

## Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae)

Von

HANS ULRICH

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

### Einleitung

Wie in einem früheren Beitrag (Ulrich 1972) gezeigt wurde (Nachträge und Berichtigungen: Ulrich 1974), unterscheidet sich das Hypopygium von *Empis borealis* (Empidinae) von dem der Clinocerine *Wiedemannia* und vom Grundplan der Familie darin, daß die Parameren („Gonopoden“) ungegliedert sind und daß anstelle der fehlenden Distalglieder (Telomeren oder Gonostyli) die Cerci die Funktion eines Klammerorgans übernommen haben. Nach den Befunden Bährmanns (1960) ist anzunehmen, daß das Fehlen der Telomeren ein apomorphes Merkmal aller Empidinae [sensu Collin 1961] ist, das möglicherweise auch den Hemerodromiinae s. str. [= sensu Melander 1927, Engel 1938] zukommt, deren Hypopygium in ursprünglichen Fällen, wie bei *Chelifera* und *Hemerodromia*, dem von *Empis* auffallend ähnlich sieht. Die Frage drängt sich auf, ob im Bau des Hypopygys zwischen den beiden Unterfamilien eine Synapomorphie besteht, die als Hinweis auf nähere Verwandtschaft zu werten wäre. Es erschien deshalb lohnend, das Hypopygium einer *Chelifera*-Art näher zu untersuchen, um zu ermitteln, wie weit die Übereinstimmungen mit *Empis* gehen und ob die in beiden Fällen ähnlich gestalteten und an ähnlicher Stelle liegenden Teile einander homolog sind.

Als Untersuchungsobjekt stand *Chelifera precabunda* Collin zur Verfügung. Die Tiere waren, jeweils im August, in den Jahren 1969—1974 mit dem Streifnetz am Ufer eines Baches in einem Fichtenhochwald bei Ellwangen (Ostwürttemberg) gesammelt und in Alkohol konserviert worden. Als Untersuchungsmethode wurde, wie in früheren Arbeiten, ausschließlich die der Sektion unter Alkohol angewandt (Näheres zur Sektionstechnik bei Ulrich 1971).

### Zu den Abbildungen

Bei allen Figuren wurde der gleiche Abbildungsmaßstab angewandt. Zur Unterscheidung von Skleriten und Membranen und von Innen- und Außenseite der

Cuticula wurde die gleiche Darstellungsweise wie in den vorhergehenden Arbeiten gewählt (s. Ulrich 1974). In Abb. 1 (laterale Außenansicht) ist nur die Außenseite sichtbar; Sklerite sind in diesem Fall weiß, Membranen punktiert wiedergegeben. In den übrigen Abbildungen (Hypopygium-Fragmente und Medialansichten des aufgeschnittenen Postabdomens) sind die sichtbaren Flächen der Cuticula-Außenseite durch Schraffur kenntlich gemacht. Sowohl in Innen- wie in Außenansicht sind Membranen durch Punktierung von den Skleriten unterschieden.

Bei der Beschriftung der Abbildungen wurden die folgenden Abkürzungen angewandt:

Ae	Aedeagus
An	Anus
BM	Basimer („Gonocoxit“, GCx, bei <i>Wiedemannia</i> , „Gonopode“, G, bei <i>Empis</i> , Ulrich 1972)
C	Cercus
CAp	Leiste an der Basis des Cercus
Dej	cuticulare Intima des Endabschnitts des Ductus ejaculatorius
E	Epandrium
EjAp	Ejakulationsapodem
EPh	Endophallus
GEj	Gelenkstelle des Ejakulationsapodems
H	Hypandrium
HAp	Hypandriumapodem
HBr	Hypandriumbrücke („erstes ventrales Proctigersklerit“, 1. P, bei <i>Empis</i> , „sklerotisierte Dorsalfäche des Hypandriums“ bei <i>Wiedemannia</i> , Ulrich 1972)
HBrAp	mediale Einsenkung im Bereich der Hypandriumbrücke
HBrF	paariger Fortsatz der Hypandriumbrücke
HF	Hypandriumfortsatz
Ke	Seitenwand der äußeren Genitalkammer (Basimer-Medialfläche)
Ki	Wand der inneren Genitalkammer
Per	Periandrium (G+E bei <i>Empis</i> , GCx+E bei <i>Wiedemannia</i> , Ulrich 1972)
PrF	flügelartiger Fortsatz des Proctigersternits
S 7, S 8	Abdominalsternite 7 und 8
SPr	Proctigersternit („ventrales Proctigersklerit“, P, bei <i>Wiedemannia</i> , „zweites ventrales Proctigersklerit“, 2. P, bei <i>Empis</i> , Ulrich 1972)
St	Skleritsteg zwischen Proctigersternit und Basimer
T 7, T 8	Abdominaltergite 7 und 8
V	Vesica
1—12	Muskeln und Muskelansatzflächen

### Skelett

Außenansicht lateral: Abb. 1

Teilansichten: Abb. 2—3

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums und seiner Teile: Abb. 4—8

Das Postabdomen von *Chelifera* ist weder gedreht (invertiert oder circumvertiert) noch in auffallender Weise dorsad oder ventrad eingekrümmt. In dieser Hinsicht besteht Übereinstimmung mit dem Grundplan der Brachyce-

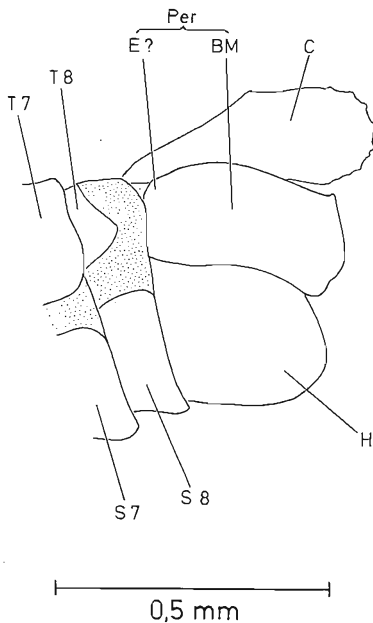


Abb. 1: *Chelifera precabunda* ♂, Hypopygium und vorhergehende Abdominalsegmente in lateraler Außenansicht, von links.

ren. Die morphologischen Hauptebenen weichen von der topographischen Lage nur insoweit ab, als der After (An, Abb. 4) und damit das morphologische Caudalende sich nicht am Hinterrand, sondern auf der Oberseite des Hypopygiums befindet; das Postabdomen ist ab dem Genitalsegment dorsad aufgebogen, stärker als im Grundplan der Brachyceren und ähnlich wie bei den Asilinae. In der folgenden Beschreibung werden Lagebezeichnungen wie „dorsal“, „lateral“ und „cranial“ im topographischen Sinn gebraucht; sie entsprechen der Orientierung in Ruhelage am lebenden Tier. Eine gleichartige Orientierung wurde für die Zeichnungen (außer Abb. 3) gewählt (dorsal = oben, cranial = links im Bild). Soweit auch auf die morphologischen Hauptebenen der Teile eingegangen wird, stehen die diesbezüglichen Lagebezeichnungen in Klammern hinter den topographischen, oder der abweichende Sinn der Begriffe ist ausdrücklich vermerkt.

Die Homologisierung der Teile basiert auf deren Lagebeziehungen untereinander und zur Muskulatur, ihrem Aufbau im einzelnen und einem Vergleich mit den Hypopygien der früher untersuchten Empididen und Dolichopodiden (Ulrich 1972, 1974).

In Außenansicht sind ein unpaares und zwei paarige Sklerite zu unterscheiden, die unter Berücksichtigung der genannten Kriterien mit den an entsprechender Stelle liegenden und ähnlich gestalteten Skleriten von *Empis* homologisiert werden müssen.

Das dorsale Paar bilden die Cerci (C, Abb. 1, 3, 5, 7), die an ihrem dorsalen und caudalen (distalen) Rand mit Zähnen unterschiedlicher Größe und art-spezifischer Anordnung bewehrt sind (s. Collin 1961, Urbeschreibung, mit Fig. 287) und die, nach ihrer Form zu urteilen, vermutlich als Greifzange zum Festhalten des weiblichen Postabdomens benutzt werden. Ihr proximaler Rand springt lateral und caudal (morphologische Cranial- und Ventral-seite) als sichelförmige Leiste vor (CAp, Abb. 7, 3), die in ihrem cranialen (anterodorsalen) Teil als Muskelansatz dient.

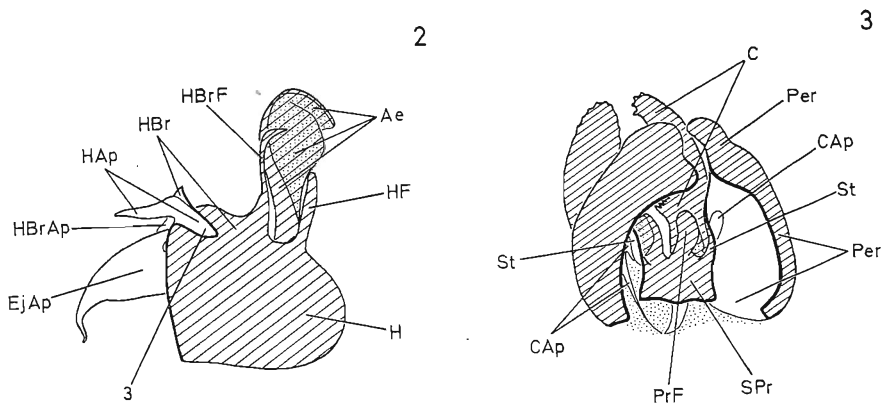


Abb. 2—3: *Chelifera precabunda* ♂, Teile des Hypopygium-Skeletts. 2: Hypandrium und Hypandriumbrücke, Aedeagus und Samenspritze in Lateralansicht, von links. 3: Der Rest des Hypopygiums nach Entfernen der Teile von Abb. 2 und der Membranen der Basimer-Medialflächen, schräge Ventrolateralansicht von links unten.

Das laterale Skleritpaar (Per = E? + BM, Abb. 1, 3, 7) verkörpert das median geteilte Periandrium (Per), das zum größeren Teil von den Basimern (BM; von mir 1972 als „Gonocoxite“, GCx, bzw. „Gonopoden“, G, bezeichnet), daneben aber vielleicht auch von einem Rest des im übrigen reduzierten Epandriums (E?) gebildet wird. (Zur Homologie des Periandriums s. Griffiths 1972 und Ulrich 1974.) Abgegliederte Telomeren fehlen. Die Lateralflächen des Periandriums sind sklerotisiert, seine Medialflächen (Seitenwände der äußeren Genitalkammer, Ke, Abb. 5) mit Ausnahme der dorsalen und caudalen Partie membranös.

Wo jeder Cercus mit der Periandriumhälfte der gleichen Seite zusammenstößt, ist die Cuticula eingefaltet; soweit die beiden Blätter der Einfaltung sich fest anliegen und miteinander verkittet sind, bilden sie die oben erwähnte Leiste CAp. Zwischen den beiden Skleriten ist nur im cranialen Bereich eine Membran ausgebildet; der caudale Teil der Leiste könnte demnach statt dem Cercus vielleicht auch dem Periandrium zugerechnet werden. Da jedoch die Dorsalfläche des Periandriums elastisch biegsam und dem-

gegenüber der Cercus samt der Leiste vergleichsweise starr ist, dürfte diese wenigstens funktionell in ihrer ganzen Länge als ein Teil der Cercus aufzufassen sein. Doch immerhin zeichnet sich auch die Verbindung zwischen Cercus und Periandrium durch eine gewisse Festigkeit aus, die vielleicht für die Funktion der Cerci als Klammerorgane wichtig ist.

Der unpaare ventrale Teil des Hypopygiums (Abb. 1, H; Abb. 2) bildet einen kompakten, blasenförmig aufgetriebenen Körper, der blaß gefärbt und in sich elastisch verformbar, aber dennoch fast auf seiner ganzen Oberfläche sklerotisiert ist. Gegen die übrigen Teile ist er durch Membranen abgegrenzt. Die äußerlich sichtbare Fläche kann dem Hypandrium (H) zugerechnet werden. In die Dorsalfläche ist die innere Genitalkammer (Ki, Abb. 4) eingesenkt, deren Wand am Grund membranös und dort der Basis des Aedeagus (Ae) angeheftet ist. Hinter der Einsenkung erhebt sich ein unpaarer, in seinem distalen Abschnitt median gespaltener Fortsatz (HF, Abb. 2, 5).

Die sklerotisierte Fläche cranial (morphologisch caudal) von der Einsenkung der inneren Genitalkammer ist der Hypandriumbrücke der Dolichopodiden (Ulrich 1974) homolog und soll ebenso benannt werden; sie ist vermutlich ein Derivat der Intersegmentalregion zwischen der Sterniten 9 und 10 und wurde von mir (1972) bei *Empis* fälschlich als „erstes ventrales Proctigersklerit“ (1. P), bei *Wiedemannia* als „sklerotisierte Dorsalfläche des Hypandriums“ bezeichnet. Unmittelbar an die innere Genitalkammer angrenzend ist die Hypandriumbrücke aufgewölbt und in ein Paar langer und dünner, im Querschnitt abgeflachter Fortsätze (HBrF, Abb. 2, 5) ausgezogen. Diese Fortsatzbildung kann als Konvergenz zum Dorsalanhang der Dolichopodiden betrachtet werden, der sich an ähnlicher Stelle befindet und dessen Homologie noch ungeklärt ist (Ulrich 1974).

Im cranialen (morphologisch caudalen) Bereich der Hypandriumbrücke ist die Cuticula zu einer breiten und geräumigen unpaaren, durchweg sklerotisierten Hohlform eingesenkt (HBrAp, Abb. 4). Jederseits dieser Einsenkung ist ein lamellenförmiges Apodem eingefaltet (Hypandriumapodem, HAp, Abb. 2, 4), das mit dem basalen Teil seiner Fläche (Ansatzfläche von Muskel 3 in Abb. 2) eine Einbuchtung der Cranialgrenze von Hypandriumbrücke und Hypandrium überbrückt und darin an das ähnlich gebildete Apodem von *Empis* erinnert (s. Ulrich 1972, Abb. 5, Ansatzfläche des gleichen Muskels); auch bei *Wiedemannia* sind ähnliche Verhältnisse gegeben, wenn auch die Einbuchtung breiter und weniger tief ist (l. c., Einbuchtung in Abb. 21, Muskel 3 und dessen Insertionsfläche in Abb. 26 bzw. 24 sichtbar, Hypandriumapodem und Hypandriumbrücke nicht benannt). Die Hypandriumapodeme von *Chelifera* erwähnt schon Bährmann (1960), der auch im übrigen eine zutreffende Beschreibung der Gestalt des Hypandriums und der mit diesem zusammenhängenden Teile gibt; er erkannte aber nicht, daß die Apodeme

auch bei anderen Empididen und höchstwahrscheinlich schon im Grundplan der Empidoidea vorhanden sind.

Das Proctigersternit (SPr, Abb. 3, 5) grenzt, wie bei den früher untersuchten Empididen und Dolichopodiden, mittels einer schmalen Membran an die Hypandriumbrücke an und bildet mit dieser ein Scharniergelenk. Ich bezeichnete es (1972) bei *Wiedemannia* als „ventrales Proctigersklerit“ (P),

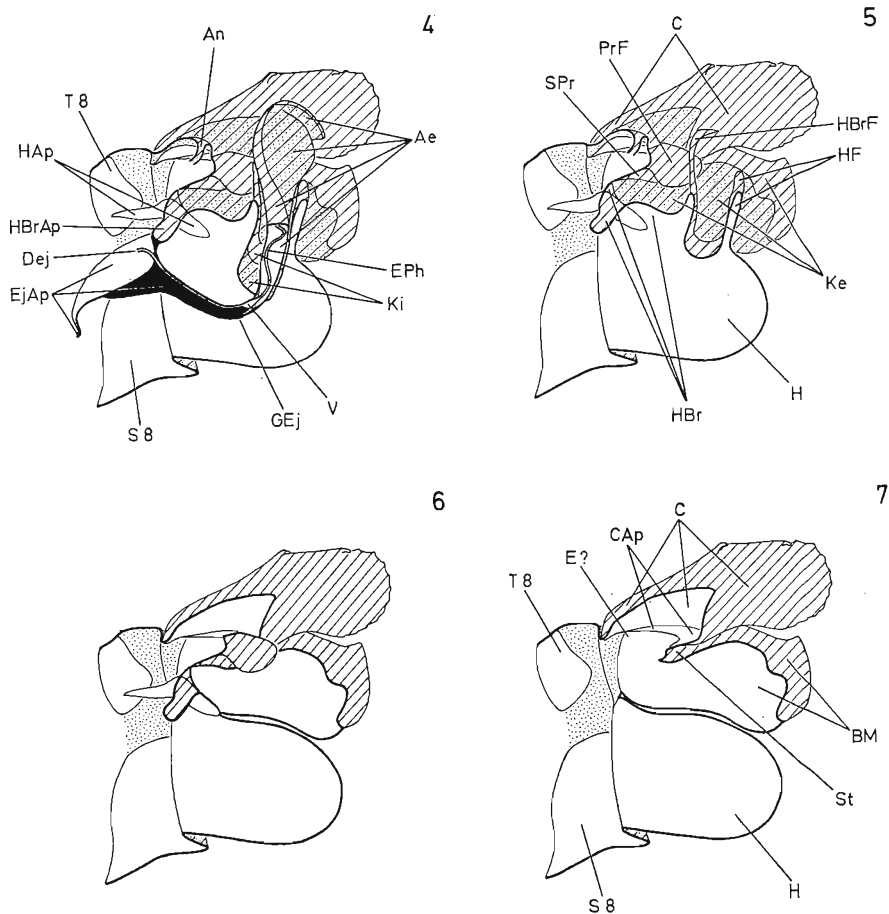


Abb. 4—7: *Chelifera precabunda* ♂, rechter Teil des durchgeschnittenen Postabdomens in Medialansicht, Skelett. 4: Schnittführung in der Medianebene, außer im Bereich des Aedeagus, dessen distaler Teil ganz belassen wurde. 5: Aedeagus, Samenspritze und Membran der inneren Genitalkammer entfernt. 6: Außerdem entfernt: mediale Teile des Hypandriums, Hypandriumbrücke mit Ausnahme ihrer Einfaltung, Membranen im Bereich der Basimer-Medialfläche und des Proctiger. 7: Zusätzlich entfernt wurden der Rest der Hypandriumbrücke, das Hypandriumapodem und das Proctigersternit.

bei *Empis* (infolge einer Fehleinschätzung der Homologie der Hypandriumbrücke) als „zweites ventrales Proctigersklerit“ (2. P). Bei *Chelifera* ist es jenseits der Mitte seiner Länge im Winkel von annähernd 90° dorsad aufgebogen; der vertikal stehende Abschnitt trägt jederseits der Medianen einen flügel förmigen Fortsatz (PrF), dessen Lateralfäche membranös ist und sich in die Membran fortsetzt, die die Basis des Cercus medial begrenzt und die Wand des Analkegels bildet (Abb. 5; Membran in Abb. 6 entfernt).

Der Seitenrand des Proctigersternits geht caudal über einen Skleritsteg (St, Abb. 3 und 7, in Abb. 7 quer durchschnitten) in die sklerotisierte Mediodorsalfäche des Basimers der gleichen Seite über. In dieser starren oder höchstens elastisch biegsamen Verbindung, die bei *Wiedemannia* und den in dieser Hinsicht bekannten Dolichopodiden fehlt, stimmt *Chelifera* in auffallender Weise mit *Empis* überein (vgl. Ulrich 1972, Abb. 7 und 8). Es handelt sich um ein offensichtlich apomorphes Merkmal, das im Zusammenhang mit der Umwandlung der Cerci in Klammerorgane zu sehen ist. Wir müssen annehmen, daß der Proctiger mittels der Skleritstege eine stabile Verankerung am Periandrium erhält, ohne welche die Cerci, die Anhänge des Proctiger sind, ihre Klammerfunktion nur unvollkommen erfüllen könnten.

Aedeagus (Ae, Abb. 2, 4, 8) und Samenspritze weichen in ihrem Bau und vermutlich auch in ihrer Mechanik von den bekannten Verhältnissen bei *Empis* und Dolichopodiden in mehrfacher Hinsicht ab. Offenbar liegt hier ein Fall von Autapomorphie vor, der auch mit dem — mangelhaft bekannten — Aufbau der entsprechenden Organe von *Wiedemannia* nicht in näheren Zusammenhang gebracht werden kann.

Der vermutlich als Ejakulationsapodem (EjAp) zu deutende Teil besteht aus einem stabförmigen caudalen Abschnitt mit einer trichterförmigen cranialen Verbreiterung, an der die von anderen Empidoiden bekannten Muskeln der Samenspritze ansetzen und die zudem mit der medianen Einsenkung der Hypandriumbrücke (HBrAp) verwachsen ist, so daß gegenüber dieser nur elastische Verbiegungen möglich sind. Die Einsenkung kann demnach mit dem Aedeagus-Stützrohr der Dolichopodiden verglichen werden, das jedoch nicht mit dem Ejakulationsapodem, sondern mit dem feststehenden Teil der Samenspritze, der Vesica, verwachsen ist; wahrscheinlich sind die Stützeinrichtungen in den beiden Fällen konvergente Bildungen.

Der Ductus ejaculatorius (nicht abgebildet) hat die Form eines voluminösen, dickwandigen und englumigen Rohres, das im Abdomen gerade in Caudalrichtung verläuft und dessen Ende in der Mitte der trichterförmigen Erweiterung des Ejakulationsapodems liegt. Sein Lumen ist im Endabschnitt von einer cuticularen Intima (Dej) ausgekleidet und setzt sich caudal in einen engen Kanal fort, der den stabförmigen Abschnitt des Apodems in ganzer Länge durchzieht (Homologon des Gonoporus von *Empis* und Doli-

chopodiden) und sich seinerseits distal im Endophallus (EPh) forsetzt. Dieser ist, außer in seinem erweiterten Proximalabschnitt (Vesica, V), ebenfalls englumig.

Am Caudalende des Ejakulationsapodems ist ein Gelenk ausgebildet, indem an dieser Stelle die Ventralwand des Aedeagusrohres elastisch biegsam (Gelenkstelle GEj), die Seiten- und Dorsalwand membranös ist. Dieses Gelenk ist offenbar dem entsprechenden Gelenk anderer Empidoidea homolog; vermutlich wird, wie dort, bei seiner Beugung die Vesica verengt und ihr Inhalt ausgepreßt. Angesichts der schwachen Größenentwicklung der Vesica ist anzunehmen, daß bei jeder Verengung nur eine geringe Ejakulatmenge gefördert wird. Vielleicht wirkt aber auch der stark entwickelte Ductus ejaculatorius beim Austreiben der Spermaflüssigkeit mit.

Der Aedeagus kann in seiner Gesamtheit hervorgestoßen werden (Protrusion); dabei wird die in Ruhe tief eingesenkte Membran der inneren Genitalkammer abgeflacht und darüber hinaus vermutlich vorgestülpt. Zu einer entsprechenden Protrusionsbewegung sind, nach dem morphologischen Befund zu urteilen, auch *Empis* und die untersuchten Dolichopodiden befähigt,

8

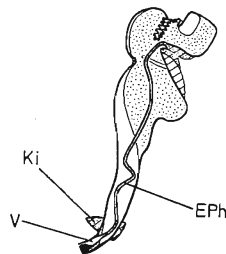


Abb. 8: *Chelifera precabunda* ♂, rechter Teil des durch einen Medianschnitt halbierten Aedeagus mit ausgeklapptem Distalabschnitt (mutmaßliche Erektionsstellung), nach einem Mazerationspräparat.

nicht dagegen *Wiedemannia*. Eine Besonderheit von *Chelifera* ist aber die Fähigkeit, außerdem noch die Form des Aedeagus zu verändern und sein Volumen zu vergrößern, ein Vorgang, der als Erektion im engeren Sinne der Protrusionsbewegung gegenübergestellt werden kann. Der Aedeagus ist, mit Ausnahme seiner Basis und seiner (morphologischen) Dorsalseite, größtenteils membranös. Die Dorsalversteifung ist durch eine membranöse Durchteilung in einen proximalen und einen distalen Abschnitt gegliedert. Dadurch entsteht ein Gelenk, in dem der Distalteil des Aedeagus gegenüber dem Proximalteil abgebogen und taschenmesserartig in dessen Ventralseite eingeklappt werden kann. Die eingeklappte Stellung (Abb. 2, 4) dürfte der



Ruhelage entsprechen. In Mazerationspräparaten kann der Distalabschnitt mehr oder weniger weit ausgeklappt sein (Abb. 8). In ähnlicher Weise geht vermutlich die Erektion vor sich; man muß annehmen, daß durch eine Erhöhung des Binnendrucks im Aedeagus der Distalteil ausgeklappt und zusätzlich unter Verstreichen der in Abb. 8 noch sichtbaren Falten aufgebläht wird. Eine Erhöhung des Binnendrucks wäre durch Einpressen von Haemolymph in den Aedeagus unter der Wirkung der praegenitalen Abdominalmuskulatur denkbar. Dies setzt eine — ohnehin wahrscheinliche — offene Verbindung zwischen der Leibeshöhle des Rumpfes und der des Aedeagus voraus, die in einem Spaltraum zwischen dem äußeren Aedeagusrohr und dem Endophallus bestehen dürfte. Wie weit das äußere Rohr über die Anheftungsstelle der Genitalkammerwand Ki hinaus ins Innere des Genitalsegments verlängert ist, ist weder bei Empididen noch bei Dolichopodiden (s. Ulrich 1974) bekannt; entsprechend unsicher müssen alle Vermutungen über die Lage der Kommunikation zwischen den beiden Abschnitten der Leibeshöhle bleiben.

### Muskulatur

Abb. 9—11

Die im folgenden zu besprechenden Muskeln sind mit den gleichen Nummern gekennzeichnet wie ihre Homologa bei *Empis* und *Wiedemannia* (Ulrich 1972). Ihre Homologie mit denjenigen, welche Tréhen (1963) von verschiedenen *Empis*- und *Rhamphomyia*-Arten beschrieb, kann aus den betreffenden Listen unter den Muskeln von *Empis* (l. c.) entnommen werden. Weitere Angaben zur Homologie finden sich in der Beschreibung des Dolichopodiden-Hypopygiums durch Ulrich (1974). Es dürfte deshalb angebracht sein, für jeden Muskel von *Chelifera* das Homologon bei den 1974 behandelten Dolichopodiden anzugeben. Außerdem werden die von Hennig 1936 (*Dioctria*) und Bonhag 1951 (*Tabanus*) beschriebenen Muskeln noch einmal aufgeführt, da ich meine Vorstellungen über ihre Homologie in verschiedenen Fällen auf Grund der an Dolichopodiden gewonnenen Erfahrungen geändert habe (Begründungen hierzu bei Ulrich 1974).

Die Muskeln des Hypopygs von *Chelifera* sind mit Ausnahme von Muskel 2 paarig.

1. Ein fächerförmiger Muskel, der den trichterförmigen Teil des Ejakulationsapodems (konkave Fläche) mit dem Hypandriumapodem verbindet (Abb. 9).

Homolog:

Ulrich (1974) 1

Hennig (1936) MP1?

Bonhag (1951) ?

2. Ein starker, annähernd parallelfaseriger Muskel, der den Innenraum des Hypandriums nahezu vollständig ausfüllt. Vorderer Ansatz am trichterförmigen Teil des Ejakulationsapodems (konvexe Fläche), dorsal auf die mediane Einsenkung der Hypandriumbrücke übergreifend; hinterer Ansatz an den Caudalwänden von Hypandrium und Hypandriumbrücke und am sklerotisierten Teil der Seitenwand der inneren Genitalkammer (Abb. 9). Offenbar bewirkt der Muskel die Protrusion des Aedeagus unter gleichzeitiger Verkürzung der Hypandriumbrücke.

Homolog:

Ulrich (1974) 2

Hennig (1936) MP2?

Bonhag (1951) 189? median ventral muscle of the endophallic armature

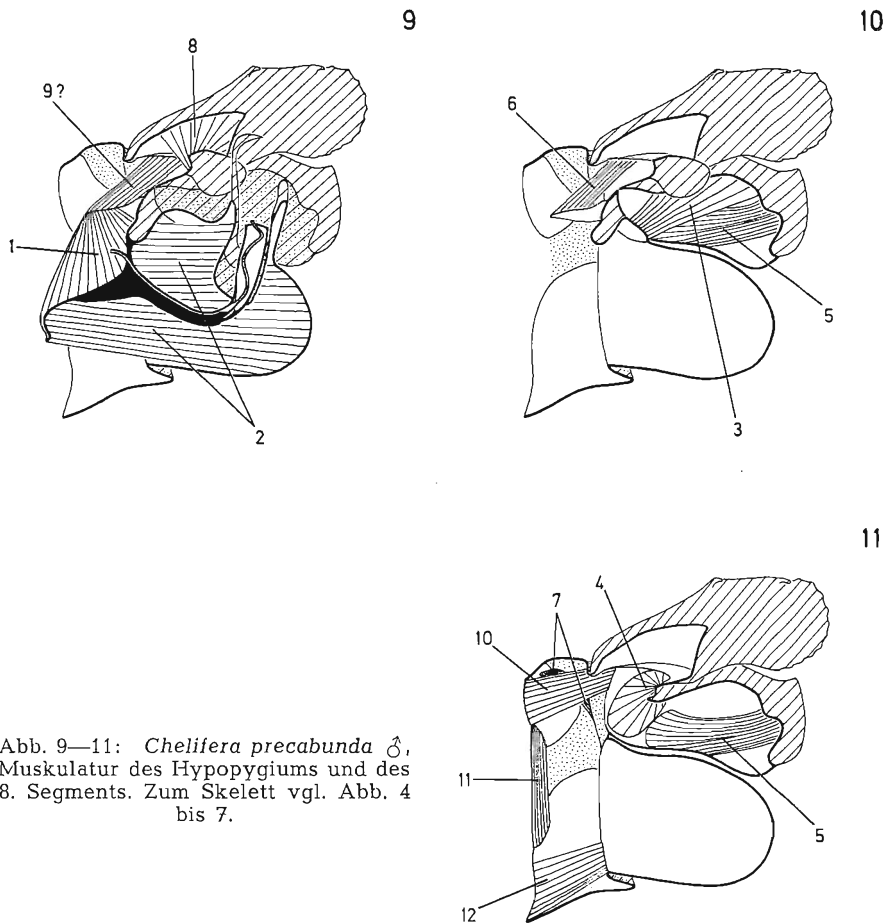


Abb. 9—11: *Cheliifera precabunda* ♂, Muskulatur des Hypopygiums und des 8. Segments. Zum Skelett vgl. Abb. 4 bis 7.

3. Ursprung an der Dorsal- und Lateralfläche des Basimers, Insertion am basalen Teil des Hypandriumapodems (Abb. 10).

Homolog:

Ulrich (1974) 5

Hennig (1936) kein Homologon

Bonhag (1951) kein Homologon

Der Muskel ist wahrscheinlich eine synapomorphe Neubildung der Empididen und Dolichopodiden. Meine Angaben (1972) über *Empis* und *Wiedemannia* sind dahingehend zu präzisieren, daß der Muskel auch bei diesen nicht an der Außenwand des Hypandriums, sondern am Hypandriumapodem ansetzt. Bei den Dolichopodiden liegt die Ansatzfläche, soweit bekannt, an der Außenwand (Hypandriumarm), von der sie aber auf den angrenzenden Bezirk des Hypandriumapodems übergreifen kann. Welcher Fall innerhalb der Empidoidea die plesiomorphe Ausbildungsstufe verkörpert, kann zur Zeit noch nicht beurteilt werden.

4. Ein kegelförmiger Muskel mit Ursprung an der Lateralfläche des Periandriums (Basimer?) und Insertion am Skleritsteg hinter dem Proctigersternit (Abb. 11).

Homolog:

Ulrich (1974) 7

Hennig (1936) M5

Bonhag (1951) 187 adductor of the gonostylus

Der Muskel ist dem Adduktor des Telomers im Grundplan der Brachyceren homolog. Seine Insertion am Skleritsteg bedeutet wohl eine Verlagerung in Proximalrichtung und ist im Zusammenhang mit der Rückbildung des Telomers und vermutlich auch mit dem Funktionswechsel der Cerci zu Greiforganen zu sehen. Bei *Empis* herrschen die gleichen Verhältnisse.

5. Zieht im Basimer von der sklerotisierten Lateral- und Ventralfläche distad zum sklerotisierten Caudalende (Abb. 10, 11).

Homolog:

Ulrich (1974) kein Homologon

Hennig (1936) M4?

Bonhag (1951) wahrscheinlich kein Homologon

6. Ein parallelfaseriger Muskel, der vom Hypandriumapodem posterodorsad in die Gegend der Basis von Cercus und Periandrium zieht. Dort setzen seine lateralen Fasern am Anterodorsalwinkel des Periandriums (Epantrium?) an (Abb. 10). Die medialen Fasern (9?, Abb. 9) heften sich an der Leiste der lateralen Cercusbasis an und sind wahrscheinlich einem anderen Muskel zuzurechnen (s. unter 9), obwohl eine Sonderung in zwei Bündel nicht zu erkennen ist.

Homolog:

Ulrich (1974) 6

Hennig (1936) ?

Bonhag (1951) 183? dorsoventral muscle of the 9th abdominal segment  
oder 184? posterior tergal muscle of the gonocoxopodite

Dieser Muskel ist wahrscheinlich als Dorsoventralmuskel des 9. Segments zu deuten. Bei *Wiedemannia* liegt die vordere Ansatzfläche nicht am Hypandriumapodem, sondern an der Außenwand des Hypandriums. Da der Muskel nicht nur bei *Chelifera* und *Empis*, sondern auch bei den Dolichopodiden am Hypandriumapodem ansetzt, dürften die Verhältnisse bei *Wiedemannia* apomorph sein; sie hängen wahrscheinlich mit der schwachen Ausbildung des Apodems zusammen, von dem nur der basale Teil erhalten zu sein scheint (Ansatzfläche von Muskel 3) .

7. (Ein Muskel des 8. Segments, s. unten.)

8. Ein fächerförmiger Muskel, der den größten Teil des Innenraums des Cercus ausfüllt und breit an dessen Lateralwand ansetzt. Der schmale Ansatz befindet sich am Proctigersternit und nimmt dessen vertikal stehende Caudalfläche und einen Teil der sklerotisierten Medialfläche des flügel förmigen Fortsatzes ein (Abb. 9).

Homolog:

Ulrich (1974) 8

Hennig (1936) M2b

Bonhag (1951) 196 dorsoventral muscle of the cercus

9. Bei *Empis* verläuft medial von Muskel 6, parallel zu diesem und deutlich als Bündel von ihm abgesondert, ein Muskel, der den medialen Teil des Hypandriumapodems und die Hypandriumbrücke mit der lateralen Cercusbasis verbindet. Muskelfasern in entsprechender Lage (9?, Abb. 9) sind auch bei *Chelifera* vorhanden; sie verbinden den medialen Teil des Hypandriumapodems (ohne auf die Hypandriumbrücke überzugreifen) mit der lateralen Cercusbasis und setzen dort an der Ventrolateralfläche der Leiste CAp an, sind jedoch gegen die lateral von ihnen gelegenen und zum Perianthrium ziehenden Fasern (6) nicht erkennbar als gesondertes Bündel abgesetzt. Angesichts der weitgehenden Übereinstimmung mit *Empis* und des Umstands, daß kein anderer Muskel zu finden ist, der mit Muskel 9 von *Empis* homologisiert werden könnte, ist anzunehmen, daß auch bei *Chelifera* eine Sonderung in zwei Muskeln, 6 und 9, vorliegt, obwohl der optische Eindruck am toten Präparat dagegen zu sprechen scheint. Umgekehrt könnte die Frage gestellt werden, ob nicht der Befund bei *Chelifera* die ursprünglichen Verhältnisse widerspiegelt und die beiden Muskeln von *Empis* durch Teilung aus einem einzigen entstanden sind. Dagegen

spricht aber, daß Muskel 9 von *Empis* ohne Zwang mit einem Cercusmuskel von *Wiedemannia*, den Dolichopodiden und Angehörigen anderer Dipterenfamilien homologisiert werden kann; daran, daß auch Muskel 6 ein Homologon bei anderen Empidoiden hat, kann ohnehin kein Zweifel bestehen.

Homolog:

Ulrich (1974) 9

Hennig (1936) M1

Bonhag (1951) 195 (♂) lateral oblique muscle of the proctiger,  
 194 (♀) dorsal longitudinal muscle of the proctiger

Der Muskel gehört ursprünglich offenbar dem Proctiger an. Sein vorderer Ansatz befindet sich bei *Wiedemannia* am Proctigersternit; daß er bei *Empis* und wahrscheinlich auch bei *Chelifera* am Hypandriumapodem liegt, ist demgegenüber ein apomorphes Merkmal (Ulrich 1974).

Die Muskulatur des 8. Segments (Abb. 11) besteht in jeder Hälfte aus dem medialen dorsalen (10), dem lateralen dorsalen (7), dem unpaaren ventralen Längsmuskel (12) und dem Dorsoventralmuskel (11). Der mediale dorsale Längsmuskel setzt am Cranialrand des Periandriums an, was ebenso wie im Fall von *Empis* vielleicht als Hinweis auf die Zugehörigkeit dieses Skleritbezirks zum Epandrium gewertet werden kann.

### Bemerkungen zur phylogenetischen Stellung der Hemerodromiinae

Ein Vergleich der vorstehenden Beschreibung von Skelett und Muskulatur des Hypopygs von *Chelifera* mit den von *Empis* bekannten Verhältnissen (Ulrich 1972) zeigt, daß zwischen beiden auffallende Übereinstimmungen bestehen und daß die einander äußerlich ähnlich sehenden Teile sich auch in ihrem Aufbau, ihrer Muskulatur und ihren Lagebeziehungen zu benachbarten Teilen so weitgehend entsprechen, daß an ihrer Homologie nicht gezweifelt werden kann. Im einzelnen können Übereinstimmungen in den folgenden, gegenüber *Wiedemannia* apomorphen Merkmalen genannt werden:

- a) Die Parameren sind eingliedrig, indem abgegliederte Telomeren fehlen.
- b) Die Cerci sind stark entwickelt und haben einen Funktionswechsel zu Klammerorganen durchgemacht.
- c) Zwischen Proctigersternit und Basimer besteht jederseits eine feste Verbindung mittels eines Skleritstegs, an dem der ehemalige Adduktormuskel des Telomers inseriert; auch die Cerci sind mit den Parameren in eine festere Verbindung getreten.
- d) Muskel 9 hat seinen vorderen Ansatz bei *Empis* und wahrscheinlich auch bei *Chelifera* auf das Hypandriumapodem verlagert.

Zwischen den genannten vier Merkmalen besteht vermutlich ein Zusammenhang, indem sie alle zum Funktionswechsel der Cerci beigetragen haben. Dennoch erreicht die Übereinstimmung zwischen *Empis* und *Chelifera* in diesen Merkmalen einen Grad der Komplexität, der es abwegig erscheinen läßt, sie als Konvergenz zu deuten, zumal nicht einzusehen ist, weshalb die Übernahme der Klammerfunktion durch die Cerci nur in dieser und nicht bei unabhängiger Entwicklung auch in anderer Weise hätte vonstatten gehen können. Es erscheint demnach naheliegend, die Übereinstimmung in den 4 Merkmalen als Synapomorphie und somit als Hinweis darauf zu deuten, daß *Empis* und *Chelifera* untereinander näher verwandt sind als eine der beiden Gattungen mit *Wiedemannia*.

Da die Hemerodromiinae s. str. und vermutlich auch die Empidinae sensu Collin 1961 monophyletische Gruppen sind, könnten die obigen Überlegungen zur Verwandtschaft zwischen *Empis* und *Chelifera* auf die Ebene der Unterfamilien ausgedehnt werden, derart, daß zwischen den Empidinae und den Hemerodromiinae ein Schwestergruppenverhältnis angenommen wird. Dies setzt voraus, daß die genannten Apomorphien schon im Grundplan beider Subfamilien verwirklicht sind, was durchaus möglich ist, da nach dem äußeren Augenschein und nach den Befunden Bährmanns (1960) angenommen werden kann, daß *Empis* innerhalb der Empidinae und *Chelifera* innerhalb der Hemerodromiinae im Bau ihres Hypopygs dem Grundplan nahe stehen.

Der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Empidinae und den Hemerodromiinae s. str. steht die herrschende Auffassung (Collin 1961, Vaillant seit 1965, Hennig 1970, 1973) gegenüber, nach welcher die Hemerodromiinae mit den Clinocerinae eine monophyletische Verwandtschaftsgruppe bilden (Hemerodromiinae s. lat.), und die ihrerseits durch Übereinstimmungen in apomorphen Merkmalen, auch der Larven, gut begründet zu sein scheint. Dagegen ist die von Bährmann (1960) als Argument für eine nähere Verwandtschaft der beiden Subfamilien angeführte Übereinstimmung — Reduktion des 8. Segments — in ihrem Wert als mutmaßliche Synapomorphie fragwürdig, denn eine Reduktion von Segmenten des Postabdomens kommt bei den Dipteren häufig vor und hat sich offensichtlich auch bei den Empididen mehrmals unabhängig entwickelt.

Es soll hier nicht versucht werden, eine Entscheidung darüber herbeizuführen, welche der beiden Hypothesen richtig ist; die andere muß jedenfalls auf Konvergenzen beruhen. Vorläufig mag es genügen, darauf hinzuweisen, daß Argumente für eine unorthodoxe Annahme vorgebracht werden können, die, sollte sie durch weitere Untersuchungen bestätigt werden, dazu zwingen würde, die Hemerodromiinae wieder enger zu fassen und die Clinocerinae — ob monophyletisch oder paraphyletisch — von ihnen abzutrennen.

### Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae, Hemerodromiinae) werden beschrieben.

Das Hypopygium dieser Art stimmt in seinem Bau auffallend mit dem der Empidine *Empis borealis* (s. Ulrich 1972) überein, vor allem in Merkmalen, die mit der Umbildung der Cerci in Klammerorgane zusammenhängen; die entsprechenden Merkmale der Clinocerine *Wiedemannia* sind demgegenüber plesiomorph.

Die Übereinstimmungen zwischen *Chelifera* und *Empis* in abgeleiteten Merkmalen können vielleicht als Argument für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Hemerodromiinae s. str. und den Empidinae vorgebracht werden.

### Summary

Skeleton and musculature of the hypopygium in *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae, Hemerodromiinae) are described.

The hypopygium of *Chelifera* by its structure agrees remarkably with that of *Empis borealis* (Empidinae) described in an earlier paper (Ulrich 1972), particularly so with respect to characters related to a modification of the cerci into clasping organs, whereas the corresponding characters in *Wiedemannia* (Clinocerinae) differ from both in representing the plesiomorphous condition.

The resemblances between *Chelifera* and *Empis* regarding apomorphous characters may perhaps serve to support the hypothesis that there is a sister-group relation between Hemerodromiinae s. str. and Empidinae.

### Literatur

- Bährmann, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen (Diptera). Beitr. Ent. (Berlin) 10: 485—540.
- Bonhag, P. F. (1951): The skeleto-muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). Trans. amer. ent. Soc. 77: 131—202.
- Collin, J. E. (1961): British flies, VI: Empididae. viii + 782 S. University Press, Cambridge.
- Engel, E. O. (1938—1954): Empididae. In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band IV 4: 1—400, Taf. 1—34. (Fortgesetzt von R. Frey.) Schweizerbart, Stuttgart.
- Griffiths, G. C. D. (1972): The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. Series entomologica 8: 340 S. Junk, The Hague.
- Hennig, W. (1936): Der männliche Kopulationsapparat der Dipteren III, Psychodidae und Asilidae. Zool. Anz. 114: 177—186.
- (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, II: Empididae (Diptera, Brachycera). Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 214: 12 S.
- (1973): Diptera (Zweiflügler). In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth: Handbuch der Zoologie, Band IV (Arthropoda), 2. Hälfte (Insecta), 2. Auflage, 2. Teil (Spezielles), (Lfg. 20): 3 + 337 S. De Gruyter, Berlin & New York.

- Melander, A. L. (1927): Diptera, fam. Empididae. In: W y t s m a n, P.: Genera insectorum, Fasc. 185: 434 S., 8 Tafeln. Desmet-Verteneuil, Bruxelles.
- Tréhen, P. (1963): Contribution à l'étude de l'anatomie de l'hypopygium dans la famille des Empidinae (Diptères-Empidides). Bull. Soc. zool. France 87: 498—508.
- Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). Veröff. zool. Staatssamml. München 15: 1—44, 13 Tafeln.
- (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). Veröff. zool. Staatssamml. München 16: 1—27.
- (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. Bonn. zool. Monogr. Nr. 5: 60 S.
- Vaillant, F. (1965): Révision des Empididae Hemerodromiinae de France, d'Espagne et d'Afrique du Nord [Dipt.]. Ann. Soc. ent. France 133: 143—171.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn 1, Adenauerallee 150—164.