

ben worden. Das von Wasmann und Assmuth als Hoden beschriebene Organ der stenogastren Imagines wird von Bugnion und Silvestri als Spermotheca gedeutet, weil sich darin keine Spermiogenese beobachten lasse, die betreffender Tiere seien also befruchtete Weibchen. Assmuth hat (1923 p. 272—280) die Nichtigkeit dieser Einwände nach jeder Richtung hin überzeugend nachgewiesen. Von einer Spermotheca kann aus histologischen Gründen keine Rede sein; die Spermatogenese ist bei Dipteren öfters schon vor dem Eintritt ins Imago stadium vollendet, (Polylepta, Drosophila).

phila). Männchen sind nie gefunden worden.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Kemner, der sich in seinem Züricher Vortrag dem Standpunkt Silvestris und Bugnions ohne Weiteres anschloss, wirft Assmuth blosse „negative Beobachtungsergebnisse“ vor und findet solche nicht beweiskräftig. Aber dass auch negative Beobachtungsergebnisse unter Umständen vollkommene Gewissheit erzeugen können, liegt gar zu sehr auf der Hand. Wenn man es z. B. als wissenschaftlich feststehende Tatsache bezeichnet, dass in Schweden heutzutage keine Termiten vorkommen, so wird man wohl auf die Zustimmung Kemners rechnen können. Was ist das denn anderes, als ein „negatives Beobachtungsergebnis“? Wenn es also nur auf den Umfang und die Genauigkeit der Beobachtungen ankommt, so möge Kemner angeben, was den Beobachtungen Assmuths noch fehlt, um beweiskräftig zu sein!

## Die Verwandtschaft und Abstammung der Phoriden,

von

H. SCHMITZ S.J. (Valkenburg, Holland).

Ueber die mutmassliche Phylogenie der Phoriden herrscht sowohl bei den Spezialisten als auch bei den Autoren der verschiedenen Dipteren systeme die grösste Meinungsverschiedenheit. „Kaum eine Dipterenfamilie, sagt de Meijere, ist an so verschiedenen Stellen des Systems eingereiht worden wie diese“, und Dahl drückt dieselbe Sache noch etwas stärker so aus (1898 p. 195): „Die Systematiker haben von jeher mit den Phoriden nichts Rechtes anfangen können.“

Es handelt sich hier in der Tat um eine recht schwierige Frage, die aber trotzdem nicht aus dem Auge gelassen werden darf, weil sie für die Systematik der Phoriden von so grosser Bedeutung ist. Denn obwohl in neuerer Zeit immer häufiger Stimmen laut werden, die den objektiven Wert der Deszendenztheorie bezweifeln und diese Theorie, besonders nach der philosophischen Seite hin, für schwach begründet halten, so wird man doch gestehen müssen, dass sie neben vielen wertlosen Spekulationen wenigstens die eine gute Frucht gezeitigt hat, der systematischen Forschung neuen Schwung zu verleihen und ihr den Blick für die morphologischen Eigentümlichkeiten bis zu den feinsten Details herab zu schärfen. Dies zeigte sich auch beim Studium der Phoriden. Doch scheint mir, dass man bisher bei dieser Familie versäumt hat, auf Grund der gewonnenen Erkenntnisse eine rationelle, auf vergleichend-morphologischer Grundlage beruhende Terminologie zu schaffen, wie man sie doch für wissenschaftliche Beschreibungen unbedingt braucht. Darum werde ich im Anschluss an die phylogenetischen Erörterungen dieses Abschnittes Vorschläge zur Reform der Terminologie vorbringen, die ich besonders auf dem Gebiete der Chaetotaxie für nötig erachte.

### 1. Die verschiedenen Ansichten.

Bei einem Vergleich zwischen Phoriden und andern Dipterenfamilien erhält jeder Unbefangene sogleich den Eindruck, dass die Phoriden wegen ihrer dreigliedrigen Fühler zu den eigentlichen Fliegen (Diptera brachycera) gehören. Sie sind gewissen kleinen Musciden, besonders den Borboriden einiger Massen ähnlich und werden von Sammlern öfters damit verwechselt. Doch haben sie so viel Eigenes, dass auch der Laie sie bei einiger Uebung mit Leichtigkeit von allen andern Zweiflüglern unterscheidet. Besonders auffällig ist die bucklige Gestalt, die halbversteckte Lage der Fühler und das Flügelgeäder mit den starken Adern des Vorderrandes und den blassen des Hinterrandes. Eine ähnliche Differenzierung des Geäders beobachtet man hauptsächlich bei gewissen Pupiparen, bei Stratiomyiden und in einigen Familien der Nemoceren, besonders Sciariiden, Simuliiden und Bibioniden (Scatopsiden). Unter den letzten hat die Gattung *Aspistes* ein überraschend phoridenähnliches Geäder. Doch ist die Kopf- und Fühlerbildung bei den Phoriden ganz anders. Ein Analogon des Phoridenkopfes mit der meist mehrreihig beborsteten Stirn ist überhaupt in der ganzen Ordnung der Dipteren schwer zu finden. Am ehesten können in dieser Beziehung die Lonchopteriden zum Vergleich herangezogen werden.

Das sind die Tatsachen, die den Dipterologen seit Latreille und Meigen allmählich auffielen und ihnen bei Beurteilung der Phoridenverwandtschaft den Weg wiesen, allerdings nach sehr verschiedenen Richtungen hin.

Die erste Richtung, hauptsächlich vertreten durch die älteren Autoren, sah in den Phoriden



muscidenähnliche Tiere, und auch nachdem sich die Ansicht durchgesetzt hatte, dass sie für sich allein eine besondere Familie bilden (Meigen 1830), schloss man sie doch noch lange aufs engste an die Musciden an. Bei Meigen stehen sie daher nahezu am Ende des Systems zwischen der letzten Muscidengattung *Borborus* und den Pupiparen (*Coriacea* Meig.). Ohne Zweifel hat Meigen ihnen eine besondere Ähnlichkeit sowohl mit den Borboriden als mit den Pupiparen (Hippobosciden) zugeschrieben. Sehr viele Autoren bis hinab auf Schiner (1864) und über Schiner hinaus sind ihm hierin gefolgt, z. T. bald der einen bald der andern der beiden genannten Familien den Vorzug gebend. Interessant ist, dass auch noch in unsern Tagen gewisse Ähnlichkeiten zwischen Phoriden und Hippobosciden einerseits und Phoriden und Borboriden anderseits von Brues ausführlich dargelegt worden sind (Biolog. Bull. Vol. XII [1907] p. 349—359 und Bull. Wisconsin Nat. Hist. Soc. Vol. VII [1909] p. 103—106). Brues äussert sogar die Meinung „that the resemblances between these two families [Phoridae und Borboridae] are not superficial“ (l. c. p. 105).

Eine andere Richtung betonte mehr die Sondermerkmale des Phoridentypus und gelangte dadurch zu der Auffassung, dass die Phoriden im System isoliert dastünden. Sie zeigte sich bereits in der Aufstellung der besondern Kategorie der *Hypocera* (Latreille 1829). Klar ausgesprochen finden wir sie bei Loew 1857 gelegentlich der Beschreibung von *Psylomyia testacea*. Am Anfang derselben sagt er: „Die Phoriden unterscheiden sich in ihrem Körperbau so auffallend von den Dipteren aller andern Familien, dass sich kaum irgend eine nähere verwandtschaftliche Beziehung derselben nachweisen lässt....“ Am Schluss: „Leider muss ich bekennen, dass die oft wiederholte Vergleichung der *Ps. testacea* mit Dipteren gar verschiedener Familien mir nach dieser Richtung hin durchaus kein positives Resultat ergeben hat, sodass ich die Familie der Phoriden von allen andern Familien der Dipteren noch so scharf getrennt und so unvermittelt zwischen ihnen stehen sehe wie zuvor.“ Auch die Untersuchung v. Osten-Sackens (The position of *Phora* in the System of Diptera, in: Entomol. Monthl. Mag. (2) Vol. 13 [1902] p. 204—205) gipfelt in dem negativen Resultat, dass die Phoriden sicher keine Cyclorrhaphen seien, aber auch unter den Orthorrhaphen keine eigentlichen Verwandten hätten „A real affinity with *Phora* does not exist anywhere.“ Aus rein formalen Gründen werden sie schliesslich mit den Asiliden, Empiden und Lonchopteriden in die Orthorrhaphen-Superfamilie *Energopoda* gestellt.

Eine dritte Richtung hat Wesché eingeschlagen (Trans. Ent. Soc. London 1908 p. 283—296). Er leugnet jede Beziehung der Phoriden zu den Musciden und Cyclorrhaphen überhaupt und findet bei mikroskopischer Un-

tersuchung der Mundteile und Genitalien eine Reihe von *Nemocereneigentümlichkeiten*, die aber zum grössten Teil auch bei den primitiveren Familien der Orthorrhapha *Brachycera* vorkommen sollen. Zu den primitiven Orthorrh. Brach. rechnet er auch die *Dolichopodiden* und schreibt ihnen eine besondere Verwandtschaft mit den Phoriden zu.

Neben diesen drei Richtungen gibt es eine vierte, welche die Phoriden in unmittelbare Beziehung bringt zu den Nemoceren. Ihr extremster Vertreter ist Girschner. Bei ihm finden wir die Phoriden am Anfang seines Dipterensystems in der ersten Familienreihe, welche aus folgenden Familien besteht: 1. *Cecidomyidae*, 2. *Mycetophilidae*, 3. *Phoridae*, 4. *Bibionidae*, 5. *Simuliidae* (Ueber die Postalarmmembran der Dipteren, in: Ill. Zschr. f. Entomol. 1897 p. 553). Er bemerkt dazu: „Nach dem Flügelgeäder, welches ich für ein an die Costa und Flügelwurzel herangezogenes *Mycetophilidengeäder* halte, gehören die Phoriden zu einer Entwicklungsreihe, welche mit den *Cecidomyiden* und *Mycetophiliden* beginnt und mit den Phoriden, als den cyclorrhaphen Endformen dieser Reihe, abschliesst“. —Man hat behauptet, dass auch Th. Becker den gleichen Standpunkt einnehme wie Girschner. Das ist nicht richtig. Becker sagt in seiner Monographie (1901 p. 8) nur, dass er das Flügelgeäder gerade so beurteile wie Girschner. Er zieht aber nirgends die Folgerung, dass nun deswegen im System die Phoriden neben den *Mycetophiliden* stehen müssten. Aus mehreren Stellen in andern Werken Beckers geht vielmehr deutlich hervor, dass er sie zu den *Aschiza* rechnet. — Sicher dagegen gehört Dahl zu der von Girschner vertretenen vierten Richtung, in einer seiner Schriften auch Williston (Some common Errors in the Nomenclature of the Dipterous Wing, in: Psyche Vol. XIII [1906] p. 154—157). Dahl leitet die Phoriden von einer hypothetischen *Archiscatopse* ab und bekämpft dabei ausdrücklich das Brauersche System (1898 p. 195, 197).

Dieses System stellt die fünfte Richtung dar, die sich in der Beurteilung der Phoridenverwandtschaft herausgebildet hat. Zwar hat Brauer anfangs, um mit Dahl zu reden, „mit den Phoriden nichts Rechtes anfangen können“. Im Entwurf von 1880 (Denkschr. K. Ak. Wiss. math.-nat. Cl. Vol. 42) fehlen die Phoriden; es heisst nur in einer Anmerkung (p. 118): „Die Gruppe *Hypocera* (*Phora*) Schiner scheint mit den Borborinen verwandt zu sein, doch haben die Larven viele Beziehungen zu den Ephydrinen. Anderseits liessen sich die Phoriden auch noch mit den *Platypeziden* vergleichen. Vorläufig scheint ihre Stellung zweifelhaft“. Als dann aber Becker 1882 (Zur Kenntnis der Kopfbildung d. Dipteren, in: Wien. Ent. Ztg. Vol. 1 p. 49—54) die Trennung der Cyclorrhaphen in *Aschiza* und *Schizophora* vorgenommen hatte, war für



Brauer der Zweifel gelöst. Becher bringt unter die Aschiza zwei Familiengruppen, die er *Syrphidae* s. l. und *Hypocera* nennt, die *Syrphidae* s. l. bestehen aus den Familien *Syrphidae* s. str. und *Pipunculidae*, die *Hypocera* aus den *Phoridae* und *Platypezidae*. Diese Bechersche Anordnung hat Brauer in seinem Entwurf von 1883 (Denkschr. etc Vol. 47 p. 32) vollständig übernommen. Er bemerkt dabei: „Ein gemeinsames Merkmal für die Larven der Phoriden und Platypeziden ist nicht gefunden.“

Die sechste und letzte Richtung erblickt die nächsten Verwandten der Phoriden in der Familie der Lonchopteriden. Da nun die systematische Stellung der Lonchopteriden verschieden beurteilt wird — die einen, besonders viele amerikanische Forscher stellen sie ans Ende der *Orthorrhapha Brachycera*, die andern an den Anfang der *Cyclorrhapha Aschiza* — so schwankt auch die Stellung der Phoriden in den modernen Systemen in derselben Weise hin und her. Auch bei solchen Autoren, die die Stellung der Phoriden unabhängig von der Hypothese ihrer Verwandtschaft mit den Lonchopteriden untersuchen, dreht sich neuerdings alles um die eine Frage: Gehören sie noch zu den Orthorrhaphen oder schon zu den Cyclorrhaphen? Zielt man die Larven zur Entscheidung heran, so sind die Phoriden zweifellos den Cyclorrhaphen zuzurechnen. Beschränkt man sich auf die Imagines, so ist die Sache nicht so evident. Es lassen sich dann auch solche Merkmale anführen, die für die Zugehörigkeit zu den Orthorrhaphen zu sprechen scheinen.

Gehen wir nun dazu über, die vorgebrachten Ansichten der Reihe nach zu prüfen!

## 2. Phoriden und Borboriden.

Die alte Hypothese von der näheren Verwandtschaft dieser beiden Familien ist heutzutage allgemein verlassen und wurde in neuerer Zeit nur noch von Brues als nicht ganz unwahrscheinlich hingestellt. „Perhaps the absence of a ptilinum is good evidence that the *Phoridae* are not descended from Muscid-like forms, but it can not be considered at all unlikely that such a character might be easily lost, especially in such minute forms where its mechanical use is probably not so great“ (1909 p. 105). Letzteres vermag ich nicht einzusehen. Mir scheint, dass wir uns bei phylogenetischen Betrachtungen unbedingt an erster Stelle an die aktuell zu beobachtenden Tatsachen halten müssen, da man sonst jede Möglichkeit der Beweisführung verliert. Die unzähligen kleinen *Limosina*-Arten haben ihre Stirnblase nicht eingebüsst; wir haben daher gar keinen objektiven Grund anzunehmen, dass sie bei den Phoriden wegen deren Kleinheit verloren gegangen sei.

## 3. Phoriden und Energopoda Osten-Sacken.

Die Gründe v. Osten-Sackens für die Ausschliessung der Phoriden aus dem Kreise der Cyclorrhaphen sind offensichtlich schwach. Er gesteht selber, die Metamorphose nie beobachtet zu haben und stützt sich bloss auf alte Angaben von Schnabl und Dufour, die wahrlich für die Entscheidung vorliegender Frage keine ausreichende Grundlage bieten. Ueberdies hat sich die Voraussetzung, von der Osten-Sacken ausgeht, als irrig erwiesen. Es hat sich gezeigt „dass es nicht einfach zwei Oeffnungsweisen gibt, welche es gestatten, nach einem leeren Puparium eine Fliege entweder in der einen oder in der andern Hauptabteilung unterzubringen“ (de Meijere, Ueber die Larve von *Lonchoptera*. Ein Beitrag zur Kenntnis der cyclorrhaphen Dipterenlarven in: Zool. Jahrb. Syst. Vol. 14 [1900] p. 128).

## 4. Phoriden und Dolichopodiden.

Einige der von Wesché erwähnten Ähnlichkeiten zwischen Dolichopodiden und Phoriden sind gewiss unverkennbar; zieht man aber alle diejenigen ab, die sie mit noch andern Familien, sowohl der Nemoceren als der Brachyceren gemein haben, so bleibt doch wenig spezifisch Uebereinstimmendes übrig. Und diesem Wenigen wird auch in andern Systemen genügend Rechnung getragen, wenn beispielsweise der Strich zwischen Orthorrhaphen und Cyclorrhaphen so gezogen wird, dass er zwischen den Dolichopodiden und den Lonchopteriden + Phoriden hindurchgeht. Auch begegnen dem mit den Phoriden besser vertrauten Leser von Weschés Abhandlung so mancherlei Unkorrektheiten, dass er schon dadurch gegen die Schlussfolgerungen des Autors missverständlich werden muss. Es würde mich zu weit führen, hier darauf näher einzugehen; ich verweise nur auf Brues (1909), der mehrere begründete Einwände erhebt.

Ueberhaupt halte ich Weschés Methode, die sich auf die Vergleichung mikroskopischer und halbmikroskopischer Details der verschiedenen Familien stützt, nicht für richtig. Wo die makroskopisch erkennbaren Züge keine Verwandtschaft erkennen lassen, wird man sich vergeblich auf die mikroskopischen berufen; es ist gar nicht einzusehen, warum die einen ohne die andern bewahrt geblieben sein sollen. Man wird sich vielmehr für diejenige Verwandtschaft zu entscheiden haben, die sowohl durch Merkmale der einen als durch solche der andern Gruppe wahrscheinlich gemacht werden kann, wie das bei der Girschnerschen Hypothese der Fall ist. Sonst läuft man Gefahr, dass Konvergenzerscheinungen in mikroskopischen Details als Anzeichen natürlicher Verwandtschaft gedeutet werden. Dies hat besonders de Meijere gegen Wesché geltend gemacht, und ich kann mir nicht versagen, seine kritischen Bemerkungen hier in extenso anzuführen (vgl. Bei-



träge zur Kenntnis der Dipterenlarven und -Puppen, in: Zool. Jahrb. Syst. Vol. [1916] p. 311).

„Meines Erachtens hat Wesché die Uebereinstimmung [zwischen Phoriden und Dolichopodiden] zu hoch angeschlagen. Bei dem häufigen Auftreten von Parallelbildungen bei den Dipteren ist nicht zu vergessen, dass gleicher Bau noch gar keinen Beweis für direkte Verwandtschaft bildet. Gerade der Umstand, dass die von Wesché betrachteten Merkmale bald auf diese, bald auf jene Familie der Nemoceren oder der brachyceren Orthorrhaphen hinweisen, lässt den Schluss berechtigt erscheinen, dass die Phoriden überhaupt eine sehr alte Familie bilden, deren alte Merkmale sich deshalb in verschiedenen andern Familien wiederfinden, je nachdem sie von diesen beibehalten worden sind. Die Ähnlichkeit mit den Dolichopodiden beruht zum Teil darauf, dass auch diese Familie schon früh von ihren Verwandten sich abzweigte, also als auch sie noch primitive Merkmale besass. Weist doch auch schon die grosse Kluft zwischen Empiden und Dolichopodiden auf eine frühe Trennung hin, was die Imagines anlangt, während die Larven beider Familien nur sehr wenig divergierten. Was die spezielle Fühlerbildung anlangt, so dürfte diese als parallele Entwicklung zu betrachten sein, zumal sie gar nicht allen Dolichopodiden eigen ist und nicht einmal bei den primitivsten Gattungen sich findet. Dagegen könnte der übereinstimmende Fühlerbau bei Phoriden und Lonchopteriden auf direkter Verwandtschaft beruhen; wenigstens würde hier die Parallelbildung sich auch in andern Hinsichten nahe stehenden Familien beziehen und sich demnach schwerer beweisen lassen. — Die Reihe von Wesché angeführter Merkmale stimmt m. E. also ganz gut mit meinem Befund, was die Larven anlangt, nämlich dass die Cyclorrhaphen nicht aus hochentwickelten, brachyceren Orthorrhaphen, sondern aus viel niedriger stehenden Dipteren, irgendwo aus archaischen Nemoceren, herzuleiten sind,..... also aus jener zentralen Nemocerengruppe, von welcher die Mycetophiliden, Bibioniden, Rhyphiden die wenig abgeänderten rezenten Ausläufer sind.“

##### 5. Phoriden und Nemoceren.

Meiner Meinung nach hat die Idee Girschners, das Flügelgädder der Phoriden von dem der Mycetophiliden abzuleiten, in der Dipterenforschung nicht die Beachtung gefunden die sie verdient. Daran mögen verschiedene Umstände schuld sein. Vor allem ist sie niemals mit genügender Ausführlichkeit und Anschaulichkeit entwickelt worden. Man war rücksichtlich ihrer hauptsächlich auf die von Becker (1901 p. 8) veröffentlichte Flügelskizze Girschners und deren begleitende Erläuterung angewiesen, die zu dürftig sind, um überzeugend zu wirken. Wahrscheinlich hat auch die von Girschner mit aller Schärfe gezo-

gene Folgerung, die Phoriden seien mit den Mycetophiliden an den Anfang des Dipteren-systems zu stellen, abschreckend gewirkt. Diese Folgerung braucht aber gar nicht mitübernommen zu werden und darum auch niemand abzuhalten, den Girschnerschen Grundgedanken weiter zu verfolgen. Ich bin auf Grund eingehender Prüfung zu der Ueberzeugung gekommen, dass das Phoridengeädder tatsächlich eine verhältnismässig geringe Modifikation desselben hypothetischen Urtypus ist, aus dem sich auch das Geädder der Mycetophiliden, Sciariden und Bibioniden entwickelt hat.

##### Vergleich des Phoriden- und Mycetophilidenflügels.

Um die Verwandtschaft des Phoriden- Geädders mit dem der Mycetophiliden zu erkennen, geht man am besten von den Subfamilien der Ceroplatinae oder Macrocerinae aus. Abb. 1 stellt den Flügel der Ceroplatine *Platyura ochracea* (Meig.) (= *dorsalis* Staeg.) dar. Die Adern sind nach dem Comstock-Needhamschen System bezeichnet;  $r_{2+3}$  wird in Uebereinstimmung mit Edwards (British Fungus-Gnats, with a revised Generic Classification of the Family, in: Trans. Entomol. Soc. London 1924 Parts III, IV, p. 507) als fehlend angenommen; die Gabel des Radialsektors wird also von  $r_1$  und  $r_5$  gebildet. Auf der Strecke  $vw$  ist die Media (der Mediangabelstiel) mit dem Radialsektor  $rs$  verwachsen, was sich in der Verbreiterung dieser Stelle deutlich genug kund gibt. Infolgedessen fehlt auch die Radiomedianquerader, oder sie ist, anders ausgedrückt, in der Strecke  $vw$  enthalten. Der Cubitus entspringt aus der gemeinsamen Basis des hintern Aderstamms bei  $x$  teilt sich bei  $z$  in einen vordern ( $cu_1$ ) und hintern Ast ( $cu_2$ );  $cu_1$  steht durch die Mediocubitalquerader ( $yv$ ) mit der Media (bzw. dem mit der Media verschmolzenen Radialsektor) in Verbindung. Die Analis geht bis zum Rande, die Axillaris fehlt.

Der Flügel scheint zunächst mit einem Phoridenflügel keine besondere Ähnlichkeit zu besitzen. Eine ganz überraschende Ähnlichkeit zeigt sich aber sofort, wenn man sich die Costal- und Radialader auf die Hälfte verkürzt denkt ohne irgend etwas anderes am Bau des Flügels zu ändern. In Fig. 2 ist diese Konstruktion ausgeführt. Man sieht, wie die Aderbrücke aus dem mittleren Flügelfeld verschwindet und in die Nähe der Flügelbasis rückt, die Median- und Cubitalgabel sich in die Länge strecken und sich dem Vorderrande des Flügels nähern. Um Fig. 2 zu einem regelrechten Phoridenflügel werden zu lassen, brauchen wir nur folgende, zum Teil durch Punktierung in Fig. 2 schon angedeutete Annahmen zu machen: a) die Subcostalader münde nicht in den Vorderrand, sondern in  $r_1$  oder sie sei rückgebildet b) der Ursprung der Mediangabel obliteriere und der obere Gabelast  $m_{1+2}$  nähere sich dem Radial-



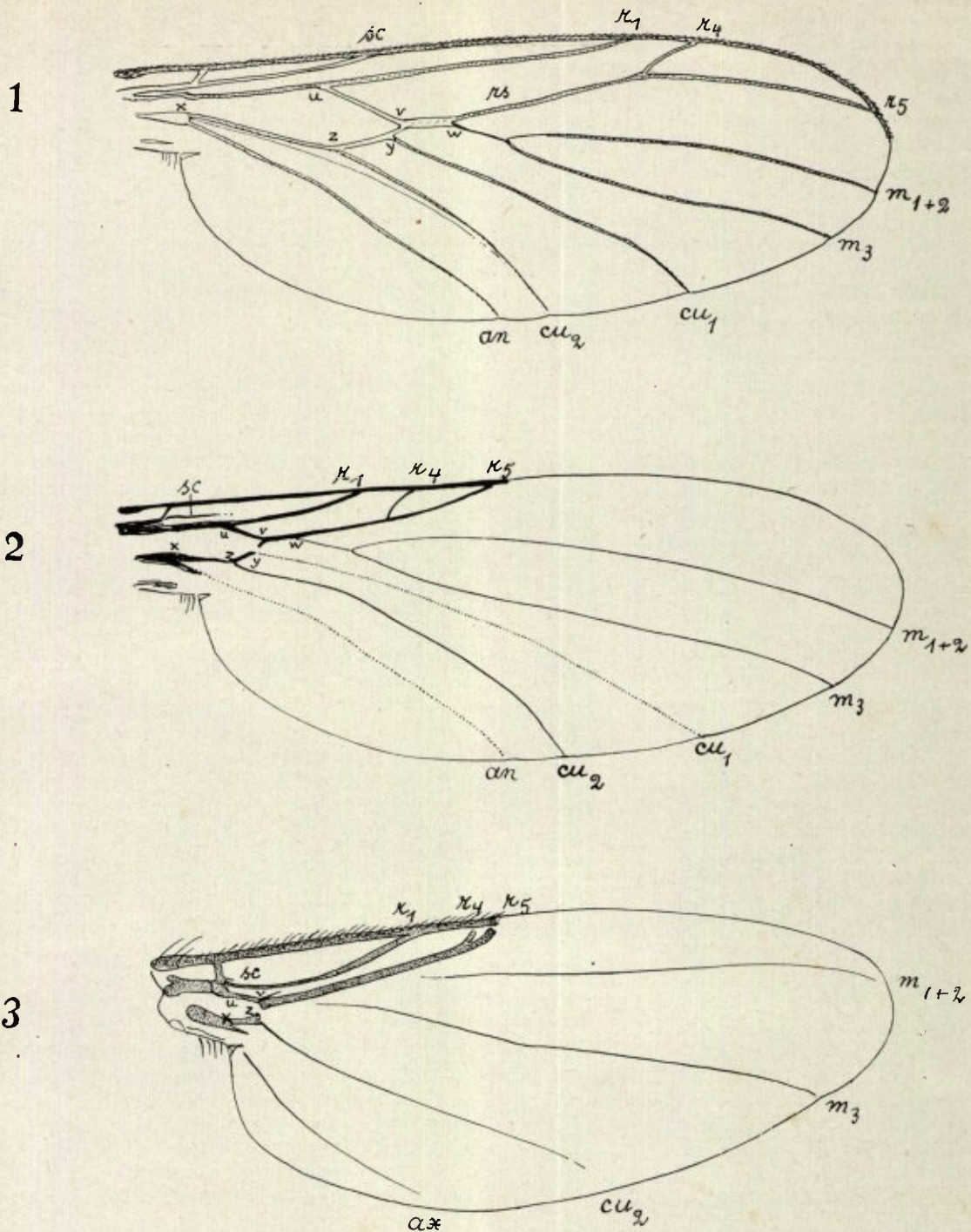
Fig. 1. Flügel von *Platyura ochracea* Meig.

Fig. 2. Erklärung im Text.

Fig. 3. Flügel von *Diploneura crassicornis* (Meig.)

sektor c) der Vorderast der Cubitalis  $cu_1$  verschwinde und d) statt der Axillarader  $ax$  ausgebildet. Diese Annahmen enthalten nichts Ungewöhnliches und finden sich einzeln genommen bald bei dieser bald bei jener Mycetophilide verwirklicht. Wir erhalten dann einen Flügel, auf dem die Hinteradern  $m_1 + 2$ ,  $m_3$ ,  $cu_2$  und  $ax$  besser über die Flügelmembran verteilt sind (man vergleiche Fig. 3 mit Fig. 2), was aus flugmechanischen

Gründen sicher vorteilhaft sein wird. Und dieser in Fig. 3 dargestellte Flügel ist eben derjenige einer rezenten Phoride, *Diploneura crassicornis* (Meig.)! Damit scheint mir der Beweis erbracht, dass der Phoridenflügel eine in der Verkürzung und Verstärkung des ersten, Vereinfachung und Abschwächung des zweiten Aderstammes bestehende Modifikation desselben Nemocerenflügels ist, dessen Schema auch dem Mycetophilidenflügel zugrunde liegt.



Natürlich habe ich nicht unterlassen meine in Fig. 3 dargestellte neue Flügelinterpretation mit den bisher in der Literatur niedergelegten anderweitigen Versuchen der Deutung des Phoridengeäders zu vergleichen. Dabei kamen folgende Auffassungen und Flügelskizzen in Betracht: Schiner 1862 F. A. Dipt. I tab. 2; Adolph 1885 Nov. Act. Leop. Car. Ak. 47 p. 271—308, tab. 26 fig. 5; Girschner bei Becker, Die Phoriden 1901 p. 9; Enderlein 1912 a p. 16, 41 fig. 1, 2, 1912; b 48, 50, 52 fig. 1—3; J. H. und A. B. Comstock 1917, fig. 581 wing of *Phora* (anscheinend *Megaselia scalaris* Loew); Handlirsch<sup>1)</sup> in Schröders Handbuch d. Entom. p. 1000 f. 906; Enderlein 1924 p. 272 (gegen End. 1912 veränderte Auffassung).

Alle diese Deutungen weichen in Einzelheiten von einander ab, und keine trifft meiner Ansicht nach vollständig das Richtige. Adolphs Betrachtungsweise ist ganz und gar abwegig. Was die übrigen Autoren betrifft, so sei ihnen gegenüber zur Stütze meiner Auffassung noch dies hervorgehoben:

Schon Schiner ist wie ich der Ansicht gewesen, dass bei den Phoriden die zweite Längsader ( $r_{2+3}$ ) vollständig fehle und der Vorderast der Gabel nur den oberen Arm der 3. Längsader darstelle (vgl. F. A. Diptera Vol. 1 Taf. 2 Fig. 4). Die von Girschner bei Becker 1901 aufgebrachte und seither ziemlich allgemein, auch von J. H. und A. B. Comstock adoptierte Ansicht, welche den Vorderast der Gabel für die 2. Längsader hält, ist dagegen äusserst unwahrscheinlich. Für den Phoridenflügel ist doch offenbar das Entspringen der Haupt-Längsader nahe der Flügelwurzel charakteristisch; warum sollte nun gerade die Hauptstelle des Radialsektors ganz distal gelegen sein? Ein solches Verhalten ist für  $r_{2+3}$  gar nicht zu erwarten, dagegen für  $r_4$  etwas Gewöhnliches. Auch die Leichtigkeit, mit der bei den Phoriden der vordere Gabelast von Gattung zu Gattung und manchmal sogar innerhalb der Gattungen atrophiert, spricht nicht gerade dafür, dass er zwei verwachsene Adern vertritt. — Dass die beiden ersten sog. blassen Längsader als Mediagabeläste aufgefasst werden müssen, dafür gibt es auch ausserhalb der Gattung *Diploneura* Anhaltspunkte. Bei *Platyphora picea* z. B. kann man die beiden nach vorne zu als farblose Konvexfalten deutlich verfolgen und ihre Vereinigung zu einer gestielten Gabel beobachten. Auch die bei so vielen Phoriden auftretende zirkumflexartige Krümmung am Anfang von  $m_{1+2}$  weist darauf hin, dass es sich nicht um ein Entspringen aus dem Radialsektor, sondern um ein Anlehnen an ihn handelt. Ein direktes „Entspringen“ der 4. und 5. Phoridenlängsader aus der 3. zeigt sich nirgends. Warum also noch

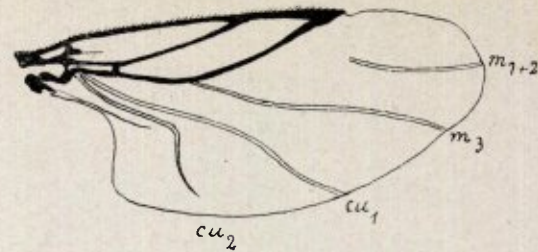


Fig. 4. Flügel von *Aspistes berolinensis* Meig.

zögern, in ihnen die beiden Aeste der Mediagabel zu erblicken? Obendrein haben wir einen ganz analogen Fall in der Bibionidengattung *Aspistes* (Fig. 4). Hier wissen wir ganz sicher, dass die beiden ersten auf den Radialsektor folgenden Adern die beiden Aeste der Media darstellen. Da sie nun ganz denselben Verlauf zeigen, der für die Mehrzahl der Phoriden typisch ist, so führen sie uns die Möglichkeit der bei der Media des Phoridenflügels vermuteten Umbildung unmittelbar vor Augen.

Einen wahren Prüfstein für die richtige Ableitung des Phoridenflügels scheinen mir die an seiner Basis zusammengedrängten Adern und Aderstümpfe ( $u \vee x \vee z$  in Fig. 3) zu bilden, und gerade diese lassen sich durch die Vergleichung mit dem Ceroplatinenflügel vollständig aufklären. Was der kleine Vorsprung bei  $z$  und der (bei andern Phoriden bald mehr bald weniger entwickelte, meist ganz fehlende) gegenüberliegende bei  $v$  bedeutet, lehrt ein einziger Blick auf Fig. 2 und Fig. 1 ohne Weiteres:  $z$  ist der letzte Rest von  $zy$ , also der Basis von  $cu_1$ , der gegenüberliegende Stumpf ist der Ueberrest der Mediocubitalquerader (Fig. 1  $v \vee y$ ). Die Aderstrecke  $uv$ , die sich beim Phoridenflügel zwar sogleich als Basalabschnitt des Radialsektors zu erkennen gibt, aber eine nicht ohne weiteres verständliche Richtung und Beschaffenheit aufweist, hat dann auch gar nichts Rätselhaftes mehr an sich. Sehr interessant ist es übrigens, dass diese Basalstrecke des Radialramus nicht nur bei Mycetophiliden und Sciariden, sondern auch bei Phoriden gelegentlich queraderähnlich entwickelt sein kann, indem sie auf  $r_1$  senkrecht steht und mit dem Rest von  $rs$  einen rechten Winkel bildet (*Epichonocephalus* n. g.). Ferner: Ganz in Uebereinstimmung mit dem, was man bei Mycetophiliden und den nahe verwandten Bibioniden und Scatopsiden sieht, besitzt auch der Phoridenflügel eine Konkavfalte, welche die Mediocubitalader „durchschneidet“, zwischen  $m_3$  und  $cu$  verläuft und sich distal gabelt. Besonders deutlich sieht man sie bei *Gymnophora*-Arten (vgl. die Abb. des Flügels von *G. verrucata* n. sp.), aber bei einiger Aufmerksamkeit ist sie überall zu finden, am undeutlichsten vielleicht bei *Diploneura*-Arten. — Durch die Homologisierung der sog. 6. Längsader des Phoridenflügels mit dem Hinterast der Cubitalis wird auch m.E. ihre in manchen Gattungen sehr eigentümliche S-förmige oder „sigmaförmige“ Krümmung verständlich (*Metopina*,

<sup>1)</sup> Handlirsch bezeichnet seine Fig. 906 als Original, es ist aber dieselbe Darstellung eines Flügels von *M. scalaris* wie bei Comstock 1917, nur mit anderer Bezeichnung der Adern.



Dahlphora). Man trifft dieselbe Krümmung sehr oft bei Nemoceren, z. B. bei Bibioniden, Scatopsiden, auch bei Simulium, seltener bei Mycetophiliden — Endlich sei noch darauf hingewiesen, wie sehr die Konfiguration des Phoridenflügels an der Basis des Hinterrandes dem der Mycetophiliden gleicht.

Für Phoridenbeschreibungen bleibt übrigens aus praktischen Gründen auch in Zukunft die alte Terminologie der von 1 bis 7 nummerierten Längsadern empfehlenswert, die vollständig eindeutig und allgemein gebräuchlich ist.

Abgesehen vom Flügelgeäder bemerkt man an den Phoriden noch andere archaische Merkmale, die an die Nemoceren, besonders an Mycetophilidae, Sciaridae, Bibionidae erinnern. Hierher rechne ich u. a. die von Osten-Sacken so sehr betonte Uebereinstimmung in Bewegung und Haltung beim Fliegen und Laufen und ihre anatomische Grundlage (1902 p. 205), sowie Eigentümlichkeiten der Augen-, Fühler- und Tasterbildung. Den primitiven Bau der Hauptaugen hat bereits Wesché (1908 p. 286) hervorgehoben. Bei den Bibioniden stehen die Fühler wie bei den Phoriden in der Nähe des Mundrandes. Am 1. Tasterglied der Sciariden befindet sich sehr häufig ein grosses, zusammengesetztes Sinnesorgan, das ich bei *Pnyxia subterranea* beschrieben und abgebildet habe (Tijdschr. v. Entomol. Vol. 56 (1913) p. 212). Ein analoges Organ kehrt an dem eingliedrigen Maxillarpalpus der Phoriden bei vielen Gattungen wieder, z. B. bei *Paraspiniphora*, *Plethysmochaeta*, *Nossibeia*, *Euryphora* u. a.). Das männliche Hypopygium der Phoriden soll nach Wesché primitiver sein als das der Mycetophiliden (1908 p. 290). Es fehlt noch immer an einer vergleichenden Untersuchung desselben; ich bin jedoch überzeugt, dass, wenn einmal eine solche vorgenommen und dabei an das Mycetophiliden-Hypopyg angeknüpft wird, sich interessante Zusammenhänge werden aufdecken lassen. Für den weiblichen Hinterleib der Phoriden ist die reiche Entwicklung abdominaler Hautdrüsen und ausstülpbarer Anhänge charakteristisch. Wo kennt man solche sonst noch in der Ordnung der Dipteren? Wiederum bei einer Familie der Nemoceren!

Kämme von quergestellten Haaren am Ende der Schienen zeigen ausser den Phoriden auch einige Gattungen von Mycetophiliden und Sciariden. Diese Familien sind auch die einzigen, bei denen behaarte Schienensporen wie bei den Phoriden vorkommen.

Mit dieser Aufzählung scheinen mir die alttümlichen Merkmale der Phoriden ziemlich erschöpft. Was man sonst noch anführen könnte z. B. die Tendenz zur Reduktion der Flügel, die wohl nirgends so auffällig hervortritt wie bei den Phoriden einerseits und den Sciariden andererseits, ferner die Neigung zur Bildung äusserst zahlreicher, schwer unterscheidbarer Arten, sind zwar interessante Parallelen, aber keine sichern Kriterien.

## 6. Phoriden und Lonchopteriden.

Die Ansicht, dass die Phoriden den Lonchopteriden näher stehen als irgend einer andern Dipterenfamilie, ist gegenwärtig unter den Dipterologen wohl die verbreitetste. Zu dieser Ansicht ist man aber nicht so sehr durch die Beobachtung einer grösseren Reihe von Ähnlichkeitsmomenten geführt worden als vielmehr durch den Umstand, dass beide Familien dem Grenzgebiete zwischen Orthorrhaphen und Cyclorrhaphen angehören. Rechnet man beide zu den aschizen Cyclorrhaphen, so zeigt sich alsbald, dass sie einander jedenfalls ähnlicher sind als den ebendahin gehörigen Syrphiden und Pipunculiden, und das Gleiche ergibt sich, wenn man beide ans Ende der Orthorrhaphen stellt. Die Frage, ob sie, abgesehen von dieser mehr äusserlichen Zusammengehörigkeit, in ihrer Organisation noch innigere Beziehungen zu einander zeigen, ist noch nicht genügend untersucht worden. In dieser Hinsicht hebe ich Folgendes hervor:

Im Flügelgeäder scheint mir keinerlei verwandtschaftlicher Zusammenhang zu bestehen. Meine Bemühungen, einen solchen herauszufinden, waren vergebens. Allerdings fehlen dem Lonchoptera-Flügel, oberflächlich gesehen, wie dem der Phoriden die Queradern. Eine gewisse Uebereinstimmung liegt auch in der Beborstung der Längsadern, was von de Meijere (1906 p. 56) besonders hervorgehoben wird. Bei Lonchoptera ist diese Beborstung sehr auffallend, bei Phoriden kommt sie seltener vor und ist dann meist auf die 3. Längsader beschränkt; höchst selten beobachtet man sie auch auf deren vorderem Gabelast und nur in einer Gattung (*Nossibeia*) auch auf der 1. Längsader. Es mag ein archaisches Merkmal sein, das in beiden Familien bewahrt blieb, aber das Wesentliche des Flügelgeäders wird davon nicht berührt. Dieses scheint mir in beiden Familien fundamental verschieden zu sein. Während man, wie de Meijere (l. c. p. 54) gezeigt hat, den Lonchopterenflügel verhältnismässig leicht auf den Empididenflügel zurückführen kann, ist dies beim Phoridenflügel nicht möglich.

Sehr bemerkenswert ist dagegen ein gewisse Uebereinstimmung im Kopfbau und in der Ausbildung des Borstenkleides. Doch bevor ich diese bespreche, sei zuerst noch ein auffallendes inneranatomisches Merkmal hervorgehoben, das sich bei beiden Familien genau in derselben Weise vorfindet. Die Schilderung nämlich, die de Meijere (1900 p. 96) von den Malpighischen Gefässen der Lonchopteralarve gibt, passt sehr gut auf die Mehrzahl der von mir anatomisch untersuchten Phoriden (Imagines). Auch bei diesen ist der gewöhnliche Fall der, dass 4 Malpighische Gefässe vorhanden sind, ein vorderes und ein hinteres Paar. Letztere sind auch bei den Phoriden stets in ihrer ganzen Länge gleich gebildet ohne



terminale Erweiterung des Lumens; sie führen auch niemals weisse Konkretionen. Ganz wie bei *Lonchoptera lutea* vereinigen sich die beiden hinteren Tuben proximal zu einem bald längern, bald kürzeren gemeinsamen Abschnitt, der an derselben Stelle wie die beiden vorderen Gefässe in den Anfang des Enddarms mündet. Die vorderen Gefässe münden immer getrennt voneinander, verlaufen im Abdomen nach vorn und endigen je mit einer starken, eiförmigen Anschwellung, die ganz von steinharten, bei auffallendem Licht hellweiss erscheinenden Konkrementen angefüllt ist.<sup>1)</sup> In alledem verhält sich die *Lonchoptera*-Larve geradeso, und wahrscheinlich auch die Imago. Bei Phoriden wenigstens habe ich gefunden, dass Larven und Imagines im Bau der vasa Malpighii übereinstimmen.

Ich komme nun zu den Aehnlichkeiten in der Beschaffenheit des Kopfes und der Beborstung. Die Form des Kopfes ist in beiden Familien etwas verschieden. Bei den Phoriden ist der Kopf im allgemeinen halbkugelig; das Ocellendreieck liegt weit nach hinten unmittelbar vor dem m. o. w. scharf ausgebildeten Scheitelrande. Bei den *Lonchopteriden* dagegen ist der Kopf rundlich, das Ocellendreieck liegt weiter nach vorn und ist vom weniger deutlich markierten Scheitelrande noch merklich entfernt. Unleugbar ist der *Platypeziden*kopf, was diese Verhältnisse betrifft, dem Phoridenkopf bedeutend ähnlicher, und man kann wohl verstehen, dass *Becher* aus diesem Grunde die Phoriden mit den *Platypeziden* in Zusammenhang brachte. Hierauf will ich jedoch jetzt nicht weiter eingehen. Allen drei Familien gemeinsam ist jedenfalls die derbe, stark und einheitlich chitinisierte, mit Borsten nicht nur am Augenrande, sondern bis zur Mitte hin versehene Stirn. Betrachten wir die Stirn- und Scheitelborsten bei den Phoriden und *Lonchopteriden* etwas näher. Wer den Versuch macht, diese Borsten in beiden Familien miteinander zu vergleichen, wird bald erkennen, dass die Homologisierung im einzelnen sehr wohl möglich ist.

Bei *Lonchoptera* unterscheidet *de Meijere* Frontorbital-, Ocellar-, Vertikal- und Postvertikalborsten. Die meisten dieser Borsten finden sich bei den Phoriden in ähnlicher Ausbildung wieder.

Postvertikale, um mit diesen zu beginnen, habe ich allerdings bis jetzt bei Phoriden nicht gefunden. Sie kommen jedoch bei den nahe verwandten *Termitoxenien* vor und sind bei den Phoriden wohl nur deshalb weggefallen, weil sich bei ihnen der Hinterkopf dem Thorax m. o. w. enge anschliesst, was bei *Termitoxenia* nicht der Fall ist. Was *Lund-*

*beck* bei Phoriden als Postvertikalborsten bezeichnet, ist etwas ganz anders, nämlich die oberste Postocularcilie. Dieser gab ich in meinen bisherigen Phoridenbeschreibungen den Namen Occipitalborste.

Vertikalborsten. Bei *Lonchoptera* setzt sich die Reihe der Postocularcilien nach oben bis weit über den Augenrand hinaus fort, wobei sie schnell an Länge zunehmen. Die untersten sind stets von gelbweisser Färbung, die oberen bei vielen Arten schwarz. Die zwei obersten heissen bei *de Meijere* Vertikalborsten. Topographisch betrachtet trifft diese Bezeichnung zu, da der Scheitelrand des *Lonchoptera*-kopfes unmittelbar hinter diesen Borsten vorbeigeht, vergleichend-morphologisch scheint sie mir aber nicht richtig. Denn diese Vertikalborsten sind offenbar nicht denen homolog, für die *Osten-Sacken*, von den *Akalyptraten* ausgehend, den Namen Vertikalborsten eingeführt hat. Sie müssen richtig „oberste Postocularcilien“ heissen. — Bei Phoriden sind die Postocularcilien meist schwarz, aber bei einer Gattung (*Melaloncha* *Brues*) von der untersten bis zur obersten alle weissgelb, also von derselben Färbung wie die meisten Postocularcilien der *Lonchopteren*. Ferner ist bei Phoriden die oberste Postocularcilie (gewöhnlich nur diese) durch besondere Länge ausgezeichnet, steht aber hinter dem Scheitelrande, weil, wie oben erwähnt, der Scheitel der Phoriden weiter vorne liegt als bei *Lonchoptera*. Est ist die „Postvertikalborste“ *Lundbecks*. Wir haben also auch inbezug auf die sog. „Vertikalborsten“ die gewünschte Uebereinstimmung.

Ocellarborsten. In beiden Familien stehen auf dem Ocellendreieck zwei aufwärts und rückwärts gebogene Borsten, bei den *Lonchopteriden* vor, bei den Phoriden zwischen oder unmittelbar hinter den hinteren Ocellen. Man darf sie wohl auch bei den Phoriden als Ocellarborsten bezeichnen, obwohl *Osten-Sacken* (*An essay of comparative Chaetotaxy, or the arrangement of characteristic bristles of Diptera*, in: Mitt. Münch. Entomol. Ver. 1881 p. 128) sagt: „Ocellar pair of bristles, on the ocellar triangle, they are always diverging and pointed forward“.

Frontorbitalborsten. Nach *de Meijere* besteht die ganze sog. Stirn der *Lonchopteriden*, Phoriden und *Platypeziden* aus den Periorbiten und dem hinten zwischen denselben eingeschlossenen Scheiteldreieck (1906 p. 52, 1916 p. 33, 34, 43). In der Tat lässt sich bei allen drei Familien gelegentlich eine feine Mittellinie beobachten, in welcher die beiden Periorbiten, deren Breite sehr variiert, zusammenstossen. Ich ziehe daraus den Schluss, dass auch bei den Phoriden alle sog. Stirnborsten (mit Ausnahme der gewöhnlich in diese Bezeichnung einbezogenen Ocellarborsten) als Frontorbitalborsten zu betrachten sind.

(Wordt vervolgd).

<sup>1)</sup> Betreffs der chemischen Zusammensetzung liess sich feststellen, dass in den Konkretionen wahrscheinlich ein Karbonat vorhanden ist, da sie mit HCl aufbrausen; Calciumkarbonat scheint es jedoch nicht zu sein, denn ich erhielt mit H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> keine Gipskristalle.