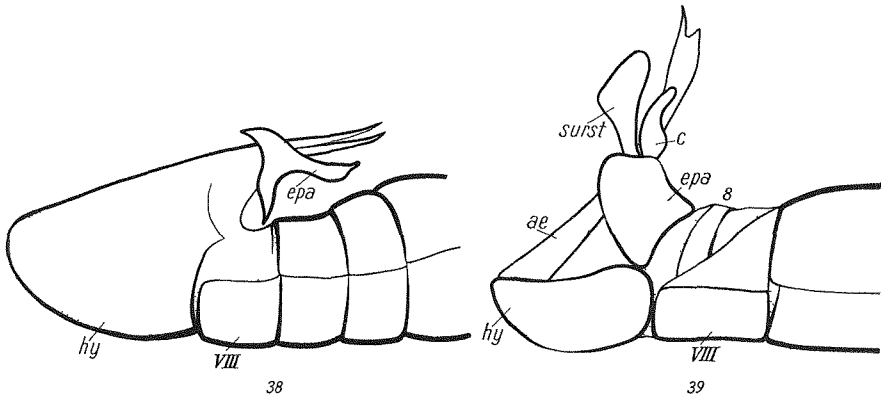


Fig. 38. *Chelipoda melanocephala* Fabr., hyp lateral — Fig. 39. *Clinocera dimidiata* Lw., hyp lateral

Das achte Segment von *Chelipoda melanocephala* Fabr. ist im tergalen Bereich bis auf einen dünnen sklerotisierten Streifen an der Basis nur häutig, im sternalen normal ausgebildet. Das gesamte Hypopygium ist stark in der Sagittalebene aufgebogen, so daß sein distales Ende cranial weist. Das Hypandrium ist vergrößert und macht den flachenmäßig größten Anteil des Hypopygiums aus. Die beiden Seitenwände des Hypandriums sind median nur häutig miteinander verbunden. Auch an anderen Stellen neigt

das Hypandrium dazu, vom fest sklerotisierten in einen mehr oder weniger häutigen Zustand überzugehen; so besteht ein gleitender Übergang zur Intersegmentalhaut sowie zu den häutigen Anteilen des achten Tergits. Völlig ausgefüllt wird das kapselförmige Hypandrium durch den Aedoeagus samt seinen Anhängen. Von einer Vesica aus erstreckt sich der Aedoeagus in distaler Richtung als stabförmiges Gebilde, das über das Hypopygium hinauszieht. Seitlich wird er durch scheidenartige chitinige Stäbe flankiert, die basal, ähnlich dem Aedoeagus, an der Vesica ansetzen.

Schon bei anderen Arten wurde vergleichsweise erörtert, daß es sich hierbei um Parameren handeln könnte.

Ebenfalls seitlich an der Vesica setzt ein Paar großer schaufelförmiger Apodeme an, proximal ein Apodem, das in einen dorsalen und zwei kleine seitliche Flügel ausläuft.

In der Unterfamilie der *Glinoceratinae* gibt es verschiedene Arten, deren Hypopygien mehr oder weniger von den bereits besprochenen abweichen. Es sollen hier zwei Arten dieser Unterfamilie betrachtet werden.

Zuerst sei das Hypopygium von *Glinocera barbatula* MÜLLER betrachtet (Fig. 36A—B).

Das siebente Abdominalsegment ist kleiner als die vorangehenden; vom achten ist nur das Sternit gut ausgebildet, das auch hier in ähnlicher Weise wie bei *Microphorus anomalus* MEIG. als Tragplatte für das Hypopygium dient. Letzteres ist in der Sagittalebene aufgebogen, so wie schon bei *Chelipoda* gezeigt wurde. Diese Verschiebung des Genitalsegmentes hat bei *Glinocera barbatula* MÜLLER zur Folge, daß Hyp- und Epandrium nicht übereinander hintereinander zu liegen kommen. Daraus resultiert wieder eine völlig eigene Ausbildung des Hypandriums. Letzteres ist trichterförmig und besitzt einen abgerundeten Distalteil. Dorsal ist einzig für die Durchtrittsstelle des Aedoeagus eine Öffnung vorhanden, sonst ist das Hypandrium dorsal völlig geschlossen.

Diese Form des Hypandriums erscheint mit geringen Ausnahmen bei allen *Glinoceratini*.

Vorstufen dazu treten bei Empidinen und Hemerodromiinen auf. Zu einem kleinen Teil seiner Länge ist das Hypandrium in das achte Sternit eingesenkt.

Das Epandrium schließt an die dorsale Basis des Hypandriums an und besteht aus zwei seitlich gelegenen Platten, die nur basal miteinander verbunden sind. Diese Eigenart der Epandrien kann bei den meisten untersuchten Arten beobachtet werden.

Von den proximalen Kanten des Epandriums zum siebenten Tergit besteht eine breite häutige Verbindung. Zwischen den beiden Epandriumhälften erheben sich zwei verhältnismäßig große Cerci, die in cranialer Richtung weisen.

Der Aedoeagus ist an seiner Basis recht breit, nicht aber merklich vesica-artig angeschwollen, sondern lediglich in ein kleines Apodem ausgezogen. Der weitaus größte Teil der Länge des Aedoeagus befindet sich außerhalb des Hypandriums und zieht, sich ständig verjüngend, bis zur Spitze der Cerci in cranialer Richtung. Das letzte Stück seiner Länge ist ein wenig aufgebogen, so daß die Spitze des Aedoeagus zwischen den Cerci zu liegen kommt (Fig. 36 B).

Nicht alle Vertreter der Gattung *Clinocera* entsprechen dem soeben geschilderten Beispiel.

Glinocera dimidiata Lw. (Fig. 39) zeigt, daß das achte Sternit durchaus nicht als Tragplatte ausgebildet sein muß, dazu ist noch ein recht vollkommen ausgestattetes achtes Tergit vorhanden, obschon es zum Teil häutig ist. Das Hypopygium ist kaum aufgerichtet, sondern liegt in der Verlängerung der Abdominalachse. So kommt auch das Epandrium über dem Hypandrium zu liegen. Letzteres und der Aedoeagus zeigen keine Besonderheiten. Das Epandrium jedoch bildet auf jeder Seite einen Fortsatz aus, der bei seitlicher Betrachtung, von den Cerci aus gesehen, caudad liegt, mit diesen in keiner Verbindung steht, sondern eine Bildung des Epandriums darstellt, worauf weiter oben bereits eingegangen worden ist. Es handelt sich hierbei vermutlich um Surstyli. Weiter abweichende Formen von den bisher aufgeführten Hypopygien zeigt die Gattung *Heleodromia*, ebenfalls aus der Verwandtschaft der Clinoceratinen.

Von dieser Gattung sollen drei recht unterschiedliche Formen zur Darstellung kommen. Sie veranschaulichen sehr gut die Lageveränderung des Hypopygiums von einer Form wie *H. pectinulata* STROBL zu einer solchen wie *H. curtipes* BECK. Noch deutlicher werden die Verhältnisse, wenn man gleichzeitig damit im Zusammenhang an andere Arten der *Hemerodromiinae* und der *Clinoceratinae* denkt, wie z. B. *Chelipoda melanocephala* FABR. (Fig. 38) oder an eine der *Clinocera*-Arten, z. B. *C. trinotata* MIK, die eine ähnliche Lage des Hypopygiums besitzt, wie *Chelipoda melanocephala* FABR.) wenn auch nicht ausgesprochen proximad überkippt.

Zuerst soll *Heleodromia pectinulata* STROBL (Fig. 40) betrachtet werden. Diese Art nimmt für unsere Folgerungen eine Ausgangsstellung ein. Das achte Abdominalsegment ist wenig reduziert und zum größten Teil unter dem siebenten Segment verborgen. Das Hypandrium hat die Form einer Walnußschalenhälfte. Von seinen Längskanten aus besteht eine besonders feste Verbindung zum Epandrium. Sehr eigenartig sind die in Figur 40 mit sek abgl bezeichneten Fortsätze, die eine fest sklerotisierte Verbindung zum Hypandrium zeigen und als dessen Fortsätze aufgefaßt werden müssen.

Auch das Epandrium zeigt eine merkwürdige Besonderheit. Es ist median tief gespalten, wie uns von anderen Empididen her bekannt ist. Die Spalthälften sind wie üblich basal miteinander verbunden und von

dieser Verbindungsstelle aus zieht median über dem Spalt, der sich zwischen beiden Epandriumhälften befindet, ein unpaarer stabartiger Fortsatz fast bis zum Ende des Epandriums.

Der Aedoeagus liegt mit einer Vesica im Inneren des Hypandriums und besitzt ein Apodem von mittlerer Größe. Er zieht, sich verjüngend, zur distalen Kante des Hypandriums und verbreitert sich hier flügelartig (Fig. 40ae). Durch flügelartige Anhänge steht der Aedoeagus mit dem Hypandrium häutig in Verbindung. Zu betonen ist abschließend, daß sich das Hypopygium ohne Drehung an die vorangehenden Segmente anschließt.

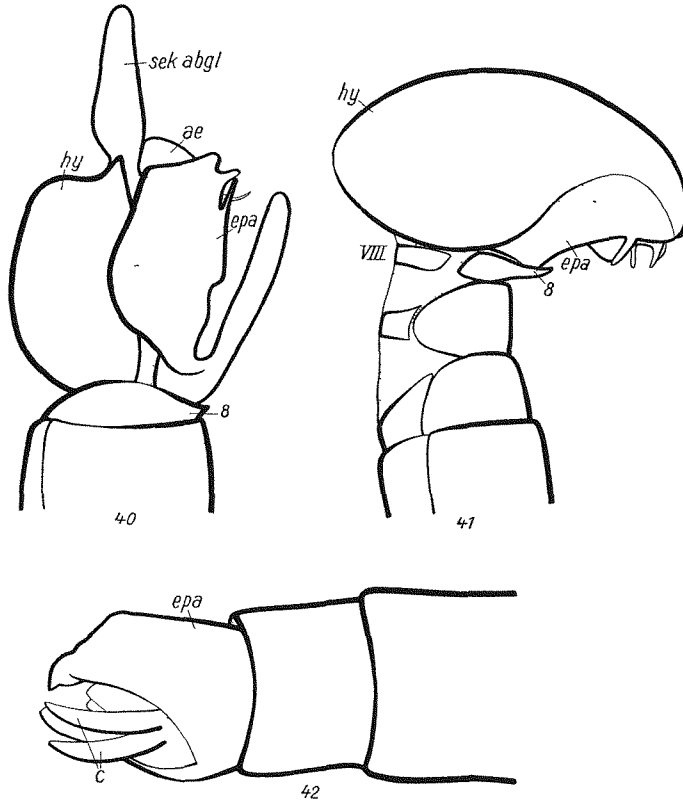


Fig. 40. *Heleodromia pectinulata* STROBL, hyp lateral — Fig. 41. *Heleodromia immaculata* HOL., hyp lateral — Fig. 42. *Parahybos simplicipes* BEZZI, hyp dorsal

Es folgt nun die Darstellung des Hypopygiums von *Heleodromia immaculata* HOL. (Fig. 41). Bei dieser Art hat das Hypopygium annähernd bohnenförmige Gestalt. Seine Längsachse steht senkrecht zu der des Abdomens. Von den Abdominalsegmenten sind nur die ersten sechs regelmäßig ausgebildet. Das siebente Segment ist besonders im sternalen Teil reduziert, beim achten Segment ist dies sowohl sternal als auch tergal der

Fall, so daß jeweils breite häutige Verbindungen zwischen den Segmenten und den Segmentteilen bestehen.

Der größte Teil des Hypopygiums besteht aus dem Hypandrium, dem das kleine Epandrium nur plattenförmig aufliegt. Es tritt eine völlig geschlossene Form des Hypopygiums auf, wie sie bei den bisher genannten Formen nie erreicht wird, wenn auch, wie z. B. bei *Chelipoda*, die Tendenz zu einer solchen Ausbildungsform vorhanden ist.

Das Hypopygium von *Heleodromia immaculata* HOL. erinnert bereits an die stenomorphe Form der Hypopygien bei den Dolichopodiden.

Bei allen untersuchten Empididen läßt sich immer eine deutliche Trennung zwischen Hyp- und Epandrium erkennen, im Gegensatz zu den Dolichopodiden, wo dies nicht der Fall ist.

Ungefähr in der Mitte des Hypopygiums von *Heleodromia immaculata* HOL. befindet sich im Inneren die Aedoeagusbasis, die in Form einer Vesica ausgestattet ist. Von hier zieht in cranialer Richtung median ein sich verbreiterndes Apodem. Ein kleineres Apodem erstreckt sich von der Vesica aus caudad, also in der Verlaufsrichtung des Aedoeagus, der seinen Ausgang von der Ventralseite der Vesica nimmt, sich verjüngt und dann am Rande des Hypopygiums zwischen Ep- und Hypandrium nochmals eine Verbreiterung erfährt. Er läuft in mehrere Zipfel aus.

Eine weitere Stufe der Ableitung veranschaulicht *Heleodromia curtipes* BECK. (Fig. 37). Hier ist das Hypopygium um ungefähr 180° in der Sagitalebene aufgebogen, so daß es mit seinem Distalteil proximad weist. Zusätzlich ist eine Drehung um das erheblich reduzierte achte Segment zu beobachten, wobei das Hypopygium rechts von den vorangehenden Abdominalsegmenten zu liegen kommt. Weiterhin ist eine ausgesprochen starke Zerzipfelung der Dorsalseite des Hypopygiums auffällig. Ein Vergleich der aufgeführten *Heleodromia*-Arten veranschaulicht sehr gut die Lageveränderung des Hypopygiums, die man stufenweise bis zu einer solchen Form wie *H. curtipes* BECK. verfolgen kann. Vielleicht ist die Lage des Hypopygiums bei den *Dolichopodidae* über eine ähnliche Stufenfolge entstanden, wie bei den *Heleodromia*-Arten. Wenn auch das Hypopygium der Dolichopodiden ventral eingeklappt ist, was bei keiner der untersuchten Empididen-Arten gefunden wurde, so besteht doch möglicherweise ein Zusammenhang zwischen beiden Familien, worüber später noch genauer gesprochen werden soll.

An mehreren Beispielen ließ sich zeigen, daß bei den Empididen die Hypopygien dazu neigen, eine geschlossene Form darzustellen (*Chelipoda*, *Heleodromia* u. a.). Andererseits wird in einigen Fällen das Gegenteil durch mehr oder minder starke Zerklüftungen und Zerteilungen der einzelnen Teile des Hypopygiums bewirkt. Als Begleiterscheinung treten dann Asymmetrien am Hypopygium auf. Meistens ist dort, wo ein asymmetrisches Hypopygium vorliegt, dessen Gestalt auf eine Drehung des Hypopygiums zurückzuführen.

An *Stilpon graminum* FALL. (Fig. 45) soll gezeigt werden, zu welcher starker Zerkluftung ein Hypopygium der Empididen fähig ist.

Bei der gesamten Unterfamilie der *Tachydromiinae*, zu der *Stilpon graminum* FALL. gehört, können Zerkluftungen und Zerteilungen am Hypopygium beobachtet werden.

Stilpon graminum FALL. stellt einen Extremfall für diese Ausbildungserscheinung dar und weist damit auf die besonders starken apomorphen Eigenschaften hin, durch die sich die Tachydromiinen auszeichnen, was in ihrer systematischen Stellung deutlich zum Ausdruck kommt (Fig. 47).

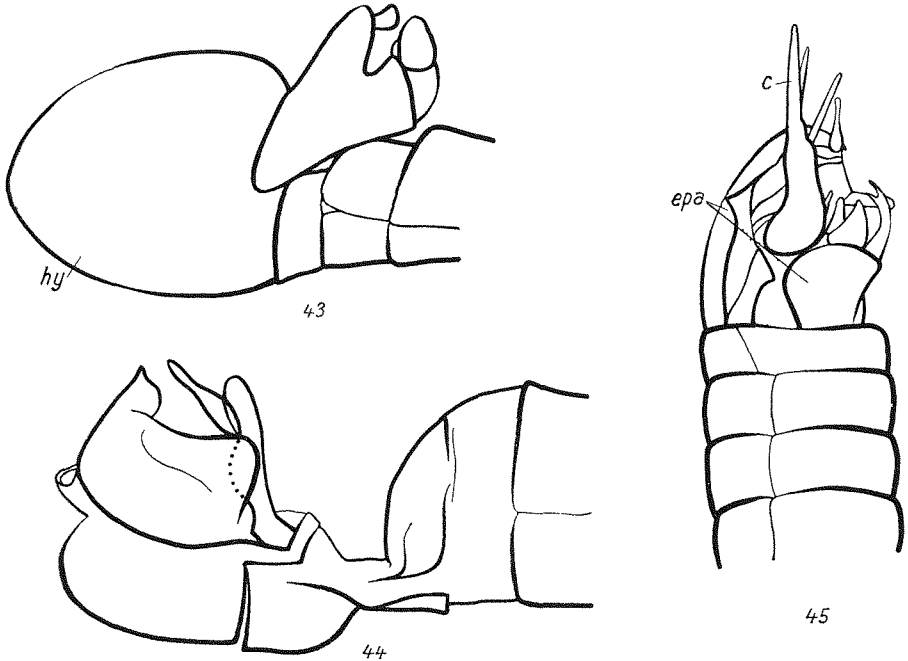


Fig. 43. *Empis macrorhyncha* PHIL., hyp lateral, nach COLLIN — Fig. 44. *Ceratomera mediocris* COLLIN, hyp lateral, nach COLLIN, verändert — Fig. 45. *Stilpon graminum* FALL., hyp lateral

Die Abdominalsegmente machen einen recht gedrungenen Eindruck. Das achte Segment unterscheidet sich kaum von den vorangehenden, einzig dadurch, daß bei ihm eine so deutliche Abgrenzung zwischen Tergit und Sternit fehlt, wie sie bei den Abdominalsegmenten 1—7 zu beobachten ist.

Das Hypandrium ist nach außen gewölbt, seitlich aufgebogen und endet spitz. Es ist asymmetrisch. Der Aedoeagus ist unscheinbar und nicht länger als das Hypandrium.

Eine starke Zerkluftung hat das Epandrium erfahren, dessen Einzelteile und deren Anhänge nur mit Mühe genau unterschieden und den Cerci gegenüber abgegrenzt werden können. Allgemein gilt für die Größe des rechten und des linken Epandriumlappens, die an der Basis nur häutig miteinander

verbunden sind, daß der rechte den linken Lappen an Größe übertrifft. Das ist eine Erscheinung, die bei asymmetrischen Hypopygien der Empididen immer wieder beobachtet werden kann, und zwar nicht nur für die Epan-driumspalthalften, sondern auch für die Cerci Geltung findet, in der Form, daß bei asymmetrischer Gestaltung der rechte Cercus gewöhnlich größer ist als der linke. Erstmals weist COLE (1927) mit folgenden Worten darauf hin: „... there are instances where the appendages of the ninth segment are not the same as the two sides; in the cases is nearly always the left side or left appendage which is shortened.“

Von den Cerci bei *Stilpon graminum* FALL. ist nur ein Cercus mit drei schmalen Fortsätzen deutlich zu erkennen. Es ist möglich, daß beide Cerci an der Basis miteinander verschmolzen sind oder aber, daß einer von beiden sehr stark reduziert und allein der andere in der erkennbaren Form übrig geblieben ist. Leider fehlen vermittelnde Übergänge, die die eine oder andere Annahme bekräftigen könnten. Daß es sich bei den erwähnten Gebilden um Cerci oder um einen Cercus handelt, geht aus vergleichender Betrachtung mit anderen Formen der Tachydrominen hervor.

Zuletzt sei noch auf die Drehung des Hypopygiums hingewiesen, die so erfolgt, daß die morphologische Dorsalseite des Hypopygiums auf die rechte Lateralseite des Abdomens zu liegen kommt, woraus also eine Drehung im Uhrzeigersinne erschlossen werden kann.

Zusammenfassend sei gesagt, daß die dem Grundbauplan der Empididen am nächsten kommenden Hypopygien ohne besondere morphologische Eigentümlichkeiten bei der Unterfamilie der *Empidinae* zu finden sind. Hier gelangen u. a. noch Gonopoden zur Ausbildung. Das gleiche gilt für einige Formen der Unterfamilie der *Hemerodrominae*. Doch hat bei diesen das Hypandrium eine stärkere Ableitung erfahren als bei den Empidinen, bei denen jedoch auch Formen auftreten, die keine Gonopoden mehr besitzen, so z. B. bei *Rhagas* u. a. Immer ist das Epan-drium bei diesen Formen tief gespalten.

Reduktionen des Epan-driums wurden an geeigneten Beispielen bei Hemerodrominen und Clinoceratinen gezeigt. Auffällig ist, daß eine Epan-driumreduktion hier zu Gunsten einer Vergrößerung des Hypandriums verläuft. Das Ergebnis dieser Ausbildung ist das in seiner äußeren Form besonders geschlossen wirkende Hypopygium. Ansätze zu dieser Bildungsweise werden bereits bei Empidinen z. B. *Microphorus anomalus* u. a. gefunden. Reduktionen des Hypandriums kamen ausführlich auf Seite 502 zur Darstellung. Reduktionen der Cerci sind bei *Empis simplicipes* und *Chelifera melanocephala* erwähnt worden. Ein Analkegel, wie er von Asiliden her bekannt ist, tritt bei keiner der untersuchten Arten deutlich in Erscheinung.

Asymmetrien und abnorme Bildungen wurden in besonderer Ausprägung an *Stilpon graminum* aufgezeigt, finden sich jedoch neben Angehörigen der Unterfamilie der *Tachydrominae* auch bei Arten anderer Unterfamilien.

Verschmelzungen betreffen bei unserer Betrachtung vor allem das Hypandrium, dessen Seitenränder dorsal bisweilen mehr oder weniger miteinander verschmelzen.

Eine Drehung, wie sie für das Hypopygium vieler Empididen typisch ist (*Hybotinae*, *Ocydromiinae*, *Tachydromiinae*), zeigt besonders klar u. a. *Stilpon graminum* (Fig. 45).

Außer dieser Drehung ist noch die Aufbiegung des Hypopygiums zu beobachten, wie sie z. B. bei *Rhagas*, *Chelifera*, *Glinocera* und *Heleodromia* beschrieben worden ist.

III. Stellungnahme zur Systematik der Empididen

Es sollen anhand des phylogenetischen Stammbaumschemas von HARDY (1954) und des eigenen Stammbaumschemas (Fig. 46, 47) die Ergebnisse der Untersuchungen des männlichen Kopulationsapparates der Empididen erörtert werden.

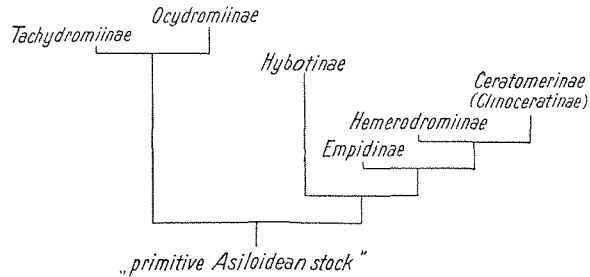


Fig. 46. Stammbaumschema der Empididae nach HARDY

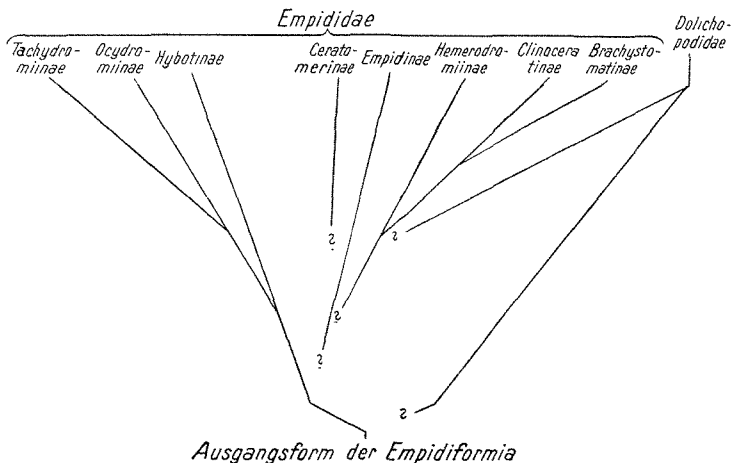


Fig. 47. Stammbaumschema, entworfen nach den eigenen Untersuchungen

Zunächst seien noch einige Bemerkungen in systematischer Hinsicht angefügt, die im Stammbaumschema keine Berücksichtigung finden konnten. Vergleicht man das Hypopygium mit dem Flügelgeäder der Empididen, so besteht zwischen beiden im Grade der Apomorphie fast regelmäßig eine Übereinstimmung, wodurch die Sicherheit der jeweiligen Annahmen über die systematische Stellung der einzelnen Kategorien erhöht wird.

Wahrscheinlich werden die Empididen und Dolichopodiden mit Recht zu einem größeren Verwandtschaftskreis zusammengefaßt, den *Eremoneura-Orthorapha* LAMEERE (1906) und den *Empidiformia* HENNIG (1948). Die Untersuchungen der Hypopygien beider Familien bestätigen diese Auffassung. Eine Ableitung der Dolichopodiden von den Empididen oder einer

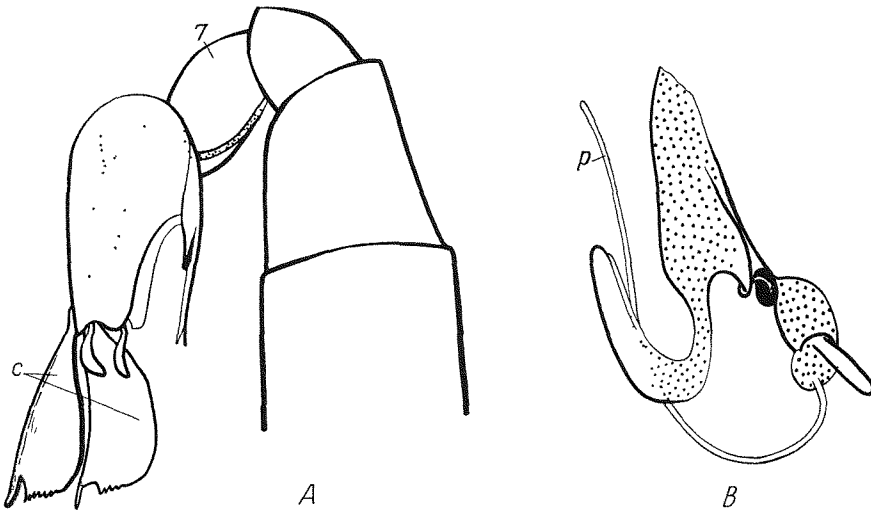


Fig. 48. *Chaetosphyria regalis* MEIG., hyp lateral (A), ae lateral (B)

Teilgruppe derselben kann jedoch nicht mit Bestimmtheit aufgezeigt werden. Möglicherweise gehen beide Familien auf eine gemeinsame Stammform zurück.

Die Meinung ACZÉLS kann ich nicht teilen, der, wie schon erwähnt, die Trennung seiner beiden Gruppen Orthopyga und Campylopyga zwischen den Familien der Empididae und Dolichopodidae vornimmt. ACZÉL vertritt die Ansicht, daß bei den Dolichopodiden, wie bei den meisten cyclorhaphen Brachyceren ein Hypopygium circumversum — ein solches hat eine Drehung um 360° erfahren — vorliege. Hier müssen Bedenken aufkommen, denn es ist zweifelhaft, daß die Lage des Hypopygiums zum praegenitalen Abdomenbereich der Situation bei den Cyclorhaphen entspricht, sie ist vielmehr nur bei den Dolichopodiden zu finden (Fig. 48A).

Die Öffnung des Hypopygiums in den praegenitalen Abdomenanteil liegt bei den Dolichopodiden auf der linken Seite proximal im Hypopygium. Es schließen sich die

Abdominalsegmente in der Weise an, daß das achte Segment in seiner plattenförmigen reduzierten Ausgestaltung die Öffnung im Hypopygium überdeckt und eine Verbindung zum siebenten stielartigen Abdominalsegment herstellt

Wie eine solche Lage des Hypopygiums zum übrigen Abdomen bei einer Drehung des Hypopygiums um 360° zustande kommen kann, ist unverständlich

Notwendig wäre hier eine anatomische Untersuchung mit dem Ziel, zu erfahren, ob der Endabschnitt des Darmes sich schlingenartig um den Ductus ejaculatorius windet, was bei einer Drehung des Hypopygiums um 360° zu erwarten ist

Über die Beziehungen der Empididen und Dolichopodiden im einzelnen zueinander soll später noch Näheres gesagt werden.

Von den Empididen werden wohl mit Recht diejenigen Formen als die ursprünglichsten bezeichnet, bei denen noch Gonopoden in Form von

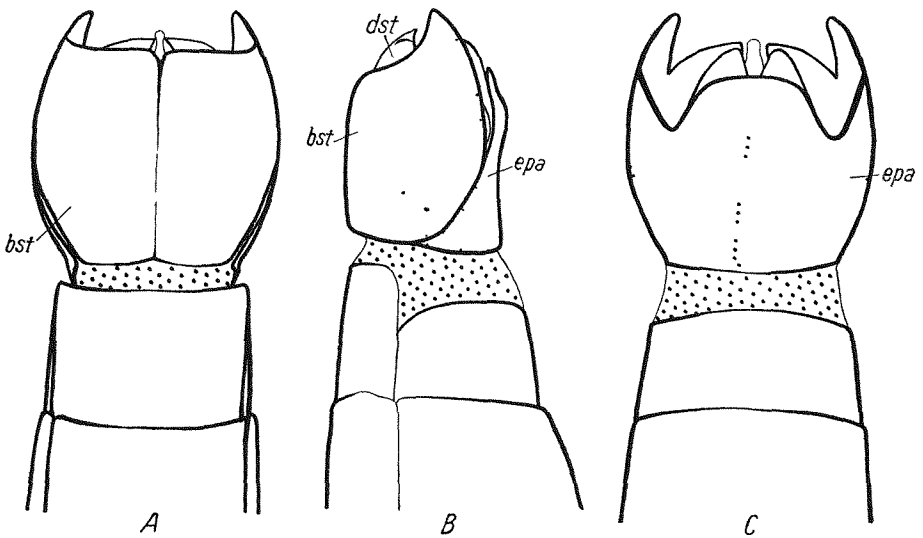


Fig. 49 *Hilaromorpha singularis* BECK, hyp. ventral (A), lateral (B), dorsal (C)

Basistylh auftreten. Es handelt sich dabei, wie schon beschrieben, um Vertreter der Empidinen und der Hemerodrominen. Auch die Gattung *Hilaromorpha* — von manchen Autoren in die Nähe der Empididen gestellt — besitzt Gonopoden (Fig. 49A—B).

Die Ansichten über die systematische Stellung dieser Gattung gehen sehr auseinander. Es wird neben der erwähnten Beziehung zu den Empididen zugleich eine solche zu den Rhagioniden oder den Bombyliden angenommen.

Die Kenntnis des Hypopygiums von *Hilaromorpha* berechtigt nicht, diese Gattung in ein verwandtschaftliches Verhältnis zu den Empididen zu bringen. Es muß vielmehr nach einem Vergleich des Hypopygiums von *Hilaromorpha* mit einigen verschiedener Arten der Bombyliden angenom-

men werden, daß *Hilaromorpha* verwandtschaftlich mit den Bombyliden in Beziehung steht. Dafür spricht sich auch EDWARDS in einer brieflichen Mitteilung an LEONARD (LEONARD, 1931) aus. Seiner Meinung nach gehört *Hilaromorpha* zur Unterfamilie der *Cyrtosuinæ*.

Das Hypopygium von *Hilaromorpha* schließt sich an ein wenig reduziertes achtes Segment in der Verlängerung der Abdominalachse an. Bei seitlicher Betrachtung (Fig. 49 B) fallen sofort die mächtigen Basistyli auf. An ihnen sitzen distal kleine Dististyli, die am Ende mit einem klauenartigen Haken versehen sind. Eine solche plesiomorphe Form der Gonopoden gibt es bei den Empididen nicht. Die Basistyli sind bei *Hilaromorpha* ventral in der Medianen miteinander verschmolzen, doch ist die Naht noch deutlich zu erkennen, an der die Verschmelzung stattgefunden hat (Fig. 49 A). Darüber hinaus muß eine Verschmelzung mit dem Hypandrium eingetreten sein, denn ein Hypandrium ist selbständig nicht mehr vorhanden. Im Vergleich mit den Gattungen *Bombylius* und *Anthrax* zeigt sich, daß eine kontinuierliche Reduktion des Hypandriums beobachtet werden kann. Die Gattung *Bombylius* bildet ein noch verhältnismäßig großes Hypandrium aus. Bei *Anthrax* ist es schon erheblich verkleinert. Nicht mehr frei sichtbar ist schließlich das Hypandrium bei einer solchen Form wie *Hilaromorpha*. Es läßt sich also hier auf Grund eines merkmalsphylogenetischen Vergleichs *Hilaromorpha* zwanglos an Formen anschließen, wie sie bei den Bombyliden auftreten.

Die Gonopoden der Gattungen *Bombylius* und *Anthrax* sind denen von *Hilaromorpha* recht ähnlich. Die übrigen Teile des Hypopygiums besitzen für die vorliegende Erörterung keinen besonderen Wert.

Versucht man die Ergebnisse, zu denen die morphologische Untersuchung des Hypopygiums der Empididen geführt hat, mit dem Stammbaumschema von HARDY in Einklang zu bringen, so ergibt sich vor allem, daß sich die von HARDY angenommene Verwandtschaft der *Hybotinae* mit den *Empidinae*-*Hemerodrominae*-*Ceratomerinae* (*Glinoceratinae*) nicht bestätigen läßt. Vielmehr spricht alles für eine nähere Verwandtschaft der *Hybotinae* mit den *Tachydrominae*-*Ocydrominae*. Auffällig ist vor allem, daß die Drehung des Hypopygiums um die Längsachse des Abdomens im Uhrzeigersinn — bei vielen Arten um ungefähr 90° — lediglich bei diesen drei Unterfamilien vorkommt.

Außerdem fehlen die Gonopoden bei den drei genannten Unterfamilien stets vollständig. Das gilt zwar auch für andere Empididen (alle untersuchten Vertreter der *Brachystomatinae* und *Glinoceratinae* und einen Teil der *Empidinae*). Aber die Konstanz dieses zweifellos abgeleiteten Merkmals bei den *Hybotinae*, *Tachydrominae* und *Ocydrominae* spricht doch dafür, daß es mindestens diese drei Unterfamilien zusammen mit der Drehung des Hypopygiums, von einem gemeinsamen Vorfahren übernommen haben.

Ein weiteres apomorphes Merkmal ist das Auftreten von Asymmetrieerscheinungen am Hypopygium, das wiederum, wie die Drehung des Hypopygiums, nur den Hybotinen, Ocydrominen und den Tachydrominen zukommt. Es kann in sehr großer Vielfalt zur Ausbildung gelangen. Es ist anzunehmen, daß es mindestens zweimal konvergent bei Hybotinen und Ocydrominen entstanden ist. Beim asymmetrischen Bau des Hypopygiums ist die rechte Seite stets größer als die linke. Diese Tatsache kam bereits weiter oben (S. 506) zur Sprache.

Sowohl bei den *Hybotinae* (*Parahybos*, *Platycnema*), als auch bei den *Ocydromiinae* (*Bicellaria*, *Trichina*) kommen aber Formen mit vollkommen symmetrischem Hypopygium vor.

Ähnlich ist es mit der Reduktion der Cerci, die im allgemeinen für die drei genannten Unterfamilien charakteristisch ist. Bei allen kommen aber Formen mit gut entwickelten Cerci vor (z. B. *Parahybos* unter den *Hybotinae*, *Bicellaria* und *Euthyneura* unter den *Ocydromiinae*). Für eine Zusammengehörigkeit der drei Unterfamilien *Hybotinae*, *Ocydromiinae*, *Tachydromiinae* spricht sich schon COLLIN (1939) aus.

Was nun den rechten Ast des von HARDY entworfenen Stammbaumschemas anbelangt, so läßt sich auch nach Ausscheidung der *Hybotinae* eine nähere Verwandtschaft der drei Unterfamilien *Empidinae*, *Hemerodromiinae* und *Ceratomerinae* durch Merkmale des Hypopygiums nicht begründen. Es gibt kein einziges abgeleitetes (apomorphes) Merkmal, das für diese drei Unterfamilien charakteristisch wäre. Die Morphologie des Hypopygiums läßt sogar die Frage auftauchen, ob die *Empidinae* überhaupt eine monophyletische Gruppe sind. In dieser Unterfamilie gibt es eine Gruppe von Gattungen, bei denen Gonopoden (Basistyli) vorhanden sind. Dafür fehlen in dieser Gruppe, bis auf wenige Ausnahmen, die Cerci. Auch das achte Segment ist bei ihnen mitunter reduziert. Dasselbe gilt für das Hypandrium. Ja es kann sogar zu einem völligen Verschwindendes Hypandriums kommen.

Eine zweite Gattungsgruppe der *Empidinae* zeichnet sich dadurch aus, daß keine Gonopoden mehr vorhanden sind (z. B. *Gloma*, *Oreogeton*, *Rhagas* u. a.). Dagegen treten ausgebildete Cerci auf. Auch das Hypandrium ist immer gut ausgebildet und nur selten (*Microphorus sycophantor* MELAND.) ein wenig reduziert.

Die zuletzt genannte Gruppe ohne Gonopoden ähnelt den schon genannten Gattungen der *Hybotinae* und *Ocydromiinae* viel mehr als den gonopodentragenden Gattungen *Hilara*, *Rhamphomyia*, *Empis*. Die Einheitlichkeit des Flügelgeäders der *Empidinae* kann demgegenüber für die Monophylie dieser Gruppe nicht angeführt werden, denn die Übereinstimmungen beruhen auf Sympleisiomorphie.

Für eine nahe Verwandtschaft der *Hemerodromiinae*, *Glinoceratinae* und *Brachystomatinae* spricht die Reduktion des achten Segmentes. Die beiden zuletzt genannten Unterfamilien sind in HARDYS Schema nicht enthalten. Die bei HARDY genannten *Ceratomerinae* konnte ich nicht selbst untersuchen. Es liegt lediglich eine Abbildung von COLLIN (1933) (Fig. 44) vor, die keine abschließende Beurteilung zuläßt.

Die *Hemerodromiinae* haben keine Cerci. Sie konnten bei keiner der untersuchten Arten gefunden werden. Gonopoden sind hingegen meist vorhanden. Nur die Gattung *Ghelipoda* besitzt keine Styli. Von den Empidinen-Gattungen mit Gonopoden unterscheiden sich die Hemerodromiinen durch die Reduktion des achten Segmentes. Gewöhnlich ist es nur als

schmaler Ring vorhanden. Oft wird es soweit in das siebente Segment zurückgezogen, daß man äußerlich nichts mehr von ihm sieht. Bei den meisten Arten der Hemerodromiinen neigt das Hypandrium dazu, sich auf der Dorsalseite zu schließen.

Diese Eigentümlichkeit wird schon bei den Empidinen (*Microphorus anomalus* MEIG., *M. beckeri* STROBL u. a.) schwach angedeutet. Stärker ausgeprägt ist sie bei den *Hilara*-Arten.

Eine auffällige Vergrößerung des Hypandriums kann nach einer Abbildung COLLINS (Fig. 43) für *Empis macrorhyncha* PHIL. angenommen werden. Offenbar handelt es sich bei dem, von COLLIN leider nicht näher bezeichneten Gebilde (Fig. 43, hy), um ein dorsal geschlossenes Hypandrium. Verhältnismäßig ursprünglich ist die Gattung *Hemerodromia*. So zeigt *Hemerodromia raptoria* MEIG. noch keinen dorsalen Zusammenschluß des Hypandriums. Hin und wieder kommt bei den Hemerodromiinen auch eine Aufbiegung des Hypopygiums in der Sagittalebene zustande.

Die Arten der Gattung *Chelipoda* sind offenbar stärker abgeleitet (apomorph) als die anderen Arten der Hemerodromiinen. Es sind keine Gonopoden mehr vorhanden. Das Hypandrium ist blasig aufgetrieben und das Epandrium stark verkleinert (Fig. 38). Cerci sind nicht vorhanden. Auch das Flügelgeäder weist, ähnlich wie das Hypopygium, deutliche Apomorphien auf. Seltsamerweise besitzen die *Chelipoda*-Arten noch Parameren. Die Geschlossenheit des Hypopygiums wird bestenfalls von derjenigen bei Hypopygien der Heledoromia-Arten (*Clinoceratinae*) übertroffen. Sie tritt uns im Falle von *Chelipoda* zum ersten Mal entgegen.

Stellt das Hypopygium ein geschlossenes Gebilde dar (*Chelipoda*, *Heleodromia*), so wird stets das Hypandrium auf Kosten des Epandriums stark vergrößert. Das Letztere tritt kaum noch in Erscheinung. Wie schon erwähnt, finden sich Ansätze zu dieser Eigenart der Hypopygien schon bei den Empidinen (*Hilara*, *Empis macrorhyncha* PHIL.). Für eine nähere Verwandtschaft der *Clinoceratinae* und *Hemerodromiinae* spricht somit außer der bereits erwähnten Reduktion des achten Segmentes vor allem die Form des Hypandriums, das, mit Ausnahme einer einzigen der untersuchten Formen bei den Clinoceratinen, dorsal ganz geschlossen ist. Es liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß sich diese Form des Hypopygiums von derjenigen der Hemerodromiinen abgeleitet hat.

Auch die für die Hemerodromiinen erwähnte Aufbiegung des Hypopygiums in der Sagittalebene findet sich vielfach bei den Clinoceratinen wieder. Ein Merkmal, das sämtlichen Hemerodromiinen und Clinoceratinen gemeinsam zukommt, ist die Reduktion des achten Segmentes. Dies stützt die Annahme einer Verwandtschaft beider Unterfamilien.

Im ganzen zeigt das Hypopygium aller untersuchter Arten der Clinoceratinen wenig Abweichungen von der in Fig. 39 dargestellten Form. Ein besonders stark abgeleitetes Hypopygium besitzt *Heleodromia immaculata*

HOL. Das Hypandrium ist hier gewaltig vergrößert. Ihm liegt das Epandrium nur als kleine Platte auf. Dadurch entsteht ein geschlossenes Gebilde, wie es unter den Empididae sonst nur noch bei der Gattung *Chelipoda* gefunden wurde und das zweifellos an das Hypopygium der *Dolichopodidae* erinnert.

Um zu einem gewissen Urteil über die Beziehungen der *Empididae* zu den *Dolichopodidae* zu kommen, habe ich die Hypopygien verschiedener Dolichopodiden untersucht und dabei folgendes festgestellt: Es ist zu bezweifeln, daß — wenigstens bei den untersuchten Arten — Hypandrium und Epandrium getrennt vorhanden sind. Ständig erscheint das Hypopygium der Dolichopodiden als ein mehr oder weniger geschlossenes Ganzes. Ein von SNODGRASS als „Penisscheide“ bezeichnetes Sklerit tritt besonders bei Vertretern der Unterfamilie der *Dolichopodinae* in Erscheinung. Es befindet sich dort, wo man ein Hypandrium vermuten könnte und wird wohl bisweilen als ein solches angesprochen. Doch zeigen genauere Untersuchungen, daß die Penisscheide auf eine sekundäre Chitinisierung der Aedoeagusbasis zurückgeht, da sie mit dieser lateral deutlich in Verbindung steht (Fig. 48B). Für ein Hypandrium ist das sehr unwahrscheinlich. Dazu kommt, daß eine solche Bildung bei den Empididen nie beobachtet wurde. Es wird sich also bei besagtem Sklerit nicht um ein Hypandrium handeln. Vielmehr muß angenommen werden, daß das Hypopygium der Dolichopodiden ein Verschmelzungsprodukt aus Hyp- und Epandrium ist.

Man vergleiche nun einmal ein Hypopygium der Dolichopodiden mit ähnlichen Formen bei Empididen und es fällt nicht schwer, dabei an eine Ableitung der Dolichopodiden von einer Teilgruppe der Empididen (Hemerodromiinen, Clinoceratinen) zu denken. Es muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß das Hypopygium der untersuchten Dolichopodiden immer ventral eingeklappt ist, was bei Empididen nie vorkommt. Doch kann man sich unschwer vorstellen, daß ein senkrecht gestelltes Hypopygium (siehe *Heleodromia immaculata* HOL.) eine „Einbiegung“ zur ventralen hin erfahren haben kann.

In der Lageveränderung des Hypopygiums kann man ohne weiteres eine Verbindung zwischen Empididen und Dolichopodiden sehen.

Sollten sich Gründe ergeben, die deutlich für eine nähere Verwandtschaft der Dolichopodidae mit einer Teilgruppe der *Empididae* sprechen, so könnte es wohl nur die Gruppe *Hemerodromiinae-Clinoceratinae* sein.

Es folgen auf die Unterfamilie der *Clinoceratinae* noch die Brachystomatinen und die Ceratomerinen. Die ersteren lassen sich mühelos an die Clinoceratinen anschließen, wofür einige abgeleitete (apomorphe) Merkmale sprechen: 1. Das Fehlen der Gonopoden, 2. das Fehlen der Parameren, 3. die Reduktion des achten Segmentes.

Auffällig ist die Reduktion des Hypandriums. Sie erinnert in der hier vorliegenden Form an Hypandrium-Formen, wie sie uns bei gonopoden-tragenden Empidinen begegnen (*Empis*, *Rhamphomyia*).

Über die Ceratomerinen kann ich nichts Genaues aussagen, da mir kein Material zur Untersuchung vorlag. Aus einer Abbildung (COLLIN, 1933) von *Ceratomerus medioëris* COLLIN (Fig. 44) läßt sich entnehmen, daß, wie auch im HARDYSchen Stammbaumschema angegeben, die Ceratomerinen als besonders abgeleitete Gruppe an das Ende des rechten Stammbaumastes zu bringen sind.

Eine starke Umbildung zeigt das Ende des praegenitalen Abdomenanteils.

Leider sind die einzelnen Teile des Hypopygiums von COLLIN nicht näher bezeichnet. Somit läßt sich über den morphologischen Wert der Einzelteile nichts Genaues sagen. Soviel steht fest, es treten hier keine Gonopoden auf. Hyp- und Epandrium sind recht groß. Die Frage nach dem Vorhandensein von Cerci muß offen bleiben.

Tabellarische Übersicht der untersuchten Arten

Untersuchte Arten der Empididen

1. Empidinae

Inthepiscopus oedalinus ZETT.

Empis albicans MEIG.

„ *bazini* COLLIN

„ *bistortae* MEIG.

„ *culavata* FABR.

„ *gravipes* LW.

„ *leptomorion* BEZZI

„ *nigritarsis* MEIG

„ *palparis* EGG.

„ *plumipes* ZETT.

„ *rustica* FALL.

„ *simplexipes* LW.

„ *stercorea* L.

„ *styriaca* STROBL

„ *variegata* MEIG

Gloma fuscipennis MEIG

Hilara aeronetha MIK

„ *albipennis* v. ROS.

„ *gallica* MEIG.

„ *litorea* FALL.

„ *obscuritarsis* ZETT.

„ *pinctorum* ZETT.

„ *quadriclavata* STROBL

„ *quadrifaria* STROBL

„ *quadrivittata* MEIG.

„ *sorobiculata* LW.

Iteaphila nitidula ZETT.

Microphorella praecox LW.

Microphorus anomalus MEIG.

„ *beckeri* STROBL

„ *sycophantor* MELAND.

„ *truncatus* LW.

„ *velutinus* MACQ.

Oreogeton basalis LW.

Rhagas unica WALK.

Rhamphomyia albissima FREY

„ *anomalipennis* MEIG.

„ *aterima* FREY

„ *crinita* BEZZI

„ *culicina* FALL.

„ *dentata* OLDBG.

„ *heterochroma* BEZZI

„ *nodipes* FALL.

„ *plumifera* ZETT.

„ *pokorny* BEZZI

„ *subalpina* OLDBG

„ *sulcata* FALL.

2. Hemerodromiinae

Chelifera frigelli ZETT.

„ *melanocephala* HAL.

„ *precatoria* FALL.

Chelipoda albiseta ZETT.

„ *melanocephala* FABR

„ *fimbriata* COLLIN

„ *vocatoria* FALL.

Hemerodromia oratoria FALL.

„ *raptoria* MEIG.

„ *unilineata* ZETT.

3. Clinoceratinae

Clinocera appendiculata ZETT.

„ *barbatula* MIK

„ *barbatula* var. *securigera* ENGEL

„ *bipunctata* HAL.

„ *dimidiata* LW.

„ *dimidiata* var. *rufipes* OLDBG.

„ *inermis* LW.

Clinocera nigra MEIG

- „ *nudipes* LW.
- „ *pokornyi* MIK
- „ *stagnalis* HAL.
- „ *storchii* MIK
- „ *tibiella* MIK
- „ *trinotata* MIK
- „ *varipennis* NOV.
- „ *wesmaeli* MACQ

Dolichocephala gulfata FALL

- „ *gulfata* var. *nigrohalterata* STROBL
- „ *ocellata* var. *albohalterata* STROBL
- „ *irrorata* FALL.

Heleodromia curtipes BECK.

- „ *immaculata* HOL.
- „ *pectinulata* STROBL

Synamphoteria pallida LW.*Trichopeza longicornis* MEIG.

- „ *albicincta* FREY

Wiedemannia aquilex LW.

- „ *beckeri* MIK
- „ *bilobata* OLDBG
- „ *bistigma* CURT.
- „ *czerny* BEZZI
- „ *czerny* var. *rufipes* OLDBG.
- „ *fallaciosa* LW.
- „ *hygrobia* LW.
- „ *lamellata* LW.
- „ *longipennis* MIK
- „ *lota* HOL.
- „ *oldenbergi* ENGEL
- „ *phantasma* MIK
- „ *pirata* MIK
- „ *rhynchops* NOW
- „ *tricuspidata* BEZZI
- „ *zetterstedti* FALL.

4. *Brachystomatinae**Brachystoma vesiculosum* FABR.5. *Hybotinae**Eukybos triplex* WEK.*Hybos culiciformis* FABR.

- „ *femoratus* MULLER
- „ *grossipes* L.
- „ *major* BEZZI
- „ *striatellus* VILL.

Parahybos sauteri BEZZI

- „ *simplicipes* BEZZI

Platynema pulicaria FALL.*Syndyas nigripes* ZETT.*Syneches muscarius* FABR.6. *Ocydromiinae**Anthalia stigmatis* COQ*Bicellaria alpina* BEZZI

- „ *intermedia* LUNDB
- „ *nigra* MACQ.
- „ *spuria* FALL
- „ *sulcata* ZETT

Euthyneura gyllenhali ZETT

- „ *myrtilli* MACQ

Leptopeza flavipes MEIG.

- „ *borealis* ZETT.

Ocydromia glabricula FALL*Oedalea flavipes* ZETT.

- „ *holmgreni* ZETT.

- „ *hybotina* FALL.

- „ *stigmatella* ZETT.

- „ *tristis* SCHOLTZ

- „ *zetterstedti* COLLIN

Oropezeia spheoptera LW*Trichina clavipes* MEIG.

- „ *flavipes* MEIG.

- „ *fuscipes* ZETT.

- „ *opaca* LW

7. *Tachydromiinae**Chersodromia speculifer* WALK.*Coloboneura hirta* WALK.*Drapetus aenescens* WIED.

- „ *ephippiata* WALK.

- „ *exilis* MEIG.

- „ *flavipes* MACQ.

Platypalpus baldensis forma *elongata* BECK.

- „ *candicans* FALL.

- „ *ciliaris* FALL.

- „ *cursitans* FABR.

- „ *eumelaena* BECK, non MIK

- „ *exigua* MEIG.

- „ *fasciata* MEIG.

- „ *fuscipes* MEIG.

- „ *major* ZETT.

- „ *minuta* MEIG.

- „ *montana* BECK.

- „ *nigricoxa* MIK

- „ *nigrisetosa* STROBL

- „ *nigritarsis* FALL.

- „ *ostiorum* BECK

- „ *pectoralis* FALL

- „ *stigmatella* ZETT.

- „ *striola* OLDBG.

- „ *tristis* OLDBG.

Stulpon graminum FALL.*Symballophthalmus dissimilis* FALL.

Tachydromia annulimana MEIG.
 „ *arrogans* L.
 „ *calcanea* MEIG.
 „ *connexa* MEIG.
 „ *interrupta* LW.
 „ *ornatipes* BECK.

Tachydromia subulosa MEIG.
 „ *tuberculata* LW.
Tachypeza fuscipennis FALL.
 „ *nubila* MEIG.
 „ *truncorum* FALL.
 „ *winthemi* ZETT.

Untersuchte Arten der Bombyliiden

Anthrax sp.
Bombylius sp.

Hilaromorpha singularis BECK.

Untersuchte Arten der Dolichopodiden

Campsicnemus picticornis ZETT.
Chaetosphyrria regalis MEIG.
Condyllostylus fenestratus v. d. WULF
Diaphorus nigricans MEIG.
Dolichopus nigricornis MEIG.

Mechtera diadema L.
Neurogena pallida FALL.
Rhaphium longicornis FALL.
Scellus notatus FABR.

Erklärung der Abkürzungen

a : Anus
 ae : Aedoeagus
 ap : Apodem
 b ap : Basalapodem
 br v : Brückenartige Verbindung über dem Aedoeagus
 bst : Basistylus
 c : Cercus (Cerci)
 dst : Dististylus
 ej ap : Ejaculationsapodem
 epa : Epandrium
 hy : Hypandrium
 hyp : Hypopygium
 p : Penis
 pm : Parameren
 sek abgl : Sekundäre Abgliederungen
 surst : Surstyli
 v : Verbindungssteg zwischen Cercibasis und Aedoeagusbasis
 ves : Vesica

Zusammenfassung

Es wurde eine vergleichend-morphologische Untersuchung der Hypopygien bei Empididen vorgenommen. Die Untersuchungen erstreckten sich lediglich auf das Chitinskelett.

Zur Darstellung gelangte die Vielgestaltigkeit der Hypopygien bei Empididen, hervorgerufen durch Reduktionen, Asymmetrien, Verschmelzungen und Drehung des Hypopygiums. Bei einer vergleichenden Untersuchung der Einzelbestandteile des Hypopygiums konnte ermittelt werden, daß Gonopoden zum Grundbauplan des Hypopygiums der Empididen gehören. Es muß angenommen werden, daß es sich dabei um Bildungen handelt, die den Basistyli homolog sind, wie sie bei Rhagioniden oder Asiliden vorkommen. Innerhalb der Familie der Empididen sind sie bei den Empidinen und den Hemerodromiinen zu finden.

Der Bau des Hypopygiums spricht dafür, daß die Hybotinen, Ocydromiinen, Tachydromiinen eine monophyletische Gruppe darstellen. Für die Gesamtheit der übrigen Unterfamilien kann das nicht gesagt werden.

Klare Beziehungen bestehen zwischen den Hemerodrominen, Clinoceratinen, Brachystomatinen, während für die Empidinen der Bau des Hypopygiums Zweifel an der Einheitlichkeit dieser Unterfamilie aufkommen läßt.

Das Hypopygium der Dolichopodiden stellt offenbar ein Verschmelzungsprodukt aus Hyp und Epaandrium dar. Ein getrenntes Vorhandensein beider Anteile des Hypopygiums konnte bei keiner der untersuchten Arten ermittelt werden. Dem Bau des Hypopygiums ist zu entnehmen, daß die Dolichopodiden möglicherweise mit der Gruppe Hemerodrominen/Clinoceratinen in verwandtschaftliche Beziehung zu bringen sind.

Die Gattung *Hilaromorpha* gehört der Untersuchung des Hypopygiums zufolge, nicht in den Verwandtschaftskreis der Empididen, sondern in den der Bombyliden.

Summary

A morphological description is given of the chitinous parts of the male genitalia of the Dipterous family *Empididae*. It was found that Gonopodes belong to the groundplan of the family *Empididae*. Probably these are homologous to the so-called 'basistyl' of the male genitalia of the families *Rhagionidae* and *Asilidae*. Within the family *Empididae* they could be found only in the subfamilies *Empidinae* and *Hemerodrominae*. From the morphology of the hypopygium may be concluded that the subfamilies *Hybotinae*, *Ocydrominae*, and *Tachydrominae* are members of one monophyletic group. There are no reasons to make this assumption also for the complex of the other subfamilies. Clear relationships are to be seen between the subfamilies *Hemerodrominae*, *Clinoceratinae*, and *Brachystomatinae* whereas the morphology of the hypopygium leaves doubts about the homogeneity of the subfamily *Empidinae*.

The hypopygium of the family *Dolichopodidae* apparently originated by fusion of the hypandrium and the epandrium. No species could be found in which the fusion has not yet been taken place. From the morphology of the hypopygium relationships between the *Dolichopodidae* and the subfamilies *Hemerodrominae* and *Clinoceratinae* of the family *Empididae* eventually may be deduced.

According to the morphology of its hypopygium the genus *Hilaromorpha* belongs to the family *Bombylidae*, not to the family *Empididae*.

Резюме

Проводилось сравнивающее морфологическое исследование гуроругия у Empididae. Исследования распространялись только на хитиновый скелет.

Излагалось многообразие гуроругия у Empididae, вызванное редукциями, асимметриями, слияниями и скручиванием гуроругия. Сравняющим исследованием отдельных составных частей гуроругия удалось выявить, что Gonopodes принадлежат к основному строительному плану гуроругия Empididae. Нужно полагать, что здесь дело идет об образованиях, гомологичных basistyl, как они встречаются у Rhagionidae или Asilidae. Среди семейства Empididae их можно найти у Empidinae и Hemerodrominae.

Структура гуроругия указывает на то, что Hybotinae, Ocydrominae и Tachydrominae представляют монофилетическую группу. Относительно остальных подсемейств в целом этого нельзя сказать. Ясные связи существуют между Hemerodrominae, Clinoceratinae, Brachystomatinae: между тем как структура гуроругия у Empidinae допускает сомнения относительно единообразия этого подсемейства. Гуроругия Dolichopodidae очевидно является продуктом слияния hypandrium и epandrium. Наличия обеих частей гуроругия не удалось выявить ни у одного из исследуемых видов. Из структуры гуроругия следует, что могут существовать родственные соотношения между Dolichopodidae и группой Hemerodrominae — Clinoceratinae.

Род *Hilaromorpha*, согласно исследованию гуроругия, не принадлежит к родственному кругу Empididae, а к родственному кругу Bombylidae.

Literatur

- ABUL NASR, S. E., Structure and development of the reproductive system of some species of Nematocera. Phil. Trans. R. Soc. London (B), **234**, 339—96, 1950.
- ACZÉL, M., Orthopyga and Campylopyga, new Divisions of Diptera. Ann. ent. Soc. Amer., **47**, 75—80, 1954a.
- ALDRICH, J. M., *Dolichopodidae*, Biol. Centr. Americ. Dipt., **1**, 339, 1901.
- BECKER, T., Dipterologische Studien über Dolichopodiden. Abh. Zool.-botan. Ges. Wien, **13**, 1—395, 1922.
- BRAUER, F., Bemerkungen zur Systematik der Dipteren. In: Zweiflügler Kais. Mus. Wien, p. 51, 1880.
- COLE, F. R., A study of the terminal abdominal structures of male Diptera (two-winged flies). Proc. Calif. Acad. Sci., (4), **16**, 397—499, 1927.
- COLLIN, I. E., Diptera of Patagonia and South Chile, **4**, *Empididae*, London, 1933.
- CRAMPTON, G. C., The genitalia of male Diptera and Mecoptera compared with those of related insects from standpoint of phylogeny. Trans. Amer. ent. Soc., **48**, 207 bis 225, 1923.
- , External morphology of the Diptera. Conn. State, geol. nat. Hist. Surv. Bull. **64**, p. 10—132, 1942.
- CREGAN, M. B., Generic Relationsships of the *Dolichopodidae* based on a study of the mouth parts. Illinois Biol. Monogr., **18**, 1—68, 1941.
- EDWARDS, F. W., *Empididae*. In: Dipt. Patag. S. Chile, **4**, 1—334, 1934.
- EMDEN, F. I. VAN, The male genitalia of Diptera and their taxonomic value. Ninth. Intern. Congr. Ent. Amsterdam, 1951, **2**, 22—25, 1953 (Brief review of the taxonomic importance of the parts of the hypopygium on the various groups of Diptera).
- ENGEL, E. O., & FREY, R., *Empididae*, in: LINDNER, Fliegen d. palaarkt. Region, **4**, **4**, 1—639, 1956.
- FEUERBORN, H. J., Das Hypopygium inversum und circumversum der Dipteren. Zool. Anz. **55**, 189—213, 1922.
- HARDY, G. H., The Phylogenie of Diptera 3. *Empididae*. Ent. Mon. Mag., **90**, 78—80, 1954.
- HENDEL, F., Zweiflügler oder Diptera II. Allgemeiner Teil. In: DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, **11**, 1—135, 1928.
- HENNIG, W., Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorhaphen Dipteren. Ztschr. Morph. Ökol., **1**, 328—370, 1936.
- , Die Larvenformen der Dipteren, **1**. Berlin, 1948.
- , Die Larvenformen der Dipteren, **3**. Berlin, 1952.
- , Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.
- , Flügelgeäder und System der Dipteren. Beitr. Ent., **4**, 245—388, 1954.
- LAMEERE, A., Notes pour la Classification des Diptères. Mém. Soc. ent. Belgique, **12**, 105—139, 1906.
- LEONARD, Some notes on my revision of the *Rhagionidae* (Diptera). Trans. Amer. ent. Soc., **57**, 323, 1931.
- MELANDER, A. L., *Diptera: Empididae*, in: WYTSMAN, Gen. Ins., fasc. 185, 1927.
- REICHARDT, H., Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. Ztschr. wiss. Zool., **135**, 257—301, 1929.
- REMANE, A., Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1952.
- SMIRNOV, E. S., Über den Bau des männlichen Genitalsystems der Dipteren. Biol. Mitt. Zool. Timirozef Moscow Zool., Lf. **1**, 39—56, 1925.
- SNODGRASS, R. E., The hypopygium of the *Dolichopodidae*, Proc. Calif. Acad. Sci. (3) **3**, 273—295, 1904.
- , Principles of Insect Morphology. New York, 1935.

- TUOMIKOSKI, R., Beobachtungen über das Schwärmen und die Kopulation einiger Empididen. Ann. ent. Fenn., **51**, 1—30, 1937.
- TUXEN, S. L., Taxonomist's glossary of genitalia in insects, Copenhagen, 1956.
- WESCHÉ, W., The genitalia of both sexes of the Diptera and their relation to the armature of the mouth. Trans. Linn. Soc. London, **9**, 339—386, 1906.
- ZUMPT, F. & HEINZ, H. J., Studies on the sexual armature of Diptera II. A contribution to the study of the morphology and homology of the male terminalia of Calliphora and Sarcophaga. Ent. mon. Mag., **86**, 207—216, 1950 (With a comparative table of the terminology used by different authors for the hypopygium of Cyclorhapha).

Zwei neue *Isoplia*-Arten aus Westafrika

(*Coleoptera: Lamellicornia, Melolonthidae, Rutelinae*)

JOHANN W. MACHATSCHKE

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

(Mit 5 Textfiguren)

Die folgend neu beschriebenen Arten wurden mir von Herrn Konsul Dr. h. c. GEORG FREY zur Bestimmung vorgelegt. Die Typen und Paratypen befinden sich im Museum G. FREY in Tutzing bei München, ausgenommen 7 Paratypen der *Isoplia ganganicola* n. sp., die mir Herr Konsul Dr. FREY für die Sammlung des Deutschen Entomologischen Instituts überlassen hat und für die ich ihm auch hier herzlich danke. Ebenso danke ich auch dem Direktor des Zoologischen Instituts der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Herrn Prof. Dr. O. HÜSING für die leihweise Übersendung des Typus der *Isoplia lasiosoma* BURMEISTER, der sich heute in der Sammlung des genannten Instituts befindet.

Isoplia ganganicola n. sp.

Der Körper schlank, langgestreckt, mit Ausnahme eines breiten, rotgelben Längsstreifens in der Mitte der Flügeldecken glänzend schwarz und dicht mit aufrechtstehenden, gelblichweißen, oft bräunlichen Borsten besetzt. Der Kopfschild parabolisch, mit der Stirn fest verschmolzen und wie diese dicht punktiert, beborstet und fein gerandet. Halsschild herzförmig, weit vor der Mitte am breitesten, von hier zu den etwas vorgezogenen, spitzen Vorderecken rasch verengt (Fig. 1), nach hinten im flachen Bogen bis zum Schildchen verrundet und fein gerandet. Die Scheibe flach gewölbt und mit großen hufeisenförmigen Narbenpunkten dicht besetzt, von denen jeder eine aufrechtstehende Borste trägt. Das Schildchen viel länger als breit, spitz dreieckig, die Scheibe dicht mit borstentragenden Narbenpunkten besetzt. Auf den Flügeldecken neben der Naht an Stelle der ersten primären Punktreihe eine feine, vertiefte, bis zur Spitze reichende Rille mit erhabenen Rändern, die übrige Scheibe zerstreut mit Haarpunkten besetzt. Diese nur