

**Abwandlungen im Bau
des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II:
Thinophilus flavipalpis (Zetterstedt)**

von

HANS ULRICH

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

In zwei vorausgegangenen Arbeiten (Ulrich 1974, 1978) wurden Skelett und Muskulatur des männlichen Genitalapparats von sechs Dolichopodiden-Arten beschrieben, die nach meinen gegenwärtigen Vorstellungen (Ulrich 1981) provisorisch fünf Unterfamilien, den Sciapodinae, Neurigoninae, Medeterinae, Rhapsiinae und Dolichopodinae, zugeordnet werden können. Der vorliegende dritte Beitrag behandelt in gleicher Weise *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt), der allgemein den Hydrophorinae zugerechnet wird. Ziel der Arbeit ist es, die Unterschiede dieser Art zum 1974 erläuterten Grundplan der Familie herauszustellen. Es genügt deshalb auch hier, die Apomorphien zu besprechen und für die Kenntnis derjenigen Merkmale, die mit dem Grundplan übereinstimmen, auf die Abbildungen und das früher Gesagte zu verweisen.

Das Material zu dieser Untersuchung verdanke ich Herrn Dr. R.-G. Sommer (Kiel). Die angewandten Methoden, Sektion der in Alkohol konservierten Objekte und Untersuchung von Mazerationspräparaten, sind die gleichen wie in den früheren Arbeiten (s. Ulrich 1971, 1974).

In der Benennung der Teile sollen die von mir bisher (1974, 1978) angewandten Termini und Abkürzungen beibehalten werden, um den Vergleich mit den vorausgegangenen Beschreibungen und Abbildungen zu erleichtern.

Die Frage nach der Homologie der „Telomeren“ („Gonostyli“ bei Ulrich 1972) muß noch offen gelassen werden. Sind sie den Distalgliedern der Haltezangen niederer Brachyceren homolog, was ich bisher annahm, so sind sie, wie diese, nach neueren Vorstellungen wieder eher als Gonostyli aufzufassen (McAlpine 1981, dort weitere Literaturhinweise), was aber nach den Befunden Dahls (1980) an Nematoceren (Derivate der Sternalregion der Larve) ebenfalls zweifelhaft erscheint (Dahl, mündlich 1982). Hat dagegen Hennig (1976) mit seiner Deutung der homologen Teile bei Empididen und Cyclorrhaphen recht, so handelt es sich um Anhänge des 9. Tergits, die als Surstyli zu bezeichnen wären.

Von der Homologie der „Telomeren“ hängt die Beantwortung der Frage ab, welche der bisher beobachteten Gelenkverbindungen mit der Genitalkapsel dem Grundplan der Familie am nächsten kommt. Wenn sie den Distalgliedern der Klammerorgane der niederen Brachyceren homolog sind, kann man annehmen, daß die Ausbildung eines

dikondylen Gelenks (wie bei *Rhaphium* und *Neurigona*) plesiomorph ist; sind sie aber Surstyli, so ist es wahrscheinlicher, daß eine durchgehend sklerotisierte Verbindung (wie bei *Argyra*) dem primitiveren Zustand entspricht. In diesem Punkt sind meine Angaben (1974) über den Grundplan des Dolichopodiden-Hypopygiums vielleicht zu korrigieren.

Für die Abbildungen wurde die gleiche Darstellungsweise gewählt wie bisher (s. Ulrich 1974). Folgende Abkürzungen werden benutzt:

Aedi	distaler Abschnitt des Aedeagus
Aepr	proximaler Abschnitt des Aedeagus
AeV	rückwärtige Verlängerung des Aedeagus
An	Anus
C	Cercus
EjAp	Ejakulationsapodem
EPh	Endophallus
For	Foramen der Genitalkapsel
GEj	Gelenkstelle des Ejakulationsapodems
GP	Gonoporus
HBr	Hypandriumbrücke
Kap	Genitalkapsel
Ke	Seitenwand der äußeren Genitalkammer
Ki	Wand der inneren Genitalkammer
LEPh	ventrale Leiste des Endophallus
R	Rectum
Ski	Sklerit im Dach der inneren Genitalkammer
TM	„Telomer“ (Gonostylus oder Surstylus?)
V	Vesica
1—9	Muskeln

Skelett

Außenansicht lateral: Abb. 1

Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 2—4

Die Unterscheidung zwischen Skleriten und Membranen stößt beim Hypopygium von *Thinophilus flavipalpis* manchmal auf Schwierigkeiten und ist dementsprechend unsicher, besonders im Bereich des Aedeagus und der Cerci, da es einerseits sklerotisierte Flächen gibt, die blaß, aber glänzend und mehr oder weniger steif sind, und da andererseits offenkundige Membranen dunkel pigmentiert sein können. Bei der allgemein geringen Wandstärke sind überdies auch die eindeutig sklerotisierten Flächen oft recht biegsam.

Das Hypopygium als Ganzes und der Aedeagus sind leicht nach rechts gekrümmt (Ventralansicht bei Negrobov 1978, Tafel CLXVIII, Fig. 1364). In den Abbildungen 2 und 3 folgt die Schnittebene der Krümmung. Die Genitalkapsel ist rechts höher als links, ihre Ventralfläche steht daher leicht schräg.

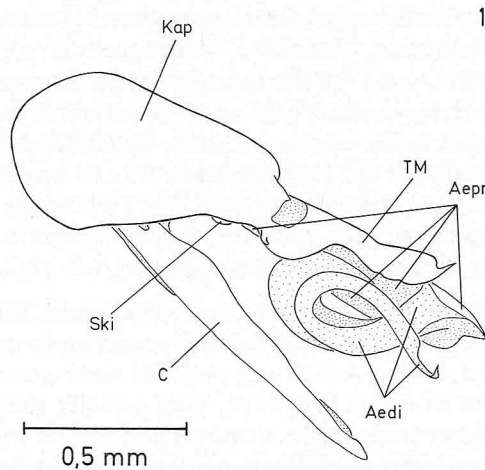


Abb. 1: *Thinophilus flavipalpis*, Hypopygium in lateraler Außenansicht, von rechts. Stellung des Aedeagus wie in Abb. 3. Die locker punktierten Flächen im distalen Abschnitt des Aedeagus (Aedi) sind schwach sklerotisiert und blaß gefärbt.

Daraus ergeben sich die unterschiedlichen Umrisse der rechten (Abb. 1) und der linken Hälfte (Abb. 2-4). Das Foramen, wie im Grundplan größtenteils auf der linken Seite der Genitalkapsel gelegen, reicht anteroventral ein Stück über die Mediane hinaus (unterbrochene Linie in Abb. 2-4).

Ein Opisthyandrium ist nicht entwickelt. Im Zusammenhang damit fehlt auch jegliche Andeutung einer Hypandriumfalte. Beide Teile sind im Grundplan vorhanden und bei *Thinophilus* offenbar in unterschiedlichem Maße reduziert, denn andere Arten der Gattung haben, nach den Abbildungen Negrobovs (1978) zu urteilen, anscheinend ein kurzes, breites Opisthyandrium, das vermutlich mit der Genitalkapsel starr zusammenhängt.

Die „Telomeren“ (TM) sind auf dem größeren Teil ihres Umfangs durch eine breite Membran von der Genitalkapsel getrennt. Dorsal und dorsolateral hängen sie mit dieser über eine durchgehend sklerotisierte Fläche zusammen, die trotz ihrer Wölbung bei Adduktion elastisch verbogen werden kann.

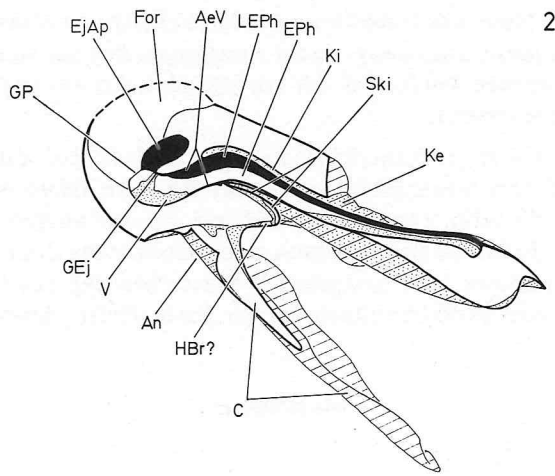
Die Membran in der Seitenwand der äußeren Genitalkammer (Ke) setzt sich distad in Form eines schmalen Streifens auf die Medialfläche des Telomers fort. Über die Ventralseite steht sie mit der Membran an der Basis der Telomer-Außenseite in Verbindung. Proximad geht sie ohne Stufe und ohne Zwischenschaltung eines Sklerits in die membranöse Wand der inneren Genitalkammer (Ki) über.

Ein Hypandriumarm ist demnach nicht vorhanden. Mehrere weitere Strukturen, die sonst vom Dolichopodiden-Hypopygium bekannt sind, fehlen ebenfalls: Hypandriumapodem, Zugplatte, Aedeagus-Stützrohr, Dorsalanhang und Proctigersternit. Dorsal von der Einstülpung der inneren Genitalkammer, etwa dort, wo die Hypandriumbrücke zu erwarten wäre, verbindet eine Skleritbrücke (HBr?) den linken und den rechten Caudalrand der Genitalkapsel. Ihre Homologisierung mit der Hypandriumbrücke ist unsicher, weil diese bei den bisher untersuchten Arten keine derartige Verbindung mit der Genitalkapsel eingeht, und weil die sonst der Hypandriumbrücke benachbarten Strukturen, die als Bezugspunkte dienen könnten, bei *Thinophilus* fehlen.

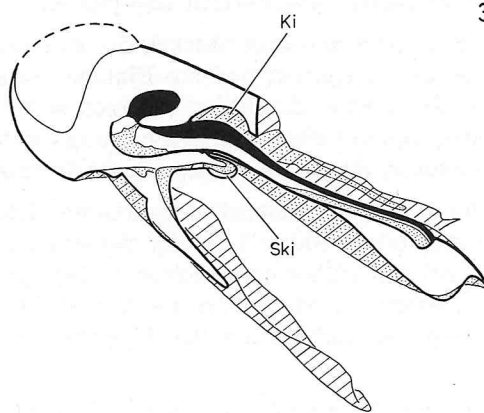
Im Dach der inneren Genitalkammer liegt ein schmaler Skleritstreifen (Ski), der die ganze Länge von der mutmaßlichen Hypandriumbrücke, mit der er gelenkig verbunden ist, bis zur Anheftungsstelle am Aedeagus durchzieht. In seiner dorsalen Hälfte ist er am breitesten, quer gewölbt (deshalb im Medianschnitt auch mit seiner Innenfläche sichtbar) und stärker pigmentiert. Dieser Skleritstreifen versteift das Genitalkammerdach und gibt ihm gleichzeitig die Elastizität, die seine Vorstülpung bei der Erektion des Aedeagus (Abb. 3) erlaubt.

Der Aedeagus gliedert sich in einen proximalen (Aepr) und einen distalen Abschnitt (Aedi, in Abb. 2 und 3 abgeschnitten). Der proximale Abschnitt ist annähernd symmetrisch, allerdings ist ein Sklerit, das die Ventralfläche und einen Teil der Lateralflächen einnimmt, links ausgedehnter als rechts. Dorsal ist dieser Abschnitt größtenteils konkav und membranös. Der distale Abschnitt biegt vom proximalen vor dessen Spitze rechts ab, ist spiralig gewunden und teils schwach sklerotisiert, blaß, teils membranös. Beide Abschnitte werden vom Endophallus (EPH) und einer Leiste (LEPh) durchzogen, die diesen mit der ventralen Außenwand verbindet und offenbar der Leiste homolog ist, die bei *Empis* an entsprechender Stelle beobachtet wurde (Ulrich 1972). Nach dem mikroskopischen Bild an der Anheftungsstelle der Genitalkammerwand scheint die rückwärtige Verlängerung des Aedeagus (AeV) nur aus dem Endophallus und seiner ventralen Leiste zu bestehen, ohne Beteiligung der Aedeagus-Außenwand; vermutlich gilt dies auch für den Grundplan. Das Fehlen eines Aedeagus-Stützrohres hat sicher Folgen für die Mechanik der Erektion. Der feststehende Teil der Samenspritze ist vor der Gelenkstelle (GEj) verbreitert und jederseits in einen lamellenförmigen Fortsatz ausgezogen (nicht

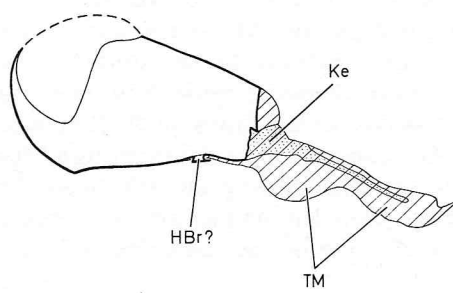
Abb. 2—4: *Thinophilus flavipalpis*, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett. Umriss des Foramen rechts (vor) der Schnittebene durch unterbrochene Linie angedeutet. — Abb. 2, 3: Schnittführung in der Medianebene, Endophallus an der Umbiegungsstelle (Übergang vom proximalen in den distalen Abschnitt) quer getroffen, Enddarm kurz abgeschnitten (vgl. Abb. 5, R). Aedeagus in Ruhelage (Abb. 2) und halb erigiert (Abb. 3). — Abb. 4: Proctiger, innere Genitalkammer mit Aedeagus und größter Teil der Membranen entfernt.



2



3



4

abgebildet); die Basis des Ejakulationspodems (EjAp) ist schmaler und trägt keine Seitenfortsätze. Dies hängt damit zusammen, daß der sonst an der Apodemebasis inserierende Muskel bei der vorliegenden Art am feststehenden Teil der Samenspritze ansetzt.

Die Cerci (C) sind größtenteils sklerotisiert und dunkel, aber dünnhäutig und wenig steif. Ihre Ventralfläche ist an den Rändern sklerotisiert, zur Mitte hin membranös (in Abb. 2 und 3 nicht sichtbar, da vom aufgewölbten Medialrand verdeckt). Proximal sind sie durch eine membranöse Zone vom Rand der Genitalkapsel getrennt. Die weitgehende Sklerotisierung der Cerci ohne ein besonders gegliedertes Skleritmuster an der Basis dürfte plesiomorph sein.

Muskulatur

Abb. 5—6

Zur Kennzeichnung der einzelnen Muskeln werden die gleichen Nummern verwendet wie für ihre Homologa bei den früher (1974, 1978) beschriebenen Arten. Muskel 1 ist unpaar, alle übrigen sind paarig.

1. Ein breit gefächerter unpaarer Muskel, der an der cranialen und dorsalen Genitalkapselwand entspringt und am Ejakulationsapodem inseriert. In seinem ventralen Teil wird er durch das Foramen in die rechte Körperhälfte abgedrängt. Dem entspricht eine leichte Abbiegung der rückwärtigen Verlängerung des Aedeagus in gleicher Richtung (Rechtskrümmung des Aedeagus).

2. Ursprung im distalen Bereich der Genitalkapsel, Insertion an der sklerotisierten Fläche des feststehenden Teils der Samenspritze einschließlich des Seitenfortsatzes. Bei den früher untersuchten Dolichopodiden (vielleicht außer *Rhaphium*) inseriert der Muskel am Basalteil des Ejakulationsapodems. Demgegenüber sind die Verhältnisse bei *Thinophilus* wahrscheinlich apomorph.

4 oder 8. Zieht von der dorsalen Cercusbasis dicht neben dem Enddarm medioventrad zum Sklerit der inneren Genitalkammer, wo er mit dem entsprechenden Muskel der anderen Körperhälfte zusammentrifft. Sein dorsaler Ansatz entspricht dem von Muskel 8, sein ventraler dem von Muskel 4 des Grundplans. Welchem der beiden Muskeln er auch homolog sein mag, auf jeden Fall muß einer seiner beiden Ansatzpunkte sich verlagert haben. In seiner Funktion vertritt er möglicherweise beide: Muskel 4, indem er bei der Rückführung des Aedeagus aus der Erektions- in die Ruhestellung das ausgestülpte Dach der inneren Genitalkammer zurückzieht, und Muskel 8, indem er den Proctiger abflacht. Die Rückbildung des Proctigersternits muß im Zusammenhang damit gesehen werden, daß an der entsprechenden Stelle kein Muskel mehr ansetzt; ob als Ursache oder als Folge, soll hier nicht diskutiert werden.

7. Ursprung an der Lateralfläche der Genitalkapsel, Insertion an der Membran im Bereich der medialen Basis des Telomers. Der rechte Muskel ist weniger breit gefächert und regelmäßiger geformt als der (abgebildete) linke, dessen Ursprungsfläche durch den Rand des Foramen eingebuchtet wird.

9. Entspringt an der lateralen Genitalkapselwand und inseriert an der dorsolateralen Cercusbasis. Der Ursprung des linken Muskels grenzt unmittelbar

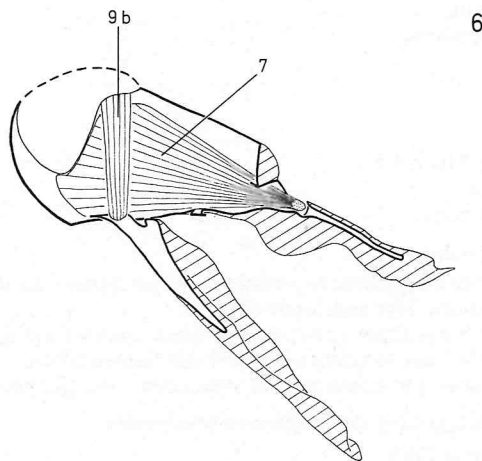
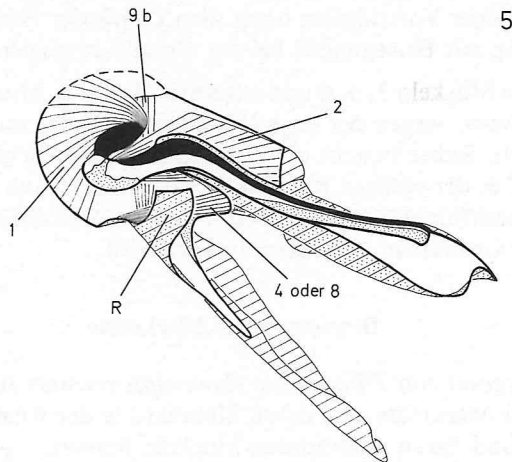


Abb. 5—6: *Thinophilus flavipalpis*, Muskulatur des Hypopygiums.

an das Foramen, der des kürzeren und breiter gefächerten rechten ist weit vom Foramen entfernt. Dieser Muskel kann auf Grund seiner Insertionsstelle mit Muskel 9 b anderer Arten gleichgesetzt werden. Muskel 9 a fehlt ebenso wie das Proctigersternit, an dem er sonst meistens ansetzt. Die Annahme liegt nahe, daß er wie dieses zurückgebildet wurde. Allerdings kann gegenwärtig noch nicht ausgeschlossen werden, daß die Vorfahren von *Thinophilus* niemals einen Muskel 9 a besaßen, dessen Insertion im ventrolateralen Bereich des Proctiger im Vergleich mit anderen Dipterenfamilien apomorph ist. Die Funktion von Muskel 9 dürfte bei den Dolichopodiden darin bestehen, den Proctiger zu bewegen und seiner Vorstülpung unter dem Druck der Hämolymphe oder im Zusammenhang mit Bewegungen bei der Copula entgegenzuwirken.

Es fehlen die Muskeln 3, 5, 6 und entweder 8 oder 4. Muskel 3 ist vielleicht, wie bei *Rhaphium*, wegen der engen Schlauchform der inneren Genitalkammer entbehrlich. Sicher besteht ein Zusammenhang zwischen dem Fehlen der Muskeln 5 und 6, der völligen Rückbildung der Sklerite, an denen sie sonst inserieren (Hyandriumarm und -apodem), und der Reduktion des Opisthyandrium, das im Grundplan von ihnen bewegt wird.

Bewertung der Merkmale

Das Hypopygium von *Thinophilus flavipalpis* zeichnet sich durch eine Reihe apomorpher Merkmale aus, deren Mehrzahl in der Rückbildung von Skelettelementen und daran ansetzenden Muskeln besteht.

Zurückgebildet sind:

- a) Opisthyandrium und Hyandriumfalte,
- b) Hyandriumarm,
- c) Hyandriumapodem,
- d) Zugplatte,
- e) Muskel 5,
- f) Muskel 6,
- g) Muskel 3,
- h) Muskel 4 oder Muskel 8,
- i) Proctigersternit,
- k) Aedeagus-Stützrohr.

Weitere Apomorphien:

- l) Ausbildung einer Skleritbrücke zwischen den lateralen Caudalrändern der Genitalkapsel (modifizierte Hyandriumbrücke?).
- m) Muskel 4 oder 8 hat einen seiner beiden Ansatzpunkte verlagert.
- n) Muskel 2 inseriert am feststehenden Teil der Samenspritze.
- o) Bau des Aedeagus mit asymmetrisch stehendem, spiralig gewundenem Distalteil.

Unsicher ist die Beurteilung der folgenden Merkmale:

- p) Ein Dorsalanhang fehlt.
- q) Die Verbindung des Telomers mit der Genitalkapsel ist teils membranös, teils durchgehend sklerotisiert.
- r) Muskel 9 a fehlt.

Ein funktioneller Zusammenhang besteht zwischen den Rückbildungsmerkmalen a—f, was aber nicht besagen soll, daß die Rückbildung eines der sechs Elemente notwendigerweise auch die Reduktion aller übrigen zur Folge haben müsse. Wie *Medetera* zeigt (Ulrich 1978), kann der Hypandriumarm in Verbindung mit einem Verlust der Beweglichkeit des Opisthypandrium zurückgebildet werden und trotzdem das Hypandriumapodem mit den ansetzenden Muskeln erhalten bleiben.

Die Rückbildung des Proctigersternits (Merkmal i) und Reduktion (h) oder Ansatzverlagerung (m) von Muskel 8 hängen sicher ebenfalls ursächlich zusammen.

Im Grundplan spielt das Gelenk zwischen Hypandriumbrücke und Proctigersternit eine Rolle bei der Protrusion des Aedeagus, der durch das Stützrohr mit der Hypandriumbrücke verbunden ist. Es ist daher denkbar, daß auch die Reduktion oder Umbildung der betroffenen Strukturen (Merkmale i, k und l) in einem funktionellen Zusammenhang steht.

Das Fehlen eines Aedeagus-Stützrohrs hat zur Folge, daß bei der Protrusion des Aedeagus nur die innere Genitalkammer vorgestülpt wird, darüber hinaus aber keine weiteren Teile bewegt werden.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß das Hypopygium von *Thinophilus flavipalpis* in struktureller wie auch in funktioneller Hinsicht gegenüber dem Grundplan stark vereinfacht ist.

Es bleibt zu ermitteln, ob ein Teil der für *Thinophilus* festgestellten Apomorphien auch bei anderen, mehr oder weniger nah verwandten Gattungen vorkommt, die vor allem unter den Hydrophorinae zu suchen sind. Eine erste Durchsicht von Mazerationspräparaten von *Hydrophorus*, *Liancalus* und *Machaerium* ergab keine auffälligen Übereinstimmungen mit *Thinophilus*. Da aber manche der hier behandelten Merkmale an Mazerationspräparaten nicht sichtbar sind, sollen detaillierte Untersuchungen an denjenigen Gattungen der Hydrophorinae folgen, von denen mir ausreichendes Material zur Verfügung steht.

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums von *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt) (Diptera, Dolichopodidae) werden beschrieben und die Abweichungen vom Grundplan der Familie herausgestellt. Das Hypopygium dieser Art weist zahlreiche Apomorphien auf, unter denen die meisten Reduktionsmerkmale sind. Die Folge ist eine auffallende Vereinfachung in Bau und Funktion.

Summary

Modifications in the structure of the dolichopodid hypopygium (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt)

Skeleton and musculature of the hypopygium are described in *Thinophilus flavipalpis* and compared to the family's groundplan. There are numerous apomorphic characters most of which affect reduction of parts. Thereby the hypopygium has been strikingly simplified both in structural and functional respects.

Literatur

- Dahl, C. (1980): Comparison of postembryonic organization of the genital segments in Trichoceridae, Tipulidae, and Anisopodidae (Diptera, Nematocera). — Zool. Scr. 9: 165—185.
- Hennig, W. (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., (Ser. A Biol.), Nr. 283: 1—63.
- McAlpine, J. F. (1981): Morphology and terminology — adults. — In: McAlpine, J.F., B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth & D.M. Wood: Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, 9—63. Canadian Government Publishing Centre, Hull, Quebec.
- Negrobov, O.P. (1977—1979): Unterfamilie Hydrophorinae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band IV 5, 29. Dolichopodidae, (Lfg. 316, 319, 321), 354—461, Taf. CXX—CLXXX. Schweizerbart, Stuttgart.
- Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 15: 1—44, 13 Tafeln.
- (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 16: 1—27.
- (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 5: 60 S.
- (1978): Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — I: *Medetera truncorum* Meigen. — Bonn. zool. Beitr. 28: 412—420.
- (1981): Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden (Diptera). — Bonn. zool. Beitr. 31: 385—402.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.