©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Beitr. Ent. · Bd. 21 · 1971 · H. 7/8 · S. 551–579 · Berlin

Zoologisches Institut
der Universität Kiel
Abteilung Küstenforschung
Kiel (BRD)

MICHAEL VON TSCHIRNHAUS

Unbekannte Stridulationsorgane bei Dipteren und ihre Bedeutung für Taxonomie und Phylogenetik der Agromyziden

(Diptera: Agromyzidae et Chamaemyiidae)

Mit 50 Textfiguren

So eindeutig die Minierfliegen (Agromyzidae) durch einen Komplex von Merkmalen gegen andere Familien der „Acalyptratae" abgrenzbar sind, so schwer ist es andererseits, innerhalb dieser Familie die hier anerkannten 28 Genera durch Alternativmerkmale befriedigend gegeneinander abzugrenzen. Das Studium der hochdifferenzierten ♂ Genitalstrukturen und der Bionomie hat es zwar in den letzten Jahren ermöglicht, eine Vielzahl natürlicher Verwandtschaftsgruppen zu unterscheiden. Die morphologischen Differenzen zwischen den Aedoeagi von Artengruppen einer nachweislich monophyletischen Gattung (zum Beispiel *Agromyza* — wie zu zeigen sein wird) sind aber vielfach größer als die Unterschiede zwischen Artengruppen verschiedener Gattungen, wie etwa *Calycomyza* HENDEL, *Liriomyza* MIK, *Praspedomyza* HENDEL, *Paraphytomyza* ENDERLEIN und *Cerodontha* RONDANI. Es ist deshalb bisher noch nicht gelungen, auch nur für ein Taxon der Gattungsgruppe einen eindeutig und alternativ kennzeichnenden Phallus-Typ zu formulieren, so daß es zur Zeit unmöglich erscheint, einige Artengruppen natürlicher Verwandtschaft taxonomisch gegeneinander abzugrenzen. Die einzigen auf Grund alternativer Merkmale äußerer Strukturen heute noch sicher erkennbaren Genera *Penetagromyza* SPENCER, *Selachops* WAHLBERG, *Xeniomyza* HERING und *Gymnophytomyza* HENDEL umfassen jeweils nur eine Art. Unterscheidende Merkmale wie das Fehlen der *pp*, *pvt* oder *bsc*[1] stellen jedoch im Evolutionsprozeß selten sehr hoch zu bewertende Mutationsschritte dar, wie die Reduktion der *bsc* bei den Subgenera *Cerodontha* RONDANI und *Xenophytomyza* FREY der Gattung *Cerodontha* s. l. beweist. Noch schwächer als diese chaetotaxischen sind die geringfügigen übrigen eidonomischen Unterschiede zwischen den wenigen außerordentlich artenreichen Großgattungen der Agromyziden zu bewerten. Die Inventarisierung dieser offensichtlich in schneller Evolution begriffenen und sicher mehrere tausend Arten umfassenden Familie ist noch bei weitem nicht befriedigend. Die Aufstellung eines begründeten dichotomen phylogenetischen Verzweigungsschemas, welches die genauere Larvalmorphologie, die larvale Bindung an Wirtseiweiße, die Genital- und Rüsselstrukturen sowie die weitgehend bekannten eidonomischen Merkmale berücksichtigt, erscheint noch auf lange Sicht undurchführbar.

Einen Fortschritt in diese Richtung mag die Entdeckung eines als Stridulationsapparat zu deutenden Strukturkomplexes bei den Gattungen *Agromyza* FALLÉN und *Liriomyza* MIK darstellen: Sie zeigt, daß trotz intensiver 160jähriger Studien an

[1] Alle im Text gebrauchten Abkürzungen nach HENDEL (1931–1936).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Minierfliegen selbst mit bloßem Auge auffallende Differenzierungen des Körpers unbeobachtet bleiben können. Der gefundene Strukturkomplex stellt eines der für die Systematik der Familie am stärksten zu bewertenden Merkmale dar und erlaubt erstmals, zwei Großgattungen mit je einem verschiedenen, komplizierten, gattungskonstanten Merkmal zu kennzeichnen.

Neudefinition der Gattung *Agromyza* FALLÉN, 1810

Agromyza FALLÉN wurde von HENDEL (1927: 248—250) neu definiert, nachdem die Gattung zuvor von den verschiedenen Autoren unterschiedlich und auf Grund gradueller Merkmale abgegrenzt worden war. Zwei Merkmale legte HENDEL seiner Definition zugrunde, erstens die Verdickung der r_1 vor deren Mündung und die Verschmelzung der *sc* mit dieser Verdickung und zweitens die helle Färbung der Halteren. Im Rahmen seiner Revision der europäischen *Melanagromyza*-Arten hat dann SPENCER (1966a: 5) diese Definition eingeschränkt, da er *Agromyza*-Arten mit dunklen Halteren (*fusca* SPENCER, 1963; *insolens* SPENCER, 1963; *somereni* SPENCER, 1959) entdeckt hatte und diese von den Arten der Genera *Japanagromyza* SASAKAWA und *Penetagromyza* SPENCER trennen mußte. Für *Agromyza*-Arten mit dunklen Halteren führte der neue Gattungsschlüssel der Agromyzinae jedoch zu keinem „konstanten Merkmal", wie es etwa BECK (1965: 7) für das Gattungsniveau fordert, sondern zu einer Kombination schwacher Farb- und Borstenmerkmale, von denen jedes für sich allein auch bei verwandten Genera auftritt.

Obgleich FRICK (1952: 346) und SPENCER (1969a: 10) in ihren Arbeiten der Eidonomie des Agromyziden-Abdomens einen speziellen Abschnitt widmeten und auch HENNIG (1958: 613—615) dasselbe charakterisierte, blieb der besondere Verschmelzungsmodus der lateralen Kanten vom ersten und zweiten Tergit bei *Agromyza* FALLÉN unbeobachtet. Die Autoren RICCHELLO (1928) und VENTURI (1936) haben sich eingehender der Morphologie von *Agromyza apfelbecki* STROBL, 1902 (als *A. andalusiaca* STROBL, 1906) und *A. mobilis* MEIGEN, 1830 gewidmet. Bei VENTURI findet sich in Figuren IV, 2 und VI, 5 eine zutreffende Darstellung der Tergitverhältnisse, die den gemeinsamen geradlinigen Randsaum der Tergite 1 + 2 und auch die Sutura adventicia JOUNG berücksichtigt. Alle diese Erscheinungen werden jedoch im Text ebensowenig wie bei RICCHELLO erörtert. SASAKAWA (1961: 319) hat das Abdomen von *Agromyza oryzae* (MUNAKATA, 1910) abgebildet, aber unzutreffend eine bis zur pleuralen Bindehaut (Conjunctiva) durchlaufende Trennungsnaht zwischen den beiden ersten Tergiten skizziert. Der, wie zu erörtern sein wird, für alle *Agromyza*-Arten typische, geradlinige Verlauf des seitlichen Tergitrandes ist jedoch in der Figur gut erkennbar. Auch SASAKAWA geht nicht auf diese Besonderheit ein.

Die Bearbeitung eines ungeschrumpften, umfangreichen Alkoholmaterials von vielen *Agromyza*-Arten führte zu folgender Beobachtung:

Die bei den Agromyziden lateral ± fest verschmolzenen Abdominaltergite 1 und 2 bilden bei *Agromyza* FALLÉN an ihrer Grenzkante zur pleuralen, die Stigmenöffnungen tragenden Bindehaut gemeinsam eine auffällig verdickte, an der ehemaligen Tergitgrenze ungeteilte Chitinleiste. Diese wird durch regelmäßig angeordnete Chitinschuppen begleitet und überlagert, wobei die Schuppen ein- oder mehrreihig der Grenzkante anliegen können (siehe Fig. 1—3, 6—25). Die reihige Anordnung und der deutlich umgrenzte Umriß der auf der Conjunctiva gelegenen Chitinplättchen löst sich zunehmend mit ihrer Entfernung von der Tergitkante auf. Die unterschiedliche Beschaffenheit dieser Plättchen, deren nur mikroskopisch wahrnehmbare Microtrichienkämme — soweit vorhanden — jeweils an dem distalen Plättchenrand inserieren, ist aus den Figuren zu ersehen. Die Entstehung jeder Schuppe aus verschmolzenen Basen von Härchen der Pleuralmembran zeigt Figur 2. Da der distale Rand der Chitinschuppen nicht mit der Conjunctiva verwachsen ist, erweckt insbesondere die mit der Tergitkante verbundene Schuppenreihe im von dorsal oder

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ventral gesehenen Profil den Eindruck eines Sägeblattes. Größe und Abstände der Chitinschuppen können innerhalb ihres Verbandes gleich sein oder, wie etwa bei *Agromyza nana* MEIGEN, 1830 (Fig. 16—17) logarithmisch nach hinten zunehmen. An den lateralen Hinterecken des 2. Tergits ist die Grenzleiste zur Conjunctiva bei vielen *Agromyza*-Arten in eine die seitliche Basis des 3. Tergits weit überragende, spitzwinklige Verlängerung ausgezogen, welche eine besonders auffällige mehrreihige Bewehrung mit Chitinschüppchen aufweisen kann. Beispiele hierfür wären etwa *A. bicaudata* (HENDEL 1920), *A. cinerascens* MACQUART, 1835 (Fig. 3, 18—19), *A. intermittens* BECKER, 1907 (Fig. 20—21), *A. rondensis* STROBL, 1900 (Fig. 10—11).

♂ und ♀ sind bei allen der mehr als 40 untersuchten Arten in gleicher Weise mit dem bewehrten Tergitsaum ausgestattet. Bei einigen Arten besteht jedoch insofern ein sehr geringfügiger Sexualdimorphismus, als die Grenzkante im proximalen Abschnitt bei ♀♀ einen mehr geraden, bei ♂♂ einen mehr sichelförmigen, ventrad abgebogenen Verlauf nimmt.

Bei *Agromyza* FALLÉN ist im Gegensatz zu der Mehrzahl der übrigen Genera der Familie jeglicher von der Conjunctiva dorsad vorstoßender Einschnitt zwischen das 1. und 2. Tergit geschwunden. Mit einer solchen Incisur ist nicht die Sutura adventicia JOUNG der Diptera Schizophora, insbesondere der sogenannten „Acalyptratae", zu verwechseln. Diese durch ihre verstärkte Randsklerotisierung kenntliche Naht innerhalb des ersten abdominalen Tergits (vgl. Fig. 26, 29, 43) umgreift von der seitlichen Abdomenbasis her außenherum den lateralen, proximad gerichteten Stabilisationszapfen des Abdomens, welcher vorn dem Mesophragma (Postscutellum) anliegt und einer seitlichen Versetzung des Abdomens entgegenwirkt. Das distale Ende der Sutura adventicia liegt bei den Agromyziden am lateralen Endpunkt der dorsal vorhandenen Trennungsnaht zwischen dem 1. und 2. Tergit. Sie bildet möglicherweise mit letzterer eine funktionsmorphologische Einheit und mag eine beschränkte Gelenkigkeit der Abdomenbasis gewährleisten, die durch die laterale Verschmelzung der ersten beiden Tergite eingeschränkt wurde.

Deutung der Strukturen als Stridulationsorgan

Es lag nahe, nach einer biologisch sinnvollen Deutung einer so differenziert gestalteten Struktur zu suchen.

Da man sich leicht durch Beobachtung lebender Fliegen davon überzeugen kann, daß die laterale Abdomenbasis beim Putzvorgang besonders schwer von anderen Beingliedern als den Hinterfemura und allenfalls den Hintertibien erreicht werden kann, ist die Annahme, es könne sich um Hilfsmechanismen für das Putzen handeln, auszuschließen. Die Ähnlichkeit der Tergitkante mit Schrilleisten der Odonata (Larven), Orthoptera, Psocoptera, Thysanoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Coleoptera und Lepidoptera, wie sie beispielsweise HASKELL (1961) zusammenfassend darstellt, veranlaßte vielmehr die Suche nach entsprechenden kantigen Strukturen der gegenüberliegenden Hinterfemura.

Bei allen untersuchten *Agromyza*-Arten konnte tatsächlich eine außerordentlich gleichartig gestaltete f_3-Kante entdeckt werden (Fig. 36, 39), und es erscheint unverständlich, wie diese Struktur allen Forschern bei der Suche nach differenzierenden Merkmalen verborgen bleiben konnte: An seiner gewölbten Hinterseite (bei herabhängenden Beinen betrachtet) ist das Hinterfemur innen mit einer messerscharfen, ungezähnten Kante ausgestattet. Ihre Länge beschränkt sich gerade eben auf den engen Bereich, der bei einer Drehbewegung des f_3 um die Achse des Trochanters mit der beschriebenen Leiste des Tergits 1 und 2 in Kontakt kommen kann. Das proximale Ende der f_3-Kante paßt im Lebendzustand also genau auf das proximale Ende der Tergitleiste. Ebenso verhält es sich mit den distalen Enden. Immer verläuft diese f_3-Kante parallel zur Längsachse des Femurs und ist gegen die Innenfläche desselben durch eine sehr schmale unsklerotisierte und deshalb helle Linie

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

abgesetzt. Diese Linie zwischen Innenfläche des Femurs und seiner Kante ist oft leichter wahrnehmbar, als die wegen der dunklen Beinfärbung und geringen Größe des Objekts nur im Profil erkennbare Kante selbst. Die natürliche Lage der Hinterbeine ist so gegen den Körper orientiert, daß nur eine Berührung Beinkante gegen Abdomenleiste möglich ist. Gefördert wird dieser an jeder beliebigen Berührungsstelle punktförmige Kontakt (Bein- und Abdomenkante kreuzen sich immer!) dadurch, daß einerseits das f_3 bei *Agromyza* innen auffallend konkav gestaltet ist (Fig. 39), andererseits die Tergitkante gegenüber der lateralen Tergit- und Conjunctivafläche deutlich nach außen abgewinkelt ist (Fig. 46). Der mechanischen Beanspruchung entsprechend erreicht die Tergitplatte an ihrer Kante ihre größte Dicke; oft ist sie dort nahezu wulstförmig verstärkt.

Während in der angelsächsischen Literatur unter „stridulation" jede Art von Lauterzeugung verstanden wird (HASKELL 1961: 26) besteht ein Stridulationsorgan (frictional mechanism) nach der im deutschen Schrifttum einheitlichen Definition aus einer gekerbten, geriffelten oder mit Zapfen versehenen Schrilleiste oder -ader (file) und einer messerscharfen Chitinkante beziehungsweise Integumentrippe (scraper). Letztere ist im allgemeinen der aktive, bewegliche Teil des Organs. Durch die Zähne der Schrilleiste wird die für sich betrachtet geringe Energie des durch die bewegte Kante erzeugten Reibungsdrucks in einzelne harte Schläge zerhackt. Der Insektenkörper wirkt als verstärkender Resonanzkörper für die meist in hoher Frequenz gereihten Einzelschläge.

Alle morphologischen Indizien für das Vorliegen eines wirksamen Stridulationsorgans liegen bei *Agromyza* vor. Irgendwelche besonderen Resonanzkörper wurden nicht gefunden. Anhaltspunkte dafür, daß die geschilderten Strukturen tatsächlich zur Stridulation verwendet werden, seien auf p. 560 diskutiert. Auf Grund des erwähnten geringfügigen Sexualdimorphismus der Schrilleiste kann vermutet werden, daß die *Agromyza*-♂♂ bei der allelophonen, das heißt sich einander beantwortenden Stridulation die stimmintensiveren Partner sein mögen, wie es auch mit den Befunden bei anderen Insektenordnungen übereinstimmen würde.

Die Untersuchung der äußeren Gestalt des 2. Fühlergliedes (Pedizellus), insbesondere seines becherförmigen unteren Teils, der nach den Untersuchungen von HERTWECK (1931: 630 ff.) auch bei Fliegen das JOHNSTONsche Organ enthält, lieferte keinen Nachweis einer Sonderbildung, noch einer sexualdimorphen Ausprägung bei *Agromyza*. Sexualdimorphismus des 3. Fühlergliedes und der Palpen, Sitz anderer Sinnesorgane, ist sowohl bei einigen *Agromyza*-Arten wie auch bei anderen Minierfliegen-Genera verbreitet (vgl. auch v. TSCHIRNHAUS 1969a: 148, 152), steht aber nach den heutigen Kenntnissen nicht mit akustischer Perzeption in Zusammenhang.

Speziation innerhalb der Gattung *Agromyza* FALLÉN

Zweifellos stellt die morphologisch derart einheitliche Ausgestaltung des Stridulationsapparates bei *Agromyza* ein synapomorphes Merkmal dar. Die monophyletische Abstammung der *Agromyza*-Arten war jedoch nach den bisherigen Befunden keineswegs zu sichern. Ebenso wie in den anderen Großgattungen der Agromyziden können innerhalb *Agromyza* unter Berücksichtigung der Wirtspflanzen und ihrer Verwandtschaft und den damit einhergehenden Ähnlichkeiten der Fliegengenitalstrukturen mehrere natürliche Verwandtschaftskreise erkannt werden. SPENCER (1969a: 29—30) nennt drei solcher Gruppen: Parasiten an Poaceae, an Boraginaceae/Urticaceae/(Asteraceae) und an Rosaceae/Ulmaceae/Salicaceae. Genauere Studien werden sicher einige weitere natürliche Artengruppen, etwa Fabaceae-Parasiten erkennen lassen. Bemerkenswert ist jedoch, daß *Agromyza* ein bei weitem schmaleres Spektrum ökologischer Anpassungen, insbesondere weniger Wirtspflanzenkreise und weniger Pflanzenorgane erobert hat als etwa *Liriomyza* MIK oder *Phytomyza* FALLÉN. Das könnte für ein geringes phylogenetisches Alter der Gattung sprechen. Andererseits zeigen die Imagines stark divergierende Entwicklungslinien in der Ausgestal-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

tung der postabdominalen Strukturen und fast alle evolutiven Trends, die auch andere Genera der Familie auszeichnen: Costalisation, Ausfall von *tp*, Ausfall der *prsc*, der *ipa*, der vorderen *dc*, Reduktion von *acr* und Pubeszens, Verschwinden der t_2-Borsten, Peristombildung, Backenverschmälerung, Verkleinerung der Körpergröße, Abwandlung der Färbung von dunkel zu gelb, Abwandlung der Flügelfarbe, Zunahme von Sexualdimorphismus und Abnahme der paarigen Distiphallusstruktur, schließlich auch in mehreren Linien Übergang von polyvoltiner zu univoltiner Generationsfolge.

Im Gegensatz zu diesen unvollständig aufgezählten Trends ist der Stridulationsapparat extrem geringfügig abgewandelt. Bei mehr als 40 untersuchten Arten wurden hinsichtlich der f_3-Kante keine auffälligen interspezifischen Differenzen gefunden, ein Anzeichen dafür, daß ihre Ausgestaltung eine optimale Funktionsweise garantieren mag. Wie beschrieben, ist die Schrillkante (scraper) gerade so lang, wie es für ihre Benutzung sinnvoll ist. Würde diese messerscharfe Kante luxurieren und sich noch weiter von der Beinwölbung erheben, so könnte die abdominale Schrilleiste (file) bei der Lokomotion durch Abrieb vorzeitig beschädigt werden. Die abdominalen Schrilleisten dagegen wandeln von Art zu Art ab: in Länge und Kurvatur, in Reihenzahl, Zahl und Abstand ihrer Chitinplättchen, in deren Behaarung und Größenzunahme nach distal und vor allem in deren Form (quadratisch, rechteckig, konkav, konvex). Dies alles sind Merkmale, die für eine artspezifische Lauterzeugung bedeutsam sein können[2]. Leitet man daraus einen Selektionsdruck in Richtung auf stärkere Differenzierung und damit möglicherweise leichteres Sichfinden der Geschlechtspartner ab, so resultiert auch aus der Tatsache relativ geringer interspezifischer Abwandlung der Schrillader ein phylogenetisch geringes Alter der Gattung. Eine dritte Stütze dieser Annahme mag die Zahnlänge des Mundskeletts der *Agromyza*-Larven sein. Sie unterliegt gegenüber den anderen Agromyzinae-Genera „erst" geringer interspezifischer Variabilität, denn fast alle *Agromyza*-Arten besitzen gleichlange Mandibelzähne. Nur wenige Arten haben „begonnen", ihren rechten oder linken Mandibelzahl zu verlängern (vgl. auch GRIFFITHS 1963: 146—147).

Schließlich muß der für die Agromyzinae kennzeichnende Mündungsmodus der *sc* und r_1 als ein viertes synapomorphes Merkmal gelten (vgl. HENDEL 1931—36: 15). Die mit der Mündung dieser Flügeladern verbundene Komplizierung des Costa-Bruchgelenks, welches für die schleifenförmige Faltung der sich in der Enge des Puparium entwickelnden Flügel bedeutungsvoll ist, wurde bisher nicht näher beachtet[3]. Selbst innerhalb der Gattung *Agromyza* lassen sich jedoch bei genauem stereoskopischem Studium evolutive Trends an dieser bisher für so gleichförmig gehaltenen Bruchstelle aufzeigen. So mündet die *sc* normalerweise nicht, wie alle Autoren bisher feststellen, in den r_1. Bei genauer die Verkantung der Flügelteilflächen berücksichtigender Betrachtung erweist sich die Subcosta wie bei den „Phytomyzinae" als eine in die Basis des distal der Bruchstelle gelegenen Costaabschnitts auslaufende Falte (Fig. 48). Nur ist die Falte eng an den am Ende stark verdickten r_1 angelehnt. Auch ist der verbleibende Zwischenraum zwischen *sc* und r_1 durch Sklerotisierung der Flügelmembran als solcher unkenntlich geworden. Jedenfalls lag es

[2] Einige schwer trennbare Arten — insbesondere deren merkmalsarme ♀♀ — werden sich künftig sogar nach der Beschuppung ihrer Schrilleiste sicher unterscheiden lassen. Das gilt bereits für *Agromyza frontella* (RONDANI, 1875)/*Agromyza drepanura* HERING, 1930, welche nicht die typischen, nach hinten zunehmend größer werdenden Chitinplättchen der *Agromyza nana* MEIGEN, 1830 (Fig. 16, 17) besitzt, wie sich schon mit einfachen optischen Hilfsmitteln unterscheiden läßt.

[3] HENNIG (1958: 533) gibt zu dieser Frage zwar keine Deutung; die Präparation ungeschlüpfter Imagines zeigt jedoch, daß die Costa-Bruchstelle während der Flügelentwicklung an dem Punkt der in die Flügelvorderkante introvertierten Hauptschleife des gestauchten Flügels liegt, an welcher die Costa in einem Winkel von 180° rückläufig wird (Fig. 49). Vor oder bei dem Schlupf der Imago verlagert sich die Schlaufe durch Streckung der basalen Flügelhälfte und deren Costaanteil derart, daß die Bruchstelle an dem basalen Schlaufenschenkel entlang nach „außen" zu wandern scheint. Die Hauptschleife des Flügelvorderrandes stülpt sich also nicht aus, wie man vermuten könnte, sondern wandert unter gleichzeitiger Verkürzung wie eine Welle gegen die Flügelspitze. Diese Erörterung ist notwendig, da man bei den meisten unentfalteten Flügeln die Costa-Bruchstelle bereits am basalen Schenkel der Schleife vorfindet und deshalb ihre Bedeutung nicht erkennen kann. Ob die bei anderen Familien der Schizophora vorkommende 2. Costa-Unterbrechung hinter der *h* möglicherweise den Punkt kennzeichnet, von dem die pupale Hauptflügelschleife basal ihren Ausgang nimmt, bleibt zu klären.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

nicht nur an einer ungenügend sorgfältigen Beobachtung der sc/r_1-Mündung, daß noch nach HENDELS Definition der Gattung *Agromyza Phytomyza*-Arten unter *Agromyza* (zum Beispiel *Phytomyza gymnostoma* LOEW, 1858 als *Agromyza phytomyzina* HERING, 1933 (SPENCER 1969b: 23—24)) oder „Phytomyzinae" unter *Agromyza* (zum Beispiel *Phytobia maai* (SPENCER, 1962) als *Agromyza maai* (SASAKAWA 1963: 38, als *Shizukoa*)) beschrieben wurden. HERING (1955: 165) hat auf den teilweise ausgesprochen Phytomyzinae-ähnlichen Mündungsmodus von sc/r_1 bei *Agromyza intermittens* BECKER, 1907 hingewiesen, einer Art, die später als *Phytomyza secalina* HERING, 1925 neu beschrieben wurde. HERINGS Beobachtung konnte ich an hinreichendem Material der Art bestätigen. FRICK (1959: 351) führt *Agromyza aristata* MALLOCH, 1915 und SHEWELL (1953: 465) ?*Melanagromyza winnemanae* (MALLOCH, 1913) mit Phytomyzinae-ähnlicher sc/r_1-Mündung an.

Es erfordert eingehende Untersuchungen, wollte man eine Wertung vornehmen, ob es sich bei dem einfachen Mündungstyp der sc/r_1, wie ihn einige Arten zeigen, um ein plesiomorphes oder apomorphes Merkmal handelt. Zweifellos als apomorph ist zu bewerten, daß sich das distale Ende des basalen Costaabschnitts an der Bruchstelle zunehmend verdickt und sich als Widerlager gegen den mit der sklerotisierten Flügelmembran vereinigten, verdickten r_1 zurückbiegt. Die Schwächezone der Flügelbasis (vgl. HENNIG 1958: 533) erfaßt bei *Agromyza* auch besonders den r_1 basal seiner Mündungsverdickung. Bei einigen Arten läßt sich dort eine Stelle unvermittelter, fast bruchartiger Verjüngung beobachten, von der aus sich der r_1 schwach sklerotisiert zu seiner Endverdickung hin fortsetzt (vgl. Fig. 48).

Die skizzierten Phaenomene mögen zeigen, daß *Agromyza* eine offensichtlich junge Gruppe ist. Das geht auch aus der gegenüber den anderen Großgattungen der Familie mäßigen Artenzahl hervor (SPENCER 1969a: 14, nennt 157 Spezies). Trotz der erkennbaren phylogenetischen Verzweigungen sollte bei der geringen Anzahl konstanter, differentialdiagnostischer Merkmale die Gattung keinesfalls in mehrere Genera zerlegt werden, da sie sich gegenüber allen anderen Genera durch den speziellen synapomorphen Stridulationsapparat auszeichnet.

Die mit *Agromyza* FALLÉN verwandten Genera

Den „Agromyzinae" gehören heute 19 valide und invalide Taxa der Gattungsgruppe an. Aus Tabelle 1 geht hervor, welchen derselben der für *Agromyza* beschriebene Stridulationsapparat zukommt und welchen nicht. *Stomacrypeolus* ENDERLEIN, 1936 ist objektives Synonym zu *Domomyza* RONDANI, 1856 und wurde deshalb nicht aufgeführt. Für sechs der unberücksichtigten Taxa hat SPENCER (1964b; 1966a) Genitalstrukturen der Typusarten abgebildet und damit die Synonymie der Taxa zu *Ophiomyia* BRASCHNIKOV, 1897 erwiesen. Sie seien in gültiger generischer Stellung angeführt:

Typusart		Genus
Ophiomyia aeneonitens (STROBL, 1893)		*Stiropomyza* ENDERLEIN, 1936
Ophiomyia curvipalpis (ZETTERSTEDT, 1848)	(als *proboscidea* STROBL, 1900)	*Siphonomyza* ENDERLEIN, 1936
Ophiomyia longilingua (HENDEL, 1920)		*Aulomyza* ENDERLEIN, 1936
Ophiomyia nasuta (MELANDER, 1913)	(als *madizina* HENDEL, 1920)	*Siridomyza* ENDERLEIN, 1936
Ophiomyia simplex (LOEW, 1869)		*Triopisopa* ENDERLEIN, 1936
Ophiomyia submaura HERING, 1926		*Stirops* ENDERLEIN, 1936

Für die drei folgenden nicht untersuchten Typusarten ist das Fehlen des Stridulationsorgans nicht mit Sicherheit zu erschließen:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Typusart	Genus
Melanagromyza dianthereae (MALLOCH, 1920)	*Limnoagromyza* MALLOCH, 1920
Ophiomyia rostrata (HENDEL, 1920)	*Solenomyza* ENDERLEIN, 1936
Hexomyza sarothamni (HENDEL, 1923)	*Hexomyza* ENDERLEIN, 1936

Daß „Agromyzinae" mit weißen Halteren und *prsc* nicht zu *Agromyza* zu gehören brauchen, konnte an einem Weibchen einer der *Ophiomyia aberrans* (SPENCER, 1959) ähnlichen Art [leg. 22. 2. 71, Voi River, Kenya. — Ockerfarbene Schüppchenwimpern, *ta* vor der *Cd*-Mitte, deutliche *prsc*] bestätigt werden. Es besitzt keinen Stridulationsapparat!

Liriomyza MIK, 1894 und ihr Stridulationsorgan

Nach Auffindung der Schrillader am Seitenrand der beiden ersten Tergite bei *Agromyza* überraschte die Entdeckung leicht zu übersehener analoger Strukturen bei allen Arten der Gattung *Liriomyza* MIK. Diese sind — im Gegensatz zu denjenigen bei *Agromyza*-Arten — nur bei ungeschrumpftem, in Flüssigkeit konserviertem oder nachträglich erweichtem Tiermaterial kenntlich, da sich die Schrilleiste auf der dehnbaren Conjunctiva zwischen abdominalen Tergiten und Sterniten befindet. Ebenso wie diese Bindehaut und ihre Differenzierungen schrumpfen die Hinterfemura (f_3) beim Trocknungsprozeß so weit ein, daß ihre Schrillkante unauffällig wird. Ein umfangreiches Alkoholmaterial von Agromyziden erlaubte genaue Untersuchungen an mehr als 50 *Liriomyza*-Arten und an zahlreichen Arten der meisten anderen Genera (Tab. 1).

Unterhalb der abdominalen Stigmenöffnungen zieht sich bei allen *Liriomyza*-♂♂ in sanftem Boden eine wulstig erhobene Schrillader fast von der Abdomenbasis bis zwischen das letzte Tergit und Sternit über die laterale Bindehaut (Fig. 4—5, 29 bis 34). Sie verjüngt sich zunehmend nach distal und ist besonders vorn mit zahlreichen vertikal gestellten und sich nach hinten dachziegelartig überlappenden Querleisten armiert. In der Regel sind diese an ihrem freien Hinterrand dicht und kurz behaarten, aus verschmolzenen Basen von Microtrichien entstandenen Querrippen vorn weiter gestellt als hinten. Je nachdem, ob sich bei einer Spezies die Stigmen nahe an oder weiter entfernt von den seitlichen Tergiträndern befinden, ist auch der Schrillwulst mehr nach dorsal oder ventral verschoben. Interspezifische Unterschiede ergeben sich — wie bei *Agromyza*-Arten — aus der Bewehrung der Schrillader. Obgleich die Schrillader nicht an die Tergitränder angelehnt ist, bildet sie doch, sowohl vor als auch nach der Nahrungsaufnahme des Tieres, die Peripherie des Abdomens (Fig. 47) und ist folglich von den Innenflächen der f_3 stets erreichbar. Das wird dadurch gefördert, daß im Vergleich zur umgebenden Bindehaut der Wulst durch eine stärkere, jedoch hyaline Sklerotisierung eine ± feste Form behält, wie insbesondere aus der Figur 5 hervorgeht. In gleicher Weise wie bei *Agromyza*-Arten sind die f_3 mit einer Schrillkante ausgestattet, jedoch nur im ♂ Geschlecht. Wegen der gegenüber *Agromyza*-Arten verlängerten abdominalen Schrillader, welche den größten Teil der Abdomenlänge einnimmt, muß das f_3 bei der Stridulation eine wesentlich größere Bogenlänge beschreiben. Infolgedessen kommt fast die ganze Länge des f_3 mit dem abdominalen Wulst in Berührung, denn der Angelpunkt des Trochanters liegt weit vor der Mitte des Wulstes. Auch hier liegt eine funktionsmorphologische Anpassung vor: Die scharfe Kante des f_3 ist nicht nur auf einen Teilbereich beschränkt, sondern erstreckt sich fast über die Gesamtlänge des f_3 (Fig. 35).

Stridulationsstrukturen innerhalb der Gattung *Cerodontha* RONDANI, 1861 s. l.

Die Großgattung *Cerodontha* RONDANI wird zur Zeit in sieben unterschiedlich gut begründete Subgenera aufgespalten, die alle, jedoch mit uneinheitlichem Ergebnis,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 1

Die auf das Vorhandensein (+) oder Fehlen (—) von Stridulationsleisten und -kanten untersuchten Taxa der Gattungsgruppe

(objektive Synonyme sind nicht angeführt, subjektive Synonyme [in eckigen Klammern] nur nach Untersuchung ihrer Typusart. Ein ? bedeutet: nicht untersucht)

Genus, Subgenus	Typusart in gültiger Stellung	Typusart untersucht	mehrere bis zahlreiche andere Arten untersucht[3]	f_3-Kante		Leiste am 1./2. Tergit		Leiste auf Conjunctiva	
				♂	♀	♂	♀	♂	♀
Agromyza FALLÉN, 1810	*Agromyza reptans* FALLÉN, 1823	+	+	+	+	+	+	—	—
	Agromyza nigripes MEIGEN, 1830[1]	+							
[*Domomyza* RONDANI, 1856]	*Agromyza ambigua* FALLÉN, 1823	+		+	+	+	+	—	—
[*Mesonevra* LIOY, 1864]	*Agromyza mobilis* MEIGEN, 1830	+		+	+	+	+	—	—
Japanagromyza SASAKAWA, 1958	*Japanagromyza duchesneae* (SASAKAWA, 1954)	+[2]		?	—	?	—	?	?
Penetagromyza SPENCER, 1959	*Penetagromyza aloes* SPENCER, 1959	+[2]		?	—	?	—	?	?
Melanagromyza HENDEL, 1920	*Melanagromyza aeneoventris* (FALLÉN, 1823)	+	+	—	—	—	—	—	—
Ophiomyia BRASCHNIKOV, 1897	*Ophiomyia maura* (MEIGEN, 1838)		+	—	—	—	—	—	—
[*Tylomyza* HENDEL, 1931]	*Ophiomyia pinguis* (FALLÉN, 1820)	+		—	—	—	—	—	—
[*Carinagromyza* SASAKAWA, 1953]	*Ophiomyia heringi* (SASAKAWA, 1953)	+[2]		?	—	?	—	?	—
Selachops WAHLBERG, 1844	*Selachops flavocincta* WAHLBERG, 1844	+		?	—	?	—	?	?
Phytobia LIOY, 1864	*Phytobia errans* (MEIGEN, 1830)		+	—	—	—	—	—	—
Cerodontha RONDANI, 1861	*Cerodontha denticornis* (PANZER, 1806)	+	+	—	—	—	—	—	—
Butomomyza NOWAKOWSKI, 1967	*C.* (*Butomomyza*) *semiposticata* (HENDEL, 1920)		+	—	—	—	—	—	—
Dizygomyza HENDEL, 1920	*C.* (*Dizygomyza*) *morosa* (MEIGEN, 1830)	+	+	—	—	—	—	—/+	—
Poemyza HENDEL, 1931	*C.* (*Poemyza*) *pygmaea* (MEIGEN, 1830)	+	+	—/+	—	—	—	—/+	—
Phytagromyza HENDEL, 1920	*C.* (*Phytagromyza*) *flavocingulata* (STROBL, 1909)	+		—	—	—	—	—	—
Icteromyza HENDEL, 1931	*C.* (*Icteromyza*) *geniculata* (FALLÉN, 1823)	+	+	—	—	—	—	—	—
Xenophytomyza FREY, 1946	*C.* (*Xenophytomyza*) *atronitens* (HENDEL, 1920)	+	+	—	—	—	—	—	—
Calycomyza HENDEL, 1931	*Calycomyza artemisiae* (KALTENBACH, 1856)	+	+	—	—	—	—	—	—
Amauromyza HENDEL, 1931	*Amauromyza lamii* (KALTENBACH, 1858)		+	—	—	—	—	—	—
[*Cephalomyza* HENDEL, 1931]	*Amauromyza luteiceps* (HENDEL, 1920)	+		—	—	—	—	—	—
Trilobomyza HENDEL, 1931	*Trilobomyza flavifrons* (MEIGEN, 1830)	+	+	—	—	—	—	—	—
Campanulomyza NOWAKOWSKI, 1962	*Campanulomyza gyrans* (FALLÉN, 1823)		+	—	—	—	—	—	—
Liriomyza MIK, 1894	*Liriomyza urophorina* MIK, 1894		+	+	—	—	—	+	—
[*Agrophila* LIOY, 1864 nec BOISDUVAL 1840]	*Liriomyza strigata* (MEIGEN, 1830)	+		+	—	—	—	+	—
Metopomyza ENDERLEIN, 1936	*Metopomyza flavonotata* (HALIDAY, 1833)	+	+	—	—	—	—	—	—
Phytoliriomyza HENDEL, 1931	*Phytoliriomyza perpusilla* (MEIGEN, 1830)	+	+	—	—	—	—	—	—
[*Pteridomyza* NOWAKOWSKI, 1962]	*Phytoliriomyza hilarella* (ZETTERSTEDT, 1848)	+		—	—	—	—	—	—
Paraphytomyza ENDERLEIN, 1936	*Paraphytomyza luteoscutellata* (DE MEIJERE, 1924)	+	+	—	—	—	—	—	—
Rubiomyza NOWAKOWSKI, 1962	*P.* (*Rubiomyza*) *similis* (BRISCHKE, 1880)	+	+	—	—	—	—	—	—
Pseudonapomyza HENDEL, 1920	*Pseudonapomyza atra* (MEIGEN, 1830)	+	+	—	—	—	—	—	—
Napomyza HALIDAY in WESTWOOD, 1840	*Napomyza elegans* (MEIGEN, 1830)	+	+	—	—	—	—	—	—
Phytomyza FALLÉN, 1810	*Phytomyza obscurella* FALLÉN, 1823[1]	+	+	—	—	—	—	—	—
Ptochomyza HERING, 1942	*Ptochomyza asparagi* HERING, 1942		+	—	—	—	—	—	—
Gymnophytomyza HENDEL, 1936	*Gymnophytomyza heteroneura* (HENDEL, 1920)	+		—	—	—	—	—	—

[1] als Typusart umstritten — [2] nach je einem ♀ Paratypus der Sammlung K. A. SPENCER
[3] teilweise auch Arten der äthiopischen Region

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

auf Stridulationsorgane untersucht wurden (siehe Tab. 1). Hierzu konnte auch eine Anzahl von Arten herangezogen werden, die mir Dr. NOWAKOWSKI, Warschau, im Rahmen seiner noch unveröffentlichten Revision der Gattung freundlicherweise bestimmte:

Aus dem Subgenus *Poemyza* HENDEL[4] besitzen nur Arten der auch auf Grund ihrer distal breit gelb gezeichneten Femura gut abgrenzbaren *Poemyza muscina*-Gruppe [untersucht wurden *muscina* (MEIGEN, 1830); *phalaridis* NOWAKOWSKI, 1967; *spenceri* NOWAKOWSKI, 1967 und *tschirnhausi* NOWAKOWSKI (noch nomen nudum)] ein ähnliches Stridulationsorgan im ♂ Geschlecht, wie es für *Liriomyza* beschrieben wurde. Die Schrilleiste der Pleuralmembran zeichnet sich durch auffällig dunklere Färbung als die übrige helle Bindehaut aus und ist nicht mit sklerotisierten Querleisten ausgestattet wie bei *Liriomyza*. Sie erhebt sich nur sehr schwach über die Wölbung der Pleuralmembran, ist auch kürzer und breiter, und ihre Querstrukturen entsprechen allenfalls (*muscina*) den Härchenreihen im hintersten Bereich der *Liriomyza*-Schrilleisten. Die Oberflächenstruktur der Schrilleiste wird durch die Struktur der Endocuticula geprägt, die generell bei Agromyziden ein dehnbares Gitterwerk rechtwinklig zueinander stehender Rippen darstellt (Fig. 50). Auf den dorsoventral verlaufenden Rippen dieses Gitters trägt die aufliegende Exocuticula die Microtrichien (unechte Haare) in reihiger Anordnung, während die Exocuticula über den Längsrippen der Endocuticula meist härchenfrei ist. Die Folge ist, daß die senkrechten Reihen der Microtrichien durch Zwischenräume in gleichbreite Gruppen zerteilt werden. Die Basen der Härchen rücken im Bereich der Stridulationsleiste enger aneinander als normal, verschmelzen aber offensichtlich nicht wie bei *Liriomyza* (vgl. Fig. 34) zu sklerotisierten hinten frei überragenden Querrippen. Die Schrillkante des Hinterfemurs unterscheidet sich auffällig von derjenigen bei *Liriomyza* (vgl. Fig. 35), indem sie nur $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Femurlänge einnimmt und auf den Mittelbereich desselben beschränkt ist.

Eine schwache Tendenz zur Wulstbildung auf der Pleuralmembran läßt sich auch bei den ♂♂ einiger Arten des Subgenus *Dizygomyza* HENDEL nachweisen, etwa bei den Arten *bimaculata* (MEIGEN, 1830), *brisiaca* NOWAKOWSKI (noch nomen nudum) und *luctuosa* (MEIGEN, 1830), nicht dagegen bei der Typusart *morosa* (MEIGEN, 1830) und vielen anderen untersuchten Arten. Anders als bei der *Poemyza muscina*-Gruppe zeigen die betreffenden *Dizygomyza*-Arten einen langovalen Bereich schwacher Cuticularversteifung dicht über dem 2. und 3. Abdominalsternit. Durch zwei schwache Längsfurchen wird dieses Feld in drei parallele sehr niedrige Wülste zergliedert, die mit geringfügig längeren Microtrichien als die umgebende Pleuralmembran besetzt sind. Der auffallendste Unterschied zu *Liriomyza* und der *Poemyza muscina*-Gruppe besteht jedoch darin, daß bei keiner untersuchten *Dizygomyza*-Art eine Stridulationskante an der gegenüberliegenden f_3-Innenseite ausgebildet ist. Die Strukturen bei *Dizygomyza* p.p. lassen sich somit sowohl als mechanische Schutzvorrichtung der Pleuralmembran gegen die Scheuerbewegung des f_3 bei der Lokomotion deuten (alle Agromyziden haben auch ihre Beborstung an der f_3-Innenseite stark oder ganz reduziert) als auch als ein sehr wenig differenziertes Stridulationsorgan oder als Vorstufe eines solchen.

Ob das Stridulationsorgan von *Liriomyza* als mit dem der *Poemyza muscina*-Gruppe und den Pleuralmembrandifferenzierungen einiger *Dizygomyza*-Arten synapomorph angesehen werden kann, läßt sich in diesem Rahmen und vor der Revision von *Cerodontha* s.l. nicht entscheiden. Nach den Genitalstrukturen der ♂♂ zu urteilen, ist eine nähere Verwandtschaft zwischen *Liriomyza* und *Cerodontha* als sicher anzunehmen. Da jedoch die *Poemyza muscina*-Gruppe weder besonders viele plesiomorphe noch apomorphe Merkmale innerhalb *Poemyza* und auch innerhalb *Cerodontha* s.l. auf sich vereinigt, liegt es näher anzunehmen, daß ihr Stridulationsorgan eine Eigen-

[4] Die Typusart *Poemyza pygmaea* (MEIGEN, 1830) besitzt wie die meisten Arten keine Sonderstrukturen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

entwicklung unter den zahlreichen mit Sicherheit eng verwandten *Poemyza*-Arten darstellt, als daß es mit dem der entfernter stehenden *Liriomyza* synapomorph sein könnte. Im folgenden sei deshalb auf die Diskussion der Verwandtschaft von *Cerodontha* mit *Liriomyza* verzichtet.

Kriterien für die diphyletische Entstehung des Stridulationsorgans bei den Agromyziden

Mehrere Kriterien stützen die Hypothese, daß das Stridulationsorgan bei *Agromyza* FALLÉN und *Liriomyza* MIK diphyletisch entstanden sein muß: Sexualdimorphismus bei Insekten gilt mit Ausnahme gewisser physiologisch induzierter Färbungsunterschiede als vom Genotypus gesteuert. Man kann annehmen, daß es tiefgreifender genetischer Umgestaltungen bedarf, um den zugunsten der ♂♂ sexualdimorph ausgeprägten Stridulationsapparat und das zugehörige Verhaltensinventar (*Liriomyza*) genotypisch auf beide Sexus (*Agromyza*) auszudehnen oder umgekehrt. Sollte der Informationscode für das erworbene Stridulationsorgan bei *Liriomyza* gar auf dem Heterochromosom oder dem Monosom (= accessorisches Chromosom) — beide Modi der Geschlechtsbestimmung kommen bei den „Acalyptratae" vor — lokalisiert sein, so ist eine Erweiterung der genetischen Information auf das ♀ Geschlecht (*Agromyza*) noch weniger vorstellbar.

Während bei *Agromyza* die Schrillader dorsal der abdominalen Stigmen liegt und eine morphologische Einheit mit den beiden ersten Tergiten bildet, liegt der leistenbesetzte Wulst bei *Liriomyza* ventral der Stigmenöffnungen. Eine im Verlauf der Evolution zunehmende Verschiebung nach dorsal oder ventral wäre nur unter der Annahme denkbar, daß die Stigmen in einem einzigen Mutationsschritt „übersprungen" werden. Das erscheint sehr abwegig, da Wulst wie Stigmen gleichermaßen epidermale Bildungen sind und sich schwerlich in ihrer Orientierung zueinander austauschen können. Undenkbar erscheint auch, daß im Laufe der Anagenese die Stigmenöffnungen auf dem Wulst der Conjunctiva selbst gelegen haben könnten. Wie mikroskopische Untersuchungen der Schrillader-Querleisten und deren Härchen ergeben haben, ist eine mechanische Bearbeitung des Wulstes durch die f_3-Kante erwiesen. Manchmal läßt sich schon mit einfachen optischen Hilfsmitteln feststellen, daß die Querleisten durch Stridulation beschmutzt oder abgenutzt wurden. Es ließen sich sogar Scharten in der Schrillader (Fig. 32) auf winzige Höcker der f_3-Kante zurückführen. Die komplizierten Schutzmechanismen der Stigmenvorhöfe dienen jedoch gerade dazu, Fremdkörper abzuwehren. Die abdominalen Stigmenöffnungen bei *Liriomyza* scheinen sogar verstärkten Schutz vor mechanischer Beanspruchung zu erfahren. Ihre Vorhöfe sind nämlich oftmals unter die innen konkave Wölbung des Stridulationswulstes gewandert, während die Stigmenöffnungen an der dorsalen Basis des Wulstes hervortreten und dort besonders geschützt liegen. Aus diesem Grunde ist es oft sehr schwierig, die Stigmenöffnungen aufzufinden; auch die photographischen Aufnahmen (Fig. 4—5, 29—34) zeigen diese nicht.

Wollte man das Stridulationsorgan als synapomorphes Merkmal beider Genera werten, so ließe sich diese Hypothese augenblicklich durch keine Kriterien stützen. Allein die bisherige Zuordnung beider Genera zu verschiedenen Unterfamilien zeigt, wie wenige Merkmale für eine enge gemeinsame phyletische Basis sprechen.

Die Bedeutung des Stridulationsorgans für die Systematik von *Liriomyza* MIK und anderen „Phytomyzinae"

Ebenso wie die Gattung *Agromyza* FALLÉN war der Umfang der Gattung *Liriomyza* MIK bisher nur unbefriedigend abzugrenzen. Nachdem SPENCER (1963a: 356 f.; 1963b: 333) die durch ± dunkles Scutellum ausgezeichneten *L. braziliae* und *L. helichrysi* neu beschrieb, SASAKAWA (1964: 430) die Art *L. cocculi* (FRICK, 1953) mit dunklem Scutellum erkannt hatte und SPENCER (1963b: 330; 1964a: 252) die nahe

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Verwandtschaft von *Praspedomyza incerta* SPENCER, 1963 und *P. peullae* (MALLOCH, 1934) zu *Liriomyza* bemerkte, waren *Liriomyza*-Arten auch nicht mehr durch ein gelbes Scutellum zu kennzeichnen und die Gattungsgrenzen unklar. Auch NOWAKOWSKI (1962: 96) bezweifelte *Liriomyza* als eine monophyletische Gruppe. Daß dennoch seit HENDEL (1931—6) nur wenige paläarktische Arten in andere Genera versetzt werden mußten, liegt an der auffallenden habituellen und farblichen Ähnlichkeit der meisten Arten. Diese Ähnlichkeit kann nun durch Auffinden der speziellen Stridulationsstrukturen als monophyletisch entstanden erwiesen werden.

Auch in der Gattung *Liriomyza* hat die Speziation zur Eroberung der verschiedensten Pflanzenfamilien und damit zu divergent evolvierenden Artengruppen geführt. Diese Entwicklungslinien manifestieren sich auch in der Gestalt der ♂ Genitalstrukturen. Das Stridulationsorgan wurde bei den ♂♂ von mehr als 50 teilweise noch unbeschriebenen mitteleuropäischen, makaronesischen und ostafrikanischen Arten der verschiedensten Artengruppen in nur sehr geringfügiger Abwandlung gefunden. Selbst Arten, die hinsichtlich ihrer Aedoeagi den Eindruck besonders peripherer Stellung innerhalb der Gattung erwecken, nehmen bezüglich ihrer Stridulationsader keine systematische Sonderstellung ein. Als Beispiel hierfür sei eine *Liriomyza* ? spec. nov. (leg. 22. 7. 1969, Rhätikon/Alpen, 1810 m) angeführt, deren mit extrem verlängerten, steifen Distiphallustubuli ausgestatteter Aedoeagus Ähnlichkeit mit dem von SPENCER (1969a: Fig. 342) für *L. undulata* SPENCER, 1969 dargestellten Phallus aufweist. Nur die folgende, engere Verwandtschaftsgruppen auszeichnende Tendenz konnte beobachtet werden: In der Regel haben Artengruppen an Equisetaceae, Juncaginaceae und Poaceae breitere und längere Schrillwülste mit stärker vortretenden Querleisten und Härchenreihen als Artengruppen an Brassicaceae, Fabaceae und Asteraceae. Diese Feststellung sollte im Rahmen einer allgemeinen Revision der Gattung unter Berücksichtigung der Genitalmorphologie beachtet werden. Möglicherweise gibt auch sie einen interessanten Hinweis auf das phyletische Alter der Eroberung von Equisetales durch die vier nahe verwandten Parasiten *Liriomyza bruscae* HERING, 1962 — *L. equiseti* DE MEIJERE, 1924 — *L.* ? *larissa* HERING, 1956 und *L. virgo* (ZETTERSTEDT, 1848). Auch wäre zu untersuchen, ob die bei der artenreichen *Liriomyza hieracii*-Gruppe vergleichsweise schwach entwickelten Schrilleisten als plesiomorph oder apomorph zu werten sind. Neben interspezifischen Differenzen der Leistenfeinstruktur lassen sich auch intraspezifische Unterschiede nachweisen, wie die vergleichenden photographischen Aufnahmen (Fig. 31—34) für zwei Individuen von *Liriomyza orbona* (MEIGEN, 1830) zeigen.

Leider konnte die Typusart *Liriomyza urophorina* MIK, 1894 nicht untersucht werden. SPENCER (1969a: 163) hält jedoch diese sich in Lilienblüten entwickelnde Art mit der Mehrzahl der übrigen Arten für kongenerisch, obgleich das ♀ recht abweichend gestaltet ist. Es bleibt daher zu hoffen, daß sich auch bei dieser Art der Stridulationsapparat finden wird, damit keine Umbenennung der hinfort durch Besitz der Stridulationsstrukturen definierten Großgattung erforderlich wird.

Generische Änderungen und neue Synonyma

Zwei bisher unumstritten zu *Liriomyza* MIK gehörige Arten müssen nach meinen Untersuchungen in andere Genera versetzt werden; ihre Bearbeitung führt zur Synonymisierung zweier Taxa der Gattungsgruppe. Eine dritte Art umstrittener generischer Stellung gehört nicht zu *Liriomyza*.

Cerodontha ornata (MEIGEN, 1830), comb. nov., subgenus indescriptum

[Das untersuchte Material wurde auf *Butomus umbellatus* L. gestreift: 1 ♂, 1. 6. 1968 Westensee bei Kiel; 2♂♂, 1 ♀ 18. 6. 1969 Fahretoft/Nordfriesland.]

Die Art besitzt keinen Stridulationsapparat. Ihr Aedoeagus charakterisiert sie als zur Großgattung *Cerodontha* RONDANI, 1861 s. l. gehörig. Neben ihrer gegenüber den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

meisten *Liriomyza*-Arten beträchtlichen Größe spricht dafür auch ihre larvale Lebensweise im Stengelmark der monocotylen *Butomus* L. (SPENCER 1963a: 366 nennt Samen als Larvalhabitat!). Innerhalb der Gattung *Cerodontha* s.l. ist die Art in keiner bisher beschriebenen Untergattung befriedigend einzuordnen. Eigenheiten der Färbung, Morphologie und larvalen Lebensweise sprechen für die Errichtung einer eigenen Untergattung für *C. ornata* MEIGEN. Bevor jedoch weder die Revision der Gattung durch Dr. NOWAKOWSKI vorliegt noch die ebenfalls an Monocotylen lebende Typusart *Liriomyza urophorina* MIK und die drei als Synonyma zu *ornata* geltenden *Agromyza signata* MEIGEN, 1838 — *Agromyza elegantula* ZETTERSTEDT, 1848 und *Agromyza limbatella* ZETTERSTEDT, 1848 (vgl. RYDÉN, 1951: 177) untersucht sind, halte ich die Einführung eines neuen Taxon für unzweckmäßig. Bezüglich der Deutung von *ornata* MEIGEN sei auf COLLIN (1902: 2—3) hingewiesen.

Phytoliriomyza melampyga (LOEW, 1869), comb. nov.

SPENCER (1969a: 178) hat die palaearktische *Agromyza impatientis* BRISCHKE, 1881 als ein Synonym zu *Liriomyza melampyga* (LOEW) aus der Nearktis erkannt und deren Aedoeagus abgebildet. Aus dem Text geht jedoch nicht hervor, ob die Abbildung nach europäischem oder nordamerikanischem Material angefertigt wurde. Deshalb sei erwähnt, daß sich die langen Distiphallustubuli des von mir gezüchteten mitteleuropäischen Materials insofern von der Abbildung bei SPENCER unterscheiden, als sie von mehr als doppelter Länge sind. Auch kehrt sich die Drehrichtung ihrer spiraligen Aufrollung auf halber Strecke um, ein Merkmal, das sich möglicherweise als inkonstant erweisen mag. Obgleich *P. melampyga* (LOEW) mit ihren aufrechten, im hinteren Bereich sogar retrovertierten Orbitenhärchen nicht genau in das bisherige Konzept von *Phytoliriomyza* HENDEL, 1931 paßt, führt das Studium der Phallusmorphologie zu der Feststellung, daß die Art zu *Phytoliriomyza* HENDEL/ *Lemurimyza* SPENCER gehört.

Lemurimyza SPENCER, 1965 konnte bisher nicht nach äußeren Merkmalen von *Liriomyza* MIK getrennt werden. Nach den für *Phytoliriomyza volatilis* SPENCER, 1969 und *P. lurida* SPENCER, 1963 publizierten Genitalabbildungen (SPENCER 1969a: Figs. 365—6; 1963a: Figs. 100b, c), die denselben Typ darstellen, wie ihn *Lemurimyza*-Arten zeigen, halte ich eine Unterscheidung beider „Genera" für undurchführbar. Ein eingehender Vergleich der postabdominalen Strukturen an ausreichendem Material der Arten *arctica* (LUNDBECK, 1900), *dorsata* (SIEBKE, 1864), *hilarella* (ZETTERSTEDT, 1848), *melampyga* (LOEW, 1869), *miki* (STROBL, 1893), *perpusilla* (MEIGEN, 1830), *scotica* SPENCER, 1962, spec. nov. 1 [Schleswig-Holstein] und spec. nov. 2 [Kenya] zeigte, daß diese Arten morphologisch außerordentlich ähnlich sind, auch wenn die distalen Aedoeagus-Tubuli dünn, lang und einander eng angelegt oder dick und voneinander distanziert oder auch stark reduziert und wenig sklerotisiert sind. Wie sich bisher kein konstantes, formulierbares Merkmal des Aedoeagus zur Gattungsdefinition gefunden hat, sind auch die zu „Kämmen" gereihten Zähne der Epandriuminnenseite und der Surstyli, bisher für *Lemurimyza* SPENCER als typisch angesehen, kein generisches Alternativmerkmal. Sie kommen auch bei den Arten *hilarella* (ZETTERSTEDT) und *melampyga* (LOEW) vor, deren Phallus mehr dem Typ von *Phytoliriomyza arctica* (LUNDBECK) und *P. scotica* SPENCER entspricht (vgl. hierzu v. TSCHIRNHAUS, 1969a: 144—145) als dem bisheriger „*Lemurimyza*"-Arten.

In Anbetracht der außerordentlichen habituellen Verschiedenheit der Aedoeagi bei den Genera *Agromyza* FALLÉN, *Liriomyza* MIK, *Phytomyza* FALLÉN und anderen sprechen die geringen Verschiedenheiten der Genitalstrukturen nicht gegen eine monophyletische Abstammung der *Phytoliriomyza*-Arten (incl. *Lemurimyza*, *Pteridomyza*). *Phytoliriomyza* HENDEL s. l. zeichnet sich durch einige typische Tendenzen aus: 1. Instabilität der Richtung ihrer Orbitenhärchen und deren Reduktion, 2. Schrägstellung der Augen, 3. Beschuppung der Stirnstrieme, 4. dichte bräunliche Pubeszenz des Körpers, 5. ockerfarbiges Gesamtcolorit, 6. Variabilität der Scutel-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

lum- und Halterenfarbe, 7. Bezahnung von Epandrium und Surstylus, 8. Verlängerung der Distiphallustubuli. Allen neun untersuchten Arten fehlt ein Stridulationsapparat.

Da eidonomische Merkmale und ♂ Genitalstrukturen der Typusart *Lemurimyza enormis* (SPENCER, 1963) aus Madagaskar nach der Beschreibung und Abbildung (SPENCER 1963c: 114—115) völlig dem Typ der oben diskutierten Arten entsprechen und auch SPENCER selbst (1969a: 27) die Synonymie vermutet, stelle ich hiermit fest:

Lemurimyza SPENCER, 1965, **syn. nov.** zu *Phytoliriomyza* HENDEL, 1931.

SPENCER (1969a: 200) behält noch mit erheblichem Vorbehalt die nur eine Art umfassende Gattung *Pteridomyza* NOWAKOWSKI, 1962 bei. Meine Untersuchungen an 29♂♂, 26♀♀ (29 ♂♂, 25 ♀♀, 19. 6. 1966 Hahnheide bei Trittau; 1 ♀, 21. 6. 1970 Ahrensee, W'Kiel; beide Fänge auf *Pteridium aquilinum*) haben gezeigt, daß „*Pteridomyza*" *hilarella* (ZETTERSTEDT, 1848) eine typische *Phytoliriomyza*-Art ist. Hätte die Art nicht aufrechte bis retrovertierte Orbitenhärchen, so hätte sie HENDEL (1931—1936) mit Sicherheit neben *P. perpusilla* (MEIGEN) untergebracht. Die Art hat ein ± dunkles Scutellum und helle Halteren; ihr *tp* kann reduziert sein; im übrigen entspricht sie genau den für *Phytoliriomyza* HENDEL aufgezählten Charakteristika. Es sei deshalb konstatiert:

Phytoliriomyza hilarella (ZETTERSTEDT, 1848), **comb. nov.**
Pteridomyza NOWAKOWSKI, 1962 **syn. nov.**, zu *Phytoliriomyza* HENDEL, 1931.

Praspedomyza morio (BRISCHKE, 1880)

Auf p. 561 wurde bereits auf *Praspedomyza*-Arten eingegangen; im Rahmen einer Übersicht über einige Rubiaceae-Parasiten (v. TSCHIRNHAUS, 1969b: 284) wurde in Übereinstimmung mit NOWAKOWSKI (1962: 124) *P. morio* wegen ihres Aedoeagus für eine *Liriomyza*-Art gehalten. Auch SPENCER (1969a: 198) betont die Ähnlichkeit von *Praspedomyza* HENDEL mit *Liriomyza* MIK. Daß *Morio* aber nicht im Genus *Liriomyza* unterzubringen ist, zeigt das Fehlen eines Stridulationsorgans.

Andere Taxa der Gattungsgruppe

Um den bei *Liriomyza* MIK gefundenen Stridulationsapparat als Alternativmerkmal für die Gattungsdiagnose abzusichern, wurden Vertreter aller Genera meiner Sammlung auf dieses Merkmal sorgfältig geprüft. Soweit verfügbar, wurden die Typusarten der Taxa berücksichtigt. Die Ergebnisse finden sich in Tabelle 1 und im Abschnitt über *Cerodontha* s. l. Besonders aufschlußreich erschien die Feststellung, daß die bisher auf recht schwacher Basis begründeten und mit *Liriomyza* MIK als nah verwandt geltenden Genera *Calycomyza* HENDEL und *Metopomyza* ENDERLEIN sowie die Genera *Trilobomyza* HENDEL, *Campanulomyza* NOWAKOWSKI und *Phytoliriomyza* HENDEL in ihrer Eigenständigkeit bestätigt werden konnten. Auch die in ihrer Färbung *Liriomyza* ähnlichen Arten der „*Paraphytomyza*" *populi*-Gruppe, die zur Zeit keinem Taxon befriedigend zugeordnet werden können (v. TSCHIRNHAUS 1969b: 278—9), besitzen kein Stridulationsorgan. Herr Dr. SPENCER, London, bestimmte mir ein ♂ einer schwarz-gelb gezeichneten Fliege als „*Ptochomyza* sp. ver. nov." und überließ mir freundlicherweise 1 ♂, 1 ♀ von *Ptochomyza asparagivora* SPENCER, 1964. Die Erweichung der Abdomina dieser Arten erwies auch für *Ptochomyza* HERING keine Sonderstrukturen.

Sind Agromyzinae und Phytomyzinae berechtigte Unterfamilien?

FRICK (1952: 368 ff.) faßte ausführlich zusammen, wie es zur heutigen Abgrenzung der Agromyzinae und Phytomyzinae kam: HENDEL (1931—1936) verwendete zwei alternative Merkmale zur Definition der Agromyzinae: den von RONDANI entdeckten

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Erklärung der Figuren 1 bis 34

Auflichtaufnahmen (Fig. 1, 4, 5) und Durchlichtaufnahmen von abdominalen Stridulationsleisten und deren homologen Strukturen bei Agromyziden. Alle Figuren betreffen die linke Körperseite, so daß „basal" (proximal) mit dem linken und „dorsal" mit dem oberen Bildrand identisch ist. Alle Arten wurden in Norddeutschland gesammelt und entsprechen taxonomisch dem Stand vom März 1971.

Den Figurenlängen (basal-apikale Ausdehnung) entsprechen folgende tatsächliche Objektlängen: 53 µm Figur 27; 140 µm Figuren 2, 3, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 25, 30; 175 µm Figuren 31—34; 250 µm Figur 28; 345 µm Figuren 14, 16, 20; 425 µm Figuren 6, 8, 10, 12, 18, 22, 24, 29; 535 µm Figur 26.

Fig. 1. *Agromyza nigripes* MEIGEN, ♀; Übersicht der lateralen Basis des Abdomens, aus der die Tergitverhältnisse und Positionen der Stridulationsleiste und Stigmen der *Agromyza*-Arten hervorgeht. — Fig. 2. *Agromyza reptans* FALLÉN, ♀; Interferenzkontrastaufnahme der Stridulationsleiste in Nähe ihrer Basis; jede Schuppe ist als ein Verschmelzungsprodukt der Basen mehrerer Bindehauthärchen (Microtrichien) erkennbar. — Fig. 3. *Agromyza cinerascens* MACQUART, ♀; Struktur der apikalen Spitze der Stridulationsleiste. — Fig. 4. *Liriomyza orbona* (MEIGEN), ♂; Lateralansicht des Praeabdomens und der auf der Pleuralmembran gelegenen Stridulationsleiste. — Fig. 5. *Liriomyza virgo* (ZETTERSTEDT), ♂; dito. Die in Figur 47 dargestellte Leistenwölbung ist deutlich erkennbar

Fig. 6—27, 29—30. Die rechts gelegenen Figuren stellen jeweils den Mittelbereich der Stridulationsleiste in stärkerer Vergrößerung dar. Außer Figur 18—19 betrifft jedes Bildpaar dasselbe Individuum.

Fig. 6—7. *Agromyza ambigua* FALLÉN, ♂; (das 2. Stigma entsendet drei erkennbare Tracheenäste). — Fig. 8—9. *Agromyza albipennis* MEIGEN, ♀. — Fig. 10—11. *Agromyza rondensis* STROBL, ♂

Fig. 12—13. *Agromyza nigripes* MEIGEN, ♀. — Fig. 14—15. *Agromyza sulfuriceps* STROBL, ♀. — Fig. 16—17. *Agromyza nana* MEIGEN, ♀

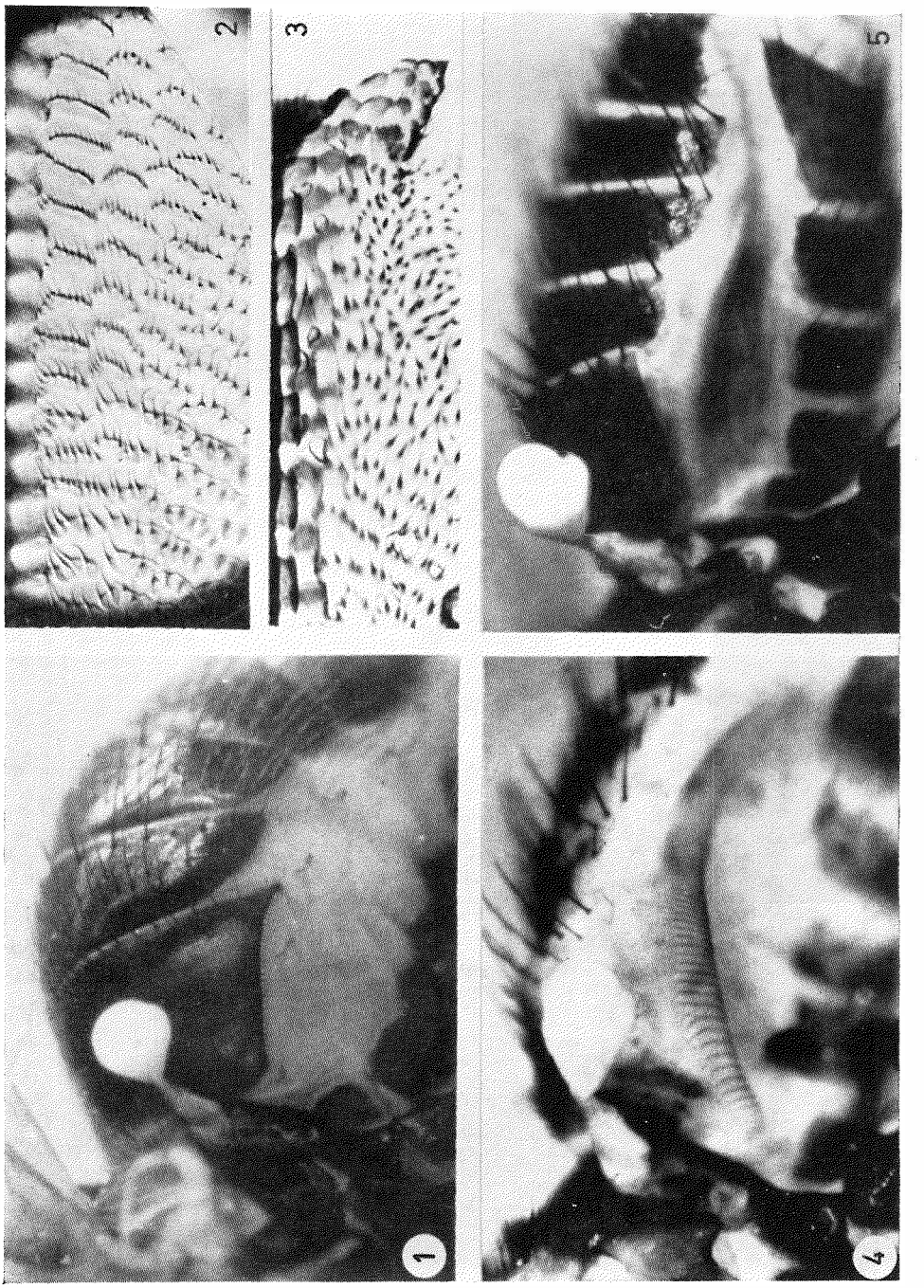
Fig. 18—19. *Agromyza cinerascens* MACQUART, ♀♀ (2 Individuen). — Fig. 20—21. *Agromyza intermittens* BECKER: die basal abgerissene Pleuralmembran (Fig. 20) hat die dorsale Schuppenreihe an der Tergitkante zurückgelassen. Da dies stets (auch bei anderen Arten) der Fall ist, kann eine Verwachsung der dorsalen Schuppen mit dem Tergit angenommen werden. — Fig. 22—23. *Agromyza reptans* FALLÉN, ♀; vgl. Figur 2. — Fig. 24—25. *Agromyza demeijerei* HENDEL, ♀

Fig. 26—27. *Melanagromyza tripolii* SPENCER, ♀: Fig. 26. Seitenrand der ersten drei Tergite, Verschmelzungszone zwischen 1. und 2. Tergit hinter der linken Borstengruppe; links oben die Sutura adventicia. — Fig. 27. Ausschnitt der Übergangszone Tergit/Pleuralmembran dorsal des 2. Stigmas. — Fig. 28. *Ophiomyia pinguis* (FALLÉN), ♀; Seitenrand der beiden ersten Tergite, im übrigen wie Figur 26. — Fig. 29—30. *Liriomyza virgo* (ZETTERSTEDT), ♂: Fig. 29. Stridulationsleiste im Bereich des 1.—4. Tergits. — Fig. 30. Ein Leistenabschnitt unter der Grenze zwischen 2. und 3. Tergit zeigt, daß sich die Härchen der Pleuralmembran bei *Liriomyza* zu homogenen Querrippen zusammengeschlossen haben

Fig. 31—34. *Liriomyza orbona* (MEIGEN), ♂♂; einander entsprechende Abschnitte der Stridulationsleisten zweier Individuen als Beispiel intraspezifischer Variabilität: Fig. 31, 33. Leistenbasis beider ♂♂, der Pfeil bezeichnet den Hinterrand des (mit dem 2. verschmolzenen) 1. Tergits. Das Sklerit am linken Bildrand der Figur 33 gehört bereits zum Thorax. — Fig. 32, 34. Schrilleisten zwischen Hinterrand des 2. Tergits (linker Pfeil) und Hinterrand des 3. Tergits (rechter Pfeil in Fig. 34). — Fig. 32 zeigt deutliche Stridulationsspuren und dorsal — außerhalb der Schärfentiefe — die dachziegelartige Überlappung der Querrippen

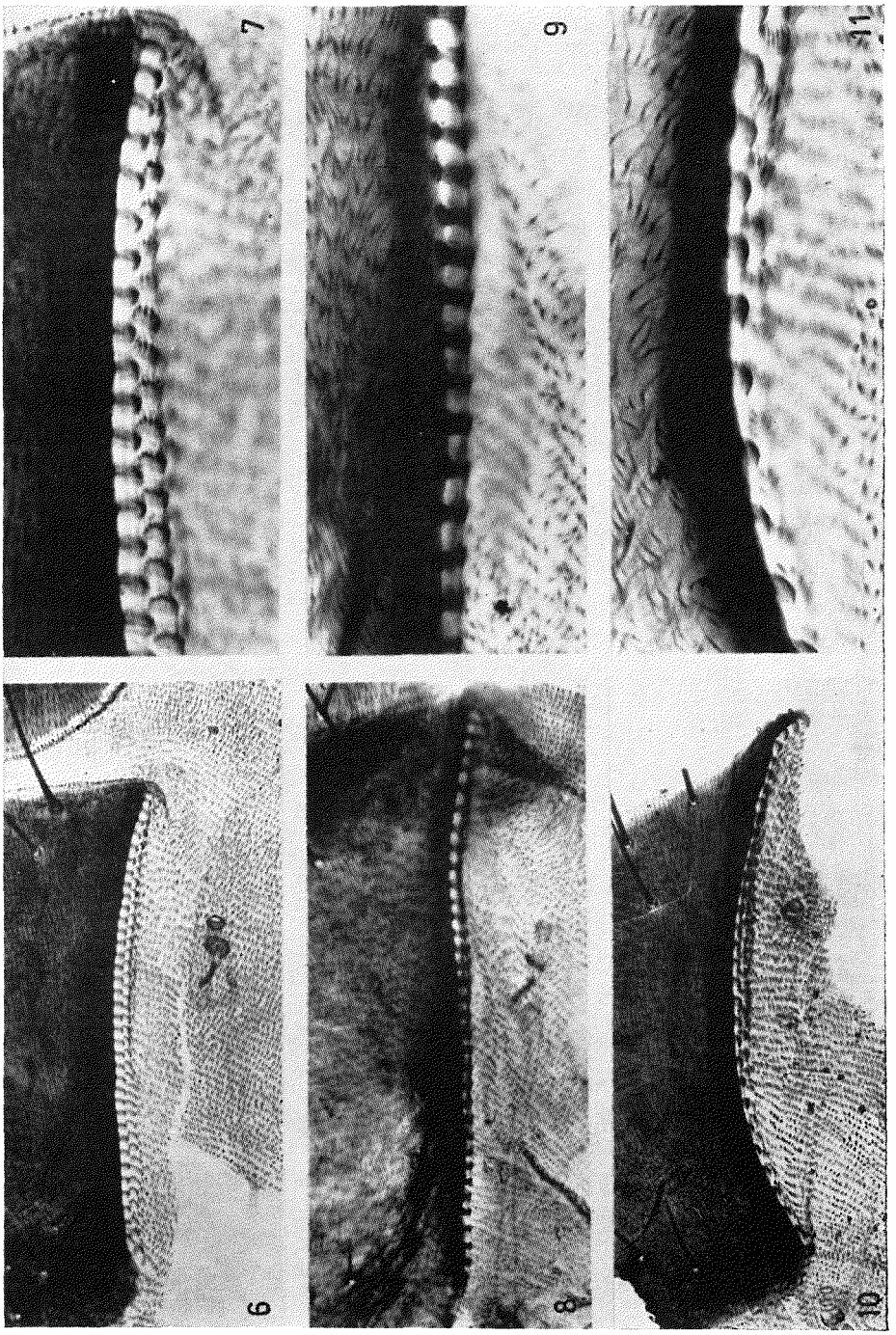
DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



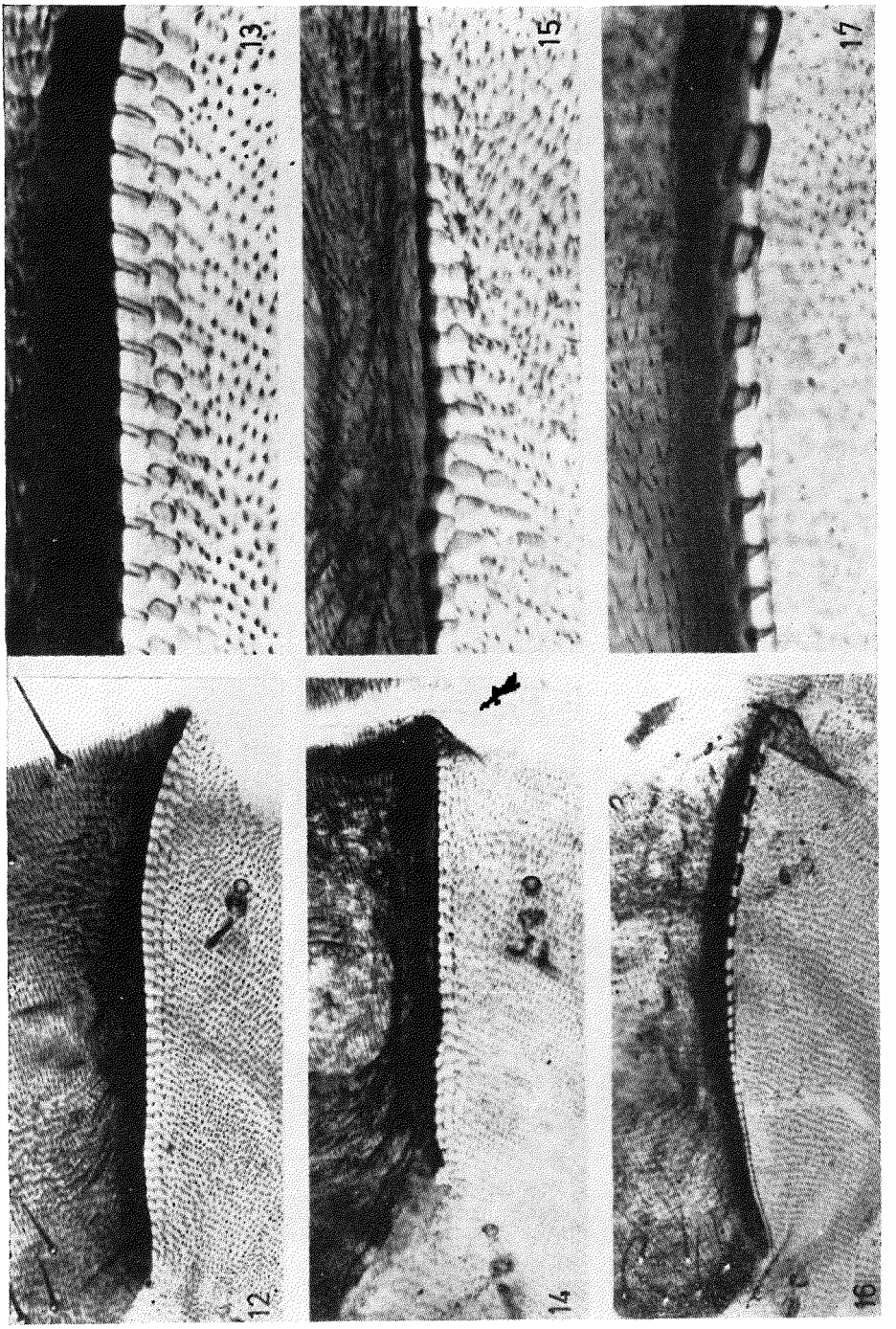
DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



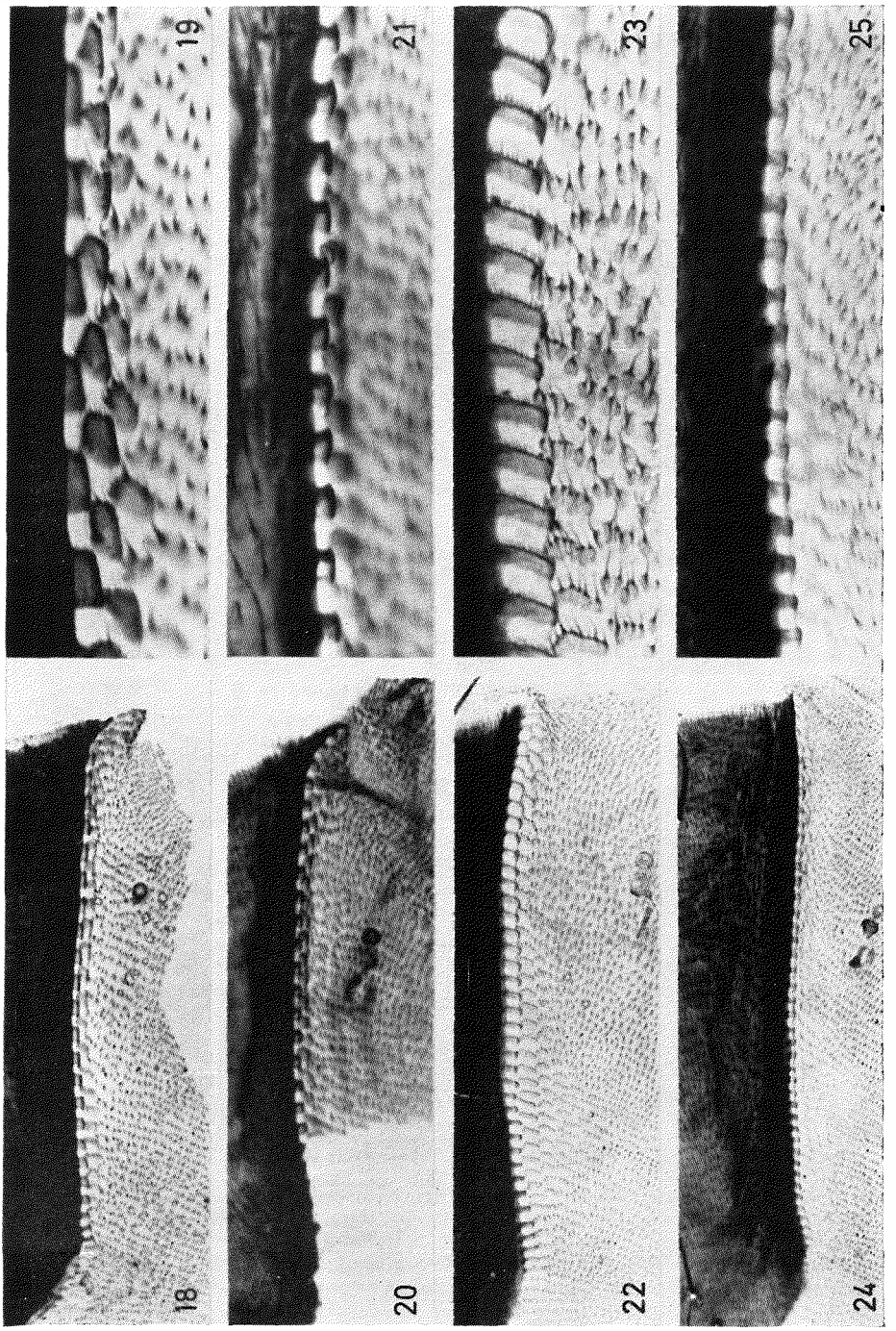
DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



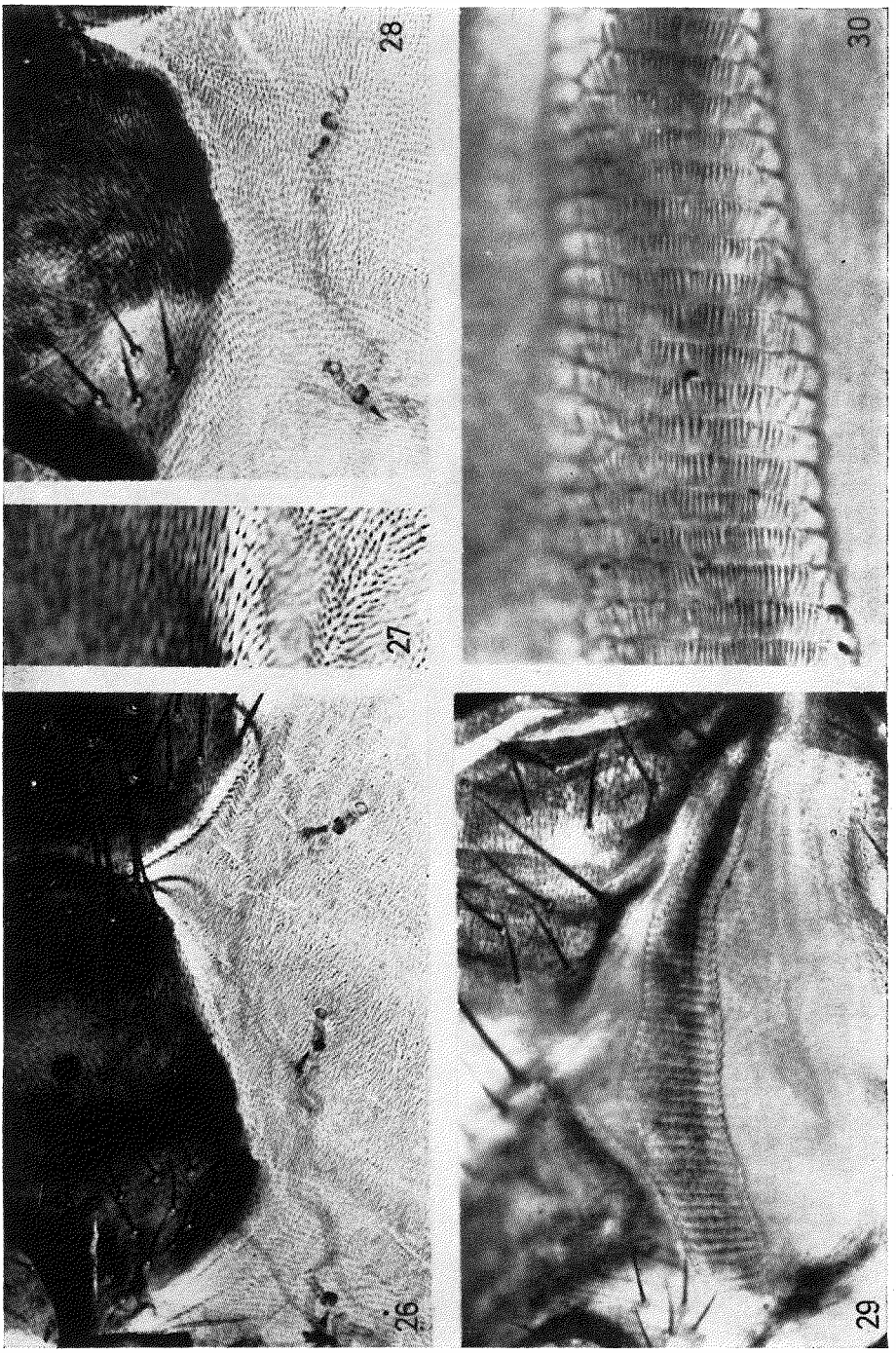
DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



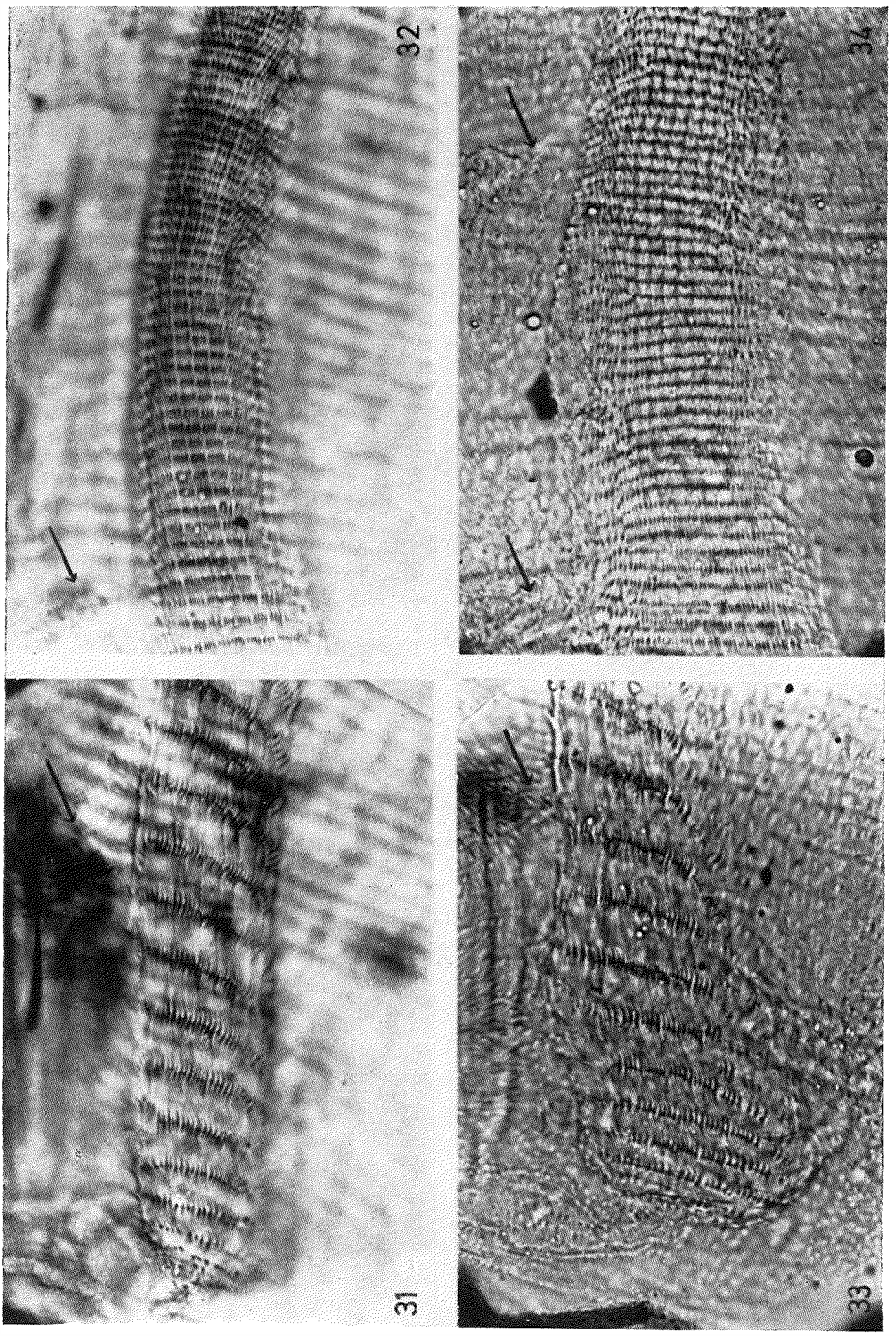
DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Erklärung der Figuren 35 bis 50

Außer Figur 46 betreffen alle Figuren Teile der linken Körperseite. Die Länge der Maßstäbe entspricht jeweils 100 µm. Es bedeuten: *c* = Costa, r_1 = 1. Radialast, *sc* = Subcosta, *Stg.* = Stigma, *sut* = Sutura adventicia, *Tg.* = Tergit, *ti* = Tibia, *tr* = Trochanter.

Fig. 35. *Liriomyza orbona* (MEIGEN), ♂; Innenseite des Hinterfemurs (f_3), die Schrillkante durch einen Pfeil bezeichnet

Fig. 36. *Agromyza nigripes* MEIGEN; Aufsicht von schräg innen auf die Hinterseite und Schrillkante des f_3

Fig. 37. *Leucopis* (*Neoleucopis*) *atratula* (RATZEBURG), ♂; Innenseite des f_3 mit Schrillkante, die winzigen Börstchen der basalen Femurhälfte weggelassen

Fig. 38—42. Schematische Querschnitte von Hinterfemura; deren Innenseiten und Schrillkanten nach rechts orientiert: Fig. 38. *Liriomyza* MIK, ♂. — Fig. 39. *Agromyza* FALLÉN, ♂♀. — Fig. 40. *Leucopis* (*Neoleucopis*) *atratula* (RATZEBURG), ♂; Schnitt in Höhe der anterodistalen Sinnesborste des f_3—Vorderkante. — Fig. 41. *Melanagromyza tripolii* SPENCER, ♂♀. — Fig. 42. *Ophiomyia pinguis* (FALLÉN)

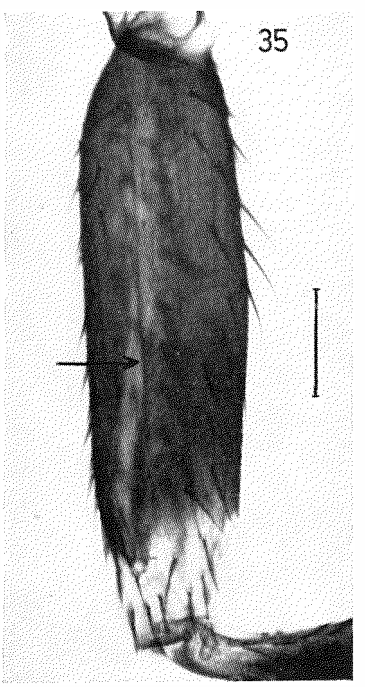
Fig. 43—44. *Leucopis* (*Neoleucopis*) *atratula* (RATZEBURG), ♂: Fig. 43. Seitenteile der ersten vier Abdominaltergite von lateral. — Fig. 44. Schrillfläche des 2. Tergits in Senkrechtaufsicht und deshalb breiter als in Fig. 43 erscheinend. Die Zähnchenreihen greifen schwach auf die Pleuralmembran über

Fig. 45—47. Schematische Querschnitte von Abdomina: Doppelkonturen = Tergit und Sternit, schwarz = Stridulationsleiste bzw. -fläche, gepunktet = Pleuralmembran (Conjunctiva): Fig. 45. *Leucopis* (*Neoleucopis*) *atratula* (RATZEBURG), ♂. — Fig. 46. *Agromyza* FALLÉN, ♂♀. — Fig. 47. *Liriomyza* MIK, ♂

Fig. 48. *Agromyza nigripes* MEIGEN, ♀; Costabruchstelle des rechten Flügels von der Unterseite gesehen; die sklerotisierte Flügelmembran zwischen *sc*-Mündung und r_1-Mündung gepunktet dargestellt, die oberseitige Borstenreihe der *c* weggelassen

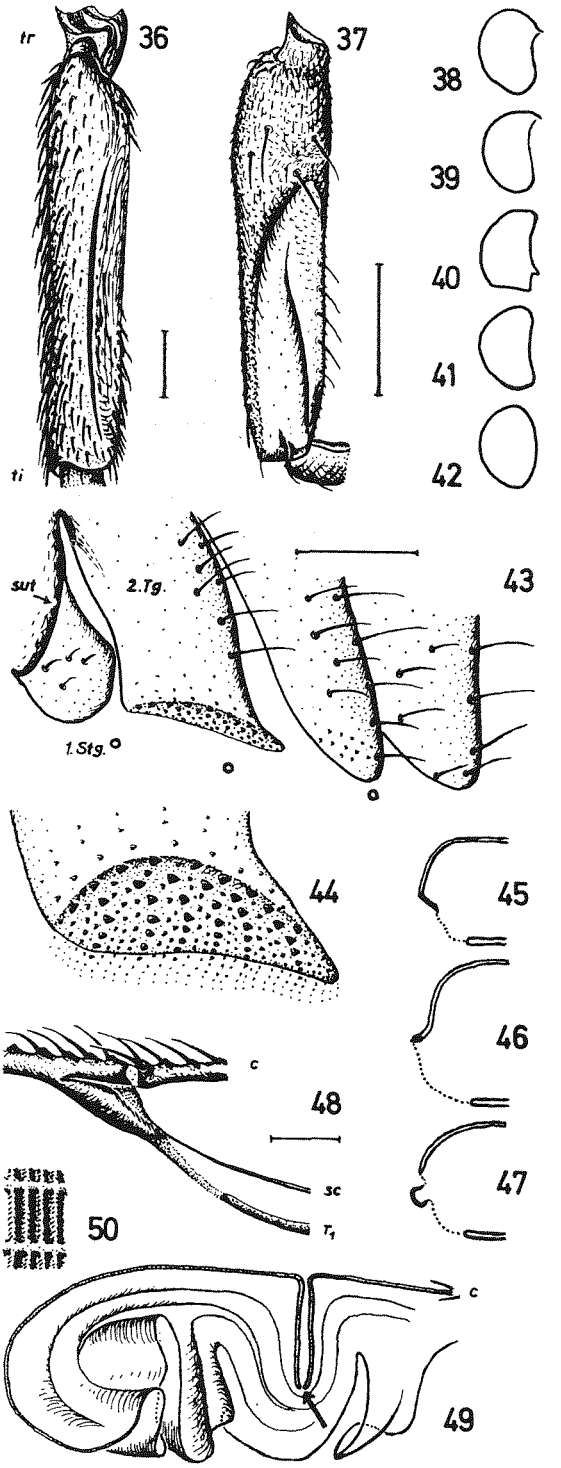
Fig. 49. Schema des unentfalteten Flügels von Agromyziden und anderen acalyptraten Fliegen in Dorsalansicht [nach *Liriomyza fasciola* (MEIGEN)]; der Pfeil bezeichnet die Costabruchstelle in ihrer ursprünglichen Position vor Streckungsbeginn des proximalen Flügeldrittels

Fig. 50. Oberflächenstruktur der Endocuticula der abdominalen Pleuralmembran einer Agromyzide [schematisch nach *Cerodontha* (*Icteromyza*) *capitata* (ZETTERSTEDT)]; Exocuticula mit Microtrichien nicht dargestellt; weitere Erläuterungen siehe Text unter *Cerodontha* s.l.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

besonderen Mündungsmodus der sc/r_1 (distale Verschmelzung beider Adern) und den von De Meijere beobachteten Unterschied, daß der doppelte obere Fortsatz der Vertikalplatten des larvalen Pharyngealskeletts zweiästig gestaltet ist.

Obgleich sich mehrere Arbeiten der letzten Jahre mit dem System und der Phylogenie der Agromyziden befassen (Frick 1952; Nowakowski 1962; Spencer 1969a), wurden die die beiden Unterfamilien kennzeichnenden Merkmale und deren Bewertung nicht näher diskutiert. Zwar spricht nichts dagegen, daß die beiden im heutigen Umfang ihrer Kombination verwendeten „Alternativmerkmale" (sc/r_1-Mündung und Pharyngealskelett) Verwandtschaftsgruppen im weiteren Sinn kennzeichnen, ihr differentialdiagnostischer Wert ist jedoch beschränkt: Die Variabilität der sc/r_1-Mündung bei *Agromyza* Fallén wurde bereits besprochen. Es sei jedoch hinzugefügt, daß die Kambium minierenden *Phytobia*-Arten hinsichtlich dieser Adermündungen noch unbearbeitete Parallelen zum Mündungstyp bei Agromyzinae bieten. Ganz besonders betrifft der auf p. 556 aufgezeigte Komplizierungstrend der Costabruchstelle das distale Ende der Costa vor der Bruchstelle, welches bei *Phytobia* Lioy s. str. ebenfalls verdickt und zurückgebogen werden kann. Spencer (zum Beispiel 1966b: 504) hat mehrfach auf die Ähnlichkeit vieler *Phytobia*-Flügel zu Agromyzinae-Flügeln hingewiesen, als unterscheidendes Merkmal aber meist nur beachtet, ob die *sc* als Falte in die *c* mündet. Wie zuvor für *Agromyza* nachgewiesen, erreicht auch bei *Phytobia* die *sc* die Bruchstelle der *c*. Von Ausnahmen abgesehen, ist *Phytobia* auch in anderer Hinsicht den Agromyzinae ähnlich, indem ihre t_2 posterolaterale Borsten trägt, *prsc* vorhanden sind und die Tergite 1 und 2 an ihrem Seitenrand ohne Incisur miteinander verschmolzen sind, nicht jedoch die verdickte Schrillader der *Agromyza*-Arten ausbilden. Sasakawa (1963: 38) sah sich sogar auf Grund vieler dieser graduellen Merkmale veranlaßt, für *Phytobia*-Arten ein neues Genus *Shizukoa* zu errichten und stellte dieses zu den Agromyzinae. Die Synonymie zu *Phytobia* Lioy wurde von Spencer (1965: 8) erkannt.

Auch das zweite Alternativmerkmal der Agromyzinae, die Aufspaltung des doppelten Dorsalfortsatzes des Pharyngealskeletts der Larven in einen ventralen und dorsalen Ast, mag monophyletisch entstanden sein. Beweisbar ist dies jedoch bisher nicht. Vielmehr findet sich dieser Trend auch bei Phytomyzinae. Nowakowski (1964: 212) vermutet für die in Lebermoosen minierenden *Liriomyza mesnili* d'Aguilar, 1945 und *L.* spec. einen analog zu den Agromyzinae entstandenen ventralen Schenkel des dorsalen Vertikalplattenfortsatzes (vgl. Sellier, 1948: Fig. 14), während Hering (1957: 50) denselben als synplesiomorph mit dem der Agromyzinae ansieht. Auch viele der von Sasakawa (1961) für Phytomyzinae-Arten gegebenen Larvenabbildungen zeigen, wie etwa die Skizze für „*Phytagromyza*" *fraxinivora* Sasakawa, 1961, einen deutlichen ventralen Schenkel des Dorsalfortsatzes.

Da die beiden „Flügel" oder „Schenkel" des Dorsalfortsatzes des larvalen Pharyngealskeletts nur stark sklerotisierte Zonen einer einheitlichen Chitinplatte darstellen, welche den Pharynx auf jeder Körperseite dorsolateral umschließt, um den Pharynxdilatoren als Ansatzfläche zu dienen, scheint mir die variable Breite und Aufspaltung dieser Sklerotisierungszonen ein schwaches und zur Abgrenzung der Unterfamilien wenig geeignetes Merkmal zu sein. Da sich, wie gezeigt, die beiden differentialdiagnostischen Merkmale als graduelle Merkmale erweisen und in Anbetracht der geringen Zahl von untereinander sehr ähnlichen Genera, erscheint die Zergliederung der Agromyzidae in Unterfamilien nicht erforderlich. Bei gleichem Bewertungsmaßstab müßte man nämlich für *Selachops flavocincta* Wahlberg, 1844 und *Gymnophytomyza heteroneura* (Hendel, 1920) eigene Unterfamilien errichten, die Agromyzinae auf *Agromyza* mit ihrem besonders stark zu bewertenden Stridulationsorgan beschränken und *Japanagromyza*, *Penetagromyza*, *Melanagromyza*, *Hexomyza* und *Ophiomyia* in einer eigenen Unterfamilie zusammenfassen. Eine solche Zersplitterung würde aber die Phylogenese der Familie nicht besser charakterisieren und dem Sinn der Nomenklatur, die verständigen soll, widersprechen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Ein Stridulationsorgan bei Chamaemyiidae

Es lag nahe, andere Fliegenfamilien, insbesondere solche der sogenannten „Acalyptratae", auf ähnliche Bildungen, wie sie *Agromyza*, *Poemyza* p. p. und *Liriomyza* an Abdomen und Hinterfemur zeigen, zu untersuchen. Im Rahmen synökologischer Untersuchungen wurde mehrere Jahre lang ein sehr umfangreiches Material an Arten und Gattungen der meisten mitteleuropäischen Fliegenfamilien geprüft. Auch Fliegen von zwei Sammelreisen nach Ostafrika wurden einbezogen. Schließlich gelang die Auffindung eines bisher auch nach der neuesten ausführlichen Definition der Chamaemyiidae durch McALPINE (1963: 248) unbeschriebenen Stridulationsorgans von *Agromyza* ähnlichem Typ bei der als Untergattung zu *Leucopis* MEIGEN, 1830 angesehenen *Neoleucopis* MALLOCH, 1921.

3 ♂♂ der als *L.* (*Neoleucopis*) *atratula* RATZEBURG, 1844 bestimmten Art wurden in MOERICKE-Schalen gefangen, die vom 15. 6.—1. 7. 1964 auf dem in der Ostsee verankerten Feuerschiff „Fehmarnbelt" exponiert waren. Die ♂ Genitalstrukturen dieser Tiere sind ebenso wie der Kopf sehr ähnlich den von TANASIYCHUK (1961: Fig. 6) für aff. *atratula* gegebenen Abbildungen. Abweichungen ergeben sich dahingehend, daß die Orbitenhärchen etwas länger sind, auch die Stirnstrieme ebenso kräftige aufrechte bis retrovertierte Härchen trägt, gegen die sich die *oc* nicht besonders stark abheben, und die Cerci eine deutliche Endborste tragen. Die Art besitzt das von McALPINE (1960: 51) beschriebene „Proscutellum" und stimmt auch sonst mit der in seinem Schlüssel (p. 54) gegebenen Diagnose für *Neoleucopis* überein, welche weder durch eine Ergänzung durch STEYSKAL (1967) noch einen neuen Schlüssel der paläarktischen Genera (TANASIYCHUK, 1968: 391) eingeschränkt wird. CZERNY (1936: 6) erwähnt für *L.* (*N.*) *atratula* kurze steife Orbitenhärchen, welche jedoch HENNIG (1958: Fig. 149) — offensichtlich zur Verdeutlichung des Kopfschemas — nicht abbildet. Diese Orbitenhärchen und der von CZERNY (1936: Fig. 8) abgebildete Fühler, dem auch die Fühler der vorliegenden 3 ♂♂ gleichen, sprechen dafür, daß die Bestimmung als *N. atratula* RATZEBURG sensu CZERNY zutrifft.

CZERNY führt zu *N. atratula* als Synonym *Leucopis hyalipennis* ZETTERSTEDT, 1848 an. Durch die Freundlichkeit von Herrn Fil. Kand. ANDERSSON war es möglich, die drei Typen von *hyalipennis* zu sehen, die von FREY (1958) und McALPINE (1960: 52) verschiedenen Genera zugeordnet werden. Alle drei Typen — nach der Bezettelung hält McALPINE einen ♀ Syntypus (wohl wegen fehlender Ozellaren) für eine vom ♀ Lectotypus und ♂ Syntypus verschiedene Art — sind nicht mit den als *atratula* aufgefaßten ♂♂ konspezifisch. Gegenüber *atratula* besitzen sie insbesondere viel kräftigere *prsc*, etwa von der Länge der 1. *dc*, und viel kräftigere *oc*, fast von der Länge der *vte* (1 ♀ Syntypus ohne *oc*!). Nach vorliegendem Material scheint *hyalipennis* in Körpergröße und Flügellänge (um 2 mm) deutlich die besonders kleine *atratula* zu übertreffen. Die Cerci des präparierten Postabdomens des ♂ Syntypus zeigen keine lange Endborste, wie sie sich bei *atratula* findet, und entsprechen der Abbildung für „aff. *atratula*" bei TANASIYCHUK (1961: Fig. 6A). Allein der ♀ Lectotypus besitzt am Innenrand des rechten Stirnorbits in der Mitte zwischen vorderem und hinterem Ocellus eine winzige retrovertierte Orbitalborste, welche FREY (1936: 102) veranlaßte, für *hyalipennis* die Untergattung *Leucopiola* zu errichten und später (FREY 1958) zu bestätigen. Ich halte diese Borste wegen ihrer ungewöhnlichen Stellung für eine teratologische Bildung ohne taxonomischen Wert. Dafür, daß *atratula* und *hyalipennis* verschiedene Arten einer Untergattung sind, sprechen auch die im folgenden behandelten ähnlichen Strukturen an Tergiten und Femura.

Das Stridulationsorgan der ♂♂ von *Neoleucopis atratula* (♀♀ wurden nicht untersucht) zeigt eine analoge, nicht unähnliche Ausgestaltung wie bei *Agromyza*. Bei den mir bekannten Chamaemyiidae ist das 1. vom 2. abdominalen Tergit seitlich vom Endpunkt der Sutura adventicia bis zur lateralen Conjunctiva noch vollkommen voneinander getrennt (Fig. 43). Auch dorsal bleiben die Tergite bis auf einen kurzen dorsolateral gelegenen Abschnitt neben dem distalen Ende der Sutura adventicia

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

durch eine Naht getrennt. Diese ursprünglichen Tergitverhältnisse führen dazu, daß eine Schrill-Fläche (file) gegenüber der Schrilleiste bei *Agromyza* nicht auch von dem lateralen Bereich des 1. Tergits gebildet wird. Diese Fläche hat einen halbmondförmigen Umriß und ist mit kurzen, schwach distad gerichteten Chitinzähnen besetzt (Fig. 44), deren Länge geringfügig den basalen Durchmesser der benachbarten Borsten des Tergithinterrandes übertreffen. Gegen die dorsolaterale Wölbung des Tergits ist die Schrillfläche nach ventral und innen mit etwa 100° — 120° abgewinkelt. Dadurch wird bewirkt, daß sie von einer kurzen Schrillkante (scraper) des an das Abdomen angepreßten f_3 bestrichen werden kann. Die Kante verläuft nicht wie bei *Agromyza* parallel zum f_3-Hinterrand, sondern nimmt ihren Ausgang vom Vorderrand in der Nähe des Tibialgelenks. Von dort überquert sie eine deutlich begrenzte spiegelglatte Fläche der f_3-Innenseite. Aus Figur 37 ist zu ersehen, daß die Kante in einigem Abstand von fünf Sinneshaaren des f_3-Vorderrandes begleitet wird. Wie auch für *Agromyza* und *Liriomyza* gezeigt werden konnte, ist die Schrillkante nur gerade eben so lang, wie es die Größe der Schrillfläche und der bei der Beinbewegung beschriebene Kreisbogen erfordern. Wegen der Kleinheit der Tiere (Länge um 1,5 mm) und der starken Schwärzung von Tergiten und Beinen sind die Stridulationsstrukturen leicht zu übersehen. Sie erfordern zu ihrer Untersuchung in Flüssigkeit konservierte, ungeschrumpfte Fliegen.

Die stark beschädigten Typen von *Neoleucopis hyalipennis* eignen sich wenig für die Untersuchung der Stridulationsstrukturen. Auf die Präparation des einzigen unbeschädigten Abdomens des von Frey designierten ♀ Lectotypus wurde verzichtet. Aus den Bruchstücken der Abdomenbasis des fühlerlosen, mit *oc* ausgestatteten ♂ Syntypus ist zu ersehen, daß *hyalipennis* nicht nur am Seitenrand des 2., sondern auch des 3. Tergits ein Feld winziger spitzer Zähnchen trägt und sich dadurch auffallend von *atratula* unterscheidet. Bei *atratula* finden sich nur kaum wahrnehmbare Andeutungen einer solchen Struktur am 3. Tergit. Eine Schrillkante hinter den Sinneshaaren der f_3-Vorderkante scheint bei dem ♂ Syntypus nur sehr schwach ausgebildet zu sein. Die Innenseite der f_3 ist jedoch ebenso wie bei *atratula* abgeflacht.

Bei *Leucopis* Meigen s. str., *Chamaemyia* Meigen und *Parochthiphila* Czerny wurden an einer Anzahl untersuchter Arten keine Sonderbildungen am 2. und 3. Tergit und an f_3 gefunden. Solange aber nicht weitere Genera sowie die Typusart *Neoleucopis pinicola* Malloch, 1921 untersucht sind, können die Strukturen von *atratula* und *hyalipennis* nicht als für *Neoleucopis* charakteristisch bezeichnet werden.

Negative Ergebnisse bei Chloropidae

Eine von mehreren Abdominaltergiten gemeinsam gebildete, scharf abgesetzte und gezähnte Seitenkante findet sich bei der absonderlich gestalteten Chloropide *Anatrichus erinaceus* Loew, 1860. Die Tergitbildung dieser Art wurde von Nartchuk (1964) diskutiert. An von mir in Kenya gesammelten Individuen fanden sich keine Strukturen, die im Sinne einer Stridulation mit dieser Tergitkante funktionsmorphologisch zusammenwirken könnten. Auch liegen die schwachen Zähne der Kante unter der Seitenwölbung der Tergite geschützt und sind in keiner Weise gegen Flügel oder Beine opponiert. Bei zahlreichen anderen Genera der Chloropidae verlief die Suche nach Stridulationsorganen ebenfalls ergebnislos.

Die beschriebene Stridulation einiger Tephritidae (Trypetidae)

Die umfangreiche Literatursammlung über Lauterzeugung und Lautwahrnehmung bei Insekten durch Frings & Frings (1960) und eine Zusammenfassung der Ergebnisse zu diesem Thema durch Haskell (1961) weist für die Dipteren zwar mehrfach Lauterzeugung durch hohe Flügelschlagfrequenz wie auch durch einen angeblich hörbaren Luftausstoß aus thorakalen Stigmen, verbunden mit Lamellenvibration in der anschließenden Trachee, nach; Stridulationsorgane (frictional mechanisms)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sind aber erst — wie auch die Durchsicht der neuesten Bibliographien biologischer Literatur ergab — für einige eng verwandte Tephritidae bekannt.

MYERS (1952: 270—2, 277) schildert für *Dacus* (*Strumeta*) *tryoni* (FROGGATT) und *D.* (*S.*) *cacuminatus* (HERING), daß schnelle Flügelvibration des ♂ einen sehr hohen, unterbrochenen, flötenähnlichen Ton von $^1/_2$—2 Sekunden Dauer erzeugt. Daraufhin soll das ♀ gerichtet dem ♂ zustreben, den bekannten „Fliegenkuß" austauschen und sich begatten lassen. Die zur Erzeugung des „call" geeigneten Strukturen werden erstmals von MONRO (1953) näher analysiert und abgebildet:
Nur die ♂♂ besitzen, wie schon HENDEL (1927) für *Dacus oleae* beobachtete, am seitlichen Hinterrand des 3. abdominalen Tergits einen vertikal gestellten Borstenkamm und im Endbereich der Analis eine morphologisch differenzierte Flügelzone. Bei der Stridulation werden die Flügel in schnelle dorsoventrale Vibration versetzt, wobei die differenzierte Analiszone mit dem Borstenkamm in Kontakt kommen soll. Obgleich MONRO den „call" auch oscillographisch untersucht, bleibt die Klärung dessen Erzeugungsmechanismus auf Beobachtung mit bloßem Auge beschränkt. Auch FERON (1960) versucht, eine Folge kurzer, hoher, unregelmäßig von den ♂♂ von *Dacus oleae* produzierter Töne durch unzureichende Beobachtung mit dem bloßen Auge zu analysieren; die Abbildungen von Borstenkamm und Flügelzone entsprechen denen bei MONRO (1953). Bei der Stridulation, die nach FERON für die Kopula als Paarungsvorspiel notwendig ist, sollen jedoch außer den Flügeln auch die Hinterbeine in schnelle Bewegungen versetzt werden. Obgleich die dem Borstenkamm aufliegende differenzierte Flügelzone im Versuch amputiert wurde, sollen die Fliegen nach längerer Zeit wieder zur Stridulation in der Lage gewesen sein, jedoch andere Flügelbereiche verwendet haben. Diese Beobachtung erscheint angesichts der geringen Plastizität der Verhaltensweisen bei Insekten sehr unwahrscheinlich. Vielmehr möchte man annehmen, daß die Hinterbeine im Zusammenwirken mit dem Borstenkamm als vorwiegendes Stridulationswerkzeug verwendet werden, die Flügelzone dagegen eine untergeordnete Rolle spielt oder dem mechanischen Schutz des Flügels dient. Sonderstrukturen an den Hinterbeinen werden jedoch nicht beschrieben.

Dieses einzige bisher bei Dipteren bekannte Stridulationsorgan ist mit keinem der drei neuentdeckten, polyphyletisch entstandenen Stridulationsapparate homolog und auch diesen funktionsmorphologisch unähnlich. Es kommt offensichtlich grundsätzlich bei *Dacus* (*Strumeta*)-Arten und ihren nächsten Verwandten vor, denen allen eine sehr ähnliche Bionomie zukommt.

Die Stridulationsorgane als isolierende Faktoren für die Speziation

Der für die Genera *Dacus* (*Strumeta*), *Agromyza* und *Liriomyza* jeweils synapomorphe Stridulationsapparat stellt je eines der seltenen Beispiele dar, wie eine natürliche Verwandtschaftsgruppe zahlreicher Arten durch einen Merkmalskomplex unter einem Taxon vereinigt werden kann, ohne daß Zweifel hinsichtlich der Zugehörigkeit einzelner peripherer stehender Arten auftreten. Gerade das aber ist das so selten erreichbare Ziel der Systematik. Sie kann den in verschiedener Weise theoretisch hervorragend formulierbaren Gattungsbegriff, wie ihn etwa ILLIES (1970) zusammenfassend darstellt, fast nie ohne Schwierigkeiten bei der Ordnung der Vielzahl sich nur graduell unterscheidenden Arten anwenden. *Dacus* (*Strumeta*), *Agromyza* und *Liriomyza* (*Neoleucopis* erscheint für eine Beurteilung zu artenarm und taxonomisch zu wenig geklärt) entsprechen allen von ILLIES (1970) dargestellten Modellen des Gattungsbegriffs: Sie stellen jeweils „einen phylogenetisch etablierten Versuch dar, auf einem bestimmten evolutiven Niveau die verschiedensten Nischen eines Lebensraumes mit . . . Arten zu besetzten". Jede der drei Parasitengattungen hat unabhängig voneinander ein breites Spektrum der höheren Pflanzen als Wirte erobert. Gegenüber ihren verwandten Gattungen mit ähnlich breiter ökologischer Potenz haben diese Genera Mechanismen entwickelt, mit denen eine gerichtete

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Orientierung der Geschlechtspartner zueinander in der Vegetationsschicht erleichtert werden dürfte. Diese Vegetation enthält für die meisten Fliegenarten die benötigten Wirtspflanzenarten und deren spezielle Organe in nur geringen prozentualen Anteilen und vielfach inselartiger Verteilung. Für die phytophagen Agromyziden und Tephritiden läßt sich feststellen, daß sie fast nie, wie etwa Sphaeroceriden, Ephydriden, Drosophiliden oder Chloropiden, vergleichsweise hohe Abundanzwerte in den Biozönosen erreichen. Die meisten Arten zeichnen sich vielmehr trotz ausreichenden Wirtsangebots durch Seltenheit und zeitlich eng begrenztes Auftreten im Jahresgang aus. In Anbetracht dieser Phaenomene muß der Erwerb und die spezifische Differenzierung eines Stridulationsorgans als eine deutliche Anagenese gewertet werden, da mit Hilfe artspezifischer Stridulation eine kompliziertere zeitliche und räumliche Koinzidenz erreicht werden kann. Auch die bei Agromyziden und Tephritiden in zahlreichen Fällen zu vermutende sympatrische Speziation am gleichen Wirt mag durch artspezifische Stridulation gefördert werden. Als vorwiegende Isolationsmechanismen, die zu einer so besonders starken Artaufspaltung bei beiden phytophagen Familien geführt haben, ließen sich bisher die Verschiedenheiten der Wirtseiweiße und die artspezifische Komplikation der ♂ Genitalstrukturen werten. Auch für die räuberisch von Coccina und Aphidina lebenden Chamaemyiiden, die ein ökologisch ähnlich einheitliches Habitat besiedeln, mögen diese Isolationsmechanismen gelten. Die „Adaptationsebene" (vgl. ILLIES 1970: 371) jeder der drei Familien ist extrem einheitlich. Der Erwerb eines Stridulationsorgans und das mit ihm evolvierte Verhaltensinventar erscheint als eine Kladogenese, von der an eine weitere erfolgreiche Speziation innerhalb jeder der ökologisch beengten Horizonte einsetzen konnte, da neue Isolationsmechanismen abgewandelt werden konnten.

Es bleibt zu wünschen, daß, wie es FABER (1953) für Orthopteren unternommen hat, die mit der Stridulation in Zusammenhang stehenden Verhaltensmuster, etwa spezielle Beinbewegungsmodi, analysiert werden, da diese die „Gesangsstrophen" meist stärker beeinflussen, als Feinstrukturen der Stridulationsorgane selbst. Sollten schließlich bei einer bioakustischen Analyse auch bei Fliegen artspezifische „Gesänge" erwiesen werden — MYERS (1952: 277) erkannte bereits für *Dacus* (*Strumeta*) *tryoni* und *D.* (*S.*) *cacuminatus* von den ♀♀ beider Arten unterscheidbare interspezifische Differenzen in der Höhe des Stridulationstones —, so läge ein weiteres Beispiel dafür vor, wie für das Auge des Systematikers extrem gleichförmig erscheinende Parasiten Isolationsmechanismen durch Abwandlung ihrer Sinnes- und Ernährungsphysiologie entwickelt haben und dadurch besonders viele und enge ökologische Nischen besetzen konnten.

Herr Prof. Dr. B. HEYDEMANN ließ mir ständige Unterstützung im Rahmen des Küstenforschungsprogramms des Zoologischen Instituts der Universität Kiel zuteil werden. Durch die Hilfe von Herrn Fil. Kand. H. ANDERSSON, Lund, Herrn Dr. F. MIHÁLYI, Budapest, und Herrn Dr. K. A. SPENCER, London, konnte ich Typen einiger für systematische Erkenntnisse bedeutungsvoller Arten entleihen und untersuchen. Herr Dr. J. T. NOWAKOWSKI, Warschau, bestimmte mir eine Anzahl *Cerodontha*-Arten. Allen Herren und Frau MÜLLER-KARCH, Kiel, die die beiden Auflichtdunkelfeldaufnahmen (Fig. 4, 5) anfertigte, danke ich für ihre freundliche Hilfe.

Zusammenfassung

Unter den Agromyziden war bisher keine mehr als eine Art umfassende Gattung durch konstante Merkmale definierbar. Für die Großgattungen *Agromyza* und *Liriomyza* konnte nun je ein gattungscharakteristischer Strukturenkomplex entdeckt werden, welcher nach Parallelen bei anderen Insektenordnungen und mechanischen Abnutzungsspuren als Stridulationsorgan gedeutet wird. Die Strukturen werden eingehend beschrieben und abgebildet, zumal für Dipteren bisher nur für wenige Tephritidae ein andersartiger Stridulationsmechanismus bekannt ist. — *Agromyza* ♂♀ besitzen eine Schrilleiste am Seitenrand der beiden ersten verschmolzenen Abdominaltergite und eine Stridulationskante an der Innenseite des Hinterfemurs. Während der Bauplan der Schrilleiste einheitlich ist, finden sich interspezifische Differenzen in ihrer Feinstruktur. *Agromyza* wird als phyletisch jung interpretiert, und einige ihrer evolutiven Trends, besonders der abgewandelte Mündungsmodus der Subcosta, werden erörtert. — Die vor dem r_1 gelegene Costabruchstelle vieler Schizophora wird als Anpassung an die Faltung der Flügel während der Imaginalentwicklung gedeutet. — *Liriomyza* ♂♂ und ♂♂ einiger *Poemyza*-Arten besitzen eine Schrilleiste auf der lateralen abdominalen Bindehaut. Ihr entspricht ebenfalls eine Schrillkante des f_3. Sexualdimorphismus und die Lage der Stigmen sprechen gegen eine Homologie des Stridulationsapparates mit dem der Gattung *Agromyza*. Die Neudefinition von *Liriomyza* führt zur generischen Versetzung zweier Arten und anderen Klärungen von Verwandtschaftsbeziehungen. *Pteridomyza* und *Lemurimyza* werden als neue Synonyme zu *Phytoliriomyza* gestellt. Die Gliederung der Agromyziden in zwei Unterfamilien erweist sich bei kritischer Bewertung der differentialdiagnostischen Merkmale als schwach begründet und sollte fallen gelassen werden. — Auch für Chamaemyiidae der Unter-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

gattung *Neoleucopis* werden Stridulationsstrukturen beschrieben. *N. atratula* wird mit den Typen von *N. hyalipennis* verglichen. — Einer Darstellung der Literatur über Stridulation bei Tephritidae folgen allgemeine Anmerkungen darüber, daß *Agromyza*, *Liriomyza* und *Strumeta* besonders gut dem Idealmodell für den theoretischen Gattungsbegriff entsprechen. Alle drei Genera haben zahlreiche ökologische Nischen mit Arten besetzt. Der Erwerb ihres Stridulationsorgans bedeutet eine deutliche Anagenese, weil ein neuer sinnesphysiologischer Isolationsmechanismus die Orientierung der Arten in Raum und Zeit verbessern und die sympatrische Speziation dieser Parasiten fördern kann.

Summary

No genus of agromyzids comprehending more than one species could hitherto be defined by constant features. Now a characteristic complex of structures has been discovered in *Agromyza* and *Liriomyza*, both genera of many species, which is interpreted as a frictional mechanism because of its parallels to other orders of insects and also on account of noticeable signs of mechanical wear. The structures are extensively described and illustrated, as among the Diptera there is known only one dissimilar frictional mechanism in some Tephritidae. — *Agromyza* ♂♀ possess a "file" on the lateral margin of the first and second merged abdominal tergites and a "scraper" on the inner part of the hind-femur. Whereas the ground-plan of the "file" is very uniform there are interspecific differences in its minor details. *Agromyza* is considered to be a young genus, and some of its evolutionary trends are discussed, especially one concerning the apex of the subcosta. — The costal break proximal of r_1 as found in many Schizophora is explained as an adaptation to the abrupt folding of the wing during the development of the imago. — *Liriomyza* ♂♂ and ♂♂ of some *Poemyza* species have a "file" on the lateral abdominal skin and a "scraper" similar to that of *Agromyza*. Sexual dimorphism and the very position of the spiracles are arguments against the homology of the frictional structures to those of *Agromyza*. The new definition of *Liriomyza* effects a generic change of two species and other clarifications of generic relationships. *Pteridomyza* and *Lemurimyza* are synonymised with *Phytoliriomyza*. Valuing critically the diagnostic characteristics we find the division of the agromyzids into two subfamilies hardly supported by the evidence and think it should be discontinued. — An unknown frictional mechanism is also described for chamaemyiids of the subgenus *Neoleucopis*. *N. atratula* is compared with the types of *N. hyalipennis*. — A discussion of the literature concerning stridulation in Tephritidae is followed by general remarks on the ideal model of the abstraction "the genus", being particularly well answered by *Agromyza*, *Liriomyza* and *Strumeta*. These genera have filled many ecological niches with species. The acquisition of their frictional mechanism means an evident anagenesis, because a new sensuel mechanism of isolation may improve the orientation within space and time and may promote a sympatric speciation of these parasites.

Резюме

При Agromyzidae до сих пор не было возможно десфинировать ни одного рода постоянными признаками, который обхватил больше одного вида. Для каждого из больших родов *Agromyza* и *Liriomyza* удалось обнаружит комплекс структур, который характеристический для каждого рода и который по параллельностями у других отрядов насекомых и по механическими следами износа можно считать органами стридуляции. Эти структуры подробно описываются и изображаются, так как для двухкрылых только для некоторых Tephritidae известен другой механизм стридуляции. — *Agromyza* ♂♀ имеют трещительную рейку на боковом крае обоих первых сплавленных брюшных тергитах и стридуляционное ребро на внутренней стороне заднего бедра. В то время, как план стройтельства трещительной рейки одинаковый, имеются междувидовый различия в тонькой структуре. *Agromyza* интерпретируется как филетически молодой род и обсуждаются некоторые из его еволютивных трендов, особенно изменённый образ устья Субкоста. — Место лома Коста, которое у многих Schizophora находится перед r_1, толкуется как приспособление к складивания крыла во время имагинального развития. — *Liriomyza* ♂♂ и ♂♂ некоторых видов рода *Poemyza* имеют трещательнюю рейку на латеральной конъюнктиве брюшка. Ей соответствует трещательное ребро у f_3. Половой диморфизм и положение стигмов противоречат гомологии стридуляционного аппарата с тем у рода *Agromyza*. Новая дефиниция рода *Liriomyza* водит к родовом переставлению двух видов и к другими выяснениями родственных соотношений. *Pteridomyza* и *Lemurimyza* ставятся как новые синонимы к *Phytoliriomyza*. Членение Agromyzidae в две подсемейства оказывается при критической оценке дифференциально-диагностических приснаков слабо обоснован и предлагается отказаться от его. — И для Chamaemyiidae подрода *Neoleucopis* неодинаковые стридуляционные структуры. *N. atratula* сравнивается с типами *N. hyalipennis*. — После изображения литературы о стридуляции у Tephritidae следуют общие отмечания о том, что *Agromyza*, *Liriomyza* и *Strumeta* особенно хорошо отвечают идеальной моделью для теоретического понятия рода. Все три рода заселили видами многочисленные экологические ниши. Приобретание стридуляционного органа представляет ясную анагенезу, так как новый чувство-физиологический механизм изоляции может улучшить ориентировку видов в пространстве и времени и способствовать симпатрическую специацию этих паразитов.

Literatur

BECK, L. Über Variabilität und Wertigkeit morphologischer Merkmale bei adulten Oribatiden (Arachnida, Acari) am Beispiel der Gattung *Rostrozetes* SELLNICK, 1925. Abh. Senckenb. naturf. Ges. **508**, 64 pp.; 1965.

COLLIN, J. E. Note on *Acletoxenus syrphoides* FRAUENFELD. Ent. Monthly Mag. **38**, 1—3; 1902.

CZERNY, L. 51. Chamaemyiidae (Ochthipilidae). In: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region **5**, 25 pp.; Stuttgart 1936.

FABER, A. Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler), Teil 1, 198 pp. Stuttgart 1953

FERON, M. L'appel sonore du mâle dans la comportement sexuel de *Dacus oleae* GMEL. [Dipt. Trypetidae]. Note préleminaire. Bull. Soc. ent. France **65**, 139—143; 1960.

FREY, R. Die Dipterenfauna der Kanarischen Inseln und ihre Probleme. Comment. biol. **6**(1), 237 pp.; 1936.

— Über *Leucopis* (*Leucopiola*) *hyalipennis* ZETT. (Dipt., Chamaemyiidae). Notul. ent. **38**, 110—111; 1958.

FRICK, K. E. A Generic Revision of the Family Agromyzidae (Diptera) with a Catalogue of New World Species. Univ. Calif. Publs Ent. **8**, 339—452; 1952.

— Synopsis of the species of Agromyzid leaf miners described from North America. Proc. U.S. nat. Mus. **108**, 347—465; 1959.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

FRINGS, M. & FRINGS, H. Sound production and sound reception by insects — a bibliography. VI + 108 pp.; Pennsylvania 1960.
GRIFFITHS, G. C. D. The Agromyzidae (Diptera) of Woodwalton Fen. Ent. Monthly Mag. **98** (1962), 125—155; 1963.
HASKELL, P. T. Insect Sounds. VIII + 189 pp.; London 1961.
HENDEL, F. Beiträge zur Systematik der Agromyziden. Zool. Anz. **59**, 248—271; 1927.
— 59. Agromyzidae. In: E. LINDNER: Die Fliegen der paläarktischen Region **6** (2), 570pp.; Stuttgart 1931—1936.
HENNIG, W. Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. Beitr. Ent. **8**, 505—688; 1958.
HERING, E. M. Die Minierfliegen der Oberlausitz (Dipt. Agromyzidae). Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz **34**, 163 bis 184; 1955.
— Minierfliegen in Lebermoosen (Dipt. Agromyzidae). Mitt. dtsch. ent. Ges. **16**, 48—51; 1957.
HERTWECK, H. Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* (MEIGEN). Ztschr. wiss. Zool. **139**, 559—663, Tafel 4; 1931.
ILLIES, J. Die Gattung als ökologische Grundeinheit. Faunist. ökol. Mitt. **3**, 369—372; 1970.
MCALPINE, J. F. A New Species of *Leucopis* (*Leucopella*) from Chile and a Key to the World Genera and Subgenera of Chamaemyiidae (Diptera). Canad. Ent. **92**, 51—58; 1960.
— Relationships of *Cremifania* CZERNY (Diptera: Chamaemyiidae) and Description of a New Species. Canad. Ent. **95**, 239—253; 1963.
MONRO, J. Stridulation in the Queensland Fruit Fly *Dacus* (*Strumeta*) *tryoni* FROGG. Austr. Journ. Science **16**, 60—62; 1953.
MYERS, K. Oviposition and mating behaviour of the Queensland fruit-fly (*Dacus* (*Strumeta*) *tryoni* (FROGG.)) and the Solanum fruit-fly (*Dacus* (*Strumeta*) *cacuminatus* (HERING)). Austr. Journ. scient. Res. **5**, Ser. B, 264—281; 1952.
NARTCHUK, E. P. On the taxonomic status of the genus *Anatrichus* LW. (Diptera, Chloropidae). Zool. Zhurn., Moscow **43**, 872—878 [russisch]; 1964.
NOWAKOWSKI, J. T. Introduction to a Systematic Revision of the Family Agromyzidae (Diptera) with some Remarks on Host Plant Selection by these Flies. Ann. Zool., Warszawa, **20**, 67—183; 1962.
— Nachtrag — Corrigenda and Addenda to my Paper: "Introduction to a Systematic Revision of the Family Agromyzidae (Diptera) with some Remarks on Host Plant Selection by these Flies". Dtsch. ent. Ztschr. (N.F.) **11**, 212—213; 1964.
RICCHELLO, A. Contributo alla conoscenza della mosca del carciofo (*Agromyza andalusiaca* STROBL) e dei suoi parasitti. Boll. Lab. Zool. Portici **22**, 81—147; 1928.
RYDÉN, N. Zur Kenntnis der schwedischen Blattminierer. XII. Über Agromyziden des Reichsmuseums. Ent. Tidskr. **72**, 168—180; 1951.
SASAKAWA, M. A study of the Japanese Agromyzidae (Diptera). Part 2. Pacif. Insects **3**, 307—472; 1961.
— Oriental Agromyzidae (Diptera) in BISHOP Museum, Part. 1. Pacif. Insects **5**, 23—50; 1963.
— A Revision of the Hawaiian *Liriomyza*. Proc. Hawaii. ent. Soc. **18** (1963), 429—433; 1964.
SELLIER, R. Contribution à l'étude de *Liriomyza mesnili* D'AGUILAR (Diptère Agromyzidae). Ann. sci. nat., Zool. (ser. 11) **9** (1947), 27—38; 1948.
SHEWELL, G. E. Notes on the Types of Some American Agromyzidae (Diptera). Canad. Ent. **85**, 462—470; 1953.
SPENCER, K. A. A synopsis of the Neotropical Agromyzidae (Diptera). Trans. R. ent. Soc. Lond. **115**, 291—389; 1963a.
— The Australian Agromyzidae. Rec. Austr. Mus. **25**, 305—354; 1963b.
— Notes on the Agromyzidae (Diptera) of Madagascar — I. Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) **32**, 114—116; 1963c.
— Some Agromyzidae (Diptera) from the JUAN FERNANDEZ Island. Pacif. Insects **6**, 251—255; 1964a.
— A revision of the palaearctic species of the genus *Ophiomyia* BRASCHNIKOV (Diptera: Agromyzidae). Beitr. Ent. **14**, 773—822; 1964b.
— Agromyzidae from the Philippines. Notes on the Oriental Agromyzidae — 2. Ent. Medd. **34**, 3—9; 1965.
— A revision of European species of the genera *Melanagromyza* HENDEL and *Hexomyza* ENDERLEIN, with a supplement on the genus *Ophiomyia* BRASCHNIKOV. Beitr. Ent. **16**, 3—60; 1966a.
— Agromyzidae (Diptera) from the BISMARCK Archipelago, with an Appendix on some related species from the Oriental region. Ent. Medd. **34**, 489—520; 1966b.
— The Agromyzidae of Canada and Alaska. Memoirs ent. Soc. Canada **64**, 311 pp.; 1969a.
— Notes on European Agromyzidae (Diptera) — 2. Beitr. Ent. **19**, 5—26; 1969b.
STEYSKAL, G. C. A new subgenus for *Leucopis luteicornis* MALLOCH, a predator on mealybugs in India (Diptera: Chamaemyiidae). Proc. ent. Soc. Wash. **69**, 275—276; 1967.
TANASIYCHUK, V. N. Affinities within the family Chamaemyiidae (Diptera). Ent. Rev. **40**, 225—231 [Transl. of: Ent. obozr. **40**, 429—442]; 1961.
— Palaearctic species of the genus *Parochthiphila* (Diptera, Chamaemyiidae). Ent. Rev. **47**, 388—399 [Transl. of: Ent. obozr. **47**, 633—651]; 1968.
TSCHIRNHAUS, M. VON Zur Kenntnis der Variabilität, Eidonomie und Verwandtschaft bemerkenswerter Agromyzidae (Diptera). Senckenb. Biol. **50**, 143—157; 1969a.
— Zur Verbreitung und Systematik einiger *Paraphytomyza* (*Rubiomyza*)-Arten (Diptera: Agromyzidae). Faunist. ökol. Mitt. **3**, 278—285; 1969b.
VENTURI, F. Contributi alla conoscenza dell'Entomofauna delle Graminacee coltivate e spontanee. IV. *Agromyza* (*Domomyza*) *mobilis* MEIGEN (Diptera Agromyzidae). Boll. Ist. Ent. R. Univ. Bologna **9**, 1—22; 1936.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.21.7-8.551-579

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Tschirnhaus Michael von

Artikel/Article: Unbekannte Stridulationsorgane bei Dipteren und ihre Bedeutung für Taxonomie und Phylogenetik der Agromyziden (Diptera: Agromyzidae et Chamaemyiidae). 551-579