

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen und die Morphologie der Sternalregion des Thorax der Dipteren.

Von Willi Hennig,
Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Dahlem.

(Mit 4 Tafeln und 10 Textfiguren.)

In der vorliegenden Arbeit beabsichtige ich nicht, eine in jeder Hinsicht vollständige Erörterung der Verwandtschaftsbeziehungen der sogenannten Pupiparen zu geben. Vielmehr will ich nur auf die Bedeutung hinweisen, die gewisse Eigentümlichkeiten im Körperbau der Pupiparen für die Klärung des Verwandtschaftsproblems haben, da diese bisher entweder gar nicht beachtet oder in ihrer Bedeutung nicht richtig gewürdigt worden sind. Entstanden ist die Arbeit als eine der Vorarbeiten für die Darstellung der Dipteren in „Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches“. Diese Vorarbeiten galten dem „Thoraxproblem“. Die Morphologie des Thorax, bzw. seiner Sternalregion, bildete daher den Kernpunkt der Untersuchung.

1. Die bisherigen Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen.

Daß es sich bei den Pupiparen, zu denen man früher die *Braulidae*, *Hippoboscidae*, *Nycteribiidae* und *Streblidae* stellte, um eine heterogene, polyphyletisch entstandene Gruppe handelt, ist in neuerer Zeit wohl von allen Untersuchungen betont worden. Die erste Folgerung aus dieser Erkenntnis zog man, indem die *Braulidae* aus der Gruppe der Pupiparen entfernt wurden. Diese Familie gehört wohl in die Verwandtschaft der *Sphaeroceridae*. Es braucht darauf hier aber nicht näher eingegangen zu werden, da das Problem von mir bereits an anderer Stelle (1938 a und mit einigen Verbesserungen 1938 b in Lindner, Teil 60 c) erörtert worden ist. Nur auf eine Tatsache soll an dieser Stelle hingewiesen werden. In meiner Bearbeitung in Lindner (p. 11) schrieb ich über die Larven der Brauliden: „Bekanntlich sind bei den Milichiiden und wahrscheinlich auch Sphaeroceriden die Hinterstigmen deutlich röhrenförmige Gebilde, die am freien Ende mehrere fingerartige Fortsätze tragen, die an die bei den Vorderstigmen allgemein vorhandenen Knospen erinnern“. Bei der Larve von *Brawla* sind die Hinterstigmen sehr klein und nicht eigentlich in der angegebenen Weise entwickelt. Ich glaubte aber ihre Form von der bei den Milichiiden und (wie es mir damals schien) wahrscheinlich auch Sphaeroceriden vorhandenen Ausbildung durch Reduktion ableiten zu können. Etwa gleichzeitig mit meiner Arbeit erschien nun eine Arbeit von Goddard (1938) über die Puparien der Sphaeroceriden. Weiterhin beschrieb neuerdings Guibé (1939) die Larve von *Apterina pedestris* Meigen. Aus beiden Arbeiten geht hervor, daß die Hinterstigmen der Larven der Sphaeroceriden nicht in der von den Milichiiden bekannten, sondern in der allgemeiner verbreiteten Weise (mit 3 in einer Ebene liegenden Stigmenschlitzen)

entwickelt sind. Es ist klar, daß von dieser Ausbildungsform die Hinterstigmien der *Braula*-Larve noch besser abzuleiten sind. Für die Ansicht von der Sphaeroceriden-Verwandtschaft der Brauliden ist dies also eine neue Stütze. Charakteristisch für die Sphaeroceriden ist die Ausbildungsform der Vorderstigmien. Leider sind die Vorderstigmien bei der metapneustischen *Braula*-Larve nicht vorhanden.

Für die übrigen Pupiparen ist von den älteren Autoren im allgemeinen angegeben worden, daß es die „Musciden“ seien, von denen sie abgeleitet werden müssen. Man kann daraus aber nicht viel entnehmen, da der Begriff „Musciden“ recht wenig eindeutig bestimmt ist und namentlich früher die Acalyptraten (sogenannte „acalyptrate Musciden“ im Gegensatz zu den „calyptraten Musciden“, die etwa den heutigen Calyptraten mit Ausnahme der Cordyluriden entsprachen) in diese Bezeichnung mit einbezogen wurden. Meist wird man allerdings in der Tat an die heute noch als *Muscidae* bezeichneten Formen gedacht haben, wie u. a. ausführliche Vergleiche mit der Gattung *Glossina* (z. B. Zavattari 1928) beweisen, für die insbesondere die Hippobosciden herangezogen wurden. Die Gattung *Glossina* (Tsetsefliegen) fordert ja von vornherein zu einem solchen Vergleich besonders heraus, da die Erscheinung der Pupiparie auch bei ihr auftritt.

Neuerdings hat Jobling in mehreren schönen Arbeiten (1926, 1928, 1929) die Morphologie des Kopfes und der Mundwerkzeuge der Pupiparen sorgfältig dargestellt. Er kommt in seiner abschließenden Arbeit (1929) zu dem Ergebnis, daß die Hippobosciden wohl von den Musciden (im heutigen Sinne), die Strebliden und Nycteribiiden aber von den Acalyptraten abzuleiten seien und bringt diese Auffassung auch in den Titeln seiner Arbeiten zum Ausdruck. Als weiteren Anhänger dieser Ansicht führt Jobling auch Falcoz an, der für die Strebliden eine Ableitung von Sphaeroceriden (Borboriden) und für die Nycteribiiden eine Ableitung von den Helomyziden befürwortet, während die Hippobosciden an *Glossina* (*Muscidae*) angeschlossen werden. Meine eigenen Untersuchungen zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse gingen vom männlichen Kopulationsapparat aus.

2. Bemerkungen zur Morphologie des männlichen Kopulationsapparates und des Abdomens der Pupiparen.

Der sogenannte innere Kopulationsapparat, der aus dem Aedeagus (Penis) und seinem Aufhänge- und Bewegungsapparat besteht und dem Sternum des 9. Abdominalsegmentes und der auf dieses folgenden Region angehört, liefert kaum Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen. Er ist im allgemeinen nach dem in Textfig. 1 dargestellten Plan gebaut und im übrigen durch die Verein-

fachung und starke Sklerotisierung seiner Einzelteile ausgezeichnet. Die untersuchten Nycteribiiden und Strebliden unterscheiden sich weiterhin noch dadurch von den Hippobosciden, daß bei ihnen eine proximale Verbindung zwischen Tragplatte und Gabelplatte fehlt.

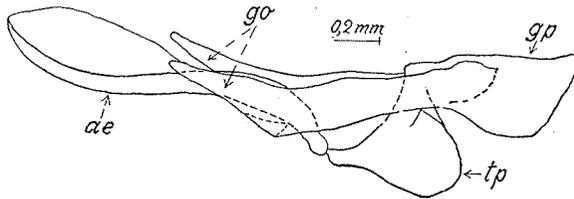


Fig. 1. *Hippobosca capensis* Olfers (*Hippoboscidae*). Innerer Kopulationsapparat des ♂. ae Aedeagus, go Gonapophysen, gp Gabelplatte, t Tragplatte.

Der innere Kopulationsapparat ist aber bei den Cyclorrhaphen überhaupt einerseits nach einem so einheitlichen Plane gebaut und andererseits in seinen Einzelheiten so vielgestaltig, daß er nur selten zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse abgeleiteter Formen herangezogen werden kann. Das geht zum Beispiel auch schon daraus hervor, daß der innere Kopulationsapparat der mit den Pupiparen sicher nicht näher verwandten Brauliden (siehe oben und Hennig 1938) eine geradezu erstaunliche Ähnlichkeit mit dem Kopulationsapparat vor allem der Nycteribiiden hat, eine Tatsache, die ohne Zweifel auf Konvergenz (bedingt durch die im wesentlichen gleiche Lebensweise) zurückzuführen ist.

Einen besseren Ausgangspunkt für die Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen liefern die Segmentierungsverhältnisse des Abdomens bei den Nycteribiiden. Eine besondere Eigentümlichkeit dieser Familie besteht zunächst darin, daß die Segmente 7+8, die bei allen Schizophoren verschmolzen sind, mit dem eigentlichen Hypopygium, das normalerweise aus dem 9. und den etwa darauf folgenden Segmenten (soweit diese nicht gänzlich reduziert sind) gebildet wird, zu einem einheitlichen Komplex verschmolzen sind (Textfig. 2). Bewiesen wird das durch die Lage des 7. Abdominalstigmas (mehr als 7 Abdominalstigmen besitzt keine zu den Schizophoren gehörende Form, so daß es mit Sicherheit feststeht, daß das 7. Abdominalstigma der Nycteribiiden auch tatsächlich das Stigma des 7. Abdominalsegmentes ist), das vollkommen in den auffälligen distalen Segmentkomplex des Abdomens der männlichen Nycteribiiden eingeschlossen ist. Die von Schuurmans-Stekhoven & Hardenberg (1938) aufgeworfene Frage („Es fragt sich, ob auch noch sonstwo am Nycteribiidenkörper Verschmelzungen von Sterniten, eventuell von Sterniten wie von Tergiten stattfinden können. Ich denke dabei zuerst an das Terminal-

segment des männlichen Körpers; hat dieser Abschnitt die Bedeutung eines einzigen Segmentes oder ist er aus mehreren Segmenten zusammengesetzt?“) kann also zum mindesten für die von mir näher untersuchte *Penicillidia jenynsi* Westwood dahingehend beantwortet werden, daß am Aufbau des „Terminalsegmentes des männlichen Körpers“ außer dem Hypopygium (und den bei allen Cyclorrhaphen in dieses eingegangenen Segmenten) noch die Abdominalsegmente 7 und 8 (bzw. deren Terga) beteiligt sind, und daß im übrigen nur noch Verschmelzungen im Bereich des 1. und 2. Abdominalsegmentes wie \pm bei allen Cyclorrhaphen vorkommen, da hier 2 Stigmata in einem Segment liegen. Möglicherweise bei manchen Formen vorhandene weitere Verschmelzungen zwischen Sterna oder auch Terga sind von untergeordneter und nur die Systematik innerhalb der Nycteribiiden betreffenden Bedeutung.

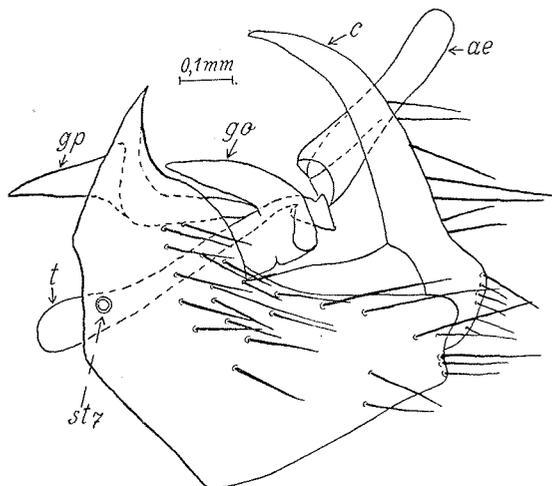


Fig. 2. *Penicillidia jenynsi* Westwood (*Nycteribiidae*).
Hypopygium. *ae* Aedeagus, *c?* Cerci, *go* Gonapophysen,
gp Gabelplatte, *st 7* Stigma des 7. Abdominalsegmentes,
t Tragplatte.

Wichtig ist aber, daß Segment 6 frei ist (wenigstens bei allen von mir daraufhin untersuchten Formen), da daraus hervorgeht, daß die Nycteribiiden nicht von Formen abgeleitet werden dürfen, bei denen wie u. a. bei den Drosophilides (zu denen u. a. wahrscheinlich auch die Brauliden gehören) das Segment (bzw. Tergum) 6 mit dem aus den Segmenten 7 und 8 gebildeten Segmentkomplex verschmolzen ist.

Von hervorragender Bedeutung ist weiterhin die Tatsache, daß bei den von mir untersuchten Nycteribiiden die Abdominalstigmata nicht frei in der Pleuralmembran liegen, sondern von den seitlich verbreiterten

Terga mit umschlossen werden. Das ist im allgemeinen ein gutes Unterscheidungsmerkmal der Calyptraten und Acalyptraten, wenn auch Ausnahmen vorkommen.

Schließlich ist auffällig die eigenartige sichel- oder klingenartige Ausbildung des einzigen am Hypopygium der Nycteribiiden vorkommenden Anhangspaares (von dem hier offen bleiben muß, ob es sich um Cerci oder das Endglied der Gonopoden — den Dististylus — handelt). Diese Form der Ausbildung ist mir von keiner der vielen von mir untersuchten Acalyptratenformen, wohl aber von Calyptraten bekannt (z. B. *Calliphora*).

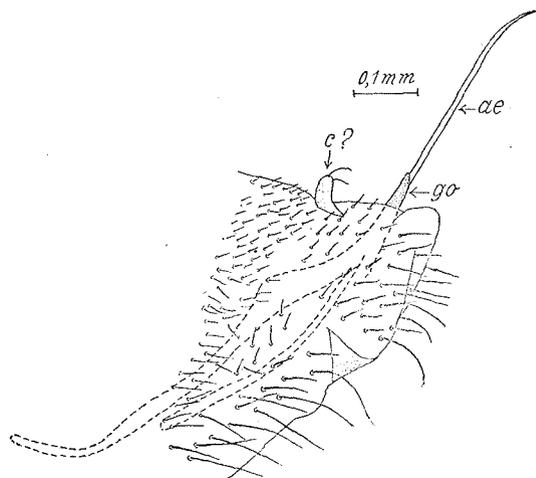


Fig. 3. *Nycteribosca kollari* Frauenfeld (*Streblidae*). Hinterende des Abdomens. Bezeichnungen wie in Fig. 2.

Die beiden letzteren, bei der Untersuchung der Morphologie des Abdomens der Nycteribiiden gemachten Feststellungen (Lage der Stigmen innerhalb der Terga, klingenartige Ausbildung der Anhänge des Hypopygiums), legten den Gedanken an eine Zugehörigkeit der Pupiparen (bzw. zunächst der Nycteribiiden) zu den Calyptraten (bzw. an eine Abstammung von diesen) nahe. Auch die Tatsache, daß das 6. Abdominalsegment frei ist, fügt sich dieser Annahme ein. Es galt aber nach weiteren Beweisen für die Richtigkeit dieser Annahme zu suchen. Diese fanden sich zunächst im Bau der Fühler.

3. Das 2. Fühlerglied (Pedicellus) der Pupiparen.

Als ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zwischen Calyptraten und Acalyptraten gilt das Vorhandensein bzw. Fehlen eines Längsspalt im 2. Fühlerglied (Pedicellus). Dieser Unterschied ist sehr wichtig, denn es

sind bisher keine Formen der Calyptraten oder Acalyptraten gefunden worden, die in diesem Merkmal des Pedicellus von dem für ihre Gruppe typischen Verhalten abweichen. Die Feststellung, daß dieser Spalt im 2. Fühlerglied auch bei den Nycteribiiden und Strebliden auftritt, ist infolgedessen von hervorragender Bedeutung. Bei den Strebliden (Textfig. 4) ist er auch von Jobling (1929), der aber seine Bedeutung nicht erkannte, beschrieben und abgebildet worden. Bei den Nycteribiiden ent-

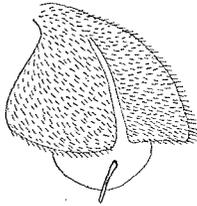


Fig. 4. *Aspidoptera megastigma* Speiser (*Streblidae*). Fühler.

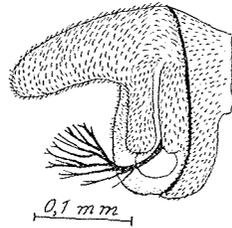


Fig. 5. *Penicillidia dufouri tainani* Karaman (*Nycteribiidae*). Fühler.

geht er infolge der abweichenden Gestalt des Pedicellus leicht der Beobachtung. Ich glaube aber, daß seine Lage und die besondere Form des Pedicellus bei den Nycteribiiden (Textfig. 5) durch das Schema (Textfig. 6) hinreichend erklärt ist. Dieses Schema zeigt zunächst einen typischen Calyptraten-Fühler (Textfig. 6 a), an dem als an sich unwesentliches Sondermerkmal nur ein fingerförmiger Fortsatz auf der Dorsalseite des 2. Gliedes angenommen ist. Dieses Sondermerkmal soll nur dazu dienen, den Vergleich mit Textfig. 5, zu deren Erklärung das Schema ja in erster Linie dienen soll, zu erleichtern. Es sei nun angenommen, daß das 3. Fühlerglied allmählich in das Innere des 2. hineingedrückt wird. (Daß das 3. Fühlerglied bei den Pupiparen im Innern des 2. liegt, ist ja eine seit langem bekannte Tatsache). Das kann nun offenbar nur in der Weise geschehen, daß die Wand des 2. Gliedes nach innen eingerollt wird, sich also gleichsam an der Bildung der Gelenkfalte zwischen 2. und 3. Glied beteiligt. Diese Einwanderung des 3. Gliedes vollzieht sich nun aber nicht in streng axialer Richtung durch gleichmäßige Einrollung der Wand des 2. Gliedes. Wie unter Einwirkung eines schräg angesetzten Druckes (Pfeil in Textfig. 6 b und c) wird vielmehr fast nur die Ventralwand des 2. Gliedes eingerollt, während die Dorsalwand fast unberührt bleibt. Diese Dorsalwand wird dadurch aber naturgemäß nach unten gezogen und legt sich nach Art eines Deckels über das im Innern verschwindende 2. Glied. Durch den unverändert erhalten bleibenden Längsspalt und den Fortsatz ist die Dorsalwand des 2. Gliedes immer mit Sicherheit zu identifizieren. Man muß sich schließlich vorstellen, daß

das 3. Fühlerglied (das man sich im Verlaufe des Prozesses immerhin verkleinert — reduziert — denken mag) nicht vollkommen im 2. Gliede (dessen Ventralwand ja außerdem zur Bildung der Gelenkfalte aufgebraucht wird) Platz findet, sondern schließlich bis in das 1. Glied vordringt, das entsprechend vergrößert (gleichsam aufgebläht) wird. Das Bild des entstehenden Endzustandes (Textfig. 6 d, im Längsschnitt durch Textfig. 6 g dargestellt) stimmt genau mit dem Bilde überein, das der in

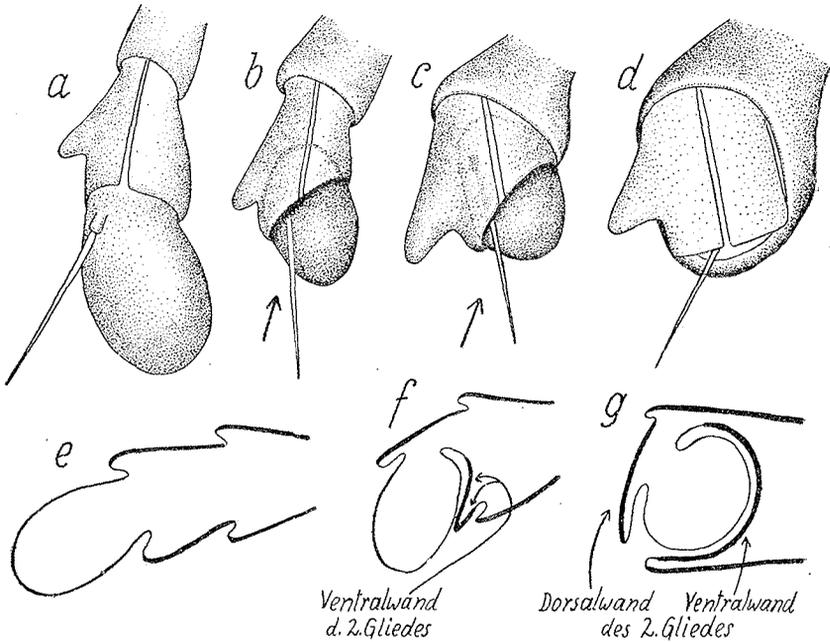


Fig. 6. Schema zur Erklärung der Fühlerform der Nycteribiidae (zum Vergleich mit Fig. 5). In den Teilfiguren a—d ist der angenommene Vorgang (Erklärung siehe Text) in der Aufsicht von außen, in den Teilfiguren e—g im sagittalen Längsschnitt dargestellt.

Textfig. 5 dargestellte Fühler von *Penicillidia dufouri* bietet. Es ist damit wohl mit genügender Deutlichkeit erklärt, wie der Längsspalt in der Dorsalwand des 2. Fühlergliedes in die Lage kommt, die er bei *Penicillidia* innehat. Bei den Hippobosciden ist der Längsspalt des 2. Fühlergliedes nicht immer vorhanden. Nach Jobling (1926) ist er z. B. bei *Pseudolychnia maura* Big. vorhanden (Fig. 7 und 8), während er bei *Melophagus ovinus* L. fehlt. Von den Säugetierparasiten unter den Hippobosciden besitzt ihn nach Joblings Angaben nur die Gattung *Hippobosca*.

Man könnte nun das Vorhandensein oder Fehlen eines solchen Spaltes im 2. Fühlerglied für einen belanglosen Unterschied halten. Das Gegen-

teil ist richtig. Die Erfahrung lehrt, daß unbedeutende aber charakteristische Sondermerkmale, besonders dann, wenn eine biologische Bedeutung nicht nachweisbar ist bzw. mit ziemlicher Sicherheit als nicht vorhanden angenommen werden kann, sich meist auch dann erhalten, wenn der Bauplan der wichtigen Körperteile infolge ökologischer Anpassungen oder im Zuge besonderer in der betreffenden Verwandtschaftsgruppe zum Ausdruck kommender Entwicklungstendenzen die erstaunlichsten Umbildungen erleidet. Das Vorkommen solcher „von der Phylogenie nicht beachteter“ Sondermerkmale ist daher ein vorzügliches Hilfsmittel bei der Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse stark abgeleiteter Formen. Das Fehlen des Längsspaltcs im 2. Fühlerglied bei vielen Hippobosciden hat nichts weiter zu bedeuten, als daß er im Zuge der starken Sklerotisierung aller Körperteile, die für diese Familie charakteristisch ist, bei diesen Formen sekundär geschlossen wurde. Ausschlaggebend ist, daß sein Vorkommen bei einzelnen Gattungen beweist, daß er zum ursprünglichen Bauplan auch dieser Familie gehört.



Fig. 7. *Pseudolynchia maura* Bigot (*Hippoboscidae*). Fühler von der Dorsal-
seite gesehen.

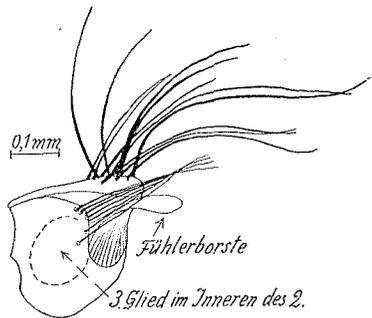


Fig. 8. *Pseudolynchia maura* Bigot (*Hippoboscidae*). Fühler von der Seite
gesehen.

Jobling hat seine Ansicht von der Acalyptraten-Verwandtschaft der Nycteribiiden und Strebliden vor allem aus dem Bauplan der Kopfkapsel abgeleitet. Dieser Bauplan der Kopfkapsel ist aber bei den Schizophoren einerseits so völlig einheitlich, in den Einzelheiten aber, besonders bei den Acalyptraten, so vielgestaltig, daß ein tatsächlicher Unterschied, der für die Unterscheidung der Calyptraten und Acalyptraten brauchbar wäre, bisher nicht angegeben werden kann. Ich kann mir daher Joblings Feststellungen nur aus seiner mangelnden Bekanntschaft mit der Vielgestaltigkeit der Acalyptraten erklären und muß die Zugehörigkeit der Pupiparen zu den Calyptraten für hinreichend sicher erwiesen halten.

4. Weitere Beweise für die Zugehörigkeit der Pupiparen zu den Calyptraten.

Nachdem die Zugehörigkeit der Pupiparen zu den Calyptraten einmal wahrscheinlich gemacht ist, findet man leicht noch andere Hinweise, die für sich allein betrachtet wohl nicht ausschlaggebend wären, im Zusammenhange betrachtet aber doch wertvolle Stützen dieser Annahme sind.

Zunächst sind es die Praestomalzähne, die den Hippobosciden wie auch den Nycteribiiden und Strebliden das Durchdringen der Haut ihrer Wirtstiere ermöglichen. Das Vorkommen solcher Praestomalzähne ist nun aber gerade für die Calyptraten charakteristisch, während Frey (1921) bei den zahlreichen von ihm untersuchten Acalyptratenformen niemals Praestomalzähne fand. Wenn bei den Acalyptraten im Zusammenhange mit der Lebensweise Schneide- oder Reibevorrichtungen auftreten (Ephyriden, *Desmometopa*, wohl auch bei den Pollenfressern usw.), dann entstehen diese vielmehr durch Umbildungen der Chitinversteifungen der Pseudotracheen. Es ist in diesem Zusammenhange interessant, daß bei den Cordyluriden, die früher zu den Acalyptraten gestellt wurden, nach dem Vorhandensein eines Spaltes im 2. Fühlerglied (und auf Grund anderer Ueberlegungen) aber neuerdings allgemein zu den Calyptraten gestellt werden, ebenfalls deutliche Praestomalzähne vorkommen.

Für die Calyptraten ist weiterhin charakteristisch das sogenannte Hyoid: ein kleines Sklerit, das sich zwischen dem Fulcrum (also dem Pharyngealskelett) und dem Praementum (also einem Teil des Labiums) bei diesen Formen einschiebt. Frey (1921) benutzte dieses Merkmal sogar zur Kennzeichnung der beiden Gruppen und änderte ihre Namen nach dem Vorhandensein oder Fehlen dieses Sklerites, das er „Theca“ nennt, ab (*Thecostomata* für *Calyptratae* und *Athecostomata* für *Acalyptratae*). Allerdings ist einerseits nicht ganz sicher, ob es bei allen Calyptraten auftritt und andererseits scheint es auch bei einigen anderen Formen vorhanden zu sein. Nach Jobling soll sein Vorhandensein in Beziehung stehen zur Retraktibilität des Rüssels. Ich halte es aber nicht für einen Zufall, daß Frey (1921) bei keiner der von ihm untersuchten zahlreichen Acalyptratenformen ein solches Hyoid („Theca“) fand. Auch scheint es mir wenig wahrscheinlich, daß zwischen der Retraktibilität (oder „Protraktibilität“, wie Jobling sich ausdrückt) des Rüssels der Acalyptraten und der Calyptraten (wie *Musca*, *Calliphora*) ein Unterschied bestehen soll. Jedenfalls ist es interessant, daß Jobling ein solches Hyoid auch bei den Hippobosciden und Nycteribiiden fand. Allerdings fehlt es den Strebliden. Darauf darf aber nicht zu viel Wert gelegt werden, da ein Verschwinden irgend eines einmal vorhanden gewesenen Merkmales ja sehr viel leichter denkbar ist (ich erinnere an das oben geschilderte Verschwinden des Längsspaltens im 2. Fühlerglied

bei einer Reihe der Hippobosciden-Gattungen) als etwa die mehrmals unabhängig erfolgte Entstehung bei verschiedenen Formen.

Diese Überlegung kann auch auf die Morphologie des Abdomens Anwendung finden. Bei den Strebliden und Hippobosciden zeigt nämlich das Abdomen nicht die bei den Nycteribiiden vorhandene, den Calyptraten vergleichbare Ausbildung (siehe oben). Bei den Strebliden ist die Segmentierung überhaupt fast vollkommen verschwunden (Textfig. 3) und bei den Hippobosciden werden die Stigmen ebenfalls nicht von den Terga umschlossen. Es ist aber klar, daß eine Rückbildung der Terga auch vom Calyptraten-Abdomen aus denkbar ist, und daß, wenn die Rückbildung (wie bei den Hippobosciden) auf einem Zwischenstadium stehen geblieben ist, die Stigmen auch von den sich zurückziehenden Terga in der Pleuralmembran zurückgelassen werden. Man darf in solchen Fällen nicht von einer einfachen Gegenüberstellung und Wertung der Einzelerrscheinung (etwa: Stigmen von den Terga umschlossen = Calyptrata; Stigmen frei in der Pleuralmembran: = Acalyptrata) ausgehen, sondern von einer sinngemäßen Deutung dieser Einzelerrscheinungen. Ein rückgebildetes Calyptraten-Abdomen ist eben nicht mehr von einem rückgebildeten (oder gegebenenfalls sogar normalen) Acalyptraten-Abdomen zu unterscheiden.

5. Bemerkungen zur Morphologie der Ventralregion des Thorax.

Hendel (in Hendel & Beier 1936, p. 1752) hat gegen die Ableitung der Pupiparen von den „*Muscoidea*“ einen Einwand eigener Art erhoben: „Bei den Familien *Hippoboscidea*, *Nycteribiidae*, *Streblidae*, *Braulidae* erscheinen die Sternite des Thorax nicht eingezogen; sie trennen breit die Hüften voneinander. Das steht im Widerspruch zur Ableitung derselben von den *Muscoidea*. Fehlen doch bei allen Brachyceren und den Nematoceren mit Ausnahme einiger Tipuliden die Sternite des Meso- und Metathorax“.

Darauf muß etwas näher eingegangen werden, denn diese scheinbare wichtige Sonderstellung der Pupiparen war es, die mich zu der vorliegenden Untersuchung veranlaßte.

Bekanntlich ist für die *Neuropteroidea*, zu denen auch die Dipteren gehören, die Erscheinung der „Cryptosternie“, das heißt einer Einfaltung des Sternums längs der Mittellinie charakteristisch (siehe die Darstellung bei Weber, 1933, p. 154). Dadurch wird im Innern des Thorax ein „innenskelettaler Grat“ gebildet, den Weber Sternalgrat nennt, und auf dem dann die ursprünglich dem Sternum weit voneinander getrennt aufsitzenden Furcaäste entspringen (Textfig. 9).

Es ließe sich nun denken, daß diese Erscheinung, die auch bei den

Dipteren vorhanden ist, von diesen bereits von einer Vorfahrenform übernommen wurde, so daß Vorstufen dieser Entwicklung bei primitiven Dipteren nicht mehr gefunden werden könnten. Es ist aber zweitens auch möglich, daß bei den Vorfahren der Dipteren die Entwicklung zwar schon bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten war (und das muß auf jeden Fall angenommen werden, da Cryptosternie ja bei allen *Neuropteroidea* vorkommt), daß sie ihren Endzustand aber erst bei der Weiterentwicklung der Dipteren erreichte. In diesem Falle würde zu erwarten sein, daß sich noch primitivere Dipterenformen finden lassen, bei denen äußerlich noch Teile der Sterna (d. h. des Sternums des Meso- und Metathorax, da der Prothorax an diesen Vorgängen kaum beteiligt ist) äußerlich sichtbar sind (das wären die in Textfig. 9 mit *x* bezeichneten

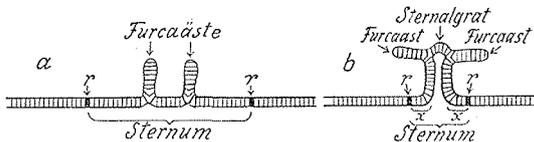


Fig. 9 a und b. Schema zur Erklärung der Cryptosternie. *r* bezeichnet die Nähte zwischen dem Sternum und den seitlich anschließenden Pleuralskleriten (im besonderen dem Laterosternit). In Teilfigur b sind mit *x* die freien (äußerlich sichtbaren) Randteile des Sternum bezeichnet.

Abschnitte). Man könnte das tatsächliche Vorhandensein solcher Formen daraus ableiten, daß die Coxen des Meso- und Metathorax bei Nematocerenformen („einigen Tipuliden“ nach der oben zitierten Darstellung Hendels) noch ziemlich weit getrennt (Tafel 8, Fig. 1, 2), bei den sogenannten höheren Dipteren aber (z. B. bei der in Tafel 9, Fig. 1, 2) dargestellten *Musca domestica*) der Mittellinie so genähert sind, daß sich die entsprechenden Coxen der beiden Körperhälften praktisch berühren.

In erster Linie gehen aber die Angaben über das Vorhandensein äußerlich sichtbarer echter Sterna („Sternite“) am Meso- und Metathorax der Dipteren sämtlich auf eine Abbildung Cramptons von *Gnophomyia tristissima* Osten-Sacken) zurück (Crampton 1925, Fig. 8). Hendel gibt diese Abbildung (1928 und 1936) mit einigen unglücklichen Veränderungen (indem er nämlich für Cramptons Bezeichnungen „vorderes und hinteres Furcasternit“ die Bezeichnung „Poststernit“ verwendet) wieder.

Ich habe *Gnophomyia tristissima* Osten-Sacken nachuntersucht (Tafel 8). Die Angaben über das Vorkommen äußerlich sichtbarer Sterna bei dieser Form gehen auf das Vorhandensein der in Tafel 8, Fig. 1 u. 2 mit *a*, *b* und *c* bezeichneten Linien zurück. Diese Linien werden für die

Trennungsnähte (r im Schema, Textfig. 9) zwischen Sternum und Laterosternit (das der Pleura angehört, d. h. nach der Subcoxaltheorie von der Subcoxa abstammt und mit dem Sternum nichts zu tun hat) gehalten. Diese Linien sind nun aber keine echten Nähte, sondern es sind sehr schwache Leisten, die auf der Innenseite des Thorax vorhanden sind und durch das Chitin der Thorakalwand hindurchscheinen. Außen sind sie in keiner Weise angedeutet, die Wölbung der Thorakalregion, in der sie liegen, geht vielmehr völlig ununterbrochen über sie hinweg. Ich halte es daher auch für durchaus unbewiesen, daß es sich hierbei um die Trennungsnähte zwischen Sternum und Laterosternit handelt, sehe es vielmehr für wahrscheinlich an, daß diese Linien a , b und c den Versteifungsleisten entsprechen, die auch sonst so vielfach am Insektenkörper auftreten (z. B. die das Basisternit vom Furcasternit trennende Linie c in Taf. 8, Fig. 1 und 2 und diejenige Linie, die das Furcasternit bei *Gnophomyia* noch in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt trennt: d in Tafel 8, Fig. 1, 2), und denen keine morphologische Bedeutung für die Erkennung etwa einer ursprünglichen Segmentierung oder Gliederung des Thorax zukommt. Ob nun die Sterna des Meso- und Metathorax bei den Dipteren vollkommen eingefaltet sind, oder ob (besonders bei niederen Formen) noch ihre äußersten Randteile (entsprechend den Abschnitten x in Textfig. 9) äußerlich sichtbar sein mögen: die Nähte, die das Sternum an der Seite von den Pleuralskleriten (insbesondere von dem Laterosternit) trennen (r in Textfig. 9) halte ich jedenfalls bei Dipteren nicht für sicher nachgewiesen.

In dieser Auffassung bestärkt mich eine Untersuchung des Innenraumes des Thorax. Hier zeigen sich nämlich in der Ausbildung des Sternalgrades, in der Stellung der Furcaäste und in der Ausbildung der krippenförmigen Bildung kr , die ihre Entstehung sicherlich ebenfalls der Cryptosternie verdankt, keinerlei Verschiedenheiten zwischen Formen mit breit getrennten (*Gnophomyia*, Taf. 8, Fig. 2) und solchen mit einander berührenden Coxen (*Musca*, Taf. 9, Fig. 2), aus denen man schließen könnte, daß bei den sogenannten höheren Formen die Einfaltung der Sterna (Cryptosternie) etwa weiter fortgeschritten wäre als bei den niederen Formen. Man wird vielmehr annehmen können, daß bei den höheren Dipteren die Annäherung der Coxen einfach durch eine Verschiebung, die auf die Weiterentwicklung der Cryptosternie keinen Einfluß hatte, zustande kam.

Die Folgerung, die sich daraus ergibt, besteht darin, daß nun keine Schwierigkeiten mehr im Vorhandensein sogenannter „Sterna“ bei den Pupiparen liegen, wie sie wohl vorhanden wären, wenn etwa bei niederen Formen zwischen den Coxen vorhandene echte Sterna bei den höheren Formen durch Einfaltung in der Mittellinie verdrängt worden wären.

Nimmt man dagegen bei den höheren Formen eine einfache Verschiebung der Coxen nach der Mittellinie ohne Rückwirkungen auf die Erscheinung der Cryptosternie an, dann ist es leicht, die Verhältnisse bei den Puppen als eine einfache sekundäre Seitwärtsverschiebung der Coxen zu erklären.

Daß eine solche sekundäre Seitwärtsverschiebung tatsächlich stattgefunden hat, beweist in schönster Weise die Morphologie des Thoraxinnenraumes bei *Hippobosca*. Um nun das Wesentliche aus diesen komplizierten Erscheinungen hervorzuheben, sei zunächst an Hand des Schemas Textfig. 10 die Überlegung angestellt, welche morphologischen Folgerungen sich (unter gewissen Voraussetzungen) aus einer solchen sekundären Seitwärtsverschiebung der Coxen ergeben würden.

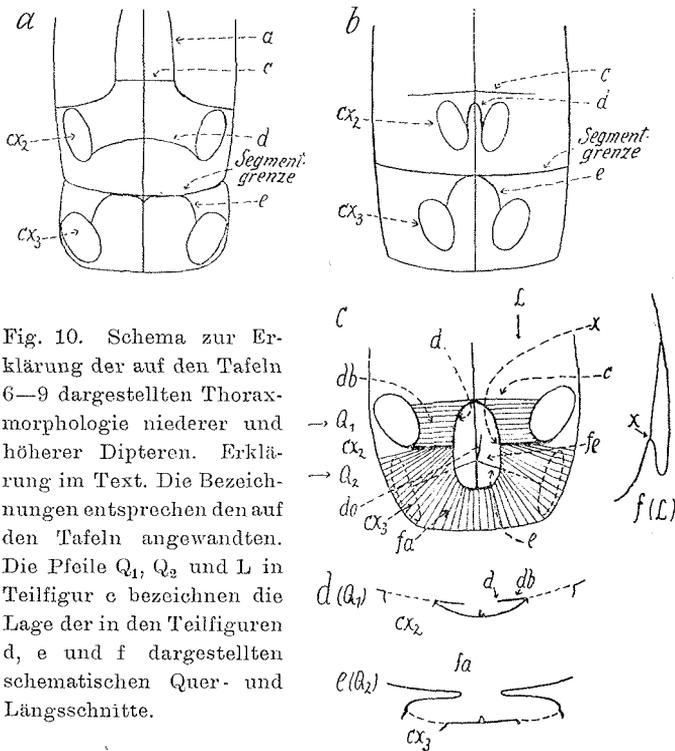


Fig. 10. Schema zur Erklärung der auf den Tafeln 6—9 dargestellten Thoraxmorphologie niederer und höherer Dipteren. Erklärung im Text. Die Bezeichnungen entsprechen den auf den Tafeln angewandten. Die Pfeile Q_1 , Q_2 und L in Teilfigur c bezeichnen die Lage der in den Teilfiguren d, e und f dargestellten schematischen Quer- und Längsschnitte.

Als Ausgangsstadium (Textfig. 10 a) ist eine Form gedacht, die etwa die Verhältnisse zeigt, wie sie bei *Gnophomyia* (Tafel 8) liegen. Die weiteren Veränderungen bestehen nun zunächst darin, daß die Linien d und c einander in der Mittellinie bis fast zur Berührung genähert sind. Außerdem wird durch die Verschiebung der Coxen bis in die Nähe der Mittellinie die Linie d , die beim Ausgangsstadium nur schwach nach

hinten gebogen war, sehr stark gekrümmt (Textfig. 10 b). Dieses Stadium wird etwa durch *Musca* (Tafel 9) dargestellt. Die Linie *d* denke man sich nun als eine niedrige Leiste auf der Innenfläche der (ventralen) Thorakalwand, bzw. als die innere, freie Kante dieser Leiste. Das 3. Stadium entsteht aus dem 2. durch eine sekundäre Seitwärtsverschiebung der Coxen (Textfig. 10 c). Es sei nun angenommen, daß die durch die Linie *d* in Textfig. 10 dargestellte Leiste dieser Seitwärtsverlagerung der Hüften nicht einfach folgt, sondern daß die innere, freie Kante dieser Leiste in der Lage verbleibt, die sie im 2. Stadium innehatte, und daß nur die Grundlinie der Leiste (mit der sie auf der Thorakalwand aufsitzt) seitwärts verlagert wird. Mit anderen Worten handelt es sich dabei also um eine starke Verbreiterung der Leiste, die somit zu einer Diaphragma-artigen Bildung (*db*) in geringer Höhe über dem eigentlichen Thoraxboden wird. Dieser doppelte Boden des Thorax liegt also im Bereiche des Mesothorax. Die Seitwärtsverlagerung der hinteren Coxen geschehe nun nicht durch einfache Verschiebung wie die der mittleren, sondern durch eine Dehnung der gesamten sie umgebenden Region. Dadurch wird, wenn die Seitenwand des Thorax in ihrer Lage verbleibend gedacht wird, eine beutelförmige Ausbuchtung des Thoraxbodens nach den beiden Körperseiten hin erreicht werden. In Textfig. 10 c ist versucht worden, diese Verhältnisse darzustellen. Auch in der Region des Metathorax ist also ein doppelter Boden im Thorax entstanden, der aber hier durch eine Falte gebildet wird, die an der Stelle des Überganges von der seitlichen in die ventrale Wand des Thorax entstanden ist. Durch die in Textfig. 10 d, e und f dargestellten schematischen Quer- und Längsschnitte ist die Sachlage wohl hinreichend anschaulich vorgeführt.

Die im Vorstehenden auf Grund rein formaler Überlegungen abgeleiteten Verhältnisse entsprechen nun genau den bei *Hippobosca* tatsächlich vorliegenden morphologischen Tatsachen: Blickt man in den Innenraum des Thorax von *Hippobosca* von oben hinein (Taf 10, Fig. 2), dann sieht man die eigentliche Ventralwand des Thorax, auf der sich der längsverlaufende Sternalgrat (mit etwa dazugehörenden Einzelstrukturen, wie dem in Taf. 10, Fig. 2 und Taf. 11, Fig. 1 mit *do* bezeichnetem Dorn) erhebt, nur durch ein rundliches Fenster (*fe* in den Fig. Textfig. 10 c, Taf. 10, Fig. 2 und Taf. 11, Fig. 1 b). Die Umrahmung dieses Fensters (*ffe* in Taf. 11, Fig. 1 b) wird im Bereiche des Mesothorax gebildet durch eine einfache Diaphragma-artige Bildung (*db* in den verschiedenen Abbildungen). Dieses Diaphragma stößt an der mit *x* bezeichneten Stelle mit einer Faltenbildung der Thorakalwand (*fa*) zusammen, die in der oben geschilderten Weise entstanden zu denken ist. In dieser Region liegen also (von oben gesehen) 3 Bodenschichten des Thorax übereinander. Auch in dem in Fig. 1, Tafel 11 dargestellten Längsschnitt wird dies

deutlich. Die beutelförmige Ausbuchtung, auf der die hinteren Coxen bei *Hippobosca* stehen, ist übrigens auch am unverletzten Tier von außen deutlich zu erkennen (Tafel 11, Fig. 2, *bl*).

Ich glaube, daß die Entstehung der morphologischen Verhältnisse im Thorax von *Hippobosca* in einwandfreier Weise durch die oben an Hand der schematischen Darstellung in Textfig. 10 gegebene Überlegung erklärt werden können. Mit dieser Analyse des „doppelten Bodens“ im Thorax der Gattung *Hippobosca* ist somit auch die seitliche Stellung der Coxen, die ursprünglich große Schwierigkeiten für die Ableitung der Pupiparen von anderen Dipteren zu bieten schien, ihrer Bedeutung entkleidet worden. Vielmehr ist, wie ich glaube, eindrucksvoll bewiesen, daß sie nur durch sekundäre Verschiebung aus einer Stellung in der Nähe der Medianlinie erklärt werden kann.

Bei anderen Pupiparen, bei denen der Thorax zum Teil infolge des Verlustes des Flugvermögens stark vereinfacht und reduziert ist, liegen die Verhältnisse nicht so klar, wie bei *Hippobosca*. Es gelten hier dieselben Überlegungen, wie sie oben für die Morphologie des Abdomens und im Zusammenhange mit dem Verschwinden des Spaltes im 2. Fühlergliede bei einigen Hippoboscidengattungen angestellt wurden.

6. Die polyphyletische Entstehung der Pupiparen.

Nimmt man die Zugehörigkeit der Pupiparen zu den Calyptraten nach den vorstehenden Feststellungen für erwiesen an, so ist der Kreis der Formen, von denen sie im einzelnen abgeleitet werden können, schon beträchtlich eingengt. Da aber die Calyptraten schätzungsweise 8—10 000 Arten umfassen, so ist die Möglichkeit, die Pupiparen polyphyletisch von verschiedenen Calyptratenformen abzuleiten, aber durchaus noch gegeben.

Innerhalb der Gruppe *Pupipara* besteht nun schon nach den Wirtstieren ein gewisser Unterschied zwischen den Fledermausparasiten (Strebliiden und Nycteribiiden) einerseits und den Hippobosciden andererseits. Die Hippobosciden sind im ganzen genommen weniger an bestimmte Wirte gebunden, so daß selbst in zweifellos einheitlichen Gattungen Säugetierparasiten neben Vogelparasiten vorkommen. Es läßt sich weiterhin nicht leugnen, daß die Fledermausparasiten (Strebliiden und Nycteribiiden) trotz immer noch erheblicher Unterschiede viel mehr gemeinsame Merkmale haben als Beziehungen zu den Hippobosciden. Das kommt ja auch schon darin zum Ausdruck, daß Falcoz und Jobling beide Familien (Strebliiden und Nycteribiiden), im Gegensatz zu den Hippobosciden, zu den Acalyptraten stellen wollten.

Es ist mir nun auffällig, daß zwischen den Nycteribiiden und Strebliiden ein gewisser geographischer Gegensatz besteht: die Nycteribiiden sind mit einigen 70 Arten vorwiegend altweltlich (im besonderen paläo-

tropisch) verbreitet, in Nord- und Südamerika aber nur mit weniger als 20 Arten vertreten, die wahrscheinlich sämtlich der Gattung *Basilia* (die der Gattung *Nycteribia* nahesteht) angehören. Demgegenüber sind die Strebliden sowohl in den altweltlichen Gebieten (wiederum vorwiegend paläotropisch) wie auch in Amerika (vor allem in Zentral- und Südamerika, also in der neotropischen Region) mit jeweils einigen 30 Arten verbreitet. Die Formenmanigfaltigkeit der Strebliden ist aber in Neogaea bedeutend größer als in den altweltlichen Regionen, deren Arten durchweg den sehr nahe verwandten Gattungen *Nycteribia*, *Raymondia* und *Ascodipteron* angehören. Der Schluß ist also wohl berechtigt, daß die neotropische Region (bzw. vielleicht Zentralamerika) als das Verbreitungszentrum der Strebliden anzusehen ist.

Das scheint mir bedeutungsvoll im Hinblick auf die Tatsache, daß viele nächstverwandte Cyclorrhaphenfamilien (oder auch Unterfamilien) sich in ganz ähnlicher Weise durch ihr Verbreitungszentrum unterscheiden. So sind beispielsweise die Otitiden fast ausschließlich altweltlich, die nächstverwandten Pterocalliden fast ausschließlich neotropisch verbreitet. Ähnlich ist es mit den Platystomiden und Richardiiden, den Ulidiinen und Euxestinen und vielen anderen Gruppen. Ich nehme daher an, daß bei der Entstehung dieser Familien- oder Unterfamilienpaare aus jeweils gemeinsamen Vorfahren paläographische Ereignisse eine Rolle gespielt haben. Es liegt nun nahe, die Frage aufzuwerfen, ob nicht die Beziehungen zwischen Strebliden und Nycteribiiden in ähnlicher Weise zu deuten sind. Man könnte etwa annehmen, daß sich gemeinsame Vorfahren in einem Gebiete, das mit dem heutigen Hauptverbreitungsgebiete der Strebliden wie mit dem der Nycteribiiden in Verbindung stand, an Fledermäuse als Wirtstiere angepaßt haben. Paläogeographische Ereignisse hätten dann eine getrennte Weiterentwicklung veranlaßt, die in Neogaea die Strebliden, in Paläogaea die Nycteribiiden hervorbrachte. Die teilweise Überschiebung der Verbreitungsgebiete wäre dann in jüngerer Zeit durch Formenaustausch geschehen, nachdem die Strebliden und Nycteribiiden die ihnen eigenen Familienmerkmale bereits ausgebildet hatten. Eine solche Annahme würde umso weniger Schwierigkeiten bereiten, als ja von den Wirtstieren bekannt ist, daß sie zu weiten Wanderungen neigen und sich in ihrer Verbreitung wenig an tiergeographische Grenzen halten, selbst wenn diese bei anderen Tiergruppen stark ausgeprägt sind. Die verhältnismäßig großen Unterschiede zwischen beiden Familien fallen wenig ins Gewicht, wenn man sie mit den Unterschieden vergleicht, die beide Gruppen gegenüber den Formen ausgebildet haben, von denen sie sicherlich abstammen. Außerdem zeigt das Beispiel von *Ascodipteron* (einer Gattung, die im männlichen und weiblichen Geschlechte vor dem Einbohren in die Haut des Wirtstieres durchaus der Gattung *Nycteribosca*

gleich, bei der aber das Weibchen, nachdem es stationär geworden ist, sich zu einem fast völlig formlosen Sacke umbildet), welche Veränderungen des Körperbaues bei parasitischen Formen selbst im Verlaufe der doch sehr kurzen Individualentwicklung hervorgebracht werden können.

Schließt man sich dieser Auffassung an, dann wären bei den Pupiparen also 2 Hauptgruppen: *Nycteribiidae-Strebliidae* und *Hippoboscidae* zu unterscheiden, die zwar beide von Calyptraten, aber innerhalb dieser vielleicht von verschiedener Wurzel abzuleiten wären. Für die Hippobosciden deutet Speiser (1908) die Möglichkeit an, daß deren Vorfahren bereits Parasiten der Reptilienvorfahren der Säugetiere und Vögel gewesen sein könnten, und daß die Spezialisierung auf Vögel und Säugetiere als Wirte sich gleichzeitig mit der Herausbildung der Säugetiere und Vögel als eigene Gruppen entwickelt haben könnte. Man muß dazu aber bedenken, daß die Cyclorrhaphen (zu denen die Hippobosciden gehören) erst seit dem Tertiär und die Dipteren als Gruppe erst seit dem Jura fossil bekannt sind. Es ist auch mit Sicherheit anzunehmen, daß echte Dipteren nicht vor Beginn des Mesozoikums gelebt haben. Bedenkt man dazu, daß die Cyclorrhaphen die höchststehenden Dipteren sind (was gut mit ihrem späten fossilen Auftreten übereinstimmt) so erscheint es allzu phantastisch, anzunehmen, daß direkte Vorfahren der Hippobosciden bereits vor dem Auftreten der Säugetiere und Vögel gelebt haben. Vielmehr dürfte unter anderem die Tatsache, daß sich eine Art der Gattung *Hippobosca*, die sonst nur Säugetierparasiten umfaßt, an den afrikanischen Strauß als Wirt angepaßt hat, darauf hinweisen, daß die Hippobosciden von vornherein leichter auf ganz verschiedene Wirtsgruppen übergehen konnten als etwa die Strebliden und Nycteribiiden.

Zusammenfassung.

1. Einleitend werden die bisherigen Ansichten über die verwandtschaftliche Stellung der Pupiparen besprochen. Für die Stellung der *Braulidae* in der Nähe der *Sphaoceridae* wird aus der Form der Hinterstigmen eine neue Stütze abgeleitet.
2. Eine Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates und der Segmentierungsverhältnisse des Abdomens rechtfertigt die Annahme, daß die Nycteribiiden zu den Calyptraten gehören.
3. Das Vorhandensein eines Spaltes im 2. Fühlerglied, die Lage der Stigmen in den Terga, das Vorhandensein eines Hyoid und der Praestomalzähne unterstützen diese Annahme und führen zu ihrer Ausdehnung auch auf die Strebliden und Hippobosciden.
4. Zur Erklärung der seitlichen Stellung der Coxen des Meso- und Metathorax der Pupiparen wird die Sternalregion verschiedener Dipteren untersucht. Die Erhaltung der ursprünglichen Trennungsnähte zwischen Sternum und Laterosternit bei niederen Dipteren (*Gnophomyia*) wird ebenso wie das Vorkommen verschiedener Grade der Cryptosternie als unwahrscheinlich bezeichnet. Die Erklärung der merkwürdigen Erscheinung eines „doppelten

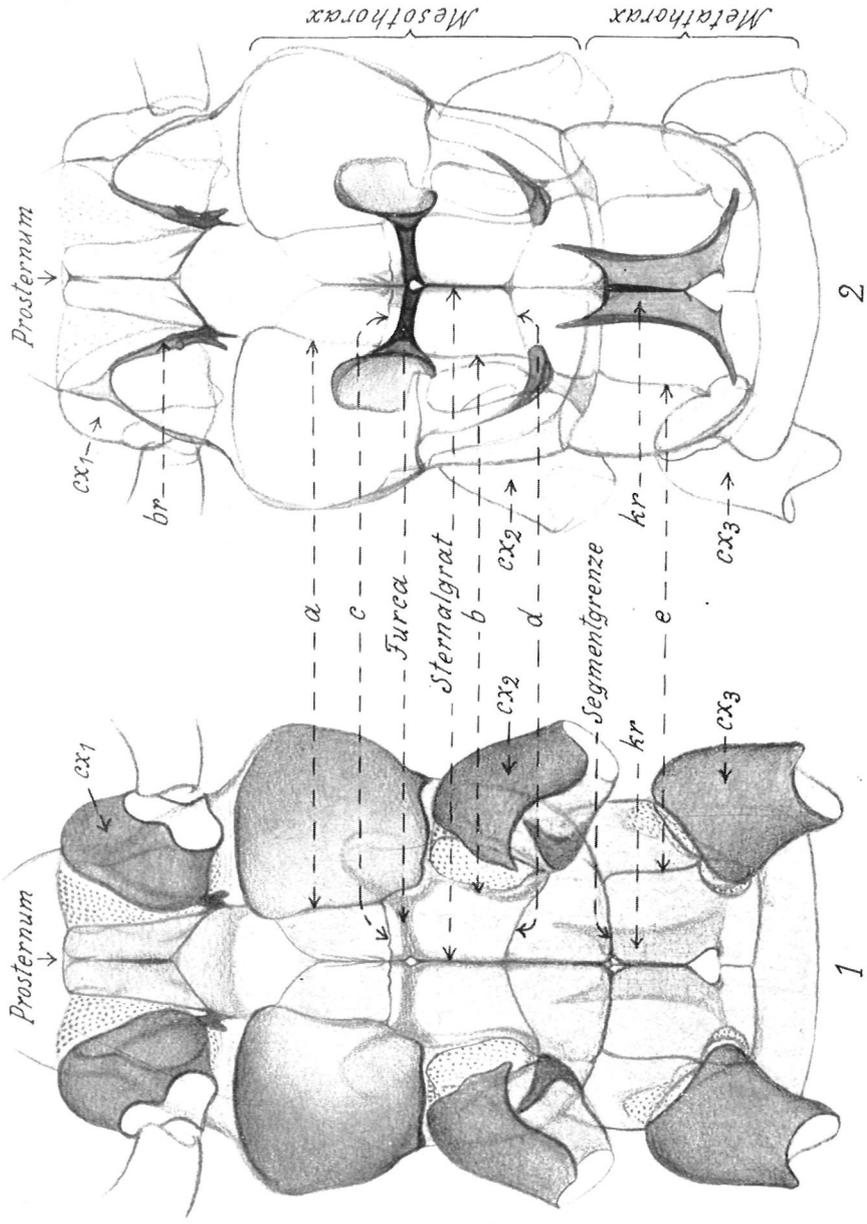
- Bodens“ im Thorax von *Hippobosca* zwingt zu der Auffassung, daß die Coxen bei den Pupiparen sekundär seitwärts verschoben sind.
5. Aus der Gleichheit der Wirtstiere, morphologischer Ähnlichkeit und der Verschiedenheit der Verbreitungszentren wird die Annahme abgeleitet, daß die Nycteribiiden und Strebliden nächstverwandte Zweige einer einheitlichen Verwandtschaftsgruppe sind, während die Hippobosciden eine 2. solche Gruppe bilden.
 6. Die Auffassung, daß die Vorfahren der heutigen Hippobosciden bereits parasitisch auf den Reptilienvorfahren der Säugetiere und Vögel gelebt haben sollen, wird zurückgewiesen.

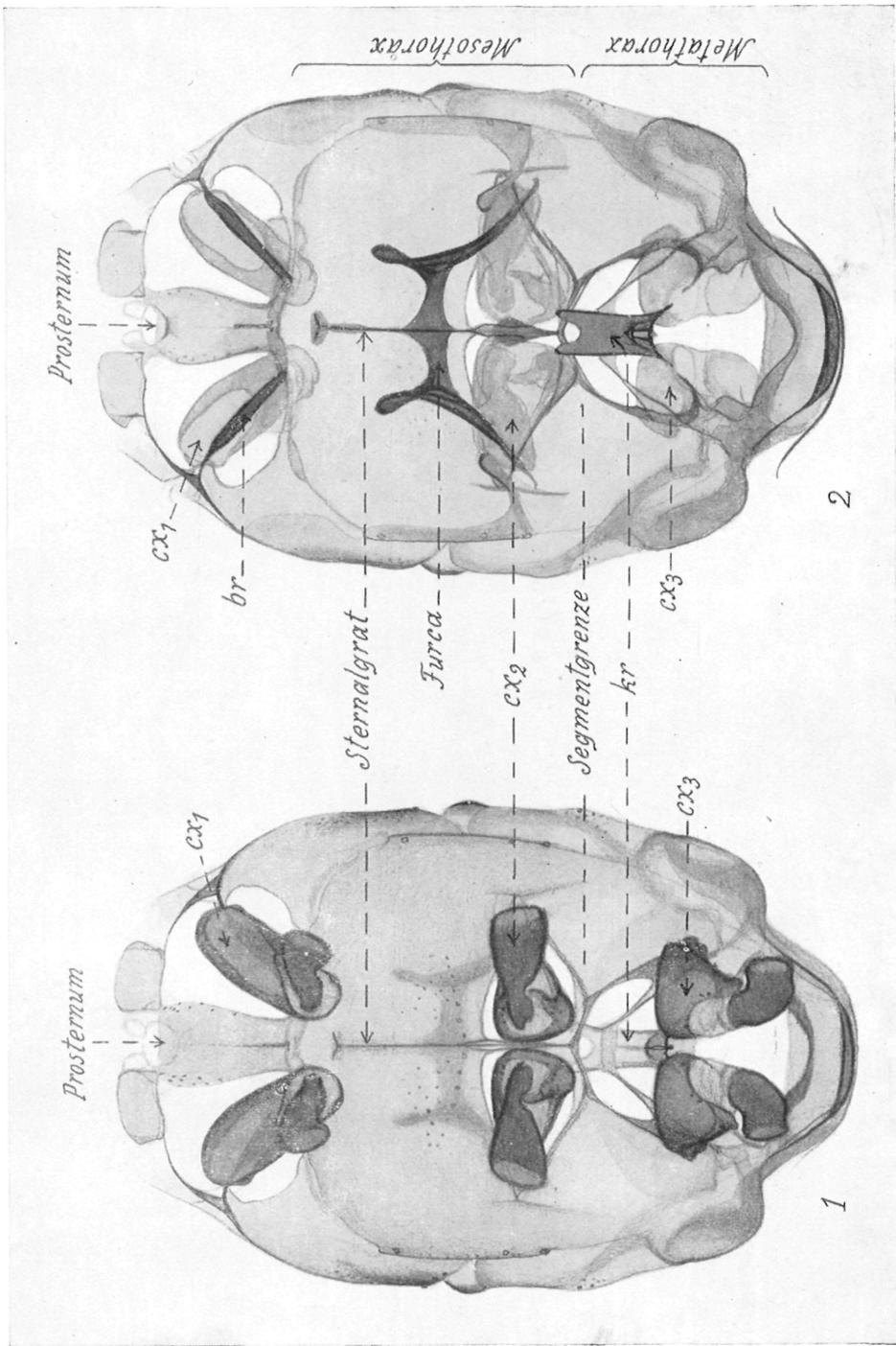
Literaturverzeichnis.

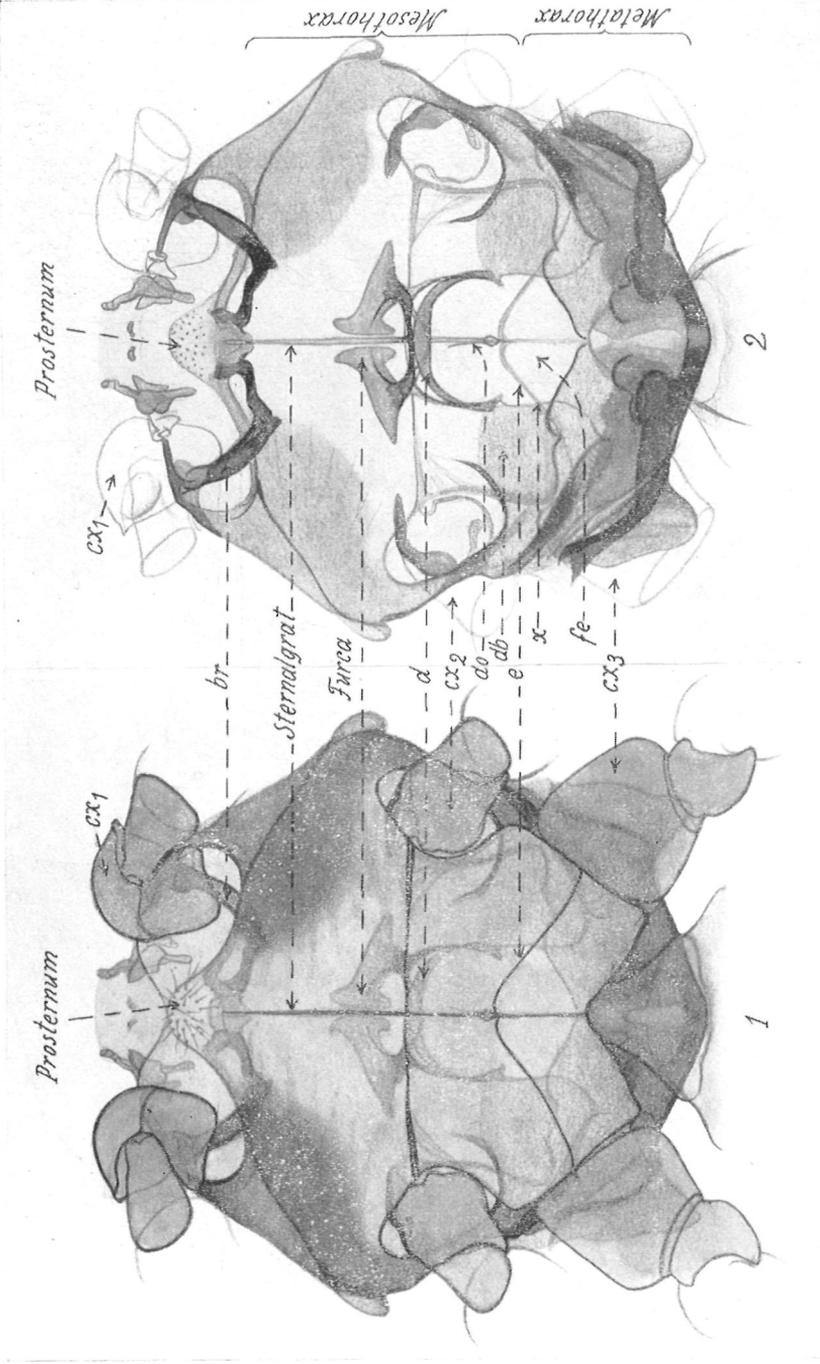
- Crampton, G. C., A Phylogenetic Study of the Thoracic Sclerites of the Non-Tipuloid Nematocerous Diptera. Ann. Ent. Soc. Amer., **18**, 49—69, 1925.
- Frey, R., Studien über den Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora Acta Soc. Fauna Flora Fenn. **48**, No. 3, 1—247, 1921.
- Goddard, W. H., The description of the puparia of fourteen British species of Sphaeroceridae. Trans. Soc. Brit. Ent., **5**, 235—258, 1938.
- Guibé, J., Contribution à l'étude d'une espèce: *Apterina pedestris* Meigen (Diptère). Thèses Fac. Sci. Univ. Caen, No. **29**, p. 1—112, Paris 1939.
- Hendel, F., Zweiflügler oder Diptera. Allgemeiner Teil. In Dahl, Die Tierwelt Deutschlands, Jena 1928.
- (& Beier, M.), Diptera. In Kükenthal-Krumbach, Handb. Zool., **4**, 2. Hälfte, Ins. 2, 1936.
- Hennig, W., Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung von *Braula coeca* Nitzsch. Arb. morphol. taxon. Ent., **5**, 164—174, 1938 a.
- *Braulidae*. In: Lindner, Flieg. pal. Reg., Teil **60** c, 1938 b.
- Jobling, B., A Comparative Study of the Head and Mouth Parts in the Hippoboscidae. Parasitology, **18**, 319—349, 1926.
- The Structure of the Head and Mouth Parts in the Nycteribiidae. I. c., **20**, 254—272, 1928.
- A Comparative Study of the Head and Mouth Parts in the Streblidae. I. c., **21**, 417—445, 1929.
- Schuurmans-Stekhoven, J. H. & Hardenberg, D. J. F., Fledermausfliegen aus Niederländisch Ost-Indien. Capita Zoologica, **8**, pt. 4, p. 1—37, 1938.
- Speiser, P., Die geographische Verbreitung der *Diptera pupipara* und ihre Phylogenie. Ztschr. wiss. Ins.-Biol., **4**, 241—246, 301—305, 420—427, 437—447, 1908.
- Weber, H., Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.
- Zavattari, E., Le affinità morfologiche et biologiche fra Ippoboscidi e Glossine. Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. Stor. nat. Milano, **67**, 37—70, 1928.

Figurenerklärung der Tafeln 8—11.

- Tafel 8. *Gnophomyia tristissima* Osten-Sacken. Fig. 1: Ventralregion des Thorax von außen gesehen; Fig. 2: Dasselbe, von innen gesehen.
- Tafel 9. *Musca domestica* L. Fig. 1: Ventralregion des Thorax von außen gesehen; Fig. 2: Dasselbe, von innen gesehen.
- Tafel 10. *Hippobosca equina* L. Fig. 1: Ventralregion des Thorax von außen gesehen; Fig. 2: Dasselbe, von innen gesehen.

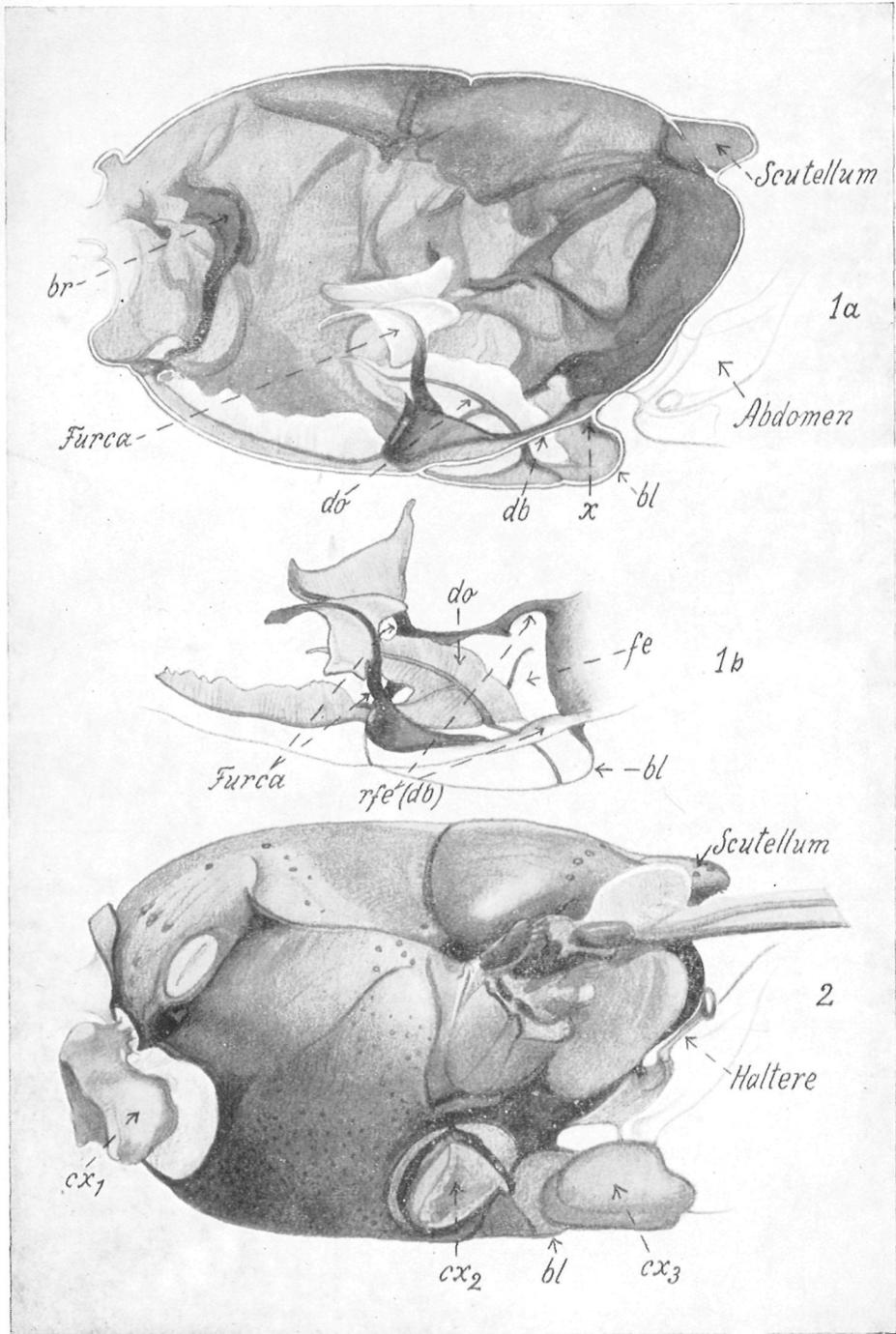






H. John del.

Willi Hennig, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen.



H. John del.

Willi Hennig, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen.

Tafel 11. *Hippobosca equina* L. Thorax, von der Seite gesehen. Fig. 1a: Innenraum des Thorax (sagitaler Längsschnitt unmittelbar neben der Mittellinie); Fig. 1b: Schrägaufsicht auf das Fenster im „doppelten Boden“; Fig. 2: Außenaufsicht.

Bezeichnungen (für alle Tafeln gültig):

- a—e*: Versteifungsleisten der Ventralwand des Thorax (im besonderen bezeichnet *c* die Grenze zwischen dem sogenannten Basisternit und dem sog. Furcasternit, *d* die Grenze zwischen dem vorderen und dem hinteren Furcasternit).
- bl*: blasenförmige Ausbeutelung der Thorakalwand an der Ansatzstelle der hinteren Coxen.
- br*: Brücke zwischen Propleura (Pleuralarm) und Prosternum.
- cx₁—cx₃*: Coxen.
- db*: „doppelter Boden“ (siehe Text) des Mesothorax.
- do*: „Dorn“ auf dem Sternalgrat des Mesothorax.
- fe*: „Fenster“ im „doppelten Boden“ des Mesothorax (siehe Text).
- kr*: krippenförmige Bildung des Sternalgrates im Metathorax.
- rfe*: Ränder des „Fensters“ (*fe*).
- x*: Verbindungsstelle zwischen dem doppelten Boden (*db*) des Mesothorax und der Faltenbildung der Thorakalwand im Metathorax (siehe Text).

Über einige Arten aus den Unterfamilien *Magdalinae*, *Anthonominae*, *Eugnominae* und *Cryptorrhynchinae*.

(Coleoptera: Curculionidae.)

Von E d u a r d V o ß, Berlin-Charlottenburg.

(93. Beitrag zur Kenntnis der *Curculioniden*).

(Mit 6 Textfiguren).

(Schluß).

Beschreibung der Arten der Gattung *Conotrachelodes* Champ.

Conotrachelodes (*Conotrachelodes*) *triangulus* n. sp.

Kopf halbrund, fein und sehr dicht punktiert, die Augen aus der Kopfwölbung nicht vortretend. Rüssel so lang wie die Flügeldecken, ziemlich kräftig gebogen, schlank, glänzend; die basale Hälfte mit 6 feinen Punktreihen, die von sehr feinen Längskielen begrenzt werden. Fühler nur wenig vor der Rüsselmitte eingelenkt. Die Schaftspitze bleibt um den halben Augendurchmesser von den Augen entfernt. Das 1. und 2. Geißelglied langgestreckt, das 2. Glied etwas länger und dünner als das 1. Glied; 3. Glied halb so lang wie das 2. Glied; 4. Glied wenig kürzer als das 3.; 5. Glied noch länger als breit; 6. Glied so lang wie breit; 7. Glied schwach quer. Das 1. und 2. Glied der Keule fast so lang wie breit; 3. Glied fast so lang wie das 1. und 2. Glied zusammen. — Halsschild etwas länger als breit, schlank konisch, seit-