

LARVALMORPHOLOGIE UND PHYLOGENIE DER AGROMYZIDAE (DIPTERA)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld

vorgelegt von

MARTIN DEMPEWOLF
Amsterdam

Bielefeld, 2001

INHALT

Zusammenfassung	1
Abstract	2
Danksagungen	3
1. Einleitung	4
1.1. Zur Monophylie der Agromyziden	4
1.2. Die nächsten Verwandten	5
1.3. Bisherige Klassifikationen der Agromyziden	6
1.4. Bionomie	7
1.5. Frühere Beiträge zur Erforschung der Agromyzidenlarven und Minen	9
2. Material	10
3. Methoden	10
4. Morphologie der Agromyzidenlarven	12
Übersicht über die äußere Gestalt	12
4.1. Das Cephalopharyngealskelett	12
Exkurs: Aufbau und Funktion des Cephalopharyngealskeletts bei saprophagen Cyclorrhapha	13
Mandibeln und benachbarte Teile	15
Das Mittelstück	18
Die Dorsalflügelbrücke	19
Das Basalstück	19
4.2. Die Körperoberfläche	20
Der von außen sichtbare Bereich der Mandibeln	20
Die Mundlappen	22
Die Bestandteile des Kopfsegments	23
Die äußeren Sinnesorgane des Kopfsegments	25
Die Stigmen	28
Das letzte Segment und die Position der Hinterstigmen	31
4.3. Die Larven des ersten Stadiums	33
4.4. Puparien	35
4.5. Prothorakalhörner	36
4.6. Vergleich der larvalen Fraßbewegungen bei saprophagen Cyclorrhapha und Agromyzidae	37
4.7. Funktionsmorphologische Interpretation einiger Larvalmerkmale	38
Räumliche Aspekte	38
Form und Anordnung von Mundhaken im Zusammenhang mit der Lebensweise der Larven	39
Unterstützung der Fraßbewegung durch die Lokomotionsgürtel	41
5. Einzelbeschreibungen von Arten und Taxa	42
5.1. Untersuchte Agromyzidentaxa	42
5.2. Weitere Agromyzidengattungen	210
5.3. Außengruppen	212
6. Phylogenie	218
6.1. Rekonstruktionsmethoden	219
6.2. Zur Auswahl der Außengruppen	219
6.3. Terminale Taxa der Innengruppe	220
6.4. Merkmale	221

6.5. Ergebnisse	231
6.6. Diskussion	233
Die basalen Gruppen der Agromyzidae	234
Agromyzinae	235
Phytomyzinae	236
<i>Phytomyza</i> -Gruppe	237
<i>Selachops</i> -Gruppe	239
Evolution der Wirtsnutzung durch Agromyzidenlarven	242
Der Verpuppungsmodus bei Agromyziden	247
Ausblick	248
Literatur	249

BESCHRIEBENE LARVEN

Agromyzinae	42
<i>Agromyza</i>	42
Generelle Beschreibung von <i>Agromyza</i> -Larven.....	42
<i>Agromyza</i> -Blattminierer an <i>Urtica</i>	45
<i>Agromyza anthracina</i>	45
<i>Agromyza pseudoreptans</i>	48
<i>Agromyza reptans</i>	49
<i>Agromyza abiens</i>	51
<i>Agromyza albipennis</i>	52
<i>Agromyza frontella</i>	55
<i>Agromyza johanna</i> e	57
<i>Agromyza filipendulae</i>	59
<i>Agromyza deserta</i>	61
<i>Japanagromyza</i>	63
<i>Japanagromyza etiennei</i>	65
<i>Japanagromyza parvula</i>	68
<i>Japanagromyza perpetua</i>	68
<i>Japanagromyza salicifolii</i>	70
<i>Ophiomyia</i> -Gruppe.....	71
<i>Ophiomyia</i> , <i>Hexomyza</i>	72
<i>Ophiomyia alliariae</i>	74
<i>Ophiomyia galii</i>	77
<i>Ophiomyia pinguis</i>	77
<i>Ophiomyia ?vitiosa</i>	78
<i>Hexomyza simplex</i>	79
<i>Hexomyza</i> -Gallbildner	80
<i>Tropicomyia</i>	82
<i>Tropicomyia theae</i>	82
<i>Melanagromyza</i>	84
<i>Melanagromyza lappae</i>	86
<i>Melanagromyza aloes</i>	89
<i>Melanagromyza angeliciphaga</i>	91
<i>Melanagromyza sativae</i>	91
Phytomyzinae	91

<i>Nemorimyza posticata</i>	93
<i>Phytobia</i>	95
<i>Phytobia cambii</i>	95
<i>Phytobia cerasiferae</i>	99
<i>Amauromyza</i>	100
<i>Amauromyza</i> (<i>Amauromyza</i>) ? <i>lamii</i>	101
<i>Amauromyza</i> (<i>Cephalomyza</i>) <i>luteiceps</i>	102
<i>Amauromyza</i> (<i>Cephalomyza</i>) <i>verbasci</i>	104
<i>Cerodontha</i>	105
<i>Cerodontha</i> (<i>Dizygomyza</i>) <i>ireos</i>	110
<i>Cerodontha</i> (<i>Butomomyza</i>) <i>scirpi</i>	111
<i>Cerodontha</i> (<i>Butomomyza</i>) <i>angulata</i>	113
<i>Cerodontha</i> (<i>Icteromyza</i>) spec. nov.	115
<i>Cerodontha</i> (<i>Poemyza</i>) <i>incisa</i>	117
<i>Cerodontha</i> (<i>Poemyza</i>) spec.....	117
<i>Cerodontha</i> (<i>Phytagromyza</i>) <i>flavocingulata</i>	119
<i>Cerodontha</i> (<i>Cerodontha</i>) <i>denticornis</i>	120
<i>Cerodontha</i> (<i>Cerodontha</i>) <i>hennigi</i>	122
<i>Cerodontha</i> (<i>Xenophytomyza</i>) <i>venturii</i>	123
<i>Calycomyza</i>	125
<i>Calycomyza dominicensis</i>	125
<i>Calycomyza lantanae</i>	128
<i>Phytoliriomyza</i>	129
<i>Phytoliriomyza melampyga</i>	129
<i>Phytoliriomyza variegata</i>	132
<i>Metopomyza</i>	134
<i>Metopomyza nigrohumeralis</i>	134
<i>Metopomyza ornata</i>	136
<i>Selachops flavocinctus</i>	139
<i>Haplopeodes</i>	140
<i>Haplopeodes</i> spec. nov.	140
<i>Galiomyza</i> , <i>Liriomyza</i>	142
<i>Galiomyza morio</i>	145
<i>Galiomyza galiivora</i>	146
<i>Liriomyza amoena</i>	147
<i>Liriomyza bryoniae</i>	148
<i>Liriomyza pusilla</i>	150
<i>Liriomyza strigata</i>	152
<i>Liriomyza virgo</i>	153
<i>Liriomyza lutea</i>	155
<i>Liriomyza wachtlii</i>	156
<i>Phytomyza</i> -Verwandschaft.....	158
<i>Gymnophytomyza heteroneura</i>	158
<i>Aulagromyza</i>	162
<i>Aulagromyza hendeliana</i>	164
<i>Aulagromyza cornigera</i>	166
LI-Stadium einer an <i>Lonicera</i> minierenden <i>Aulagromyza</i> -Art.....	166
<i>Aulagromyza heringi</i>	167

<i>Aulagromyza ?orphana</i>	169
<i>Aulagromyza discrepans</i>	172
Zwei erste Larvenstadien aus <i>Galium aparine</i>	173
<i>Ptochomyza asparagivora</i>	175
<i>Napomyza</i>	177
<i>Napomyza ?eximia</i>	177
<i>Napomyza lateralis</i>	179
<i>Phytomyza</i>	181
<i>Phytomyza brunripes</i>	181
<i>Phytomyza continua</i>	183
<i>Phytomyza flavicornis</i>	187
<i>Phytomyza ilicis</i>	189
<i>Phytomyza krygeri</i>	191
<i>Phytomyza lappae</i>	194
<i>Phytomyza ranunculi</i>	195
<i>Phytomyza tussilaginis</i>	198
<i>Phytomyza virgaureae</i>	198
<i>Chromatomyia</i>	201
<i>Chromatomyia horticola</i>	202
<i>Chromatomyia nigra</i>	203
<i>Chromatomyia milii</i>	204
<i>Chromatomyia primulae</i>	206
<i>Chromatomyia scolopendri</i>	208
Fergusoninidae	212
<i>Fergusonina flavicornis</i>	213
Oдиниidae	215
<i>Odinia spec.</i>	217

Zusammenfassung

Die Larven der Minierfliegen (Diptera: Agromyzidae) leben im Innern von Pflanzen und ernähren sich von deren Gewebe. Viele leben als Blattminierer, andere als Stengelminierer, Samenparasit oder Gallbildner. Um Merkmale für eine phylogenetische Rekonstruktion zu erhalten, wurden Agromyzidenlarven mit Rasterelektronenmikroskop und Lichtmikroskop untersucht.

Ein zweites Ziel war es, die larvalen Mundwerkzeuge funktionsmorphologisch zu interpretieren. Zwischen Blattminierern und den Bewohnern anderer Pflanzenteile besteht eine bemerkenswerte morphologische Distanz. Erstere weisen generell feinere Mundwerkzeuge auf, und der Körper ist lateral abgeflacht. Dies ist vermutlich auf die dünne, annähernd zweidimensionale Umwelt im Blatt zurückzuführen. Demgegenüber haben die eher walzenförmigen Stengelminierer dickere Mundwerkzeuge, die sie dazu befähigen, das härtere Gewebe in Stengeln zu bewältigen. Samenparasiten und Gallbildner besitzen uneinheitliche Mundwerkzeuge und eine dickliche, sackartige Körperform. Auch innerhalb der erwähnten Ernährungsgruppen existieren unterschiedlich stark ausgeprägte Spezialisierungen und Anpassungen an die Wirtspflanzen.

In einer kladistischen Untersuchung mit PAUP* wurden 50 exemplarische Agromyzidentaxa und vier Außengruppen ausgewertet. Es wurden nicht nur Larvalmerkmale, sondern auch Merkmale anderer Stadien eingesetzt, die teilweise aus der Literatur stammen. Die Gesamtzahl der Merkmale betrug 83; 51 davon stammen von den dritten Larvalstadien, 3 von den ersten Larvalstadien, 4 von den Puparien und 25 von Imagines. Phylogenetische Hypothesen wurden mit verschiedenen Methoden erstellt: Gleichgewichtete Merkmale, Successive Weighting und Implied Weighting. Parsimonie mit ungewichteten Merkmalen ergab ein gering aufgelöstes Konsensus-Kladogramm. Die gewichteten Rekonstruktionsmethoden erbrachten höhere Auflösungen. Dadurch wurden beide traditionellen Unterfamilien Agromyzinae und Phytomyzinae als monophyletisch bestätigt. Die Topologie der basalen Gruppen, erhalten durch alle gewichteten Methoden, läßt sich wie folgt darstellen: ((*Agromyza*, (*Japanagromyza*, (*Melanagromyza*, (*Ophiomyia* + *Hexomyza*, *Tropicomyia*)))) (*Nemorimyza*, (*Phytobia*, (*Selachops*-Gruppe, *Phytomyza*-Gruppe))). Weitere Gemeinsamkeiten und Unterschiede wurden diskutiert.

Die vielfältigen Ernährungsweisen innerhalb der Familie führen zu der Frage, welche als die ursprüngliche angesehen werden kann. Um diese Frage auf der Basis der bekannten phylogenetischen Daten zu beantworten, wurden die larvalen Ernährungsweisen auf den Kladogrammen optimiert..

Deshalb wurde auf der Grundlage der phylogenetischen Hypothesen die Evolution der larvalen Ernährungsweisen der Agromyzidae rekonstruiert. Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß das Blattminieren die ursprünglichste der rezenten Ernährungsweisen ist. Andere Ressourcen, wie Stengel, Früchte und das Kambium von Bäumen, wurden mehrfach unabhängig erschlossen. Die nächsten Verwandten der Gruppen von Nicht-Blattminierern sind überwiegend hinsichtlich ihrer Mundwerkzeuge spezialisierte Blattminierer. Das Blattminieren wird als möglicher erster Schritt zur Phytophagie bei Insekten diskutiert.

Abstract

The larvae of all Agromyzidae species (Diptera) are internal feeders of living plant tissue. They can be leaf-miners, stem-miners, seed-parasites and gall-developers among others. Using SEM and light microscopy, the larval stages of Agromyzidae were examined in order to find useful characters for phylogenetic reconstruction of Agromyzidae.

Another aim of this study was the functional interpretation of the larval mouthparts: A considerable morphological difference can be recognised between leaf-miners and dwellers in other plant parts. The first mentioned have generally finer mouthparts and their body is laterally flattened, probably due to their thin, nearly two-dimensional environment within the leaf. In contrast, the more tube-shaped stem-miners have stronger mouthparts, which enable them to deal with tough plant tissue. Seed-feeders and gall-developers have variable mouthparts and a thick, sack-like body shape. Yet also within these outlined feeding types, certain degrees of specialisation and different adaptations to their host plants can be found.

The phylogenetic reconstruction was conducted using larval characters and some characters from other life stages, which were partly obtained from literature. Altogether the data matrix for the cladistic analysis using PAUP* comprised 50 agromyzid taxa and four outgroups. Of the 83 morphological characters, 51 were obtained from the third larval instar, 3 from the first larval instar, 4 from the pupal stage and 25 from the imaginal stage. Cladograms were reconstructed using several methods: Parsimony with equal weights, Successive Weighting and Implied Weighting. Equal weights yielded a poor resolved consensus tree. The weighting schemes revealed trees with higher resolution: The monophyly of the Agromyzidae and the two traditional subfamilies Phytomyzinae and Agromyzinae are confirmed. The basal part of the agromyzid phylogeny obtained by every applied weighting schemes can be expressed by the following representation: ((*Agromyza*, (*Japanagromyza*, (*Melanagromyza*, (*Ophiomyia* + *Hexomyza*, *Tropicomyia*)))) (*Nemorimyza*, (*Phytobia*, (*Selachops*-group, *Phytomyza*-group))).

The different phytophagous feeding habits mentioned above, lead to the question, which one can be proposed to be ancestral. Therefore, the phylogenetic reconstruction was used to infer the evolution of plant exploitation in Agromyzidae. Evidence from this approach suggests leaf-mining to be the ancestral feeding habit in Agromyzidae. Alternative feeding habits emerge independently at different times. Furthermore the cladistic reconstruction indicates that stem and seed dwellers are more related to specialised leaf-miners than to more ancient leaf-miners. The significance of leaf-mining as possible first step towards phytophagy is discussed.

Danksagungen

Herrn Professor Thomas Bartolomaeus danke ich für die Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit.

Von Dr. Michael von Tschirnhaus (Bielefeld) stammte die Idee zu diesem Projekt. Er stellte mir einen Arbeitsplatz in Bielefeld zur Verfügung und hat mich auf vielfältige Weise unterstützt und zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Ihm sei dafür besonders herzlich gedankt.

Meine Eltern haben durch ihre finanzielle Unterstützung die vorliegende Arbeit erst ermöglicht.

Dr. Sandrine Uhlenberg und Lynn Meijerman (Amsterdam) haben die Fortsetzung der Arbeit in Amsterdam gefördert.

Professor Rudolf Meier (Kopenhagen) erteilte mir wertvolle Ratschläge für die Arbeit mit Dipterenlarven, und der Theorie der phylogenetischen Systematik.

Meine Arbeit gefördert hat auch die Teilnahme an dem Ph.D.-Kurs "Phylogenetic systematics and historical biogeography", der im März 1999 an der Universität Kopenhagen stattfand. Mein Dank gebührt allen Beteiligten an diesem Kurs.

Einige Einblicke in die Morphologie der Agromyziden verdanke ich einem Aufenthalt im Natural History Museum in London, der durch das Programm "SYS-RESOURCE at The Natural History Museum, UK" der Europäischen Union finanziert wurde.

Folgende Personen haben mich auf unterschiedliche Weise bei meiner Arbeit unterstützt:

Liesbeth Bakker (Amsterdam), John E. Chainey (London), Dr. K.A. Davies (Adelaide, Australien), Jean Étienne (Petit-Bourg, Guadeloupe), Renate Feist (Bielefeld), Dr. Raymond. J. Gagné (Washington, USA), Dr. Graham Griffiths (Sherwood Park, Canada), Christian Kassebeer (Kiel), Heike Neidhardt (Bielefeld), Dr. Brian Pitkin (London), Dr. Jan Scheirs (Antwerpen), Dr. Sonja Scheffer (Beltsville, USA), Dr. G.S. Taylor (Adelaide, Australien), Dr. Ian M. White (London), Anura Wijesekara (Peradeniya, Sri Lanka), Nigel P. Wyatt (London), Dr. Tijnna Yloia (Punkaharju, Finnland), Dr. Vladimir V. Zlobin (St. Petersburg, Russland), Hermann Zoerner (Dessau).

EINLEITUNG

Die Agromyziden sind eine artenreiche Gruppe ausschließlich phytophag lebender in der Regel nur wenige Millimeter großer Fliegen. Sie erfreuen sich der Aufmerksamkeit der Biologen vor allem aus zwei Gründen: (1) Einige Arten sind von wirtschaftlicher Bedeutung, weil sie an kultivierten Pflanzen als Nahrungskonkurrent des Menschen auftreten (Spencer 1973). (2) Die Fraßspuren, welche die Larven auf zahlreichen Blättern hinterlassen, zeugen von der Aktivität der Agromyziden mehr als die kleinen Fliegen selbst (s. Hering 1951, 1957b).

Aus beiden Gründen ist der taxonomische Bearbeitungsstand hoch, bisher sind ca. 2.800 Arten anerkannt worden. Ebenso sind von einer recht hohen Anzahl von Arten die Wirtspflanzen und Larvalstadien bekannt (nach Spencer 1990 sind es mehr als 1000). Über eine Reihe von wirtschaftlich wichtigen Arten wurden detaillierte autökologische Untersuchungen durchgeführt.

Es fehlte allerdings bisher eine systematische Darstellung der Agromyziden, die konsequent auf den Methoden der phylogenetischen Systematik basiert. Diese Lücke soll mit der hier vorgelegten Arbeit geschlossen werden. Weil wissenschaftliche Arbeiten immer vorläufigen Charakter haben, soll mit diesem Beitrag auch weitere Beschäftigung mit der Phylogenie der Agromyziden angeregt werden.

Merkmale der Imagines werden traditionell für Artdiagnosen verwendet und sind entsprechend bereits relativ gründlich untersucht (z. B. Spencer 1990, Zlobin 1995, 1997, 1999). So war die ursprüngliche Idee, zunächst durch die intensive Untersuchung von Präimaginalstadien neue phylogenetisch verwendbare Daten zu erheben. Im Verlauf der Arbeit begann ich mich jedoch zunehmend auch mit den Imagines zu beschäftigen, so daß ich nun den Versuch einer Synthese aller verfügbaren phylogenetischen Daten unternehmen konnte.

Pflanzen sind in vieler Hinsicht ein schwieriger Lebensraum für Insekten, für deren Besiedlung und Nutzung zahlreiche Adaptationen auf Seiten der Insekten erforderlich waren (Southwood 1972). In einigen Insektengruppen kommt nach neueren Theorien dem Blattminieren als einem der ersten Schritte zur Phytophagie eine besondere Bedeutung zu (Connor & Taverner 1997); dies gilt vor allem für Lepidoptera (Powell et al. 1999). Um die Bedeutung des Blattminierens auch bei Agromyziden zu testen, wurde die Evolution larvaler Ernährungsweisen bei Agromyziden von der hier rekonstruierten Phylogenie abgeleitet. Zum besseren Verständnis dieser Evolutionsvorgänge sind die hier schwerpunktmäßig betrachteten Larven aus funktionsmorphologischer Sicht von hervorragender Bedeutung, da sie enger mit den Wirtspflanzen in Kontakt stehen als die adulten Insekten.

1.1. Zur Monophylie der Agromyziden

An der Monophylie der Agromyziden bestanden zu keiner Zeit Zweifel (s. Hennig 1958, Griffiths 1972b, McAlpine 1989). Vor allem Merkmale des weiblichen und männlichen Postabdomens wurden als Apomorphien interpretiert. Den umfassendsten Überblick lieferte Griffiths (1972b). Im folgenden werden nur die am wenigsten umstrittenen Merkmale aufgeführt.

Das weibliche Postabdomen erfuhr zahlreiche Abwandlungen, die eine Oviposition in Pflanzengewebe ermöglichte. Die Ovipositoren der Verwandtschaftsgruppe der Tephritidae, Fergusoninidae und Lonchaeidae unterscheiden sich so tiefgreifend, daß eine Homologie der entsprechenden Strukturen mit denen der Agromyziden nicht angenommen wurde (Griffiths 1972b,

Hennig 1958). Die folgenden Merkmale fehlen bei allen anderen Dipteren mit einem Ovipositor zum Anstechen von Pflanzen:

- ♦ Das siebte Segment bildet ein Syntergosternit (Oviscap), das einen dorsalen und einen - kleineren - ventralen Fortsatz aufweist, die weit unter das sechste Tergit oder noch weiter geschoben sind (Spencer 1987, Figs 21-22). Diese Fortsätze fehlen bei allen anderen Dipteren, deren Weibchen einen Oviscap besitzen.
- ♦ Als Bohrwerkzeug dient ausschließlich das ausstülpbare Dentikelfeld am hinteren Teil des siebten Segments, mit dem die Pflanzenoberfläche angeraspelt wird. (Die Cerci sind nicht wie bei den Tephritiden und Fergusoniniden als Stechapparat entwickelt.)

In der eigenen kladistischen Untersuchung wurde das Oviscap dennoch als gemeinsames Merkmal von Agromyziden, Tephritiden und Fergusoniniden verwendet und die Unterschiede als eigene Merkmale kodiert.

Die wichtigste Apomorphie des männlichen Postabdomens ist wohl folgende:

- ♦ Die Sternite 6-8 sind stark reduziert oder fehlen völlig, das Postabdomen ist damit nahezu symmetrisch (s. McAlpine 1989).

Apomorphien der Larven:

- ♦ Vorderstigmen dorsal zusammengedrückt. Dieses Merkmal wurde von McAlpine (1989) fälschlicherweise auch den Fergusoniniden und Odiniiden zugeschrieben.
- ♦ Mandibularkomplex vertikal verlängert und befindet sich damit scheinbar in gewinkelter Position zum Mittelstück (s. McAlpine 1989).
- ♦ Die larvalen Mundwerkzeuge sind speziell an die minierende Lebensweise angepaßt (McAlpine 1989). Diese allgemeine Aussage wird in den Teilen 4.1 und 4.2 sowie im Schlußteil weiter ausgeführt und durch weitere Merkmale ergänzt.

1.2. Die nächsten Verwandten

So unstrittig die Monophylie der Agromyziden bei den Autoren ist, so viele Meinungen wurden bereits über ihre systematische Position innerhalb der Acalyptraten geäußert. Als Schwesterngruppe der Agromyzidae (einschließlich Odiniidae) wurden von Hendel (1936) die Tephritidae vorgeschlagen. Sowohl Odiniidae als auch Fergusoninidae wurden in manchen früheren Arbeiten mit den Agromyziden in eine Familie gestellt (Hering 1927, Tonnoir 1937). Entsprechend vertrat McAlpine (1989) die Verwandtschaftshypothese (Agromyzidae - Fergusoninidae) - Odiniidae. Griffiths (1972b) brachte vor allem aufgrund von Ähnlichkeiten des Aedeagus mit der Familie Clusiidae eine neue Gruppe als Schwesterngruppe in die Diskussion.

Eigene Untersuchungen an männlichen Genitalien von Drosophiliden, Tephritiden, Fergusoniniden, Clusiiden und Odiniiden erbrachten dagegen Anhaltspunkte für ein Schwesterngruppenverhältnis von Odiniiden und Agromyziden. Die entsprechenden Merkmale werden im Schlußteil diskutiert.

1.3. Bisherige Klassifikationen der Agromyziden

Gemessen an ihrer hohen Artenzahl von mehr als 2.800 validen Taxa ist die gegenwärtig anerkannter Gattungen mit unter 27 relativ niedrig. Aber auch die Genera sind teilweise nur durch Präparation der Genitalien zuverlässig zu unterscheiden. Die niedrige Anzahl von supraspezifischen Taxa reflektiert die gewisse morphologische Einheitlichkeit der Agromyziden. Diese hat den Bemühungen um eine phylogenetische Hypothese bisher enge Grenzen gesetzt. Als weitere Taxa über den Gattungen sind nur zwei Unterfamilien, Agromyzinae und Phytomyzinae, anerkannt worden, die sich an der Form des hinteren Teils des Cephalopharyngealskeletts sowie an der ersten Radialader nahe der Verbindungsstelle mit der Costa unterscheiden lassen. Beide Merkmale werden im Teil 6 erläutert.

Dieses System wurde von Spencer (1990) zu vier gleichberechtigten Gattungsgruppen erweitert, die hier in Tab. 1 in leicht aktualisierter Form wiedergegeben sind. Die Gruppen wurden nach jenen Gattungen benannt, die Spencer für die ursprünglichsten gehalten hat, also nicht nach dem Alter der Beschreibungen. Die wichtigste Änderung, die hier vorgenommen werden mußte, ist, daß die *Penetagromyza*-Gruppe in *Melanagromyza*-Gruppe umbenannt wurde, da sich *Penetagromyza* als jüngeres Synonym von *Melanagromyza* erwiesen hat (s. S. 89).

Die Gruppen wurden von Spencer nicht durch Merkmale begründet, ebenso fehlen Hypothesen über die Verwandtschaft der Gruppen untereinander. Die Spencersche Systematisierung kann deshalb nicht als vollgültige phylogenetische Hypothese anerkannt werden. Es sei kurz darauf hingewiesen, daß *Aulagromyza* und *Gymnophytomyza* zusammen mit *Liriomyza* in die *Phytoliriomyza*-Gruppe aufgenommen worden sind und daß die Unterfamilie Agromyzinae als *Melanagromyza*-Gruppe (Original: *Penetagromyza*-Gruppe) vollständig erhalten bleibt. Innerhalb dieser Gruppe hielt Spencer *Melanagromyza* für die ursprünglichste. Dieser Standpunkt war unter den Agromyzidenspezialisten keineswegs allgemein anerkannt, manche hielten *Agromyza* für diejenige Gattung mit den meisten plesiomorphen Merkmalen (Frick 1952, Sasakawa 1958).

In der soeben zitierten Arbeit von Frick (1952) legte der Autor im Rahmen einer Revision der Agromyzidengattungen der Neuen Welt einen Stammbaum vor, der aber kaum durch Merkmale begründet wurde. Hierin wurden die zwei Unterfamilien als basale Dichotomien anerkannt. Innerhalb der Phytomyzinae ist eine *Phytomyza*-Gruppe zu erkennen, die sowohl *Gymnophytomyza* als auch an der Basis *Aulagromyza* (als *Paraphytomyza*) enthält. Ein wichtiges Problem seiner Rekonstruktion auf Gattungsbasis war, daß die Gattung *Phytobia* seinerzeit sowohl die heutigen *Phytobia* als auch *Nemorimyza*, *Amauromyza* und ein Großteil der heutigen *Cerodontha* umfaßte. Diese Taxa erweisen sich in der vorliegenden Rekonstruktion als entscheidend für das Verständnis der Agromyzidenevolution (s. Abschnitt 6).

Den bisher gründlichsten Versuch einer phylogenetischen Rekonstruktion unternahm Griffiths (1993 unveröffentlicht.). Er hat zum ersten Mal einen Stammbaum mit den Methoden der phylogenetischen Systematik begründet, doch leider ist diese Arbeit bisher unvollendet geblieben.

Tabelle 1: Gattungsgruppen nach Spencer (1990), durch die Untergattungen von *Cerodontha* ergänzt. Neue Synonyme sind im Vorgriff auf die im hinteren Teil folgenden Begründungen eingefügt. Nicht berücksichtigt sind Taxa für fossile Minen.

<i>Phytobia</i> -Gruppe:	<i>Phytobia</i> Lioy, 1864 <i>Amauromyza</i> Hendel, 1931 <i>Nemorimyza</i> Frey, 1946
<i>Melanagromyza</i> -Gruppe (Original: <i>Penetagromyza</i> - Gruppe, entspricht <i>Agromyzinae</i>):	<i>Hexomyza</i> Enderlein, 1936 <i>Melanagromyza</i> Hendel, 1920 (= <i>Penetagromyza</i> Spencer, 1959 syn. nov.) <i>Ophiomyia</i> Brašnikov, 1897 <i>Kleinschmidtimyia</i> Spencer, 1986 <i>Tropicomyia</i> Spencer, 1973 <i>Japanagromyza</i> Sasakawa, 1958 <i>Agromyza</i> Fallén, 1810
<i>Phytoliriomyza</i> -Gruppe	<i>Phytoliriomyza</i> Hendel, 1931 <i>Metopomyza</i> Enderlein, 1936 <i>Selachops</i> Wahlberg, 1844 <i>Pseudoliriomyza</i> Spencer, 1966 <i>Liriomyza</i> Mik, 1894 <i>Cerodontha</i> Rondani, 1861 SG <i>Dizygomyza</i> Hendel, 1920 SG <i>Butomyza</i> Nowakowski, 1967 SG <i>Icteromyza</i> Hendel, 1931 SG <i>Phytagromyza</i> Hendel, 1920 SG <i>Poemyza</i> Hendel, 1931 SG <i>Cerodontha</i> Rondani, 1861 SG <i>Xenophytomyza</i> Frey, 1946 <i>Galiomyza</i> Spencer, 1981 <i>Xeniomyza</i> Hering, 1936 <i>Calycomyza</i> Hendel, 1931 <i>Aulagromyza</i> Enderlein, 1936 (= <i>Paraphytomyza</i> Enderlein, 1936) <i>Gymnophytomyza</i> Hendel, 1936 <i>Haplopeodes</i> Steyskal, 1980
<i>Napomyza</i> -Gruppe	<i>Napomyza</i> Westwood, 1840 <i>Chromatomyia</i> Hardy, 1849 <i>Phytomyza</i> Fallén, 1810 <i>Pseudonapomyza</i> Hendel, 1920 <i>Ptochomyza</i> Hering, 1942

1.4. Bionomie

Wie bei vielen holometabolen Insekten stellen die Imagines auch bei den Minierfliegen das Reproduktions- und Dispersionsstadium dar, während das Larvalstadium dem Wachstum dient. Deshalb ist die teilweise unterschiedliche Bionomie der *Agromyziden*arten wichtig, besonders

zum Verständnis der Larvalmorphologie. Die Lebensweise wird daher in Grundzügen kurz skizziert. In den folgenden Teilen wird darüber hinaus dargestellt, daß auch umgekehrt die Larvalmorphologie die Kenntnisse der Bionomie erweitern kann.

Agromyziden leben ausschließlich von lebenden Pflanzen, besiedeln aber sehr unterschiedliche Teile. Die Mehrheit der Arten sind Blattminierer, es kommen jedoch auch zahlreiche Stengel- und Samenminierer sowie Gallbildner vor. Ein Spezialfall sind die auf der Innenseite neben dem Kambium von Laubbäumen minierenden *Phytobia*-Larven.

Der Lebenszyklus ist aber bei allen Arten relativ einheitlich: Das Weibchen legt einzelne Eier in das Wirtspflanzengewebe, in dem sich später die Larve ernährt, und verfügt dazu über einen hoch spezialisierten Ovipositor (Hendel 1936, Sasakawa 1958, Spencer 1987). Die Larven erscheinen normalerweise ein paar Tage später und durchlaufen eine Entwicklung, die drei Stadien umfaßt. In der Literatur wird vor allem das dritte Stadium beschrieben und abgebildet, denn viele von dessen Merkmalen sind noch am Puparium erkennbar.

Die Larven reißen mit ihren kratzenden Bewegungen der Mundhaken Zellen aus dem Gewebeverband und saugen sie auf. Vermutlich spielt dabei auch eine externe Vorverdauung durch Speichelflüssigkeit eine Rolle (Tsvetayeva 1963, Schapiro et al. 1967, zitiert nach Roberts 1971).

Es ist schon früh beobachtet worden, daß die meisten Agromyziden sehr selektiv bestimmte Zellschichten konsumieren, meistens chloroplastenreiche Palisadenparenchymsschichten (Hering 1951). Dies gilt nicht nur für Agromyziden, sondern auch für andere Gruppen von Blattminierern. Erst wesentlich später konnte für *Ilex opaca* und der zugehörigen Stechpalmen-Minierfliege *Phytomyza ilicicola* Loew, 1872 nachgewiesen werden, daß die von der Larve konsumierten Zellschichten tatsächlich einen höheren Nährwert besitzen als das Blatt insgesamt (Kimmerer & Potter 1987). Ähnliches ist auch von anderen Pflanzen und ihren Blattminierern zu erwarten, aber vermutlich existieren auch noch andere Gründe für die Selektivität der Blattminierer, wie zum Beispiel das Verhindern von vorzeitigem Absterben des Blattes sowie die mögliche Vermeidung der Induktion pflanzlicher Abwehr. Über Agromyziden, die sich unspezifisch von allen Zellschichten innerhalb des Blattes ernähren, wird in Teil 4.7 berichtet.

Zur Verpuppung, die bei den meisten Arten im Boden stattfindet, schneiden die Larven einen charakteristischen Schlitz in die Epidermis der Pflanze, verlassen die Mine und lassen sich zu Boden fallen. Von einigen *Liriomyza*-Arten ist nachgewiesen, daß die erwachsene Larve normalerweise frühmorgens die Mine verläßt und eine negative phototaktische Reaktion zeigt (Leibee 1986, s. auch 4.7). Es ist anzunehmen, daß dies auch auf andere Arten zutrifft, denn dieses Verhalten stellt sicher, daß die sehr austrocknungsempfindlichen Larven keinen großen Wasserverlust erleiden und einen sichereren Verpuppungsplatz im Boden finden. Die Arten einiger Gruppen, wie der *Ophiomyia*-Gruppe, *Chromatomyia*, *Cerodontha* und einiger *Phytomyza* verpuppen sich ausschließlich innerhalb der Mine. Dazu fixieren sie ihren Körper in der Regel mit Kot (frass) direkt unterhalb der Epidermis, die sie teilweise noch als Larve perforieren. Um ins Freie zu gelangen, zerreißen die ausschlüpfenden Fliegen dann nicht nur die Pupariumhülle sondern auch die Epidermis der Wirtspflanze. Dazu verfügen alle Agromyziden, wie auch fast alle Cyclorrhapha, über eine sogenannte Stirnblase (Ptilinum), die nur in den ersten Minuten im Leben der Fliege expandiert werden kann. Sie hat auch eine wichtige Funktion für Fliegen, die aus dem Boden ins Freie gelangen müssen.

Die Dauer des Larvalstadiums beträgt bei den meisten Arten nur wenige Tage, kann sich aber durch Kälteperioden verzögern. Die Länge der Puppenstadiums hängt von Diapausezeiten ab; wenn die Arten kontinuierlich eine Generation nach der anderen bilden, dann dauert sie oft nur fünf bis zehn Tage.

Imagines ernähren sich einerseits wie andere Fliegen von Nektar und Honigtau, es wird aber bei Agromyziden noch eine andere wichtige Nahrungsquelle genutzt, nämlich der Pflanzensaft der potentiellen Wirtspflanzen. Häufig bohren die Weibchen mit ihrem Ovipositor ausschließlich in das Pflanzengewebe, um den austretenden Saft aufzusaugen. Auf vielen Blättern sind Dutzende oder hunderte von sogenannten 'feeding punctures' zu beobachten. Gelegentlich läßt sich auch beobachten, daß Männchen, die selbst keine Löcher bohren können, an von Weibchen produzierten 'feeding punctures' saugen. Diese zusätzliche Nahrungsquelle spielt eine wichtige Rolle für die Ernährung der adulten Agromyziden sowie vermutlich für die Entwicklung der Eier. Laborexperimente haben gezeigt, daß eine Kohlehydratquelle die Lebensdauer beider Geschlechter von ca. drei Tagen auf mehr als zwei Wochen erhöhen kann (Minkenberg & van Lenteren 1986, Parella 1987). Nicht untersucht ist bisher, ob die Inhaltsstoffe der Pflanzen bei den Weibchen die Eireifung induzieren können und welche Rolle die Nahrungsaufnahme der Weibchen bei der Wirtsauswahl spielt.

1.5. Frühere Beiträge zur Erforschung der Agromyzidenlarven und Minen

Agromyzidenlarven oder Puparien sind sehr zahlreich in der Literatur dargestellt worden. Oft wurden sie nicht näher beschrieben sondern nur abgebildet, und zwar mit den Cephalopharyngealskeletten (den larvalen Mundwerkzeugen) und Stigmen. Dieser Teil soll nur einen Überblick über die nach Ansicht des Autors grundlegenden Arbeiten, die sich mit der Larvalmorphologie der Agromyziden befassen, geben.

Die erste wichtige Arbeit stammt von Miall & Taylor (1907) und ist nur einer Art, *Phytomyza ilicis*, gewidmet. Sie enthält bemerkenswert genaue Zeichnungen der Gesichtsmaske des dritten Larvenstadiums, ebenso wie eine hervorragende Darstellung einer Larve des ersten Stadiums mit Andeutungen der Muskulatur des Cephalopharyngealskeletts. Die Autoren haben nicht nur die asymmetrische Anordnung der Mundhaken richtig erkannt, sondern auch schon die Mundlappen gesehen und dargestellt. Diese Arbeit ist bis heute beispielhaft.

De Meijere hat als erster in mehreren umfangreichen Arbeiten zwischen 1925 und 1950 (s. Literaturverzeichnis) eine große Zahl von Agromyzidenlarven beschrieben und damit einen ersten Überblick über die Formen innerhalb der Familie geschaffen. Diese Arbeiten waren das Ergebnis einer Kooperation, de Meijere erhielt als Larvenspezialist von Hering und anderen Kollegen Material aus Zuchten zugeschickt, das er dann bearbeitete. Nach de Meijeres Tod hat Hering dann diese Arbeit selbst fortgesetzt (Hering 1954, 1956, 1957a).

Das primäre Ziel dieser Larvenbeschreibungen war die Suche nach diagnostischen Merkmalen für die jeweiligen Arten, die damals ohne die Verwendung von Merkmalen der männlichen Genitalien schwieriger zu bestimmen waren als heute. Die Abbildungen und Beschreibungen sind demzufolge für systematische oder morphologische Zwecke nur begrenzt brauchbar.

Später sind weniger Artikel erschienen, die ausschließlich den Larven oder Puparien gewidmet waren (z.B. Allen 1956, 1957a,b, 1958). Einige taxonomische Publikationen enthalten aber sehr sorgfältige Larvenbeschreibungen und Abbildungen, vor allem solche von Griffiths (z. B. 1963, 1967) und Nowakowski (1964, 1973). Wichtige Beiträge, welche die Kenntnisse der außereuropäischen Formen erweiterten, veröffentlichten Sasakawa (1961) sowie Beri (1971-1983).

Der erste Artikel, der REM-Aufnahmen von Agromyziden zeigt (Süss 1971), ist eine umfassende Beschreibung von *Ophiomyia pinguis*. Von Tschirnhaus lieferte 1991 REM-Aufnahmen von *Cerodontha venturii*, von denen einige auch hier reproduziert sind.

2. MATERIAL

Der größte Teil der Larven wurde vom Autor in der Umgebung von Bielefeld gesammelt. Die Herkunft des Materials ist jeweils am Anfang der Beschreibungen angegeben, jedoch wird auf eine nähere Spezifikation der Fundorte innerhalb Bielefelds verzichtet. Zucht- bzw. Sammlungsnummern wird in Klammern hinter den Namen des Sammlers gesetzt. Falls Sammler und Besitzer des Materials nicht identisch sind, wird der Urheber der Zuchtnummer ebenfalls in der Klammer hinter dem Sammler vermerkt. Die eigenen Zuchtnummern setzen sich aus der sechsstelligen Datumsangabe und einer weiteren Zahl zusammen, hier wird auch auf eine nochmalige Nennung des Datums verzichtet. Häufig gebrauchte Wörter werden wie folgt abgekürzt: D = Deutschland; NRW = Nordrhein-Westfalen; Bi = Bielefeld; Dem = Dempewolf.

Angaben zu dem Material aus der Sammlung Hermann Zoerner (Dessau) beschränken sich auf die Wirtspflanze und Zuchtnummer. Die Funddaten dieser Sammlung sind von Herrn Zoerner in umfangreichen Notizen niedergelegt, die dem Autor nicht zu Verfügung standen.

Das Material, das durch v. Tschirnhaus und Pakaniškis zur Verfügung gestellt wurde, enthält nur Etiketten mit Nummern, die in Zuchtjournalen bzw. Datenbanken erläutert werden. Diese Informationen werden hier nicht immer im genauen Wortlaut zitiert, sondern geringfügig abgewandelt.

3. METHODEN

Die Larven wurden nach Möglichkeit lebend gesammelt und im Labor in heißem Wasser getötet. Für die REM-Präparation wurden die in Alkohol konservierten Larven kurz in destilliertem Wasser gespült. Die Entwässerung erfolgte über mehrere Zwischenstufen bis zum Aceton, danach Trocknung mit der Kritische-Punkt-Methode und Beschichtung mit Gold (sputter coating). Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurde das Hitachi REM S-450 der Biologischen Fakultät der Universität Bielefeld verwendet. Larven, die ich von Kollegen erhalten habe oder die ich auf weiteren Exkursionen gesammelt habe, wurden auf unterschiedliche Weise behandelt, aber zumeist direkt in Alkohol fixiert. Die Vorbereitung der REM-Präparation war aber in jedem Fall gleich.

Zur lichtmikroskopischen Präparation des Cephalopharyngealskeletts und des Integuments der Larven wurden diese zunächst aufgeschnitten oder perforiert, dann in verdünnter KOH gekocht und anschließend in kalter Milchsäure neutralisiert und aufgeklart. Die Zeitdauer der Behandlung hängt von dem Zustand und der Größe der Larven ab. Bei Arten mit sehr dickem, undurchsichtigem Cephalopharyngealskelett wurden nach Möglichkeit mehrere Präparate unterschiedlich lange in KOH behandelt. Als Einbettungsmedium für Dauerpräparate diente Euparal.

Grundsätzlich wurden Larven gegenüber Puparien, der verhärteten Larvenhülle, bevorzugt, da bei diesen einige Informationen nicht mehr verfügbar sind (s. 4.4). Von *Tropicomyia theae*, *Hexomyza simplex*, *Selachops flavocinctus* und *Amauromyza luteiceps* standen jedoch nur Puparien zur Verfügung. Neben der äußeren Untersuchung des Integuments wurden den Puparien die Cephalopharyngealskelette des letzten Larvenstadiums entnommen, die zwischen der aus dem letzten Larvenstadium entwickelten Hülle des Pupariums und der darunter befindlichen Puppenhaut liegt. Am Cephalopharyngealskelett aus den Puparien hängt in der Regel auch ein Teil der larvalen Gesichtsmaske, über die demzufolge auch einige Informationen gewonnen

werden konnten. Für die Cephalopharyngealskelette der ersten Larvenstadien wurden in der Regel Exuvien aus den Minen herauspräpariert, da lebende erste Larvenstadien aufgrund ihrer kurzen Lebenszeit nur schwer erhältlich sind. Auch diese mußten in der Regel kurz mit KOH mazeriert werden.

Messungen: Die Länge der Larven (**L**) wurde von der Gesichtsmaske bis zur Mitte des Hinterendes gemessen; die Breitenmessung (**B**) geschah am vierten Segment, wo die Larven in aller Regel die größte Breite aufweisen. Für die Messungen wurden möglichst erwachsene Larven ausgewählt, doch ist es bei manchen Arten schwer abschätzbar, wann die Larven wirklich erwachsen sind und ob sich eine solche in der Probe befindet. Das Cephalopharyngealskelett bietet wesentlich einheitlichere und verlässlichere Maße, denn die Größe des Sklerits verändert sich während eines Larvenstadiums nicht. Allenfalls werden die Spitzen der Mundhaken abgerieben. Gemessen wurde einerseits die Länge der zwei hinteren Sklerite des Cephalopharyngealskeletts ohne Mandibularkomplex (vom Vorderrand bis zum Ende des pigmentierten Bereichs) (**LPh**) sowie die größte Länge (**LM**) und Höhe (**HM**) des Mandibularkomplexes. Zur Bestimmung der Höhe des Mandibularkomplex (HM) wurde gedanklich eine Linie gezogen, die von der Gesichtsmaske bis zum Unterrand reicht und möglichst parallel zum Hinterrand der Mandibeln verläuft. Eine dazu senkrechte Linie diente der Längenmessung. In der Regel wurden die Cephalopharyngealskelette von nur einem bis zwei Tieren gemessen, da die Messungen zuverlässig nur an mikroskopischen Präparaten vorgenommen werden konnten.

Eine kladistische Auswertung der Merkmale wird im letzten Teil durchgeführt, die angewandten Methoden werden dort beschrieben.

Für die Beschreibungen der Taxa wird einerseits dem bisherigen Schema der Unterfamilien und Gattungen gefolgt, andererseits werden auch eigene provisorische Gruppen eingeführt und beschrieben. Daneben werden auch aus der Literatur stammende phylogenetisch wichtige Merkmale angesprochen. Der Hauptgrund für diese Gruppierung ist die Vermeidung überflüssiger Wiederholungen innerhalb einheitlicher Taxa. Die eigentliche Diskussion der Phylogenie der Agromyziden folgt im Schlußteil.

4. MORPHOLOGIE DER AGROMYZIDENLARVEN

Übersicht über die äußere Gestalt

Die Larven der Agromyziden und anderer Larven der Cyclorrhapha sind weiße oder gelbliche beinlose Maden, deren Körper in elf sichtbare Segmente und ein durch eine Furche deutlich abgegrenztes kleines Kopfsegment untergliedert werden kann. Die Segmentgrenzen der weichhäutigen Larven sind durch Gürtel von leichten Vertiefungen, an denen Längsmuskeln ansetzen, von außen zu erkennen (de Meijere 1925, "muscle scars" cf. Allen 1957b). Vor allem das erste Segment ist in der Regel stark lateral abgeflacht und nach dorsal und lateral verbreitert. Das gilt in geringerem Maße für die folgenden Segmente, die in der Mine in der Regel eher passiv durch den Druck der Zellschichten der Pflanze deformiert werden. Die Körperform variiert abhängig vom Larvalhabitat von oval bis langgestreckt. Generell sind Stengelminierer eher lang und dünn und Blattminierer dicker (Allen 1957b). Das letzte Segment einiger Arten (*Agromyza*, *Japanagromyza*, *Nemorimyza*) ist wie bei vielen anderen Cyclorrhapha-Larven durch Muskelansatzstellen weiter untergliedert, was Hennig (1973) durch sekundäre Segmentierung erklärt. Am ersten und letzten sichtbaren Körpersegment befindet sich je ein Paar Stigmenöffnungen. Die ausmündende Trachee wird von einer sogenannten Filzkammer abgeschlossen, die fast immer apikal verzweigt ist, so daß an jedem Tracheen-Ende mehrere Öffnungen existieren. Die Vorderstigmen befinden sich auf der Dorsalseite des Körpers eng nebeneinander, während die Hinterstigmen entweder dorsal oder in der Mitte des letzten Segments lokalisiert sein können. Das Cephalopharyngealskelett reicht von der Spitze des Körpers normalerweise im Inneren bis in den Bereich des zweiten Segments hinein, eine detailliertere Beschreibung folgt im nächsten Abschnitt. Die Kopfregion mit dem ersten Thorakalsegment ist im Gegensatz zu anderen Cyclorrhapha-Larven nicht mit Kämmen und filamentartigen Strukturen besetzt.

Die Körpersegmente sind an Vorder- und Hinterrändern mit charakteristischen überwiegend nach hinten gerichteten Dornen (**Dentikeln**) besetzt, die bei wenigen Taxa den ganzen Körper umgeben und meistens dorsal und ventral unterbrochen sind. Diese so gebildeten **Lokomotionsgürtel** sind hinsichtlich der Größe und Dichte der Dentikel im wesentlichen an allen Segmentgrenzen gleichartig ausgebildet (s. aber Teil 4.7). Am Hinterrand des Kopfsegments befinden sich jedoch in kurzen Reihen angeordnete, stets nach hinten gerichtete Dentikel, die etwas feiner gestaltet sind als jene auf den hinteren Segmenten. Das letzte Segment kann auch an anderen Stellen als dem Vorderrand Dentikel vom Typ der Lokomotionsgürtel tragen, vor allem ventral im Bereich der Analöffnung. In der Mitte auf der Segmentoberfläche sind neben nur bei starker Vergrößerung erkennbaren Sinnesgruben oft in Querreihen angeordnete campaniforme Sensillen ausgebildet (z. B. Abb. 155).

4.1. Das Cephalopharyngealskelett

Der Apparat zur Nahrungsaufnahme cyclorrhapher Dipteren, das Cephalopharyngealskelett, ist vermutlich im Zuge der Anpassung an das Filtrieren von Mikroorganismen in aquatischem oder semiaquatischem Milieu entstanden (Schremmer 1957, Hennig 1973). Da es aus Teilen der bei höheren Dipteren weitgehend reduzierten, nach innen verlagerten Kopfkapsel besteht, werden Teile des durch das Cephalopharyngealskelett hindurchgeführten Nahrungsrohrs mit

Cibarium und Pharynx homologisiert, obwohl sie sich innerhalb des Thorax befinden. Der zwischen den teilweise eingezogenen Mandibeln befindliche, Bereich stellt eine Erweiterung des Nahrungsrohrs dar und wird Atrium genannt. (z. B. Teskey 1987, Courtney et al. 2000). Da diese Namen oft schwer zuzuordnen sind und sie für das Verständnis der Agromyzidenlarven nicht von Belang sind, wird im folgenden der Begriff "Nahrungsrohr" verwendet.

Obwohl Agromyziden über alle Elemente des Cephalopharyngealskeletts verfügen, haben diese einen weiteren tiefgreifenden Funktionswandel erfahren, dessen Kenntnis zum Verständnis der phytophagen Minierfliegen von größtem Wert ist. Deshalb soll hier in einem gesonderten Teil eine allgemeine Beschreibung der wichtigsten Aspekte der Cephalopharyngealskelette mikrophager Cyclorrhaphenlarven versucht werden, bevor die Charakterisierung der Mundwerkzeuge von Agromyzidenlarven folgt. Für Teile des Cephalopharyngealskeletts und Sinnesorgane sind in der Literatur oft jeweils eine ganze Reihe von Begriffen eingeführt und verwendet worden. Einen Überblick darüber geben Ferrar (1987), Ziegler (1998) sowie Courtney et al. (2000). Bei der eigenen Terminologie folge ich keinem der genannten Autoren vollständig, was jeweils in den jeweiligen Teilen diskutiert wird.

Exkurs: Aufbau und Funktion des Cephalopharyngealskeletts bei saphrophenen Cyclorrhapha

Ob es sich bei dem vordersten Teil des Cephalopharyngealskeletts wirklich um die **Mandibeln** handelt oder eher um Maxillen, ist nicht unumstritten. Einen Überblick über die Diskussion geben Sinclair (1992) und Courtney et al. (2000), dessen Sichtweise hier übernommen wird. Die Mandibeln stellen den vordersten Abschnitt des Cephalopharyngealskeletts der Cyclorrhapha dar. Sie sind nicht unabhängig voneinander beweglich, sondern werden durch die ventralen Adduktor- und dorsalen Abduktormuskeln synchron und ausschließlich vertikal bewegt. Beißende Bewegungen sind also mit diesen Mundwerkzeugen nicht möglich, die Larven können nur kratzen oder, im Falle der räuberischen Arten, zustoßen. An den Ansatzstellen dieser Muskeln an den Mandibeln sind oft Apodeme ausgebildet (Abb. 1). Der apikale Teil der Mandibeln ist zugespitzt und meistens etwas hakenartig nach unten gebogen. Oft ist der apikale Mundhaken gezähnt oder gesägt, bei einigen Gruppen wie den Tephritidae und Ephydridae sind an einer Mandibel mehrere Haken vorhanden. Im Bereich des Adduktormuskels findet sich bei vielen Taxa noch ein Mundwinkelstück.

Das **Mittelstück** (hypopharyngeal sclerite), das möglicherweise tentorialen Ursprungs ist (Hennig 1973), besteht bei fast allen höheren Fliegen aus zwei parallelen Leisten, die ventral durch eine Querbrücke miteinander verbunden sind. Zwischen diesen verläuft sowohl das Nahrungsrohr als auch der Speichelgang, welcher unmittelbar hinter der Ventralbrücke einmündet. Zwischen den Mandibeln und dem Mittelstück befinden sich noch weitere kleinere Sklerite, die vermutlich die Nahrungsrinne nach oben bzw. nach unten begrenzen. Das **Epipharyngealsklerit** liegt dorsal am Vorderrand des Mittelstücks (Teskey 1981). Da es bei den Agromyziden kaum erkennbar ist und auch in der Literatur selten beschrieben wird, soll auf dieses Sklerit nicht weiter eingegangen werden. Die zwei oft paarigen **Labialsklerite** befinden sich direkt unter dem Nahrungsrohr (Teskey 1981, Singh & Singh 1984). Das vordere Sklerit ist oft lang und ragt unter den Mandibeln weit nach vorne. Die hinteren Labialsklerite sind unterhalb des Mittelstücks lokalisiert und meistens wesentlich kleiner. Sowohl an den Epipharyngeal- als auch den Labialskleriten befinden sich in der Regel auffällige Löcher, die vermutlich die Positionen von Sinnesorganen darstellen. Diese sind von Singh & Singh (1984) sowohl ventral (Labialsklerite) als auch dorsal (Epipharyngealsklerite) des Cibariums bei *Drosophila melanogaster*

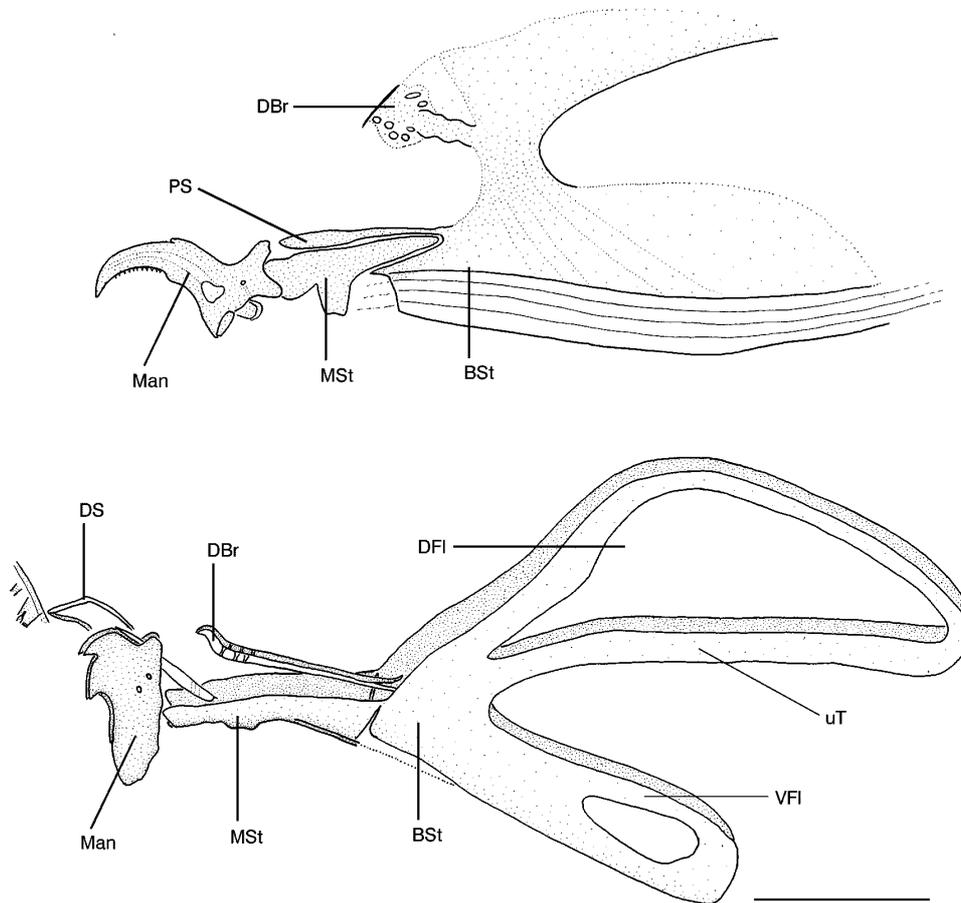


Abb. 1-2: Cephalopharyngealskelette von 1: *Drosophila melanogaster*, 2: *Agromyza abiens* (hier am Basalstück hyaline Bereiche nicht berücksichtigt). Abkürzungen: BSSt = Basalstück, DB = Dorsalflügelbrücke, DFI = Dorsalflügel, DS = Dorsalsklerit, Man = Mandibel, MSt = Mittelstück, PS = Parastomalspangen, uT = unterer Teil (des Basalstücks), VFI = Ventralflügel. Maßstrich = 0,1 mm.

nachgewiesen worden. Diese Löcher sind bei den hinteren Labialskleriten weitaus zahlreicher als bei den vorderen und den Epipharyngealskleriten.

Das ebenfalls paarig organisierte **Basalstück** (tentopharyngeal sclerite) besteht aus zwei U-förmigen Skleriten, die in der Regel dorsal durch eine **Dorsalflügelbrücke** (Ferrar 1979: dorsal bridge) miteinander verbunden sind. Jedes Sklerit besteht aus einem dorsalen und einem ventralen Flügel (Cornu). Am Hinterrand des **Dorsalflügels** ist die Bildung von Verdünnungen und Fenstern in der Cuticula weit verbreitet. Auf der Dorsalflügelbrücke befinden sich Lichtsinnesorgane (Bolwig 1946), die mit den larvalen Stemmata homolog sind (Melzer 1994). Die **Parastomalspangen** sind zwei dünne Leisten, die dorsal am Vorderende des Dorsalflügels an der Grenze zum Mittelstück liegen.

Am Boden des **Ventralflügels**, dessen Teile innen zusammengewachsen sind, befindet sich bei der Mehrzahl der Arten ein Filterapparat, mit dem die in Flüssigkeit suspendierten Nahrungspartikel konzentriert werden (Dowding 1967, Roberts 1969a). Dieses Organ, das vermutlich schon im Grundmuster der höheren Dipteren vorhanden ist, wird in der Regel bei räuberischen, parasitoiden oder phytophagen Larven reduziert, so auch bei den Agromyziden. Der Filterapparat ist bei schwach sklerotisierten Larven lichtmikroskopisch an den feinen Längsleisten

gut zu erkennen (Abb. 1). Bei den meisten bisher untersuchten Arten befinden sich ebenfalls am ventralen Flügel auch Ansatzstellen der Mandibelabduktoren und -adduktoren. Dort ist bei zahlreichen Arten ein innerer Bereich schwach sklerotisiert, der deshalb **ventrales Fenster** genannt wird. Mit dem dorsalen Teil sind die spezialisierten Dilator- und Constrictormuskeln verbunden, die sowohl Saugfunktion haben als auch den Filtermechanismus betreiben (Dowding 1967, Roberts 1969a).

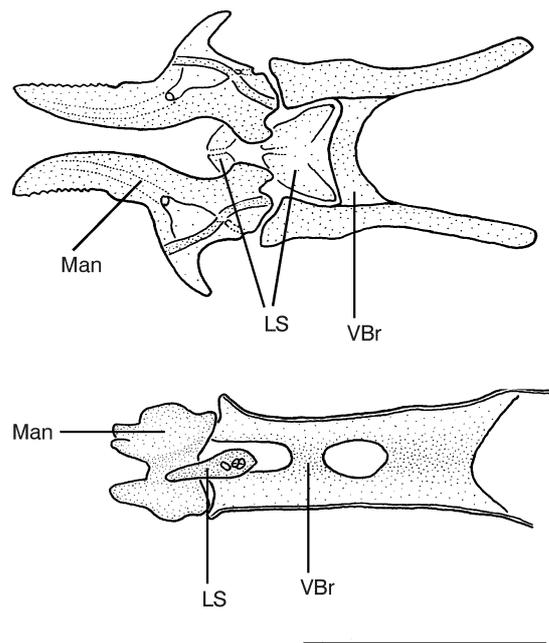


Abb. 3-4: Mandibeln und Mittelstück dorsal von 3: *Drosophila melanogaster*; 4: *Agromyza abiens*. Abkürzungen: LS = Labialsclerit, Man = Mandibeln, VBr = Ventralbrücke (des Mittelstücks). Maßstrich = 0,1 mm.

Bei den meisten mikrophagen Dipterenlarven sind die Abschnitte des Cephalopharyngealskeletts gegeneinander beweglich, so daß die Larven mit den Thorakalsegmenten wühlende und klammernde Bewegungen ausführen können.

Mandibeln und benachbarte Teile

Die Mandibeln fast aller Agromyzidenlarven unterscheiden sich von denen anderer Cyclorhapha-Larven durch ihre vertikale Verlängerung. Distal befinden sich mehrere Spitzen, denen die Aufgabe des Aufreißen von Pflanzenzellen zukommt. Sie werden im folgenden **Mundhaken** genannt. Bei einem Großteil der Arten befinden sich genau zwei Mundhaken an jeder Mandibel, in einigen Taxa wie z. B. *Agromyza* und *Japanagromyza* kommen Arten mit drei bis acht Mundhaken an jeder Mandibel vor. Nicht selten sind auch Reduktionen oder das völlige Fehlen von einzelnen Mundhaken an einer oder auch beiden Mandibeln (z. B. *Napomyza lateralis*, *Chromatomyia scolopendri*, *Phytomyza flavicornis*). Die Mandibeln können gleich groß oder, was häufiger vorkommt, unterschiedlich groß sein, so daß dann die Mundhaken alternieren (z. B. Abb. 6-8). Welche Mandibel die größere ist, ist ein gruppenspezifisches Merk-

mal. Die linke Mandibel ist innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe und den hier untersuchten *Japanagromyza*-Arten größer, während die Phytomyzinae größere rechte oder selten gleichgroße Mandibeln aufweisen (Allen 1958). Innerhalb von *Agromyza* sind die Mandibeln in der Regel gleich groß, gelegentlich kommt schwache Asymmetrie in beide Richtungen vor; z. B. hat *A. frontella* eine etwas größere linke Mandibel. Nach Abbildungen aus der Literatur verstoßen einige Arten gegen die hier formulierten Regeln. *Amauromyza aliena* (Malloch, 1914) hat nach Sasakawa (1972, Fig. 25) eine größere linke Mandibel, *Ophiomyia nealae* Sasakawa, 1964 hat nach Ansicht des Erstbeschreibers eine größere rechte Mandibel. *Chromatomyia crawfordiae* (Sasakawa, 1954) hat nach Singh & Ipe (1973, Pl. CLV) eine größere linke Mandibel, nach Sasakawa (1961, Fig. 99) ist dagegen die rechte Mandibel dieser Art größer (in beiden Artikeln *Napomyza* zugeordnet). Diese Zeichnungen sind vermutlich teilweise fehlerhaft, weil sich die Autoren nicht der Regelmäßigkeit dieses Merkmals bewußt waren. In den Texten der genannten Autoren wird die Stellungen von Mandibeln nie erwähnt. Deshalb werden diese Abbildungen hier als überprüfungsbedürftig eingeschätzt und nicht vorläufig berücksichtigt.

Am häufigsten sind die oberen Mundhaken beider Mandibeln geringfügig größer als die darunter befindlichen. Einige Taxa, vor allem Nicht-Blattminierer, zeichnen sich durch einzelne gegenüber den unteren stark vergrößerte obere Mundhaken aus, entweder sind rechte und linke vergrößert (*Phytomyza flavicornis*) oder - häufiger - nur einer von beiden (*Melanagromyza lappae*, *Napomyza lateralis*). In solchen Fällen liegen die unteren Mundhaken deutlich hinter den oberen, also nicht auf nahezu gleicher Höhe darunter. Auch bei den Arten, deren Mundhaken annähernd gleich groß sind, liegen diese nicht genau untereinander, sondern die Spitzen bilden eine leicht schräge Linie. Die oberen Mundhaken ragen also etwas weiter vor. Dieser letztere Aspekt ist wichtig für das Verständnis der Position der Mandibeln sowie von deren Lage innerhalb des Kopfsegments, denn demzufolge dringen während der Minierbewegung die oberen bzw. der eine obere Mundhaken zuerst in das frische Pflanzengewebe ein.

Nur bei wenigen Arten ist zu beobachten, daß sich die Mundhaken im Laufe des Lebens einer Agromyzidenlarve abnutzen: Der deutlichste Fall betrifft *Agromyza filipendulae* (und einige verwandten Rosaceenminierern), die als frisch gehäutete Larve des dritten Stadiums extrem verlängerte Mundhaken hat, die kurz vor der Verpuppung viel kürzer sind (Abb. 52, 53). Weitere Arten, bei denen Abnutzungserscheinungen direkt beobachtet werden konnten, sind *Phytomyza flavicornis* (in *Urtica*-Stengeln S. 187) und *Liriomyza virgo* (in Schachtelhalm S. 153). Wenn ausschließlich ältere Larven oder Puparien verfügbar sind, dann sind die kantigen, apikal flachen Mundhaken ein guter Indikator für Abnutzung. Werden solche Formen von Mundhaken beobachtet, sollte die mögliche Abnutzungen bei Artbeschreibungen diskutiert werden, damit kein unzuverlässiges diagnostisches Merkmal zur weiteren Neubeschreibungen führt (vergl. Iwasaki 1997). Der Effekt des Abriebs wird vermutlich durch Calciumoxalat-Kristalle verursacht, die sich in unterschiedlicher Menge in den Pflanzen befinden. Bei *Phytomyza flavicornis* sind auf REM-Aufnahmen deutlich seitliche Kratzspuren auf den Mundhaken zu erkennen (Abb. 336).

An jeder Mandibel befinden sich zwei oder drei aufgrund ihrer Lage nur lichtmikroskopisch sichtbare Löcher (nach Sinclair 1992 Campaniforme Sensillen), entweder lateral im hinteren Bereich (Abb. 48) oder am Hinterrand (Abb. 74, 75, 124), so daß sie in Lateralansicht nur schwer zu erkennen sind. Bei jenen Arten mit stark vergrößerten oberen Mundhaken rücken sie nach vorn an die Basis der Mundhaken vor. Diese Strukturen entsprechen vermutlich den auf REM-Aufnahmen beobachteten Sinnesgruben, die weiter unten Mittlere Lateralorgane genannt werden. (S. 28)

Bei einzelnen Arten sind auf der Oberseite beider Mandibeln am Hinterrand deutliche Erweiterungen zu erkennen, die an die Abduktorapodeme der übrigen Cyclorrhapha-Larven erin-

nern, wengleich sie bei Agromyziden wesentlich kleiner sind. Die untersuchten Arten, bei denen dieses Merkmal gefunden wurde sind *Gymnophytomyza heteroneura* (Abb. 278), *Agromyza abiens* (Abb. 2) und *Metopomyza ornata* (Abb. 229). Da aber nicht erkennbar ist, daß diese Strukturen Ansatzstellen für Muskel darstellen, werden sie hier nicht als Abduktorapodeme bezeichnet und als Neuentwicklungen interpretiert.



Abb. 5-8: Schematische Darstellung einiger Mandibeln in Frontalansicht. Von links: 5: *Agromyza anthracina*; 6: *Japanagromyza etiennei*; 7: *Ophiomyia spec.*; 8: *Phytomyza lappae*.

Die meisten Arten der Phytomyzinae mit stark alternierenden Mandibeln haben nur an der linken kleineren Mandibel jeweils eine in Lateralansicht deutlich ausgeprägte hintere Kante (z. B. Abb. 217), die aber viel dünner und transparenter ist als die anderen Bereiche der Mandibel.

Ventral am Hinterrand der Mandibeln ist bei zahlreichen Arten eine Kante entwickelt, die möglicherweise mit den Adduktorapodemen homolog ist, da dort auch Muskeln ansitzen (s. 4.7).

Weit verbreitet in vielen Taxa, besonders bei LI-Larven, sind sogenannte **Lateralsklerite**, die vom unteren Teil des Mandibularkomplexes entspringen und als Verstärkung des Integuments an beiden Seiten des Körpers nach dorsal verlaufen. Oft sind sie bei Betrachtung der Lateralseite kaum zu erkennen, wenn sie nicht über den Bereich der Mandibeln hinausragen. Bei manchen Arten, wie *Ophiomyia* spp. und *Napomyza lateralis* sind sie auffällig nach hinten gerichtet und können als diagnostisches Merkmal verwendet werden. Ob sie mit den sog. Mundwinkelstücken anderer Dipterenlarven homolog sind, ist ungeklärt.

Bei einigen Taxa (*Agromyza*, *Japanagromyza*, der *Ophiomyia*-Gruppe, einigen *Phytomyza*) befinden sich über oder dorsal hinter den Mandibeln dünne paarige **Dorsalsklerite**, deren weichere Spitze auf REM-Aufnahmen als **Mundlappen** oder **Filamente** erkennbar sind. Deshalb können diese Sklerite ebenso wie die Mundlappen nur auf das Labrum zurückgeführt werden (Courtney et al. 2000; s. auch 4.2). Bei anderen Dipteren hat der Autor bisher keine vergleichbaren lichtmikroskopische sichtbaren Sklerite gesehen. Vermutlich sind Teile des Labrums sekundär sklerotisiert worden.

Die Dorsalsklerite sollten nicht mit den **Fascialskleriten**, welche die Seitenräder der Gesichtsmaske verstärken, verwechselt werden. Innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe kommen z. B. beide Sklerittypen vor (Abb. 123-125).

In dem engen Raum vorn unterhalb des schmalen Mittelstücks bzw. zwischen den Mandibeln sind bei Agromyziden die zwei **Labialsklerite** lokalisiert; sie sind dementsprechend klein, oft auch miteinander verwachsen. Die vorderen haben ein länglich fadenartiges Aussehen und ragen weit in den Raum zwischen den Mandibeln hinein (s. Abb. 217, 48) oder liegen sogar darüber (Abb. 2), während sie bei anderen Dipterenlarven unterhalb der Mandibeln verlaufen.

Basal sind sie mit den hinteren Labialskleriten verbunden. Sie erscheinen bei wenigen Arten paarig (z. B. *Gym. heteroneura*, *Agromyza johanna*e, *Selachops flavocinctus*). Die hinteren Labialsklerite sind ein kugelförmiges Gebilde mit in Dorsalansicht deutlich sichtbaren Löchern, die Aussparungen für Sinnesorgane darstellen (s. Bolwig 1946, S. 169 f., Singh & Singh 1984). Diese Löcher sind meistens paarig angeordnet, in der Regel stehen zwei sehr große vier bis sechs kleineren gegenüber, bei manchen Arten sind jedoch ausschließlich kleine Löcher von gleicher Größe vorhanden (z. B. *Phl. melampyga*, *Aulagromyza orphana*). Im Gegensatz zum vorderen Sklerit, das oft fehlt oder reduziert und durchsichtig ist, ist das hintere fast stets vorhanden, wenn auch oft winzig und kaum sichtbar.

Die anhand von REM-Aufnahmen erschlossene vermutliche Lage der Mundöffnungen sowie die Positionen der lichtmikroskopisch untersuchten vorderen Labialsklerite stimmen gut mit der Annahme überein, daß sich die Labialsklerite stets unterhalb des vorderen Teils des Nahrungsrohrs befinden. Das gilt insbesondere für das weit nach dorsal verschobene zusammengewachsene Labialsklerit von *Agromyza abiens* (Abb. 2).

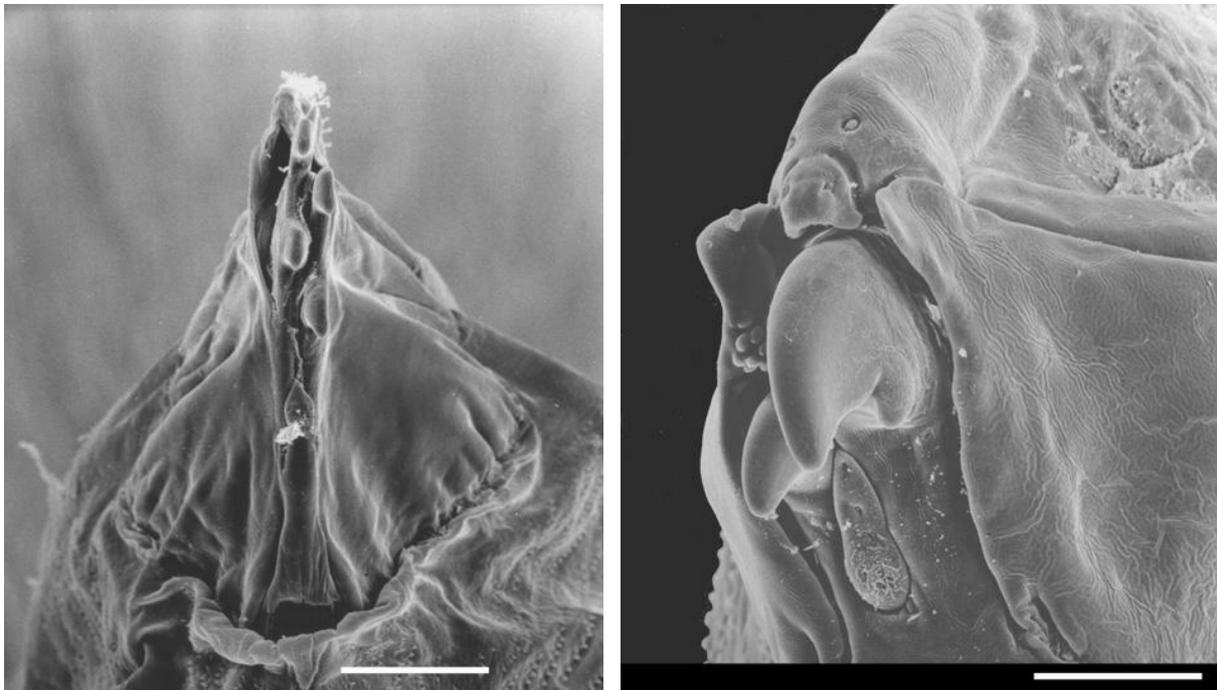


Abb. 9-10: Zwei Beispiele für das Formenspektrum der Mundhaken bei Agromyziden: Von links: 9: Blattminierer *Cerodontha angulata*; 10: Stengelminierer *Melanagromyza lappae*. Maßstriche = 50 μ m.

Das Mittelstück

Das Mittelstück ist im Vergleich zu anderen cyclorrhaphen Dipterenlarven stark verlängert und verschmälert, oft ist es länger als das folgende Basalstück. Die ursprüngliche Zusammensetzung von zwei durch eine Ventralbrücke verbundenen Leisten ist kaum noch zu erkennen, da diese Ventralbrücke auf die nahezu ganze Innenseite der Leisten ausgedehnt ist. Es bleibt nur eine rundliche Öffnung für den Speichelgang. Diese befindet sich meistens im hinteren Drittel, bei *Calycomyza* ausnahmsweise im vorderen Viertel des Mittelstücks. Bei zahlreichen Arten (besonders *M. lappae*, *Cerodontha* spp., *N. lateralis*) sind die Seitenteile zusätzlich dorsal nach innen aufeinander zu gebogen, so daß im Extremfall eine nahezu vollständig geschlossene Röhre entsteht. Wie schon erwähnt, ist der Vorderkörper als Anpassung an die blattminie-

rende Lebensweise stark lateral abgeflacht, um dünne und schmale Minen anlegen zu können. Die äußerste Körperspitze sollte nicht breiter sein als die zu konsumierenden Zellschicht des Blattes. Um das zu ermöglichen, wurde die Saugmuskulatur, da sie nicht unbegrenzt verkleinert werden kann, etwas nach hinten verlagert. In diesem Zusammenhang hat das Mittelstück vermutlich die Funktion eines "Trinkhalms" erhalten. Bei einigen Nicht-Blattminierern wie *Selachops flavocinctus*, *Gymnophytomyza heteroneura* oder *Phytomyza flavicornis* sind die beschriebenen Merkmale wesentlich schwächer ausgeprägt, das Mittelstück ist kürzer und breiter, die Ventralbrücke verbindet einen kürzeren Abschnitt der lateralen Leisten. Es ist aber auch bei diesen Arten eindeutig zu erkennen, daß stets die Einmündung des Speichelkanals von der Ventralbrücke umschlossen ist. Damit ist die Verbreiterung der Ventralbrücke eine überzeugende Autapomorphie der Agromyziden.

Die Dorsalflügelbrücke

Dorsal über dem Mittelstück oder innerhalb der Röhre des Mittelstücks befindet sich die Dorsalflügelbrücke (Abb. 2), die an der Basis dünn mit dem Basalteil des Cephalopharyngealskeletts verwachsen ist. Gegenüber anderen Dipterenlarven handelt es sich bei der Dorsalflügelbrücke der Agromyziden um ein dünnes aber langes Band, das sich oft kaum vom Mittelstück abhebt. An der Spitze befinden sich zwei bis sechs Aussparungen, die wahrscheinlich Standorte von Lichtsinnesorganen darstellen. Die Dorsalflügelbrücke wurde bisher in der Agromyzidenliteratur noch nicht als solche interpretiert; auf den meisten Zeichnungen ist die entsprechende Struktur jedoch angedeutet, wenn sie bei der betreffenden Art in Lateralansicht über den Rand des Mittelstücks hinausragt.

Es ist offensichtlich, daß Lichtsinnesorgane für Agromyziden notwendig sind, nämlich zum Bestimmen eines passenden Zeitpunktes zum Verlassen der Mine, um dann in negativ phototaktischer Reaktion einen dunklen, nicht zu trockenen Verpuppungsort aufsuchen zu können. Wenn die Larven tagsüber bei sonnigem Wetter zur Verpuppung aus ihrer Mine herauskriechen, dann besteht die Gefahr, daß sie an Austrocknung sterben bevor sie den Verpuppungsort im Boden erreicht haben. Leabee (1986) fand in Laborexperimenten an *Liriomyza trifolii*, daß die Larven bevorzugt frühmorgens die Minen verlassen, also zu einer Zeit, in der es noch kühl ist und gleichzeitig schon das Tageslicht einen Weg ins Dunkle weist. Er konnte auch nachweisen, daß erwachsene außerhalb der Mine befindliche Larven sich in beleuchteter Umgebung signifikant später verpuppen als in Dunkelheit.

Bei einigen Taxa, deren Präimaginalstadien auch die Puppenruhe in der Mine verbringen, ist eine Reduktion der Dorsalflügelbrücke zu beobachten, z. B. bei *Cerodontha* und *Calycomyza*. Den zweiten und dritten Larvalstadien der *Ophiomyia*-Gruppe fehlt die Dorsalflügelbrücke fast vollständig. Auch die Arten dieser Gruppe verbringen ihre gesamte Präimaginalphase in der Mine. Auch bei den Larven von *Phytobia* ist die Dorsalflügelbrücke reduziert. Diese Larven leben im lichtundurchsichtigen Holzkörper, so daß eine Lichtrezeption vor dem Auskriechen ausgeschlossen ist.

Das Basalstück

Das Basalstück und in geringerem Maße auch das Mittelstück sind zumeist keine von der Umgebung deutlich abgesetzte Sklerite, vielmehr verdünnen sie an den Rändern dorsal und posterior oft so kontinuierlich, daß sich oft die Grenzen nicht eindeutig bestimmen lassen. Über

dem Mittelstück und dem Basalstück befindet sich in der Regel ein hyaliner Bereich, der oft die Dorsalflügelbrücke umgibt und der weder dem Mittel- noch dem Basalstück zugesprochen werden kann. Das Basalstück ist oft ganz mit dem Mittelstück verwachsen; bei den meisten Arten sind jedoch zumindest die unteren zwei Drittel des Grenzbereichs getrennt. Die bei vielen Dipterenlarven am Vorderrand ansitzenden Parastomalspangen (Abb. 1) fehlen den Agromyzidenlarven. Aufgrund der andersartigen Form der Dorsalflügelbrücke wirkt der Umriß des Basalstücks schlanker als bei meisten anderen Dipterenlarven, besteht aber aus den gleichen Teilen. Er verzweigt sich nach einer gemeinsamen Basis zu zwei nur basal verwachsenen Dorsalflügel und einem unpaaren Ventralflügel (Abb. 2). In den folgenden Teilen ist der Einfachheit halber von "dem" Dorsalflügel die Rede, gemeint ist der auf den Abbildungen einzig sichtbare, denn diese zeigen nur einen der Flügel von der Seite. Der Dorsalflügel kann eine weitere hinten offene Teilung (z. B. Abb. 74) oder ein großes hinten geschlossenes Fenster aufweisen (Abb. 2). Besonders augenfällig ist dies bei den Agromyzinae, die in der Bestimmungsliteratur oft inkorrekt mit dem Vorhandensein von insgesamt drei Flügeln des Basalstücks charakterisiert wird. Dieser Eindruck entsteht, weil zwei Teile bzw. die oberen und unteren Ränder des Fensters der Dorsalflügels annähernd gleich dick sind, wie bei den Agromyzinae. Der untere Teil des Dorsalflügels der Phytomyzinae ist demgegenüber wesentlich dünner als obere und wird deshalb oft übersehen. Im folgenden soll wie bei Allen (1957b) stets vom unteren bzw. oberen Teil des Dorsalflügels die Rede sein. Der zweiteilige Dorsalflügel wird insgesamt dem Ventralflügel gegenübergestellt. Gemäß dieser Interpretation verzweigen sich Dorsal und Ventralflügel, bevor sich ersterer weiter aufteilt. Ausnahmen von dieser Regel stellen die *Ophiomyia*-Gruppe und *Japanagromyza* dar, wo sich der Dorsalflügel schon sehr dicht an seinem Vorderrand teilt (Abb. 74-76). Der Ventralflügel ist in der Regel etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und etwa so hoch wie das Mittelstück, gegenüber dem er etwas nach ventral gebogen ist. Da ein Filterapparat fehlt und die Sklerotisierung zumindest ventral relativ gleichmäßig ist, wirkt der Ventralflügel wie eine Fortsetzung des Mittelstücks als Nahrungskanal. Sehr verbreitet innerhalb der Agromyzidae ist je ein kleines Fenster an den Seiten des Ventralflügels.

4.2. Die Körperoberfläche

Der von außen sichtbare Bereich der Mandibeln

Im folgenden werden die Formen der Mundhaken beschrieben wie sie sich von außen mit REM-Aufnahmen darstellen lassen. Bei den Arten mit symmetrischen oder annähernd symmetrischen Mandibeln (z. B. *Gymnophytomyza heteroneura*, Abb. 274) haben diese in der Regel einen deutlich großen Abstand voneinander, zwischen beiden befindet sich, deutlich sichtbar, die Mundöffnung. Bei einem Teil der *Agromyza*-Arten (z. B. *albipennis*) divergieren die Mandibeln nach dorsal oder die Mundhaken haben nach vorne auseinanderlaufende Positionen (*filipendulae*). Die meisten Arten, insbesondere jene mit alternierenden Mundhaken, besitzen jedoch in paralleler Position stehende Mandibeln. Die alternierenden Mandibeln haben in der Regel einen so geringen Abstand zueinander, daß die Mundöffnung kaum zu erkennen ist.

Mit Ausnahme von *Calycomyza* spp. und einigen *Agromyza*-Arten sind die apikalen Bereiche der Mandibeln bei Agromyziden in jeder Position sehr gut von außen zu erkennen. Gleiches gilt in geringerem Maße auch für Fergusoniniden und Tephritiden (Carroll & Wharton 1989, Goeden & Headrick 1992). Bei einigen Cyclorrhapha-Larven ist in entspannter Position der Larve äußerlich von den in der Regel längeren Mundhaken wenig zu sehen, z. B. *Odinia* (s. S.X 217). Sie werden bis zur Spitze vom Mundrand umhüllt.

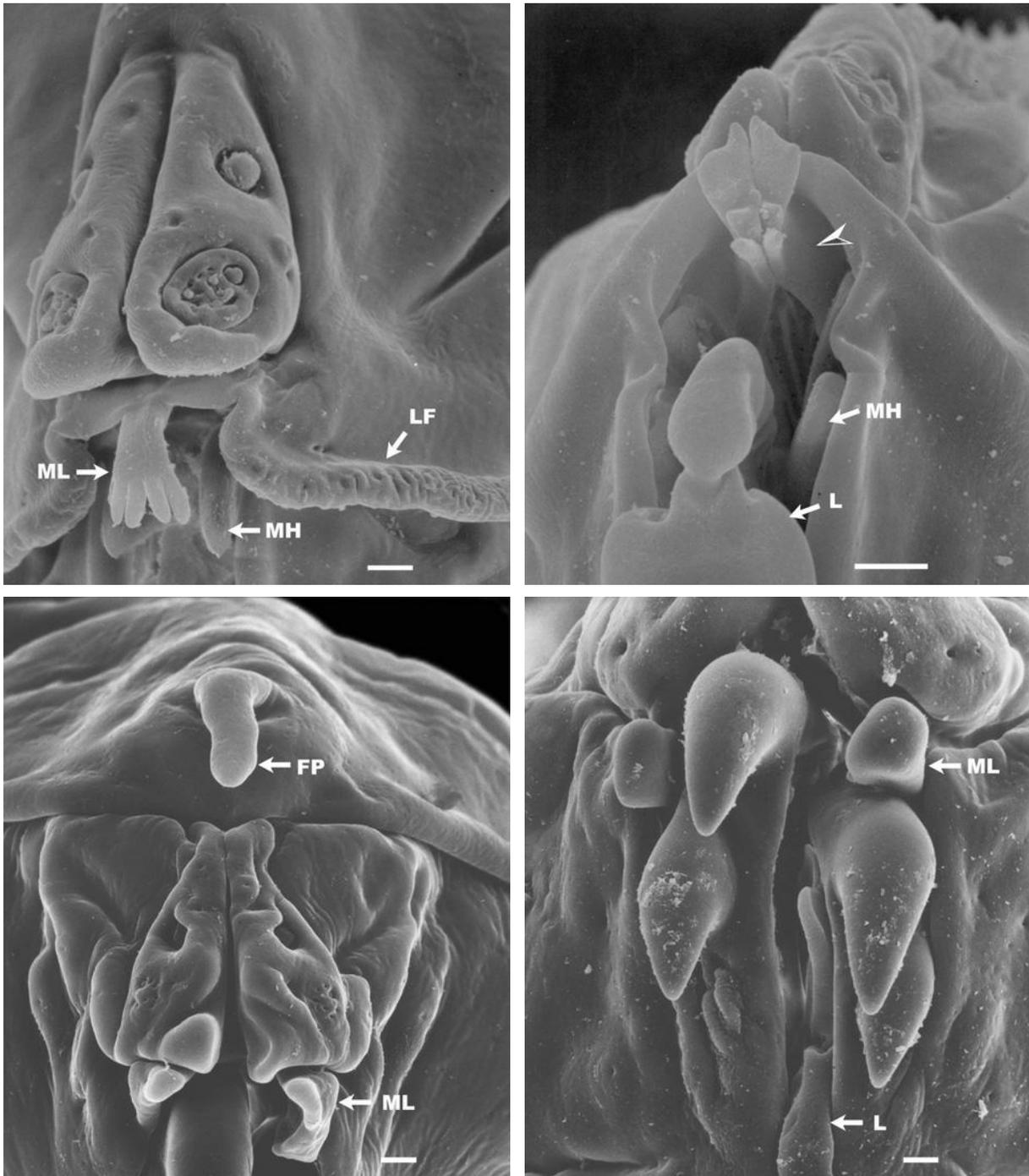


Abb. 11-14: REM-Aufnahmen der Mundregion einiger Agromyziden. Von l. o. nach r. u.: **11**: Gesichtsmaske und mittlere Mundlappen von *Agromyza pseudoreptans*; **12**: Die Mundöffnung von *Agromyza filipendulae* zeigt die Fortsetzung der Mundlappen nach innen (Pfeilspitze); **13**: Gesichtsmaske von *Phytomyza ilicis* mit seitlichen Mundlappen; **14**: Mandibeln und seitliche Mundlappen von *Aulagromyza discrepans*. Abkürzungen: FP = Frontalprozeß, L = Labium, LF = Lateralfalte, MH = Mundhaken, ML = Mundlappen. Maßstriche = 5 µm.

Die Mundlappen

Bei den meisten Agromyzidentaxa befinden sich unter dem Gesichtsunterrand blatt- oder filamentartige Strukturen, die in etwas anderer Form auch bei anderen cyclorrhaphen Dipteren vorkommen (z. B. bei Sepsiden cf. Meier 1996, dort "braces" genannt). Vermutlich handelt es sich bei den Mundlappen um das Labrum bzw. um dessen Abkömmlinge. Diese Sichtweise legen Vergleiche mit den ursprünglicheren Nematoceren nahe (s. Abb. 25-34 in Courtney et al. 2000). Durch die Drehung der Mandibeln nach ventral wurde das Labrum teilweise dorsal in den Zwischenraum der Mandibeln geschoben

Die Mundlappen liegen bei *Agromyza* in der Mitte zwischen den oft deutlich voneinander entfernt stehenden Mandibeln (**Mittlere Mundlappen**, Abb. 11). Bei *Agromyza filipendulae* und *A. johannae* liegen noch zwei Paare von blattartigen Mundlappen dicht nebeneinander, während bei anderen Arten nur noch ein paariges oder einzelnes Bündel von Filamenten (*A. frontella*) oder nur ein einzelner dünner Prozeß (*A. abiens*) ausgebildet ist. Mundlappen fehlen vollständig bei *Japanagromyza* und der *Ophiomyia*-Gruppe.

Unter den Phytomyzinae ist *Nemorimyza posticata*, die einzige Art, bei der ebenfalls Mittlere Mundlappen nachweisbar sind (Abb. 132). Die ventralen Erweiterungen der Gesichtsmaske sind jedoch äußerlich vollständig mit der Gesichtsmaske verwachsen, so daß diese Sichtweise bezweifelt werden kann. Jedoch unterscheiden sich die Fortsätze von *Nemorimyza* deutlich von allen anderen Formen von Protuberanzen der Gesichtsmaske, die sonst innerhalb der Phytomyzinae vorkommen. Bei den übrigen Phytomyzinae befinden sich die Mundlappen - wenn sie überhaupt vorhanden sind - lateral unter der Gesichtsmaske. Diese sind in manchen Fällen auch lichtmikroskopisch sichtbar (s. Miall & Taylor 1907), aber in den meisten Fällen nur durch REM-Aufnahmen nachweisbar (z. B. Abb. 13). Abweichend von der verbreiteten blattartig, dünnen Form der Mundlappen, kommen Arten vor, bei denen diese eher die Form von kurzen apikal abgerundeten Stümpfen aufweisen, z. B. *Aulagromyza discrepans* (Abb. 14). Dem stehen Formen mit großflächigen, breiten Lappen gegenüber, die eine nur schmale Ansatzstelle am Mundrand haben, z. B. *Amauromyza ?lamii* (Abb. 153). Besonders bei *Phytomyza* sind breite und großflächige Formen vorhanden, die sehr breit mit dem Mundrand lateral oder auch zusätzlich dorsal verwachsen sind. Es kann ihnen deshalb größere Formstabilität zugeschrieben werden. Die zuvor beschriebenen Typen bilden meistens laterale oder dorsolaterale Erweiterungen der Mundränder. Jene Mundlappen mit den kürzeren Ansatzstellen ragen dagegen oft nach innen in den Zwischenraum der Mandibeln.

Gelegentlich sind die Mundlappen geteilt oder eingeschnitten, so bei *Gymnophytomyza heteroneura* (Abb. 274), *Chromatomyia horticola*, *Aulagromyza heringi*. In dem Fall liegt oft ein Abschnitt des Mundlappens unter der Gesichtsmaske und der andere neben dem Seitenrand der Mundöffnung direkt über dem oberen Mundhaken. Korrespondierend mit der Asymmetrie der Mandibeln sind auch oft die rechten Mundlappen, die sich neben den größeren Mandibeln befinden, verkleinert oder fehlen ganz (z. B. bei *Liriomyza*). Die linken sind hingegen gut entwickelt und füllen den Bereich am Rand der Mundöffnung zwischen dem Gesichtsunterrand und dem linken oberen Mundhaken aus. Daraus läßt sich folgende Funktion erschließen: Die größeren, vorgestreckten Mundlappen könnten den Einstrom der Nahrung durch die Erweiterung der Ränder der Mundöffnung verbessern. Das erklärt auch, daß der rechte Mundlappen oft reduziert ist, wenn er durch die rechte Mandibel vom Mundrand getrennt ist. Für den funktionsmorphologischen Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme spricht auch die Position der Mundlappen bei *Agromyza*. Dort bewirken sie einen dorsalen Abschluß der Mundöffnung in der Mitte zwischen den Mandibeln. Die gerade beschriebene Funktion läßt sich nicht bei allen Ar-

ten vermuten, da die Mundlappen oft so kurz sind, daß sie keinen Einfluß auf den Nahrungseinstrom haben dürften. Dies gilt besonders für Nicht-Blattminierer (z. B. *Liriomyza lutea*).

Die äußere Struktur der Umgebung vieler Mundlappen macht es wahrscheinlich, daß sie nicht einfache Erweiterungen der Gesichtsmaske oder der seitlichen Bereiche des Kopfsegments sind, sondern sich von inneren Skleriten in der Umgebung der Mandibeln ableiten. Sie liegen oft zwischen dem Mundrand und der Gesichtsmaske und scheinen aus dem Inneren herauszuragen. Dies ist am deutlichsten bei *Agromyza*: Anhand von deren filamentartigen mittleren Mundlappen ist es lichtmikroskopisch klar zu bestätigen, daß es sich um die Spitzen jener als **Dorsalsklerite** bezeichneten paarigen Strukturen über den Mandibeln handelt (s. 4.1; Abb. 2). Aber auch innerhalb der Phytomyzinae läßt sich z. B. bei *Ph. flavicornis* dieser Zusammenhang erkennen, auch wenn nur selten bzw. undeutlich Dorsalsklerite zu erkennen sind. Vermutlich gehen die Mundlappen und Dorsalsklerite aus maxillaren Elementen hervor, welche die Mandibeln der cyclorrhaphen Dipterenlarven umgeben, (Schremmer 1957). Die Mundlappen des überwiegenden Teils der Phytomyzinae und einiger *Agromyza*-Arten sind äußerlich allerdings mehr oder weniger stark mit dem Mundrand oder der Gesichtsmaske verwachsen, so daß sie oft nicht als eigenständige Strukturen erkennbar sind. Bei einigen Gruppen fehlen sie ganz, so einigen *Cerodontha*-, allen bekannten *Japanagromyza*-Arten und der *Ophiomyia*-Gruppe.

Der ventrale Bereich der Mandibeln wird in der Regel durch das **Labium** ausgefüllt (z. B. Abb. 21, 132) (Courtney et al. 2000), dessen Breite stark von dem Abstand der Mandibeln zueinander abhängt. An dessen Basis befindet sich das **Labialorgan**, das im Kapitel über die Sinnesorgane beschrieben wird.

Die Bestandteile des Kopfsegments

Die **Gesichtsmaske**, die Trägerin der wichtigsten Sinnesorgane der Dipteren (s. u.), ist innerhalb des Kopfsegments ein deutlich verdickter und stabilisierter Bereich, der die Spitze des Kopfsegments über den Mandibeln bildet. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist in der Regel mit dem Oberrand der Mundöffnung zumindest äußerlich identisch. Bei *Agromyza*-Arten ist es jedoch anders, dort liegt die Gesichtsmaske oft deutlich oberhalb der Mundöffnung (Abb. 44,54). Die Breite der Gesichtsmaske entspricht in der Regel etwa jener des Mandibularkomplexes, so daß die dortigen Sinnesorgane während der Minierbewegung unmittelbaren Kontakt mit der aufzunehmenden Nahrung haben. Wie bei zahlreichen weiteren Dipterentaxa sind die zwei symmetrischen Gesichtshälften deutlich durch eine Einschnürung oder Furche geteilt. Die längliche und schmale **Mittelfurche** der Agromyziden ist bei den meisten Arten deutlich pigmentiert, also auch lichtmikroskopisch gut wahrnehmbar. Am Dorsalende der längs verlaufenden Furche befindet sich oft noch eine **Querfurche**. Wenn lichtmikroskopisch keine Pigmentierung sichtbar ist, dann ist die Mittelfurche oft verbreitert, weniger tief und somit undeutlicher ausgeprägt (z. B. *Liriomyza pusilla*, *Chromatomyia milii*, *Aulagromyza orphana*) oder reduziert (*Chromatomyia scolopendri*). Einigen Taxa fehlt sie aber auch ganz, z. B. *Phytoliriomyza melampyga*, *Cerodontha* spp. oder der *Ophiomyia*-Gruppe. Bei letzterem Taxon bestimmt die Struktur der Terminalorgane (s. u.) die äußere Form der Gesichtsmaske. Die Cuticularringe, welche die Terminalkomplexe beider Gesichtshälften erfassen, sind hier miteinander fusioniert, so daß eine charakteristisch nasenartig vorgewölbte Spitze entsteht (Abb. 15, 102).

Die Mittelfurche kann sich nach unten hin verbreitern, an ihrem unteren Ende kann die Gesichtsmaske eine Einkerbung aufweisen. Bei zahlreichen Arten sind die Ränder der Mittelfurche zu **Inneren Protuberanzen** verdickt, die sich gelegentlich auch nach unten ausdehnen (*Liriomyza strigata*, Abb. 260).

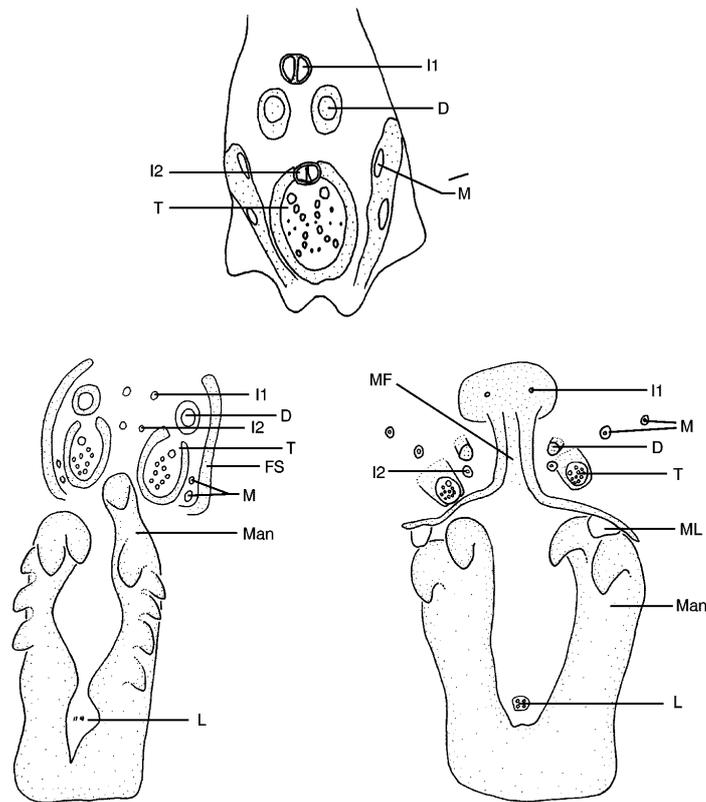


Abb. 15-17: Sinnesorgane der Gesichtsmaske. Die Zeichnungen basieren auf Exuvien. 15: *Tropicomyia theae* (I1, I2 und T; sind miteinander verwachsen, M befinden sich in einem sklerotisierten Bereich); 16: *Japanagromyza salicifolii*, L2 (Facialsklerit vorhanden); 17: *Selachops flavocinctus*. Abkürzungen: D = Dorsalkomplex, FS = Facialsklerit, I1 = obere Innere Sinnesorgane, I2 = untere Innere Sinnesorgane, L = Labialorgan, M = Marginalorgan, Man = Mandibel, MF = Mittelfurche, ML = Mundlappen, T = Terminalkomplex.

Oft ist die Gesichtsmaske an den Rändern durch **Gesichtsrandfurchen** von der Umgebung abgesetzt; bei zahlreichen Arten sind die Grenzen zum Kopfsegment jedoch nur ungenau anhand der Wölbung der Gesichtsmaske zu erkennen. Ausschließlich lichtmikroskopisch erkennbar sind bei den *Japanagromyza* und allen *Melanagromyza*-Arten, deren Larven bekannt sind, in der Nähe der Hinterränder lateral stark pigmentierte **Facialsklerite** ausgebildet (Abb. 16). Diese sollten nicht mit den dicht nebeneinander liegenden an den Rändern stark pigmentierten Marginalsinnesorganen, wie sie bei manchen *Ophiomyia*- und *Tropicomyia*-Arten vorkommen, verwechselt werden (Abb. 15).

Der Unter- bzw. Seitenrand der Gesichtsmaske ist häufig durch Furchen vom Mundrand und dem übrigen Kopfsegment abgesetzt. Entweder verläuft eine Randfurche vom Unterrand der Gesichtsmaske aufwärts und bildet eine Seitenabgrenzung (*Phytomyza*). Gerade, wenn diese fehlt, verläuft stattdessen oft eine **Lateralfurche** vom Gesichtsunterrand horizontal nach hinten (*Liriomyza* u. a.). Bei *Agromyza*-Arten befindet sich an vergleichbarer Position eine nach außen gewölbte **Lateralfalte**. Beispiele für das völlige Fehlen von Abgrenzungen zwischen Gesichtsmaske, Mundrand und Kopfsegment sind *Chromatomyia scolopendri* (Abb. 386) und *Hexomyza spec.* (Abb. 107). Seitlich hinter der Gesichtsmaske liegen vor allem bei Arten der *Phytomyza*-Gruppe eine oder zwei **Lateralplatten**. Das sind rundliche, leicht aufgewölbte Platten, in deren Mitte sich die oberen Lateralsinnesorgane befinden.

Als **Stirn** wird hier der Bereich über dem Gesicht und unterhalb der Kopfgrenze bezeichnet. Sie ist manchmal durch die sich verzweigende Mittelfurche von der Gesichtsmaske getrennt. In den meisten Fällen ist der Übergang aber nicht eindeutig, dann kann man die Stirn über den Oberen Inneren Sinnesorganen beginnen lassen. Von der Stirn kann bisweilen eine **Stirnfalte** nach hinten verlaufen, wie bei einigen *Phytomyza*-Arten (Abb. 358). Auf der Stirn zwischen Segmentgrenze und Gesichtsmaske befindet sich gelegentlich ein **Frontalprozess** (*Phytomyza*, *Ophiomyia*, *Tropicomyia*). Bei *Phytomyza* handelt es sich um ein rundes, gelegentlich antennenartig segmentiertes Gebilde (Abb. 13, 358) mit unbekannter Funktion und Homologie, das in anderen Gattungen gar nicht vorkommt. Die Basis der Frontalprozesse von *Ophiomyia*-Arten ist so etwas wie eine Querfalte, die als Muskelansatzstelle in Betracht kommt. Der obere Rand ist gelegentlich zu einem halbmondförmigen Frontalprozess erweitert (Abb. 95, s. auch Süss 1971).

Mikrotrichien kommen auf dem Kopfsegment nur im Bereich der Stirn und bei einigen *Agromyza*-Arten auch am Unterrand des Mandibularkomplexes vor (Abb. 55), die übrige Oberfläche ist glatt. Im folgenden werden die Mikrotrichien nur noch "Haare" genannt. Haare mit Sinnesfunktion werden gesondert gekennzeichnet. Auf der Stirn sind Haare sehr häufig, sie treten in allen größeren Untergruppen auf. Innerhalb von *Cerodontha* und *Metopomyza* ist eine Sonderform verbreitet, die sehr langen und dünnen Haare sind hier an der Spitze zurückgebogen (Abb. 171). Die Haare der übrigen Gruppen sind dicker, borstenartiger und von einheitlicher Form (Abb. 252).

Nicht nur der untere Teil der Mandibeln, sondern auch das Integument unmittelbar unter den Mandibeln dient als Ansatzstelle für Muskulatur (s. 4.6). Auf lichtmikroskopischen Präparaten ist zu erkennen, daß das Integument in diesem Bereich stark pigmentiert und vermutlich auch verstärkt ist. REM-Untersuchungen zeigen an dieser Stelle in unterschiedlichem Abstand unter dem Mandibularkomplex vor der Segmentgrenze oft eine tiefe Quersfurche, die vermutlich die Hauptansatzstelle für die Muskulatur darstellt. Dieser Bereich ist besonders oft durch ventrale Verdickungen des ersten Thorakalsegments oder durch die häufige ventrale Retraktion des Kopfsegments verdeckt. Beide Phänomene sind in hohem Maße artspezifisch, manche Arten, vor allem Nicht-Blattminierer, ziehen ihr Cephalopharyngealskelett in Ruhestellung stets nach ventral zurück.

Die äußeren Sinnesorgane des Kopfsegments

Bei Agromyziden ist generell zu beobachten, daß die Sinnesorgane kleiner und einfacher gestaltet sind als bei den meisten anderen bekannten Dipterenlarven, von denen REM-Aufnahmen existieren. Sinneshaare oder -stifte sind nur noch in seltenen Fällen ausgeprägt. Gesockelte Papillensinnesorgane, die charakteristisch für die Gesichtsmaske von muscomorphen Dipteren sind (s. z. B. Chu-Wang & Axtell 1972a), fehlen bei Agromyziden. **Sinnesgruben** sind in der Regel so klein bzw. deformiert, daß mögliche Unterschiede und Strukturen am Grunde der Gruben nur in den seltensten Fällen registriert werden können. Allgemein wird bei den Beschreibungen neben den unspezifizierten Gruben von zwei weiteren Grundformen ausgegangen: **Papillensinnesorgane** bestehen aus einer Wölbung mit ringförmiger Vertiefung (marginale Invagination). Als **Campaniforme Sensillen** werden Wölbungen ohne marginale Invagination mit einer feinen Pore in der Mitte bezeichnet (Grünert & Gnatzy 1987).

Die Begriffe Dorsal- und Terminalorgane stammen von Bolwig (1946). Zahlreiche andere Autoren homologisieren diese Sinnesorgane mit Antennen (Dorsalorgan) und Maxillen (Terminalorgan) (z. B. Hertweck 1931, Teskey 1981, Courtney et al. 2000).

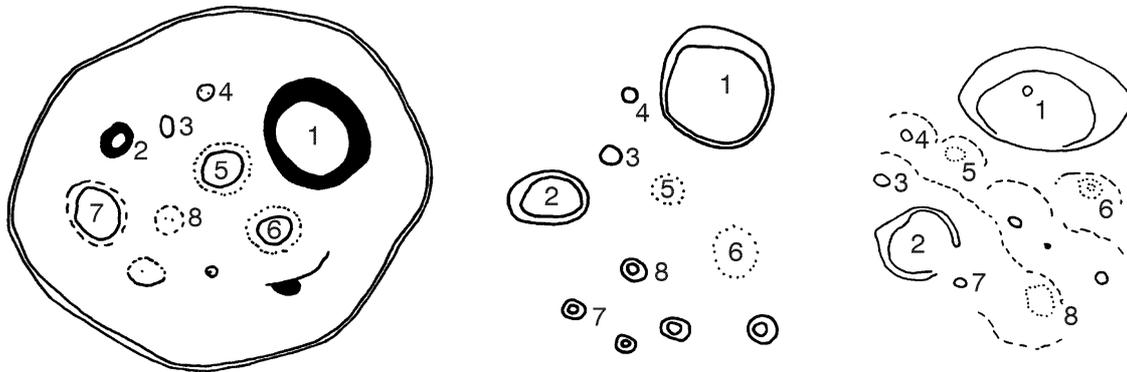


Abb. 18-20. Linker Terminalkomplex einiger Agromyziden, von links: 18: *Agromyza anthracina*; 19: *Chromatomyia milii*; 20: *Liriomyza strigata*. Die Numerierung entspricht den Beschreibungen im Text.

Die **Dorsalorgane** (Abb. 15-17) bestehen aus einem großem kuppelförmigen Sinnesorgan, das bei zahlreichen Dipterentaxa auf einem Sockel sitzt und befinden sich in der Regel in dorsolateraler Position des Kopfsegments. Bei den Agromyziden sind sie eher dicht nebeneinander über den Mandibeln lokalisiert. Ebenso wie die Papillen des Terminalkomplex sind sie ungesockelt, haben aber einen stark invaginierten Rand. Sie ragen kaum über die Oberfläche des Integuments hinaus. Die Feinstruktur der Dorsalorgane von Cyclorrhapha-Larven sind am Beispiel von *Musca domestica* von Chu & Axtell (1971) ausführlich untersucht worden. Danach ist die Kuppel auf der Oberfläche mit zahlreichen sehr kleinen und an der Basis mit größeren Poren besetzt. Des weiteren fanden die Autoren neben der Kuppel noch eine weitere Sinnesgrube. Bei Agromyzidenarten werden oft ebenfalls solche Poren auf der Oberfläche gefunden. Auch marginale Gruben neben den eigentlichen Sinneskuppeln sind bei Agromyziden anzutreffen (13097).

Der **Terminalkomplex** (Abb. 15-20) ist ein Feld mit einer Anzahl von dicht nebeneinander liegenden, unterschiedlichen Sinnesorganen, die von einem gemeinsamen pigmentierten Cuticularring umgeben werden. Bei den meisten bisher untersuchten Dipterentaxa ist er vor allem durch fünf gesockelte Papillensinnesorgane gekennzeichnet (z. B. Odiiniidae (S. 217, Tephritidae: Carroll & Wharton 1989, Anthomyiidae: Ross & Anderson 1991). Daneben umfaßt der Terminalkomplex einige andere Typen von Sinnesorganen, deren vollständige Zahl in der Regel nicht durch äußere Inspektion ermittelt werden kann. Bei *Musca domestica* und *Drosophila melanogaster* sind durch TEM-Studien 14 Elemente gefunden worden (Chu-Wang & Axtell 1972a, Singh & Singh 1984). Von außen sind vermutlich deshalb weniger Elemente zu erkennen, weil kleinere Grubensinnesorgane durch die stark gewölbten gesockelten Papillen verdeckt werden.

Der Terminalkomplex besteht aus zwei Gruppen von getrennt innervierten Sinnesorganen, nämlich der dorsolateralen Gruppe, deren Zellkörper im Ganglion des Dorsalorgans liegt, und der distalen Gruppe, die ein eigenes Ganglion bildet. Die dorsolaterale Gruppe besteht normalerweise aus zwei Elementen, bei *Musca domestica* aus zwei gesockelten Papillen, während die distale Gruppe weitere drei gesockelte Papillen und zusätzliche kleinere Elemente umfaßt (Chu-Wang & Axtell 1972a).

Bei vielen Dipterenlarven, darunter auch den Agromyziden, sind diese zwei Gruppen nicht mehr von außen zu unterscheiden, da alle Elemente dicht beieinander auf einem gemeinsamen Sockel liegen. Im Falle der Agromyziden und Fergusoniniden kommt noch hinzu, daß die Pa-

pillensinnesorgane zumindest hinsichtlich ihrer äußeren Form reduziert worden sind. Der Terminalkomplex besteht hier aus kleinen, ungesockelten Papillensinnesorganen, Campaniformen Sensillen und Gruben-Sinnesorganen, die sowohl flach und klein sind als auch einen großen Abstand zueinander aufweisen (dies gilt auch für die Sciomyzide *Sepedon spegea*, siehe Gasc et al. 1984). Von dem Versuch einer Homologisierung der maximal elf von außen sichtbaren Elemente mit denen anderer Dipteren muß aufgrund der großen Unterschiedlichkeit abgesehen werden. Innerhalb der Agromyzidae ist die Anordnung und Form der einzelnen Elemente jedoch so ähnlich, daß ein allgemeines Muster erkennbar wird und durch ein Nummernsystem charakterisiert werden kann (Abb. 18-20). Das auffälligste Element ist ein größeres Papillensinnesorgan, das sich außen am Oberrand befindet und von mir T1 genannt wird. In aller Regel befindet sich am Innenrand ein zweites Papillensinnesorgan, T2, welches in der Regel das zweitgrößte Element ist. Es kann aber auch Grubenform annehmen. Zwischen T1 und T2 am oberen Rand befinden sich immer nur höchstens zwei Gruben-Sinnesorgane, T3 und T4. Unterhalb von T1 und T4 liegen zwei oft unauffällige Campaniforme Sensillen, T5 und T6. Bei *Agromyza*-Arten können sie zwar stark aufgewölbt sein, aber es fehlt in allen Fällen die seitliche Invagination. Die übrigen Elemente, die sich im unteren Teil des Terminalkomplexes befinden, sind schwieriger zu identifizieren als T1-6, weil die Positionen weniger konstant sind. Bei einigen *Agromyza*-Arten befindet sich unter T2 eine deutlich gewölbte Campaniforme Sensille von gleicher Gestalt wie T5,6. Diese wird als T7 bezeichnet. Bei allen anderen Gruppen ist T7 demgegenüber als Grube ausgeprägt. Innerhalb der Phytomyzinae und abermals *Agromyza deserta* befindet sich eine Campaniforme Sensille noch unterhalb von T7 und einer weiteren Grube. Diese wird deshalb als T9 bezeichnet.

Neben dem Terminalkomplex auf der Außenseite am Rand der Gesichtsmaske liegen weitere zwei Paare von Gruben, die **Marginalen Sinnesorgane**. Normalerweise liegt die hintere (**M1**) dieser zwei Gruben auf einer Beule. Die weiter vorne und niedriger gelegene Grube **M2** ist meistens etwas größer und liegt auf einem flachen Bereich des Integuments. Dieser Typ von Sinnesorganen entspricht vermutlich den von Bolwig (1946) "Ventralorgane" genannten Strukturen. Der Name wurde im folgenden von zahlreichen Autoren übernommen (Chu-Wang & Axtell 1972 b, Kankel et al. 1980, Yamada et al. 1981, Ross & Anderson 1991). Weitere Begriffe sind "stomal (sense) organ" (Carrol & Wharton 1989, Goeden & Headrick 1992, Headrick et al. 1995), "maxillary organ" (Schmidt 1993) sowie "anterior pore" (Meier 1996). Da sie bei Agromyziden keine gegenüber den Terminalorganen ventrale Position haben, wird hier eine die Randlage auf der Gesichtsmaske reflektierende Bezeichnung verwendet. Der Begriff beinhaltet ursprünglich ebenfalls keine Homologieaussage.

Das **Labialorgan** (Bolwig 1946, Kankel et al. 1980, Teskey 1981, Courtney et al. 2000) befindet sich ventral auf dem Labium zwischen beiden Mandibeln unmittelbar über ihrer Verwachungsstelle. Es besteht aus einer variablen Anzahl von sehr kleinen, schwer erkennbaren Sinnesorganen. Lichtmikroskopisch ist das Mandibularorgan bei manchen Arten als ein schwach pigmentiertes Sklerit zwischen den Mandibeln zu erkennen, in das die auch durch die REM-Studien nachgewiesenen Gruben eingesenkt sind. Die Labialorgane kommen in zahlreichen REM-Studien von Dipterenlarven nicht vor, da sie verdeckt sind, wenn die Larve in ventraler Mandibelstellung fixiert wird. Auch bei vielen Agromyziden konnten sie nicht beschrieben werden.

Unter dem Unterrand der Mandibeln, in unmittelbarer Nachbarschaft zu den zuvor erwähnten Labialorganen, befinden sich weitere Sinnesgruben. Sie liegen außerhalb des Mandibularkomplexes und nicht innerhalb wie die Labialorgane. Als Name wird hier **Submandibularorgane** gewählt. Innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe sind zwei Paare ausgebildet (Abb. 116), bei allen übrigen Agromyziden, soweit bekannt, nur ein Paar.

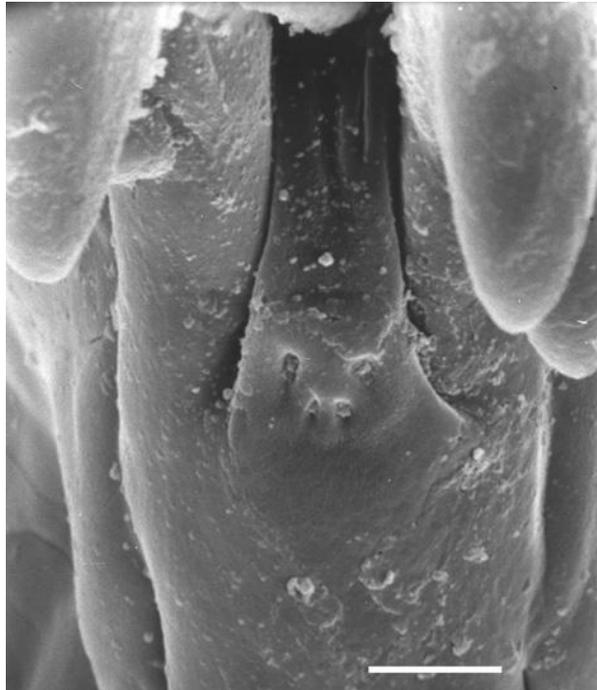


Abb. 21: Labium und Labialorgan von *Metopomyza nigrohumeralis*. Maßstrich = 5 μm .

Am Kopfsegment sind zahlreiche weitere Gruben lokalisiert, deren Lage hier beschrieben wird und die mit neuen, ihre Position reflektierenden Namen belegt werden: Zwei Paare von Gruben befinden sich auf der Gesichtsmaske zwischen Dorsal- und Terminalkomplex und werden **Innere Sinnesorgane (I)** genannt (Abb. 15-17). Das obere Paar (**II**) liegt in variablem Abstand über den Dorsalpapillen, **I2** im allgemeinen am Oberrand des Terminalkomplexes. Die an den Seiten der Gesichtsmaske und der Mandibeln befindlichen Sinnesgruben werden dementsprechend **Lateralsinnesorgane** genannt. Sie fehlen oft oder sind so klein, daß sie nicht beobachtet werden können. Hinter der Gesichtsmaske liegen zwei Paare **Oberer Lateralsinnesorgane**, die oft einen großen Abstand voneinander aufweisen und sich auf den **Lateralplatten** befinden (Abb. 376). Sowohl Lateralplatten als auch die Lateralsinnesorgane fehlen aber auch nicht selten. Neben dem Mundrand liegen in variabler Position zwei Paare von meistens sehr kleinen Gruben dicht beieinander, die **Mittleren Lateralsinnesorgane**. Diese zwei Gruben sind daran zu erkennen, daß die vordere immer eine etwas höhere Position einnimmt als die hintere. Im unteren Bereich des Mundrandes liegt oft noch ein weiteres Paar von Gruben, die **Unteren Lateralsinnesorgane**. Diese ähneln den Submandibularorganen und befinden sich innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe neben ihnen unter den Mandibeln. Zumindest ein Teil der Lateralsinnesorgane sind, wenn das Präparat nicht zu dunkel ist, auch lichtmikroskopisch erkennbar. Besonders die Mittleren Lateralorgane fallen als helle Punkte auf den Mandibeln auf.

Die Stigmen

Die Stigmenanordnung der Agromyziden ist wie bei fast allen cyclorrhaphen Larven amphipneustisch; ein Paar Tracheenöffnungen befindet sich jeweils auf dem ersten Thorakalsegment und dem elften Segment. Die Tracheenöffnungen werden von Filzkammern abgeschlossen, an deren Ende sich in der Regel mehrere Öffnungen befinden. Diese stellen eine Anpassung an aquatische und semiaquatische Habitate dar und sind schon innerhalb der Nematoceren

vorhanden (de Meijere 1895) Eine gründliche Beschreibung einer Filzkammer des dritten Larvalstadiums einer Tephritide liefern Jones & Kim (1988). Jede Öffnung endet in einer terminalen Knospe (engl. bulb), die mit dem Rest der Filzkammer in Verbindung steht. Die Anordnung und Anzahl der Knospen spielte in der Larvaldiagnostik eine bedeutende Rolle. In den Arbeiten de Meijeres (1925-1950) werden die Stigmen von neu beschriebenen Larven wesentlich öfter dargestellt als die Cephalopharyngealskelette. Merkmale, mit denen sich damals bestehende supraspezifische Taxa beschreiben ließen, fanden sich an den Stigmen kaum. Eine deutlich andere Art von Hinterstigmen kommt bei *Japanagromyza* vor. Hier scheinen Öffnungsschlitz ganz zu fehlen oder an die Basis der Knospen verlagert zu sein (Abb. 84).

Die folgenden Charakterisierungen gelten gleichermaßen für das zweite und dritte Stadium der Agromyzidenlarven. Besonderheiten des ersten Stadiums werden in Teil 4.3 beschrieben. Die terminalen Knospen der Vorder- und Hinterstigmen lassen sich lichtmikroskopisch gut erkennen, während die auf jeder Knospe befindliche Öffnung in den meisten Fällen nur durch REM-Aufnahmen sichtbar gemacht werden kann. Demgegenüber läßt sich die Zahl und Anordnung der Knospen insbesondere der Vorderstigmen durch REM-Untersuchungen kaum bestimmen, weil sie bei den meisten Arten so eng zusammengewachsen von einem gemeinsamen Integument überzogen sind, daß sie nur eine mehr oder weniger glatte Oberfläche mit den Öffnungen besitzen. Die Untersuchung der Oberfläche durch REM-Aufnahmen zeigt aber auch, daß in manchen Fällen interessante Abweichungen vorkommen. So haben die Vorderstigmen der meisten *Cerodontha*-Arten und die Hinterstigmen von *Metopomyza nigrohumeralis* und *Seiachops flavocinctus* sehr deutlich voneinander abgesetzte terminale Knospen.

Die auf der Dorsalseite des ersten Thorakalsegments eng nebeneinander gelegenen Vorderstigmen haben an ihren terminalen Knospen im Gegensatz zu den Hinterstigmen und den Vorderstigmen der meisten Cyclorrhapha-Larven sehr kleine punktförmige Öffnungen. Die Häutungsnarbe befindet sich im Unterschied zu jener der Hinterstigmen auf der Außenseite. Häufig ist eine rosettenförmige Reihe (*Cerodontha*, *Liriomyza*, *Amauromyza*) oder eine mehr oder weniger geordnete Doppelreihe von terminalen Knospen (*Melanagromyza*, *Aulagromyza cornigera*, *Agromyza*).

Die Hinterstigmen der Agromyziden besitzen wie andere Dipterenlarven fast stets schlitzförmige Öffnungen. Ursprünglich haben die Hinterstigmen der Cyclorrhapha-Larven vermutlich drei Öffnungen, flankiert von vier Drüsenöffnungen mit vier Büscheln von Spirakularhaaren (s. Jarial & Engstrom 1995). Auf der Innenseite gegenüber den Öffnungen liegt die Häutungsnarbe (s. Keilin 1944). Dieser Typ ist in nahezu allen Familien dominant, wie schon ein Blick in Sammelwerke über Larven wie Ferrar (1987) oder Smith (1989) zeigt. Auch bei Agromyziden ist dieser plesiomorphe Zustand präsent (*Agromyza* Abb.). Verglichen mit anderen Dipteren Gruppen, ist allerdings bei Agromyziden der Anteil der Arten mit stark erhöhter Zahl von terminalen Knospen wesentlich größer. Der Modus der Knospen-Amplifikation sowie Veränderungen der Stigmen, die weiterhin nur drei Knospen haben, lassen sich auf folgende morphologische Grundtypen zurückführen (Beispieltaxa in Klammern):

- ♦ Die drei terminalen Knospen sind gleich groß und können entweder deutlich voneinander abgesetzt (Abb. 22) oder zusammengewachsen sein (Abb. 65), Spirakularhaare sind manchmal vorhanden (*Agromyza*, *Nemorimyza*, einige *Amauromyza*, *Phytobia*, *Aulagromyza discrepans*, *Cerodontha (Poemyza)*).
- ♦ Die drei terminalen Knospen sind deutlich unterschiedlich entwickelt, die hintere ist verlängert und die mittlere ist deutlich verkürzt. Drüsenöffnungen sind noch vorhanden (Abb. 24, 155) (einige *Amauromyza*, *Calycomyza*, *Phytoliriomyza*, *Liriomyza*, *Cerodontha*). Auf die-

sem Verteilungsmuster aufbauend, kann sich die Zahl der Knospen in der Mitte um eine oder mehrere erhöhen (*Cerodontha (B.) angulata*).

- ♦ Die erhöhte Anzahl an Knospen bildet eine mehr oder weniger kreisförmige Kette, an deren offenen Enden die Häutungsnarbe liegt (Abb. 285; viele *Liriomyza*, *Phytomyza krygeri*, *Aulagromyza hendeliana*, *Galiomyza morio*). Die Form der Kette kann von der Kreisform abweichen, so z.B. seitlich zusammengedrückt sein, so daß eine Stigmenoberfläche mit zwei Hälften und je einer inneren und einer äußeren Reihe von Knospen entsteht (Abb. 381); die hintere der beiden Hälften kann wesentlich länger sein als die vordere (*Chromatomyia mili*); die Kette kann auch weit geöffnet sein, so daß die Stigmen einreihig erscheinen (*Phytomyza brunripes*). Ferner können sich die Reihen von Knospen vervielfachen.
- ♦ Die Stigmenoberfläche ist dicht mit Knospen ausgefüllt (*Phytomyza flavicornis*, Abb. 328; *Metopomyza nigrohumeralis*, Abb. 219, 220; *Cerodontha* s.str., Abb. 196). Lichtmikroskopisch ist in diesen Fällen oft erkennbar, daß die Filzkammer im Inneren baumartig verzweigt ist und die Knospen an diesen Zweigen sitzen.
- ♦ Die drei ursprünglichen Öffnungen liegen weit voneinander entfernt dicht auf der Oberfläche. Aus den drei Knospen können artspezifisch unterschiedlich geformte voneinander unabhängige Verzweigungen werden (Abb. 81-82; Sasakawa 1961, Fig. 18,20) (*Japanagromyza*).

Eine Erklärung für die Vergrößerung der Zahl der terminalen Knospen gibt es bisher nicht. Es ist aber unwahrscheinlich, daß die Agromyzidenlarven einen erhöhten Sauerstoffbedarf haben, denn mit der Amplifikation geht in fast allen Fällen eine Verkleinerung der Knospen und der Öffnungsschlitz einher. Bei der weiteren Suche nach möglichen Erklärungen sollte auch das Puparium berücksichtigt werden, das bei den meisten Agromyziden nicht über Prothorakalhörner verfügt (s. 4.5). Die nach wie vor geöffneten Stigmenöffnungen könnten, indem die Oberfläche der Puppe belüftet, ein indirektes Atemorgan sein.

Oft haben die Stigmen neben der Transpiration zusätzliche Funktionen erhalten. Einige Vorder- und Hinterstigmen bilden nach der Pupa-isation abstehende Strukturen, mit denen sich die Puparien in der Mine verankern (z. B. einige *Chromatomyia Cerodontha*). Die Knospen vieler *Cerodontha (Poemyza)*-Arten sind vermutlich deshalb verlängert und mit zusätzlichen Vorsprüngen versehen (Abb. 190), damit die Seide um sie herumgewickelt und befestigt werden kann, mit der das Puparium in der Mine aufgehängt ist. Bei einigen Nicht-Blattminierern erhalten die Hinterstigmen eine Lokomotionsfunktion; ein Beispiel sind die stark sklerotisierten zentralen Dornen der Hinterstigmen von *Melanagromyza*-Arten (Abb. 23), mit deren Hilfe sie sich vermutlich in den Stengelminen verankern können, während sich der Körper der Larve zusammenzieht oder streckt. Die Hinterstigmen der Samenminierer *Phytomyza krygeri* und *Ph. tenella* Meigen, 1830 sind breite, apikal abgeflachte hufartige Strukturen, die dem letzten Segment relativ weit seitlich ansitzen. Bei der letzteren Art sind sie zusätzlich auffallend stark sklerotisiert. Sie könnten als Abstoßorgan dienen. Wenn die Larve in einen neuen Samen innerhalb der Kapsel einzudringen versucht, kann sie sich gegen ihn drücken, indem sie sich mit Hilfe der Hinterstigmen von der gegenüberliegenden Kapselwand abstößt.

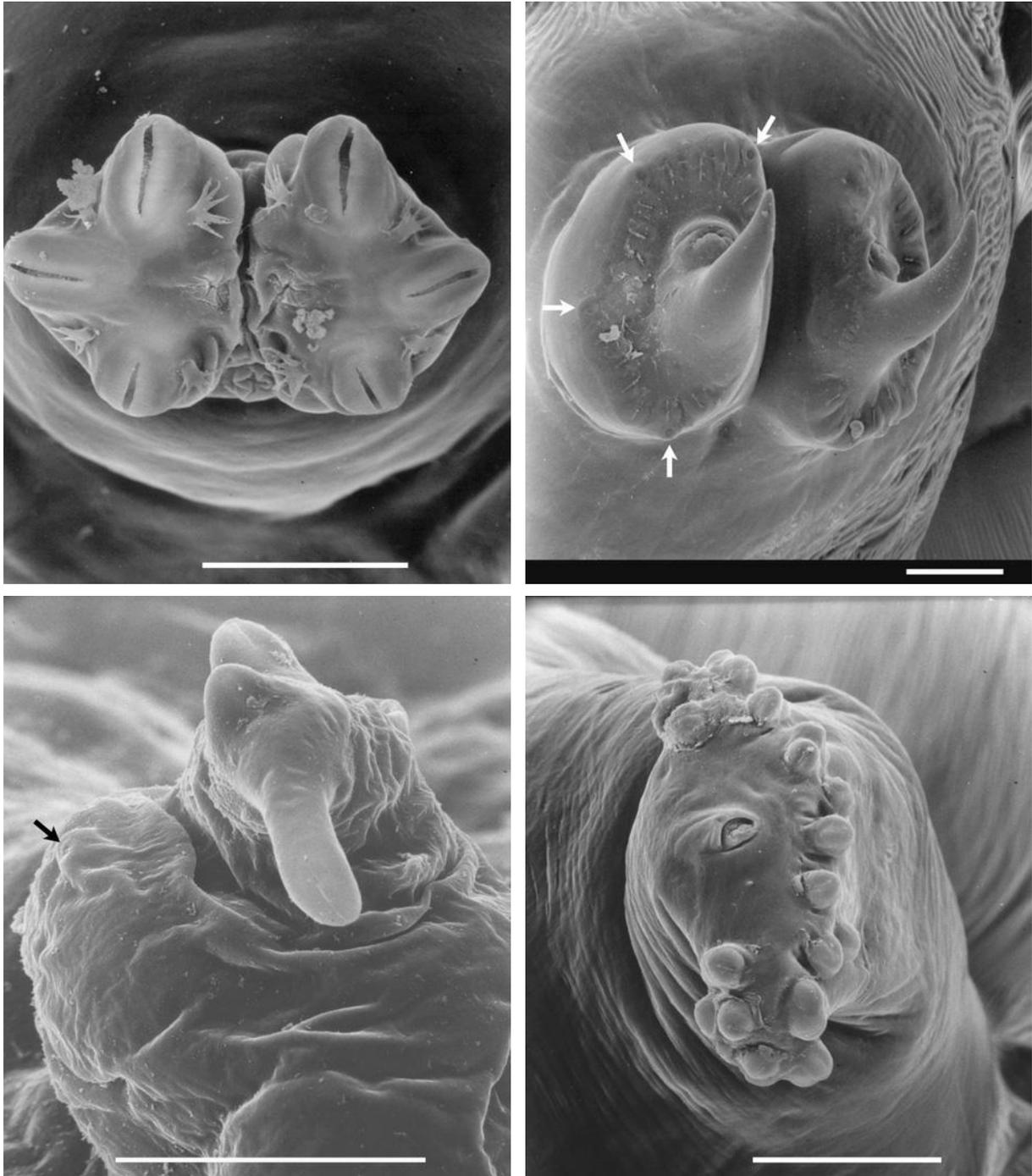


Abb. 22-25: Verschiedene Hinterstigmen: Von l. o. nach r. u.: **22**: drei gleiche Knospen mit Spirakularhaaren (*Agromyza albipennis*); **23**: Vervielfältigte Knospen mit zentralem Horn und weiterhin vorhandenen Drüsenöffnungen (Pfeile) (*Melanagromyza lappae*); **24**: drei Knospen von unterschiedlicher Größe ohne Spirakularhaare, mit auffälligem Spirakularorgan (schwarzer Pfeil) (*Phytoliriomyza melampyga*); **25**: Vervielfältigte Knospen (*Phytomyza ranunculi*). Maßstriche = 50 μ m.

Das letzte Segment und die Position der Hinterstigmen

Das elfte und letzte Körpersegment der Agromyzidenlarven beginnt deutlich vor der ventral gelegenen **Analöffnung** und ist bei manchen Taxa durch zwei Reihen Muskelansatzstellen und Dentikeln weiter untergliedert (Abb. 45), was von Hennig (1973) bei allen cyclorrhaphen Dip-

terenlarven mit sekundärer Segmentierung erklärt wird. Eine zumeist auf den ventralen Teil beschränkte Reihe von Muskelansatzstellen und Dentikeln liegt hinter der Analöffnung (einige *Agromyza*, *Nemorimyza*). Bei den *Agromyza-rufipes*- und *-albipennis*-Gruppen bildet der Bereich der Hinterstigmen zusammen mit den mit Sinnesorganen besetzten **Subspirakularprozessen** ein deutlich zugespitztes Körperende (Stigmenplatte). Einige *Melanagromyza*-, *Tropicomyia*- und *Cerodontha*-Arten besitzen Hinterstigmen, die hier aber ohne Subspirakularprozesse ebenfalls eine Einheit an der Spitze des letzten Segments bilden. Die übrigen Taxa (darunter *Japanagromyza* und die übrigen *Agromyza*-Arten) haben ein stumpfes, kurzes Hinterende mit am Dorsalrand getrennt inserierenden Hinterstigmen. Die zwei Subspirakularprozesse befinden sich, soweit vorhanden, nebeneinander auf der ventralen Hälfte des Segments. Muskelansatzstellen und seltener auch Dentikel verteilen sich oft in kurzen Reihen unregelmäßig auf dem Segment.

An der Basis der Hinterstigmen befindet sich bei nicht sehr vielen Arten noch je ein Sinnesorgan, das ich hier **Spirakularorgan** nenne (Abb. 26-27). Bei *Agromyza* und *Japanagromyza* ist es als Stäbchensinnesorgan entwickelt, während es unter anderem bei zahlreichen *Liriomyza*- und *Calycomyza*-Arten die Struktur von Campaniformen Sensillen hat (Abb. 24, 214). *Cerodontha (Butomomyza)* und *C. (Poemyza)* haben ein ungewöhnlich vergrößertes Spirakularorgan mit unbekannter Funktion (Abb. 379, 180), das von Nowakowski (1973) "Raspelwarzen" genannt wurde.

Bei den erwähnten **Subspirakularprozessen** handelt es sich um lichtmikroskopisch erkennbare Wölbungen, die an der Spitze Sinnesorgane tragen. Gelegentlich sind an den entsprechenden Stellen keine Wölbungen sondern ausschließlich Sinnesorgane vorhanden, solche Strukturen werden dann **Subspirakularorgane** genannt. Diese nicht aufgewölbten Prozesse liegen z. B. bei *Amauromyza verbasci* und *A. lamii* sowie innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe noch in einigen Fällen (*Napomyza eximia*, *N. lateralis*) vor, bei weiteren Arten letzterer Gruppe fehlen die Spirakularprozesse ganz. Auch innerhalb der meisten anderen Gruppen fehlen sie bei zahlreichen Arten, z. B. innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe, bei *Nemorimyza posticata*, *Ptochomyza asparagivora*, *Selachops flavocinctus* und einigen *Liriomyza*- und *Cerodontha*-Arten. Innerhalb von *Agromyza* und *Japanagromyza* sind sie dagegen stets präsent. Die beobachtete maximale Zahl der zugehörigen Sinnesorgane beträgt drei, dies kommt bei einigen *Agromyza*-Arten vor. Dort weisen die direkt unter den Stigmen befindlichen Subspirakularprozesse (s. u.) je zwei Stäbchensinnesorgane und noch eine Campaniforme Sensille auf. Zwei Stäbchensinnesorgane sind ebenfalls bei *Japanagromyza perpetua* und *J. parvula* gefunden worden, ein Stäbchensinnesorgan und eine Campaniforme Sensille haben *J. etiennei*, *Gymnophytomyza heteroneura* und die zwei untersuchten blattminierenden *Amauromyza*-Arten. Bei *Aulagromyza*, *Phytoliriomyza*, *Liriomyza* (und *Galiomyza*) sind nur noch undeutlich zwei campaniforme Sensillen zu erkennen.

Die längliche, in Längsrichtung verlaufende Analöffnung liegt ventral auf einem halbkugelförmigen oder nur schwach gewölbten Bereich, der hier als Ganzes **Analwölbung** genannt wird. Sie ist bei jenen Taxa, deren letzte Segmente auch an anderen Stellen behaart oder bedornt sind, normalerweise ebenfalls mit Dentikeln oder feineren Haaren besetzt. Der Begriff "Analwölbung" wird zur Abgrenzung von "Analplatte" ("anal plate", Meier 1996; "perianal pad" Teskey 1981) verwendet, mit der eine stets unbehaarte Fläche mit extrem dünner Cuticula beschrieben wird (Stoffolano 1970).

Auf jeder Hälfte befindet sich häufig ein flaches Sinnesorgan, das **Anal sinnesorgan** (Abb. 247) genannt wird. Vermutlich sind die **Analprozesse** (Abb. 213) mit diesen homolog. Diese bezeichnen paarige, oft sehr lange zugespitzte Zipfel auf jeder Hälfte der Analwölbung, auf denen oft Sinnesorgane nicht mehr nachzuweisen sind (z. B. *Calycomyza*, *Amauromyza*,

Phytoliriomyza, einige *Liriomyza*). Diese Analprozesse sind bei zahlreichen *Calycomyza*-Arten sklerotisiert und extrem vergrößert und dienen dort vermutlich der Verankerung des Pupariums in der Mine. Die Sinnesorgane am hinteren Körpersegment der Cyclorrhapha-Larven werden in vielen REM-Untersuchungen zugunsten der Hinterstigma und des Kopfsegments vernachlässigt. Vorhandene Abbildungen deuten jedoch darauf hin, daß andere Larven über erheblich mehr Sinnesorgane verfügen (z. B. Tephritidae: Phillips 1946, figs 95-147; Carroll & Wharton 1989 Fig. 37; Whyatt & Elson-Harris 1992; *Drosophila*: Kankel 1980, Fig. 20). Deshalb ist es wahrscheinlich, daß es sich bei den vorhandenen Sinnesorganen um Plesiomorphien handelt. Von weitergehenden Interpretationen wird jedoch abgesehen.

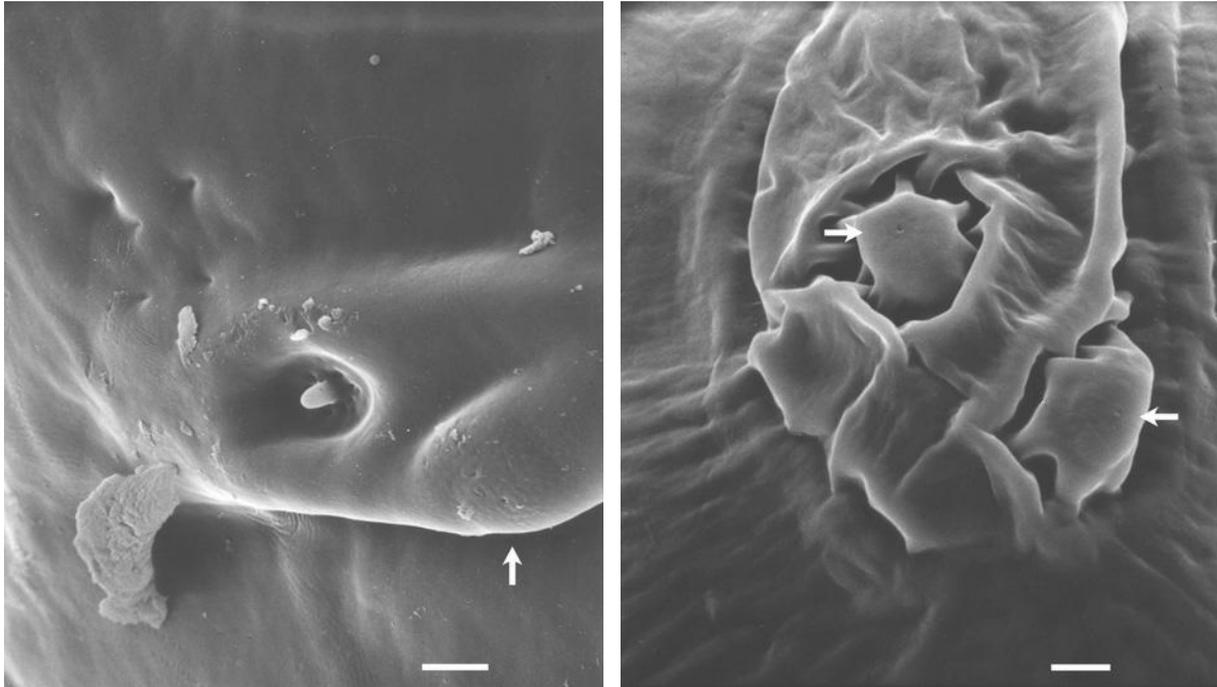


Abb. 26-27: Subspirakularprozesse. Von links: 26: Subspirakularprozeß mit einem Stäbchensinnesorgan und einer Campaniformen Sensille (Pfeil) (*Amauromyza ?lamii*); 27: Subspirakularprozeß mit zwei Campaniformen Sensillen (Pfeile) (*Liriomyza bryoniae*). Maßstriche = 5 µm. (Pfeile).

4.3. Die Larven des ersten Stadiums

Während die Larven des zweiten Stadiums in der Regel eine verkleinerte Ausführung des dritten Stadiums darstellen (Ausnahme: *Phytomyza flavicornis*), zeigen sich bei den ersten Stadien einige deutliche Unterschiede, die vor allem die Mandibeln, das Cephalopharyngealskelett und die Stigmen betreffen. Allgemein ist die Ausstattung mit Haaren und Sinnesorganen geringer als bei den größeren Larven.

Besonders interessant ist die strukturelle Vielfalt der L1-Mundhaken, über die in der Literatur bisher noch nichts berichtet wurde: Zum einen kommen Arten vor, bei denen hinsichtlich der Form der Mandibeln keine deutliche Abweichung von den späteren Stadien festzustellen ist. Folgende Grundtypen sind zu unterscheiden:

- ♦ Die Mundhaken alternieren nicht, ebensowenig wie jene der späteren Stadien (einige *Agromyza*, Abb. 88, 89; *Nemorimyza*, Abb. 164).

- ♦ Die Mundhaken alternieren auf verschiedene Weise und können hierin sowohl den späteren Stadien entsprechen (z. B. *Japanagromyza*, Abb. 92; *Amauromyza*, Abb. 165, 166; *Phytomyza continua* Abb. 351) als auch abweichen. So haben nur die ersten Larvalstadien von *Agromyza johanna*e und *filipendulae* größere rechte Mandibeln, in den späteren Stadien sind sie gleich (Abb. 89, 90, 51, 52).
- ♦ Die Mandibeln bilden eine funktionelle Einheit und sind in unterschiedlichem Grade miteinander verwachsen (z. B. *Aulagromyza*, Abb. 290, 299-302; viele *Phytomyza*, Abb. 351-355, 367). An der Verwachsung sind vor allem die oberen Mundhaken beider Mandibeln beteiligt. Zwischen diesen entsteht ein Hohlraum, dem die Funktion eines vorgezogenen Nahrungsrohrs zukommt. In anderen Fällen sind die Mandibeln am Oberrand deutlich über den oberen Mundhaken miteinander verwachsen (z. B. *Phytoliriomyza variegata* Abb. 216). In diesem Fall bleiben die Mundhaken selbst getrennt, und es entsteht kein erweitertes Nahrungsrohr.
- ♦ Es ist nur noch eine Reihe von Mundhaken vorhanden, deren Zugehörigkeit zu einer bestimmten Mandibel nicht feststellbar ist (*Napomyza lateralis*, Abb. 321, 350; *Melanagromyza lappae* Abb. 87, 129). Ein zentraler Hohlraum fehlt.

Die Anzahl der Mundhaken erster Stadien weicht in vielen Fällen von denen der späteren Stadien der jeweiligen Art ab. Sie kann sowohl erniedrigt als auch erhöht sein.

Durch die Fusion der oberen Mundhaken entstehende vorgezogene Mundöffnung wird vermutlich die Effizienz der Nahrungsaufnahme verbessert. Der aus den durch die Minierbewegung zerstörten Zellen austretende Saft kann mit Hilfe dieser Mundhaken vermutlich unmittelbar aufgesaugt werden bevor er sich durch Adhäsionskräfte in den Zwischenräumen der umgebenden Pflanzenzellen verteilt und damit nicht mehr als Nahrung verfügbar ist.

Die bei manchen Nicht-Blattminierern zu beobachtende Bildung einer einzelnen Reihe von Mundhaken kann eine Anpassung an härteres Substrat sein, für das die Muskelkraft der Larve auf wenige Mundhaken konzentriert werden muß. In jedem Fall deutet die Diversität der Mundhakenbildungen auf sehr unterschiedliche Lebensbedingungen der Entwicklungsstadien von Agromyzidenlarven hin.

Oft sind an den Mandibeln nicht nur zwei sondern drei Löcher zu erkennen (Abb. 168, 169); gelegentlich ist ihre Zahl an den beiden Mandibeln verschieden (einige *Cerodontha*). Lateralsklerite sind bei ersten Larvenstadien weit verbreitet, oft finden sie sich auch bei solchen Arten, deren spätere Stadien keine solchen mehr erkennen lassen, vor allem bei *Cerodontha* (s. auch Nowakowski 1973) und *Liriomyza*. Das Labialsklerit ist in der Regel (Ausnahmen: *Agromyza*, *Japanagromyza*) gut sichtbar, aber ein Hineinragen des vorderen Teils in den Mandibelzwischenraum ist nur bei *Phytoliriomyza melampyga* deutlich erkennbar. Das Mittelstück ist stets mit dem Basalteil verwachsen. Die Dorsalflügelbrücke fehlt bei keiner Art, auch nicht innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe, innerhalb der sie in den späteren Stadien reduziert ist. Der in fast allen Fällen ungeteilte Dorsalflügel kann recht unterschiedliche Formen und Größen annehmen. Oft ist er an der Basis schmaler als im Mittelteil; entweder stark gebogen oder auch fast gerade. Der Ventralflügel ist in der Regel gerade und kann sowohl deutlich kürzer als auch etwa genauso lang wie der Dorsalflügel sein. Ein Fenster, das sich dann eher im vorderen Bereich befindet, kommt nur gelegentlich innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe und bei *Aulagromyza* vor. Das Cephalopharyngealskelett hat insgesamt eine eher schlanke Form und eine gleichmäßigere Pigmentierung als jene der späteren Entwicklungsstadien.

Generell galten die ersten Larvenstadien der Agromyziden und Cyclorrhapha im allgemeinen als metapneustisch, d.h. es befindet sich nur ein Paar Stigmen am letzten Segment. Die Vorderstigmen scheinen aber zumindest teilweise aufgrund ihrer Kleinheit übersehen worden

zu sein. Kitching (1976) fand bei einigen Larven der Calyptraten auch im ersten Stadium unauffällige Vorderstigmen mit je einer schlitzförmigen Öffnung. Auch bei *Liriomyza pusilla* konnten sehr kleine Vorderstigmen mit je einer punktförmigen Öffnung gefunden werden (Abb. 158).

Die Hinterstigmen besitzen nach der mir zugänglichen Literatur zwei Öffnungen und in der Regel vier Drüsenöffnungen mit Spirakularhaaren. Die folgenden Literaturzitate enthalten Nachweise für die jeweils genannten Taxa (es handelt sich nicht um Beschreiber): *Drosophila melanogaster* (Bodenstein 1965), Tephritidae (z. B. Carroll & Wharton 1989, Goeden & Headrick 1992), Chamaemyiidae: *Leucopis ninae* (Gaimari & Turner 1996), Otitidae: *Tetanops myopaeformis* (Bjerke et al. 1992), Anthomyiidae: *Acidia heraclei* (Keilin & Tate 1944). Souto Couri (1992) berichtet dagegen von nur einer Öffnung bei *Fannia pusio*.

Bei den ersten Larvenstadien der Agromyziden sind die Öffnungen kaum zu erkennen, der Form nach ist es aber wahrscheinlich, daß ebenfalls zwei Öffnungen vorhanden sind. Spirakularhaare fehlen bei allen untersuchten Agromyziden, auch bei *Agromyza anthracina*, deren spätere Stadien Spirakularhaare aufweisen.

4.4. Puparien

Das Integument der Puparien besteht aus der nachträglich verstärkten Larvencutikula des dritten Larvenstadiums, darin befindet sich die dünnhäutige Puppe. Während der Puparisation erfährt die Cuticula einige Umgestaltungen. Die Oberflächenstruktur wird durch die Sklerotisierung äußerlich verändert und verliert nach bisherigen Erfahrungen gegenüber der Larve an Details. Der vordere Teil des Larvenkörpers wird auf der Ventralseite eingezogen, so daß weder Mundhaken noch Gesichtsmaske von außen noch einsehbar sind (s. Hennig 1973). Die Vorderstigmen werden aus ihrer dorsalen Position nach vorne geschoben und bilden die Spitze des Pupariums oder rücken sogar nach ventral, wie *Chromatomyia*-Arten (Abb. 21). Um das Ausschlüpfen der Imago zu ermöglichen, werden Sollbruchstellen gebildet, an denen sich das Puparium leicht öffnen kann. Es entstehen normalerweise zwei Pupariumsdeckel, ein dorsaler, der die Vorderstigmen umfaßt, und ein ventraler, mit dem innen das Cephalopharyngealskelett der L3-Larve verbunden ist. Innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe existiert eine weitere längs verlaufende Bruchnaht, die den oberen Deckel in zwei symmetrische Hälften teilt (Abb. 31). Die Funktion dieser Naht kann durch folgende Überlegungen erklärt werden:

Die ursprüngliche Situation ist mit Sicherheit, daß sich das Puparium im Boden befindet, wenn die adulte Fliege schlüpft. Die Verpuppung sowie das anschließende Ausschlüpfen in der jeweiligen Mine, wie es vor allem bei den Arten der *Ophiomyia*-Gruppe, *Chromatomyia*, *Cerodontha* und *Calycomyza* vorkommt, stellt damit eine neue Situation dar. Neue Anpassungen in diesem Zusammenhang können z. B. die Verankerung des Pupariums in der Mine betreffen (s. Stigmenteil, S. 28 ff.), aber auch die Schaffung einer komfortablen Öffnung zum Entweichen geschlüpfter Fliege. Ein wichtiger Aspekt in diesem Zusammenhang ist zweifellos auch, daß sich die präformierte Öffnung der Mine genau dorsal über dem Kopfteil des Pupariums befindet. Die Position des Pupariums in der Mine kann es erfordern, daß die schlüpfenden Imagines das Puparium nicht in gerader Richtung verlassen können, wie es im Boden möglich ist, sondern nach dorsal abknicken müssen. Dabei führen sie nicht nur eine "unnatürliche" Biegung des Körpers in dorsale Richtung aus, es kann ihnen dabei auch der dorsale Öffnungsdeckel des Pupariums zum Hindernis werden. Die zusätzliche Längsspaltung des oberen Deckels innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe läßt sich also als Adaptation an die Verpuppung in der Mine erklä-

ren. Die zwei Hälften können von der schlüpfenden Fliege zur Seite geschoben werden und sind kaum noch beim Verlassen der Mine im Wege.

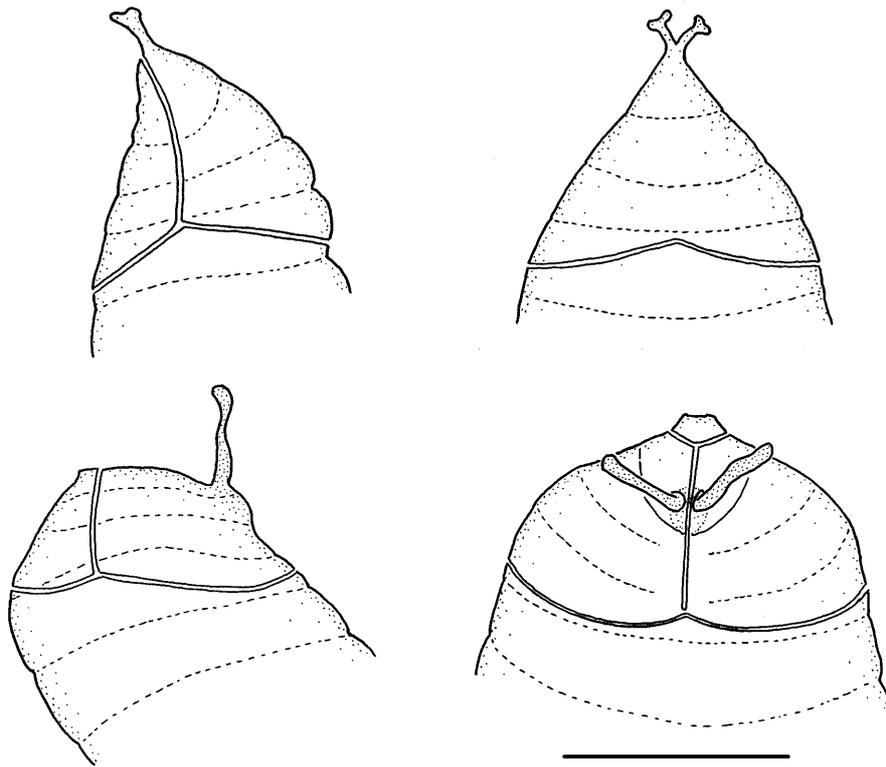


Abb. 28-31: Vorderteile von Puparien mit Öffnungsnarben. Von l. o. nach r. u.: *Chromatomyia milii*, 28: lateral; 29: dorsal; *Tropicomyia theae*, 30: lateral, 31: dorsal. Maßstrich = 0,5 mm.

Eine weitere Lösung des gleichen Problems stellt das in der Mine umgedrehte Puparium von *Chromatomyia*, *Phytomyza ilicis* und zahlreichen *Cerodontha*-Arten dar. Die Fliege liegt mit ihrer Unterseite nach oben und kann beim Schlüpfen eine für sie wesentlich leichtere Ventralbiegung des Körpers ausführen. Hinzu kommt, daß durch die "Pantoffelform" (vor allem bei *Chromatomyia*) des Pupariums der untere Deckel genau an der Blattepidermis. Diese wird dann zusammen mit dem Aufsprengen des Pupariums geöffnet.

4.5. Prothorakalhörner

Ein weiteres Merkmal, das die Puparien von den Larven des dritten Stadiums unterscheidet, sind die "Prothorakalhörner". Diese sind, obwohl von außen sichtbar, keine eigentlichen Bestandteile der Pupariumhülle sondern sklerotisierte Verlängerungen der Prothorakalstigmen der Puppe. Erst im Verlauf der Puppenentwicklung brechen diese spitzen mit winzigen Poren besetzten Verlängerungen im Bereich der hinteren quer verlaufenden Bruchnaht an präformierten Stellen durch das Integument des Pupariums. Ihre Funktion besteht in der Sauerstoffversorgung der Puppe. Zahlreiche Arten sowohl der Agromyzidae als auch anderer Dipteregruppen benötigen dieses Organ jedoch offensichtlich nicht. Über die nach wie vor geöffneten Knospen der larvalen Vorder- und Hinterstigmen dringt vermutlich Luft in Zwischenräume zwischen Pupariumhülle und Puppe. Sie tragen damit indirekt zur Sauerstoffversorgung bei. Die Puppe kann

sich dann entweder durch Hautatmung oder durch Prothorakalstigmen, die nicht zu Hörnern verlängert sind, mit Sauerstoff versorgen. Das Fehlen von Prothorakalhörnern bedeutet nicht notwendigerweise die völlige Abwesenheit der entsprechenden Stigmen unter der Oberfläche des Pupariums. Prothorakalstigmen, die nicht durch die Cuticula des Pupariums brechen, wurden von mir bei beiden untersuchten *Galiomyza*-Arten gefunden.

Prothorakalhörner sind vermutlich ein plesiomorphes Merkmal, denn sie sind schon von Nematocera bekannt (de Meijere 1902). Innerhalb der Cyclorrhapha wurden sie häufig bei Calyptraten beschrieben, man sie bei den Acalyptraten dagegen neben den Agromyziden bisher nur von Odiniiden und Heleomyziden (Ferrar 1987). Innerhalb der Agromyziden sind schon frühzeitig Prothorakalhörner bei *Agromyza*- (de Meijere 1925) und *Cerodontha*-Arten (SG *Butomomyza*, *Dizygomyza*) (Nowakowski 1973) beschrieben worden. Untersuchungen durch v. Tschirnhaus und mir zeigen jedoch, daß Prothorakalhörner innerhalb der Agromyziden wesentlich weiter verbreitet sind.

Für den sicheren Nachweis des Fehlens von Prothorakalhörnern sollten Puparien vorliegen, aus denen adulte Fliegen geschlüpft sind. Dieses gilt, weil die Prothorakalhörner, wie erwähnt, erst im Verlauf der Puppenentwicklung die Pupariumhülle durchbrechen. Schon wenn die Puppen vorzeitig absterben oder parasitiert sind, ist ein sicherer Befund nicht mehr möglich. Deshalb wurden von mir neben eigenem Material zahlreiche Puparien aus der Sammlung des Natural History Museum, London (NHM) durchgemustert, die sich an den Nadeln von gezogenen Imagines befinden.

Bei folgenden Arten bzw. supraspezifischen Taxa sind Prothorakalhörner sicher nachgewiesen: *Agromyza* (zahlreiche Arten, nicht bei Fabaceen-Minierern), *Japanagromyza salicifolii*, *J. perpetua*, *Phytobia cambii*, *Nemorimyza posticata*, *N. fuscibasis* (Malloch, 1934), *Nemorimyza maculosa* (Malloch, 1913), *Amauromyza* (nicht alle Arten), *Calycomyza* (einige Arten), *Cerodontha* (einige Vertreter der SG *Dizygomyza* und *Butomomyza*).

Die Prothorakalhörner von *Cerodontha*-Arten sind teilweise von bemerkenswerter Größe. Innerhalb der anderen Gruppen, in denen sie nachgewiesen werden konnten, sind sie dagegen sehr klein, unauffällig und erst bei stärkerer Vergrößerung zu erkennen. Deshalb ist es nicht unwahrscheinlich, daß sie in anderen Dipterenfamilien gelegentlich übersehen worden sind und daß noch weitere Familien der Acalyptratae existieren, bei denen sie vorkommen.

4.6. Vergleich der larvalen Fraßbewegungen bei saprophagen Cyclorrhapha und Agromyzidae

In diesem Teil soll eine erste Interpretation der Muskulatur des Cephalopharyngealskeletts und der beobachteten Bewegungen des Kopfsegments vorgestellt werden. Dabei wird auf bereits in früheren Abschnitten erklärte Skelettmerkmale zurückgegriffen. Die Beobachtungen basieren auf einfachen Totalpräparaten frischer, in Glycerin fixierter Larven. Eine lohnende Aufgabe könnte es sein, durch Schnittserien die Kenntnisse der Muskulatur über die Agromyziden im Vergleich mit anderen Dipterenlarven zu vertiefen.

Bei den sapro- und mikrophagen Cyclorrhapha-Larven, die anerkanntermaßen den ursprünglichen Ernährungstyp darstellen, werden die Mandibeln von Adduktoren und Abduktoren bewegt, die am unteren Flügel des Basalteils des Cephalopharyngealskeletts inserieren (Schremmer 1956, Roberts 1969b, 1971). Bei einigen Arten kann auch das Mittelstück relativ zum Basalstück bewegt werden; dies geschieht vermutlich indirekt, ebenfalls verursacht durch die Adduktoren und Abduktoren (Roberts 1971). Die vorderen Teile des Cephalopharyngealskeletts werden also gegen das Basalteil bewegt. Daneben spielen auch die außen am Basalteil ansit

zenden und mit dem Integument verbundenen Protraktor- und Retraktormuskeln eine wichtige Rolle für den gesamten Bewegungsablauf (Roberts 1971). Sie ermöglichen vor- und rückziehende Bewegungen. Die Larven können entsprechend grabende und wühlende Bewegungen in schlammigen semiaquatischen Substraten ausführen oder präoral vorverdaute Nahrung in die Mundöffnung befördern.

Die hier beschriebene Bewegungsweise saprophager Dipterenlarven ist von Frick (1952) ungeprüft auf die Agromyziden übertragen worden. Die Beobachtung lebender Larven zeigt jedoch, daß die Eigenbewegung der Mandibeln gegen den Rest der Mundwerkzeuge bei den Minierbewegungen eine nur geringe oder gar keine Rolle spielt. Vielmehr wird der ganze Vorderkörper mit Art- und Substratspezifisch unterschiedlicher Geschwindigkeit dorsoventrad hin- und herbewegt, während sich die Stellung der Mandibeln zum hinteren Teil des Cephalopharyngealskeletts kaum verändert. Die Größe des Bewegungswinkels kann art- und substratspezifisch stark unterschiedlich sein. Streck- und Rückziehbewegungen des Vorderteils, wie sie charakteristisch für viele Dipterenlarven sind, kommen bei Agromyziden nicht vor. Wenn diese die Pflanzenzellen in Reichweite der Mundhaken konsumiert haben, schieben sie stattdessen den ganzen Körper ein Stück vor.

Für die oft weit ausholenden Minierbewegungen, die das komplette Cephalopharyngealskelett einbeziehen, ist die beschriebene Muskulatur nutzlos. Anhand von Totalpräparaten frischer Larven im dritten Stadium konnten auch tatsächlich keine Muskeln mehr gefunden werden, die von den Mandibeln zum Ventralflügel des Basalteils reichen. Am Mandibularkomplex inserieren ventral zwei dickere Muskelbündel und dorsal ein dünneres. Alle sind offenbar weit hinter dem Cephalopharyngealskelett mit dem Integument verbunden. Auch die bildliche Darstellung des ersten Larvalstadiums von *Phytomyza ilicis* in Miall & Taylor (1907), die von den Autoren nicht im Text kommentiert oder beschrieben wurde, läßt diese Interpretation zu. Die Ventralbewegung, die mehr Kraft erfordert als die Rückbewegung, wird vermutlich auch durch die sehr starken Längsmuskeln der folgenden Segmente unterstützt. Das Basalstück als Gegenpart für die Bewegung der Mandibeln hat damit bei den Agromyziden seine Bedeutung verloren. Aufgrund der noch unvollständigen Ergebnisse dieser Untersuchung läßt sich derzeit kaum abschätzen, ob Teile der beobachteten Muskeln an den Mandibeln der Agromyziden mit den Abduktoren und Adduktoren anderer Cyclorrhapha homolog sind. Die Tatsache, daß das Kopfsegment der Agromyziden unmittelbar am Ventralrand der Mandibeln endet, macht es jedoch wahrscheinlich, daß das untere Muskelbündel zur Längsmuskulatur des ersten Thorakalsegments gehört. Bei vielen Arten ist gut zu erkennen, daß dieses Bündel nicht vollständig an den eigentlichen Mandibeln ansitzt, sondern auch an der etwas darunter befindlichen stärker sklerotisierten Cuticula.

Auf der Dorsalseite des Cephalopharyngealskeletts ist die Muskulatur wesentlich schwächer ausgeprägt, da die Rückziehbewegung verständlicherweise erheblich weniger Kraft erfordert als die ventrad gerichtete Kratzbewegung. Die hintere Erweiterung der linken, kleineren Mandibel bei vielen Phytomyzinae (z. B. Abb. 150) könnte mit dem Ansatz der Muskulatur in Zusammenhang stehen.

4.7. Funktionsmorphologische Interpretation einiger Larvalmerkmale

Räumliche Aspekte

Die folgenden Überlegungen sollen einige spezifische Eigenheiten unterschiedlicher Minientypen verdeutlichen, die für das Verständnis der Larvalmorphologie wichtig sind.

Obwohl einige Blattminierer der Gattung *Agromyza* sich sehr frei in der Mine bewegen und nicht immer ihre Lateralseiten den Epidermisschichten zuwenden, so sind doch die meisten Arten in ihrer Bewegungsmöglichkeit in der Mine sehr eingeschränkt. Sie leben unter der oberen Epidermisschicht wie unter einer Decke, die sie langsam anheben, um eine Zellschicht als Nahrung aufzunehmen, deren Dicke etwa der Breite der Mandibeln oder der Spitze des Kopfsegments entspricht, die aber in der Ebene weit ausgedehnt ist. Der Lebensraum der Blattminierer kann damit als zweidimensional charakterisiert werden, da die Mundwerkzeuge der Larven auch etwa der Dicke der Nahrungsschicht entsprechen. Der nach hinten hin deutlich dickere Körper wird von den Blattschichten passiv zusammengepreßt und beult diese andererseits auch etwas aus. In ähnlichen Bedingungen leben auch viele *Agromyziden*larven, die von dünnen Zellschichten im Randbereich von Stengeln leben (zahlreiche *Ophiomyia*- und *Aulagromyza*-Arten).

Anders ist der Lebensraum der Stengelmarkminierer bzw. Stengeltunneler. Sie legen Gänge an, die mindestens die Breite ihres eigenen Körpers haben. Da ihre Mundwerkzeuge schmaler sind als der Gang, können und müssen sie sich innerhalb ihres Ganges in mehrere Richtungen des Raumes bewegen. Außerdem können sie - bei entsprechender Dicke des besiedelten Pflanzenorgans - dreidimensional in alle Richtungen minieren. Diese Eigenschaft trifft nicht nur auf Stengelmarkminierer zu, sondern auch auf manche Minierer in Blattstielen und dicken Blättern. Dreidimensionale Bewegung ist auch bei Blattminierern wie *Agromyza johannae* zu erkennen, die im dritten Stadium prinzipiell in allen Blattschichten frißt und dabei die Blattnerven skelettiert. Die Grenzen zwischen zwei- und dreidimensionaler Fraßtätigkeit läßt sich also nicht immer mit bestimmten Pflanzenteilen korrelieren.

Den Samenparasiten lassen sich eher Eigenschaften von Tunnelern zuschreiben. Es existieren aber auch Arten, die nicht nur die Samen fressen, sondern fakultativ auch nach Art der Blattminierer in den Fruchtwänden leben (z. B. *Phytomyza krygeri*).

Die skizzierten Kategorien korrelieren deutlich mit einigen Larvalmerkmalen. Tunneler haben in aller Regel eine breitere Gesichtsmaske und breitere Mundhaken sowie eine rundlichere Körperform.

Form und Anordnung von Mundhaken im Zusammenhang mit der Lebensweise der Larven

Die meisten blattminierenden *Agromyziden* besitzen asymmetrische Mandibeln mit deutlich versetzt stehenden Mundhaken (Abb. 6, 8, 9). Dies ist in bezug auf alle untersuchten Außengruppen ein apomorphes Merkmal. REM-Aufnahme vieler Arten zeigen deutlich, daß in den meisten Fällen einer der beiden obersten Mundhaken vorgeschoben ist, was zu einer apikalen Zuspitzung des Mandibularkomplexes und des ganzen Kopfsegments führt. Bei einigen *Japanagromyza*-Arten mit sehr hohen Mandibeln und zahlreichen Mundhaken sind beide Mandibeln nach oben hin konvergierend angeordnet, was den Effekt der Zuspitzung verstärkt (Abb. 77). Das gleiche kann auch bei der blattminierenden Schwebfliege *Cheilosia semifasciata* beobachtet werden (Rotheray 1988). Bei den meisten *Agromyziden* befindet sich durch die beim Minieren leicht angewinkelte Position des Mandibularkomplexes der durch die Asymmetrie isoliert stehende oberste Mundhaken in vorderster Position (Abb. 357). Es läßt sich vermuten, daß diese Mundhakenstellung ein behutsameres Minieren dünner Zellschichten ermöglicht. Evidenz für diese Vermutung liefert ein Vergleich von Minen der unterschiedlichen Mundhaken Typen. Der symmetrische Typ ist vor allem unter den *Agromyza*-Arten verbreitet, deren Minen, soweit sie von mir beobachtet werden konnten, durchweg die gesamte Dicke des Blattes

erfassen, wobei normalerweise nur die Leitbündel weniger stark beschädigt werden. Die Minen wirken unsauber, weil in ihnen zerstörte, aus dem Gewebeverband gerissene aber nicht konsumierte Zellen verbleiben und sich mit Kot vermischen. Von außen sehen solche Minen oft grünlich aus, weil die Epidermis auf ihrer Unterseite nicht so gründlich von Resten der darunter befindlichen chloroplastenhaltigen Zellen befreit werden. Das Blatt wird im Bereich der Mine oft vollständig zerstört. Ein weiteres von mir nicht untersuchtes Beispiel ist *Agromyza phragmitidis*, (Scheirs et al. 1997). Fig. 1e dieses Artikels zeigt den Querschnitt einer Mine dieser Art. Die Blattminierer mit asymmetrischen Mandibeln sind hingegen durchweg Verursacher dünner selektiver Minen. Diese umfassen *Japanagromyza*, *Ophiomyia* und, mit Ausnahme von *Nemorimyza*, alle blattminierenden Phytomyzinae. Ein Extremfall sind die in der sehr dünnen Epidermis-Schicht von Blättern minierenden *Tropicomyia*-Arten, deren gezähnte Außenflächen der Mandibeln vollständig übereinander liegen.

Bei Stengel-, Samenminierern und Gallbildnern kommen ebenfalls Formen mit asymmetrischen und seltener mit nahezu symmetrischen Mandibeln vor. Hier lassen sich jedoch keine deutlichen Abhängigkeiten der Minen bzw. Bohrgänge vom Mandibeltyp zu erkennen. Bei zahlreichen Formen (*Melanagromyza*, *Phytobia*, die *Hexomyza*-Gallbildner, viele *Napomyza*, viele *Cerodontha* s. str.) ist die Asymmetrie verstärkt, indem der vorderste vergrößert und verdickt ist, während untere Mundhaken teilweise oder ganz reduziert sein können (Abb.). Es handelt sich bei solchen Vergrößerungen zweifellos um eine Anpassung an festes Substrat. Dies wird durch ähnliche Unterschiede zwischen Mandibeln blatt- und stengelminierender *Cheilosia*-Arten (Syrphidae) bestätigt (Rotheray 1990). Die Stengelminierer *Phytomyza continua*, *Ph. flavicornis* und *Metopomyza ornata* sind Beispiele für die Symmetrie oder nur schwache Asymmetrie ihrer Mundhaken. Auch hier können die unteren Mundhaken reduziert sein, so bei *Ph. flavicornis*. Die Stengelrandminierer der Gattungen *Ophiomyia* und *Aulagromyza* oder auch *Liriomyza virgo* (in *Equisetum fluviatile*) unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Mundhaken am geringsten von Blattminierern. Die Mundhaken sind nur dicker und oft etwas verlängert. Formen mit symmetrischen Mandibeln kommen unter den Stengelrandminierern nicht vor.

Bei dieser Diskussion wurden die gelegentlich vorkommenden Unterschiede zwischen der Lebensweise jüngerer und älterer Stadien nicht berücksichtigt. Zahlreiche junge Larven von *Ophiomyia* (s. Talekar 1990) und *Aulagromyza* schlüpfen in Blättern und wandern erst in die Stengel ein, wenn sie das zweite oder sogar dritte Larvenstadium erreicht haben. L1-Larven von *Agromyza*-Arten erzeugen oft sehr dünne Gangminen bevor sie im zweiten und dritten Stadium die ganze Tiefe des Blattes konsumieren. Die früheren Stadien erzeugen also oft dünnere Minen, die einem anderen Typ zuzuordnen sind als die späten, obwohl sich die Mundhaken nicht immer in zu erwartender Weise von jenen der späteren Stadien unterscheiden. Die bei zahlreichen - vor allem blattminierenden - Arten vorkommenden morphologischen Unterschiede zwischen dem ersten und den folgenden Stadien scheinen nicht in allen Fällen die Fähigkeit zu verbessern, dünne Minen anzulegen (für einen Überblick über die Mandibelformen von L1-Larven s.). So haben die ersten Stadien einiger *Agromyza*-Arten symmetrische Mandibeln. In vielen Fällen ist deshalb anzunehmen, daß die Larven des ersten und zweiten Stadiums schon aufgrund ihrer noch geringeren Größe flache Minen erzeugen, die sich auf bestimmte Zellschichten eines Blattes beschränken können.

Unterstützung der Fraßbewegung durch die Lokomotionsgürtel

Ein Grundmerkmal der Agromyzidenlarven ist, daß sie für die dorsoventralen Fraßbewegungen den ganzen Körper bewegen müssen, da sie keine beißenden, sondern nur kratzende, schabende Bewegungen ausführen können. Diese Bewegungen erfordern eine zumindest teilweise Fixierung des Körpers, da die Larven sonst mit ihren Mundwerkzeugen keinen Druck auf das Nahrungssubstrat ausüben können. Hierzu dienen die Cuticularornen (Dentikel) der Lokomotionsgürtel, die also in ihrer Funktion über die Fixierung zum Zweck der Fortbewegung hinausgehen. Dies gilt vor allem für Blattminierer und hier vor allem die Bewohner geräumiger Platzminen. Die Wände dieser Minen eignen sich nicht besonders gut zum Fixieren, denn sie sind zu nachgiebig. Hier haken sich die Larven hauptsächlich mit Hilfe ihrer Lokomotionsgürtel fest, die hier eine größere Bedeutung haben als bei Stengelminierern. In härteren Blättern, Stengelminen oder Gangminen, in denen die Larven enger umschlossen oder sogar deformiert werden, ist die Fixierung durch peristaltische Bewegungen des Körpers effizienter.

Dem entsprechend läßt sich generell beobachten, daß Arten, die in besonders weichen Blättern leben oder Platzminen anlegen, stärker ausgeprägte Lokomotionsgürtel aufweisen als solche Larven, die in starren Blättern oder engen Gangminen wenig Bewegungsfreiheit besitzen. Beispiele für Platzminen in weichen Blättern liefern *Phytoliriomyza melampyga*, *Amauromyza verbasci* und *Agromyza reptans*; hier sind große auch nach dorsal gerichtete Dentikel vorhanden. Für Arten mit eher feinen Dentikeln, welche entsprechend in engen Minen leben, können *Phytomyza ranunculi* und die meisten *Cerodontha*-Arten als Beispiele gelten. Besonders winzig sind die Lokomotionsgürtel bei den stengelminierenden *Melanagromyza*-Arten und *Phytomyza continua*.

Die Dentikel der Lokomotionsgürtel sind größtenteils nach hinten gerichtet und ermöglichen der Larve, in der Mine Druck gegen das Substrat auszuüben. Weniger bekannt ist, daß sich bei zahlreichen blattminierenden Arten auch zusätzlich anders orientierte Dentikel auf den Lokomotionsgürteln befinden, wenn auch die nach hinten gerichteten in der Überzahl bleiben. Bei vielen *Agromyza*-Arten sind auf dem letzten Gürtel zusätzlich nach vorne gerichtete Dentikel vorhanden, die vermutlich die Fähigkeit, rückwärts zu kriechen, verbessern. In der Tat können sich diese Larven nach eigener Beobachtung wesentlich schneller in der Mine rückwärts bewegen als solche ohne rückwärts gerichtete Dentikel. Ebenfalls an den letzten Segmenten sind gelegentlich ventrad gerichtete Dentikel, die vermutlich die Ventralbiegung der vorderen Segmente unterstützen.

In engstem Zusammenhang mit der Minierbewegung stehen aber die nach oben gerichteten Dentikel einer wechselnden Anzahl vorderer Segmente. Die ventrad gerichtete Minierbewegung, an der normalerweise die ersten zwei bis drei Segmente beteiligt sind (s. u.) bewirkt eine nach dorsal gerichtete Gegenkraft, die den Vorderkörper dorsad drückt. Diese Kraft wird durch die erwähnten rechtwinklig abstehenden Dentikel auf die Minenwand übertragen.

Das Problem des Weggleitens des Vorderkörpers tritt natürlich eher bei Arten auf, die Platzminen und breite Gangminen anlegen, weniger in engen Gangminen (*Phytomyza ranunculi*) und bei röhrenförmigen Stengelminen bzw. Tunneln. Diese Larven werden durch die Seitenwände der Mine bzw. des Tunnels in ihrer Position gehalten. Sie können sich auch eher durch peristaltische Bewegungen in der Mine vorwärtsschieben. So sind innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe und bei *Phytobia* ausschließlich eher kleine nach hinten oder vorne gerichtete, aber nie rechtwinklig abstehende Dentikel entwickelt.

5. EINZELBESCHREIBUNGEN VON ARTEN UND TAXA

5.1. Untersuchte Agromyzidentaxa

Agromyzinae

Zwei diagnostische Merkmale werden traditionell zur Erkennung dieser Unterfamilie eingesetzt. Um Mißverständnisse und Verwechslungen zu vermeiden, werden sie hier neu formuliert:

1. Imagines: R1 ist unmittelbar am Flügelrand verdickt, nicht vor dem Flügelrand. Die Subcosta verläuft bis zum Flügelrand und vereinigt sich mit R1.

2. Larven: Der Dorsalflügel des Cephalopharyngealskeletts besteht aus zwei nahezu gleich dicken oberen und unteren Teilen. Innerhalb der Phytomyzinae ist der untere Teil wenn vorhanden viel dünner als der obere.

Agromyza

Die einzige eindeutige Autapomorphie dieses Taxons sind die Stridulationsorgane der Imagines (vgl. v. Tschirnhaus 1972). Andere Merkmale sind entweder plesiomorph oder in ihrer Polarität unklar. Die Stridulationsorgane befinden sich bei beiden Geschlechtern an den lateral miteinander verschmolzenen Abdominaltergiten eins und zwei. Die andersartigen, bei Männchen von *Liriomyza* vorkommenden Stridulationsorgane können aufgrund unterschiedlicher Lage problemlos als konvergent interpretiert werden. Eine detaillierte Beschreibung der Stridulationsorgane bei Agromyziden gibt von v. Tschirnhaus (1972).

In der taxonomischen Literatur sind die meisten *Agromyza*-Arten in einige distinkte Artgruppen unterteilt worden (Spencer 1976). Zur *rufipes*-Gruppe gehören Minierer mehrerer Pflanzenfamilien, besonders Boraginaceen, untersucht wurden in der vorliegenden Arbeit *anthracina*, *abiens*, *reptans* und *pseudoreptans*. *A. filipendulae* ist ein Vertreter einer ausschließlich an Rosaceen minierenden Gruppe. Eine weitere Gruppe (*nigripes*-Gruppe sensu Griffiths 1963) miniert ausschließlich an monocotylen Pflanzen und wird hier durch *albipennis* repräsentiert. Beispiele für eine an Fabaceen minierende Gruppe sind *A. frontella*, *johannae* und *deserta*. Einige Arten entziehen sich bisher der Einteilung in eine Gruppe. Solche Arten sind z. B. *A. flaviceps* Fallén, 1823 und *A. cinerascens* Macquart, 1835.

Generelle Beschreibung von *Agromyza*-Larven

Die **Gesichtsmaske** der Larven hat fast immer eine deutliche und pigmentierte Mittelfurche, jedoch keine Querfurche darüber. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist deutlich vom Mundrand abgesetzt (Abb. *albipennis*). Vom Unterrand der Gesichtsmaske oder etwas darunter verläuft eine kurze **Lateralfalte** nach hinten, auf oder über der die mittleren Lateralsinnesorgane liegen. Aufgrund der Lage dieser Sinnesorgane über der Falte kann ausgeschlossen werden, daß sie mit der **Lateralfurche** anderer Taxa homolog ist, denn diese verläuft zwischen den zwei Oberen Lateralorganen. Die Lateralfurche entspricht wohl eher der bei einer Anzahl von Arten über der Lateralfalte etwas schräg verlaufenden **Diagonalfurche** (Abb. 66). Die Stirn (der Bereich über der Gesichtsmaske) ist bei *Agromyza*-Arten oft behaart.

Die **Sinnesorgane** sind in der Regel wesentlich größer als bei anderen Taxa; in vielen Fällen sind Stiftsinnesorgane an Stellen ausgebildet, an denen bei anderen Arten nur noch Gruben zu erkennen sind. Das gilt für die Spirakular- und Subspirakularprozesse sowie die Gruben der Gesichtsmaske. Die Elemente des Terminalkomplexes sitzen auf einem gemeinsamen Sockel oder zumindest einer von der Umgebung abgesetzten Platte.

Fast alle *Agromyza*-Arten verfügen über zentral über den Mandibeln gelegene, **Mittlere Mundlappen** (Abb. 11), welche die Spitze von zwei über den Mandibeln gelegenen **Dorsalkleriten** bilden (Abb. 2). Die mittleren Mundlappen sind oft schon lichtmikroskopisch zu erkennen und als filamentartige Strukturen schon länger bekannt (de Meijere 1925, Nowakowski 1964).

Die **Mandibeln** sind überwiegend mit je zwei oder mehr symmetrisch angeordneten Mundhaken besetzt. Es kommt aber auch leichte Asymmetrie vor, z.B. bei *frontella* (Abb. 61). Viele Abbildungen der Literatur bedürfen dagegen der Überprüfung, da es schon einige Beispiele für Fehlinterpretation von Mundhaken in der Literatur gibt, z.B. wurden die Mundhaken von *Agromyza anthracina* und *albipennis* von de Meijere (1925) als asymmetrisch interpretiert (s. auch Griffiths 1963); die Mandibeln von *Liriomyza chinensis* wurden von Sasakawa (1961) als symmetrisch gezeichnet (s. S. 142 f.).

Die Labialsklerite des Cephalopharyngealskeletts sind bei einigen Arten deutlich zweiteilig und ragen oft in den Zwischenraum der Mandibeln (Abb.). Das Mittelstück ist oft breiter als bei Agromyziden üblich. Die Dorsalflügelbrücke des Basalabschnitts ist dünn, aber lang und meist weit abstehend. Bei einigen Arten bilden beide Teile des Dorsalflügels ein geschlossenes Fenster, z.B. *A. abiens*. (Abb. 2). Der Ventralflügel hat fast immer ein deutlich sichtbares geschlossenes oder offenes Fenster (Abb. 2).

Die **Vorderstigmen** von *Agromyza*-Arten sind in der Regel klein und in Doppelreihen kompakt angeordnet. Es kommen aber auch andere Formen vor.

Die **Lokomotionsgürtel** umgeben in der Regel den ganzen Körper und bestehen in der Regel aus großen bzw. sehr großen Dentikeln. Häufig ist die Größe und Dichte der Dentikel dorsal und ventral geringer.

Das **letzte Segment**, das Analwölbung und Hinterstigmen enthält, ist meistens mit mehr oder weniger zahlreichen Dentikeln besetzt. Es ist durch unvollständige Dentikelgürtel und Muskelansatzstellen häufig in Abschnitte aufgeteilt. Den Schluß bildet das "Stigmensegment", das Hinterstigmen und Subspirakularprozesse umfaßt und oft viel schmaler ist als der vorangehende Bereich. Ein solches "Stigmensegment" ist sonst noch bei einigen *Cerodontha*-Arten verwirklicht und fehlt bei den *Agromyza*-Arten *johannae*, *filipendulae* und *frontella*. Vor der Analwölbung befindet sich meistens eine geschlossene Reihe von Muskelansatzstellen, die im ventralen Bereich mit Dentikeln flankiert sind. Diese Reihe teilt den verbleibenden Teil des letzten Segments bei allen untersuchten *Agromyza*-Arten in zwei weitere Abschnitte auf.

Bis auf wenige Arten ist mit drei weitgehend gleich ausgebildeten Öffnungen bei den **Hinterstigmen** das hypothetische Grundmuster der Agromyzidae realisiert, da in fast allen Familien der Acalyptraten, Calyptraten und Syrphoidea diese Form die am weitesten verbreitete ist. Spirakularhaare sind nur bei *Agromyza*-Arten vorhanden, unter den hier untersuchten Arten alle *Urtica*-Minierer sowie *albipennis*. Auch bei *phragmitidis* Hendel, 1922 sind Spirakularprozesse gefunden worden (Sasakawa 1961). Die bei Agromyziden verbreitete Amplifikation der

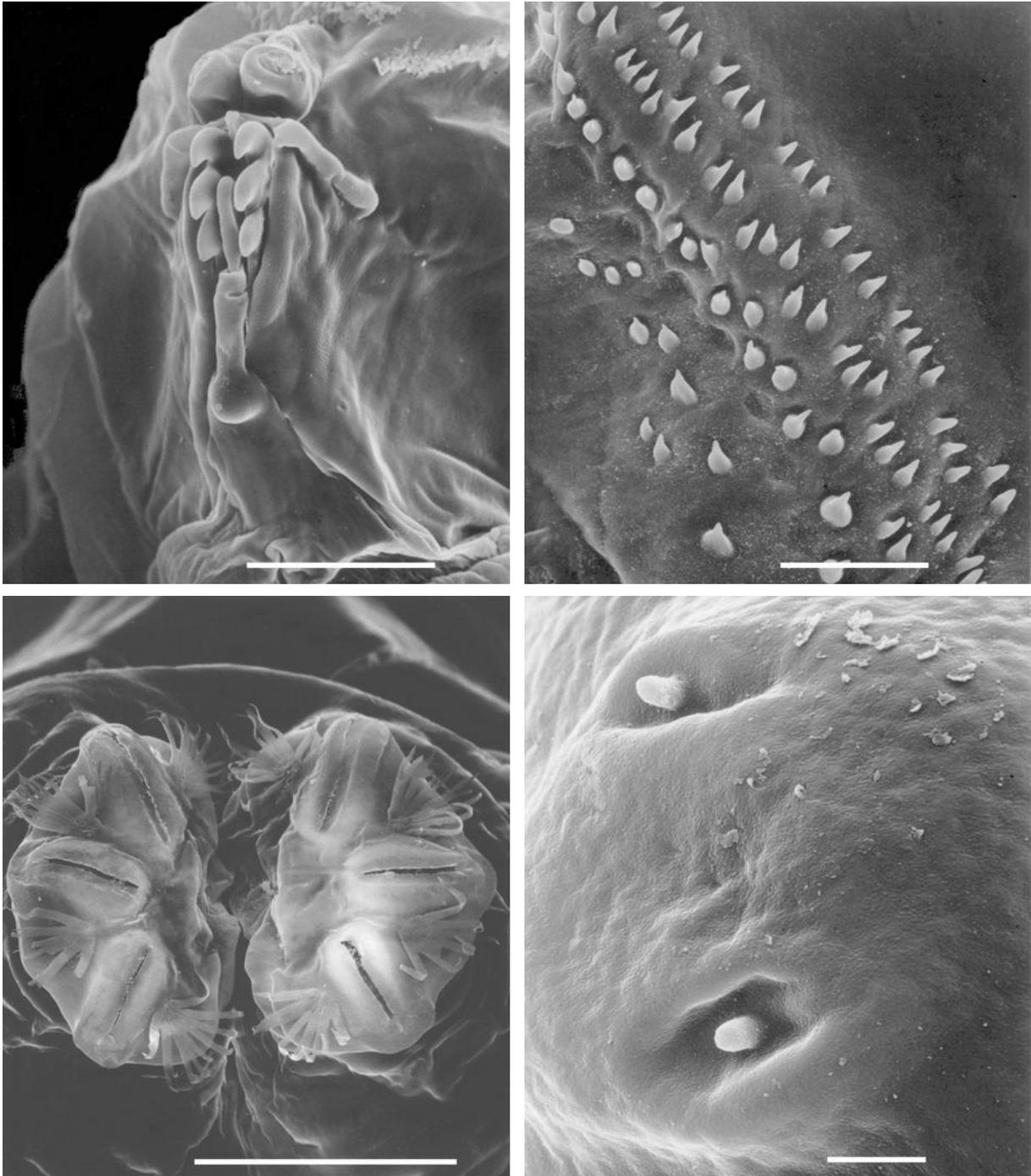


Abb. 32-35: *Agromyza anthracina*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 32: Kopfsegment; 33: Lokomotionsgürtel zwischen den Segmenten vier und fünf; 34: Hinterstigmen; 35: Subspirakularprozess mit zwei Stäbchensinnesorganen. Maßstriche: 32-34 = 50 μm ; 35 = 5 μm .

Hinterstigmenöffnungen ist nur bei wenigen *Agromyza*-Arten zu beobachten (Abb. 13).

L1: Der Mandibularkomplex ist in der Regel dorsal sehr breit und wird nach unten hin schmaler. Die Mundhaken beider Mandibeln sind unabhängig voneinander und können abweichend zu den späteren Stadien alternieren, so bei *johannae* und *filipendulae*. Innerhalb der untersuchten Vertreter der *reptans*-Gruppe und bei *albipennis* alternieren die Mundhaken jedoch nicht. Die Zahl der Mundhaken pro Mandibel beträgt zwei bis drei. Die Labialsklerite sind von lateral betrachtet fast unsichtbar. Die Dorsalflügelbrücke befindet sich eher im hinteren Drittel

des etwas nach unten gebogenen Mittelstücks. Ventral- und Dorsalflügel sind etwa gleich lang und -dick.

Minen: Zahlreiche Larven des dritten Stadiums legen einen für Agromyziden ungewöhnlichen Typ von Minen an, nämlich Minen, welche die ganze Tiefe des Blattes umfassen. Die meisten Agromyziden minieren sehr selektiv in bestimmten Blattschichten. Häufig bleiben bei *Agromyza*-Minierern nur Blattnerven zwischen den Epidermisschichten zurück. Die Larven legen überwiegend Platzminen an, in denen sie sich ungewöhnlich schnell bewegen können. Es wurde auch beobachtet, daß sie nicht ausschließlich in seitlicher Position Nahrung aufnehmen. Diese Verhaltensweise werden als ursprünglich interpretiert. Der Zusammenhang zwischen Mundwerkzeugen und dem Miniertyp wurde bereits in Abschnitt 4.7 ausführlich dargestellt. Weitere Beobachtungen werden in den Einzelbeschreibungen dargestellt.

Agromyza*-Blattminierer an *Urtica

Die folgenden drei Arten *anthracina*, *pseudoreptans* und *reptans* sind häufige Blattminierer an der Brennessel. Zumindest die zwei letztere Arten sind eng verwandt. Die Gesichtsform, die Hinterstigmen und die Gestalt der Minen ist bei allen drei Arten sehr ähnlich. Deshalb werden diese Arten zusammenfassend dargestellt.

Besonders auffällig ist, daß alle drei Arten Hinterstigmen mit auffällig großen Spirakularprozessen aufweisen.

Alle drei Arten waren in Bielefeld häufig und scheinen mehrere Generationen zu bilden, fast immer wurden gleichzeitig mindestens zwei Arten gefunden. Noch Ende September wurde *anthracina* gesammelt.

Bemerkungen zu den Minen und der Nahrungsaufnahme: Die Minen der drei betrachteten Brennessel-Minierer nehmen die gesamte Dicke des Blattes ein, alle Zellen zwischen den zwei Epidermisschichten werden als Nahrung genutzt. Die Mine wirkt stark verunreinigt, da an vielen Stellen noch Zellen und Zelltrümmer übrig bleiben und der Kot der Minerer in kleinen Portionen abgegeben wird. Es wurde auch beobachtet, daß bei feuchter Witterung die Minen oft mit grün verfärbten Wasser gefüllt sind. Oft haben die Larven während dieser Phasen ihre Nahrungsaufnahme fortgesetzt. Die Minen anderer Arten sind nach eigenen Beobachtungen fast stets trocken, oder selten mit klarem Wasser gefüllt. Die Spirakularprozesse könnten also notwendig sein, um die Atemorgane vor Verunreinigung und Feuchtigkeit zu schützen. Andere Minerer, die in sauberer Umgebung leben, könnten sie demnach zurückbilden. Von *reptans* und *pseudoreptans* werden oft mehrere Larven in einer Mine beobachtet.

***Agromyza anthracina* Meigen, 1830 (Abb. 18, 32-35, 36-37, 48)**

Material: Z 2207; Z 3791; Z 3601; D, NRW, Bi./Vilsendorf, ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (0107987); L1: D, NRW, Bi., ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (0906994).

Diagnose: Mandibeln sind gleich groß mit je drei gleichen Mundhaken, Das Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts ist gleichmäßig dunkel; keine Dentikel auf der Analwölbung; das letzte Segment ist lateral schwach bedornt. Die Erwähnung Nowakowskies (1964), daß *anthracina* im Gegensatz zu *reptans* und *pseudoreptans* keine ventralen Dentikel am letzten Segment hat, kann hier bestätigt werden. Die Minen lassen sich eindeutig daran erkennen, daß das erste Larvenstadium eine spiralig, kurvige Gangmine auf einer ovalen Blattfläche bildet (Hering 1927). Diese ist oft in der Mitte des Blattes und seltener am Rand. Die folgenden Stadien bil-

den meistens gerade Gangminen, die sich zum Platz vereinigen. Es befindet sich stets nur eine Larve in der Mine.

Beschreibung: L: - 4,0 mm; B: 1,0 mm; LPh: 0,41 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,09 mm. Beide Hälften der zweigeteilten **Gesichtsmaske** sind am unteren Rand jeweils abgerundet. Kurz vor dem Ende der langen Mittelfurche befinden sich an dem untersuchten Exemplar von Zoerner wenige Setulae, ein Fleck mit dichtem Haarbesatz bei dem Exemplar aus Bielefeld. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist deutlich von dem Mundrand abgesetzt. Die kurze Lateralfalte (keine Lateralfurche) verläuft etwas tiefer als der Oberrand der Mundöffnung. Sie hat weniger als ein Drittel der Länge des Kopfsegments. **Sinnesorgane:** Die Elemente des Terminalkomplexes liegen auf einem rundlichen, gut von der Umgebung abgesetzten Sockel. Alle elf Elemente sind gut zu erkennen. Die Papillen-Sinnesorgane T1, 2 sind von tiefen Invaginationen umgeben, T2 hat etwa die Größe der anderen Elemente. T5, 6 sowie T7 sind als Campaniforme Sensillen ausgeprägt. Die übrigen Elemente sind grubenförmig, T8 enthält im Innern zwei winzige nebeneinander liegende Gruben. T11 liegt in einer Furche teilweise verborgen. I1 liegen deutlich über den Dorsalorganen; I2, an der üblichen Stelle an der Oberkante des Terminalkomplexes gelegen, sind auffallend groß und tief. Die Marginalorgane haben die bereits allgemein beschriebene Form. Auf den Lateralfalten befinden sich die zwei Paare Mittlerer Lateralsinnesorgane. Die **Mandibeln** haben je drei etwa gleichgestaltete Mundhaken. Der Mittlere Mundlappen hat die Form einer einzelnen Protuberanz, die mit dem Mundrand verwachsen ist. Filamente sind nicht zu erkennen. Die Basis der Mittleren Mundlappen, die **Dorsalsklerite**, sind Lichtmikroskopisch erkennbar (Abb. 48). **Cephalopharyngealskelett:** Auf der Höhe der mittleren Mundhaken befindet sich am Hinterrand jeder Mandibel eine kleine Wölbung. Die zwei Löcher der Mandibeln stehen weit voneinander entfernt. Es sind zwei Labialsklerite vorhanden, das vordere ist nadelartig dünn und ragt in den Zwischenraum zwischen den Mandibeln (Abb. 48), während das hintere oval geformt ist und zwischen den zwei Leisten des Mittelstücks liegt. Von dorsal sind zwei größere hintereinander liegende Löcher zu erkennen. Mittel- und Basalstück sind vollständig getrennt. Die zwei Teile des Dorsalflügels sind hinten nicht miteinander verbunden; das Fenster des Ventralflügels ist offen. **Vordere Thoraxsegmente:** Der "Kopf" liegt auf einem "Hals", der vom ersten Thoraxsegment gebildet wird und ca. sechs regelmäßig unterbrochene Zähnchenreihen aufweist. Der übrige Teil des Segmentes ist nackt. Auf der Ventralseite befinden sich weder Dentikel noch Papillen. **Vorderstigma:** Die Spitzen sind klein und kugelförmig, etwas nach vorne gebogen. Die Zahl der in Doppelreihe angeordneten Knospen beträgt je sechs bis acht. **Lokomotionsgürtel:** Der erste beginnt am Übergang zwischen zweiten und dritten Thorakalsegment. Die kräftigen und spitzen Dentikel sind in leicht diagonalen Reihen angeordnet, weisen eine deutliche Größenvariabilität auf und sind sehr stark konisch. Die Reihen sind lateral am zahlreichsten, sie umfassen aber den ganzen Körper. Die kleinen, in ihrer Fläche der Basis eines der größeren Dentikel entsprechenden Muskelansatzstellen markieren die Segmentgrenzen. Die **Hinterstigma** liegen wie erwähnt auf einem schmalen "Stigmensegment". Auf diesem liegen die Stigmehügel und knapp unterhalb die Subspirakularprozesse, die mit je zwei Stift-Sensillen besetzt sind. Auf der Dorsalseite der Stigmenträger befinden sich die Spirakularorgane in Form von Stiftsensillen. Lateral stehen zwei Reihen von je ca. drei kleinen Zähnchen. Die Hinterstigma selbst entsprechen genau dem Grundtyp der brachyceren Dipterenlarven: Sie bestehen aus drei gleichen schlitzförmigen Öffnungen, dazwischen befinden sich vier Haarbüschel. Die **Analwölbung** ist glatt, nur mit abgesetztem Rand der Analöffnung. An den Seiten liegen gut entwickelte Analorgane.

L1 (Abb. 36-37): Der Kopf ist durch seine geringe Größe deutlich vom ersten Thorakalsegment abgehoben. Die Gesichtsmaske ist bis weit über den I1 gefurcht. Am oberen Ende der Mittelfurche befinden sich keine Setulae. Außer den großen Dorsalorganen und dem Terminal-

komplex sind I1 und 2 deutlich entwickelt. Mundlappen fehlen. Die symmetrischen Mandibeln bestehen aus zwei großen Mundhaken, von denen die oberen etwas näher nebeneinander liegen und etwas stärker gebogen sind als die unteren. Unter den oberen Mundhaken befinden sich noch zwei Paar kleiner Häkchen. Das Labium ist breit und reicht bis etwa zum Unterrand der oberen Mundhaken. Das Labialorgan umfaßt zwei Elemente.

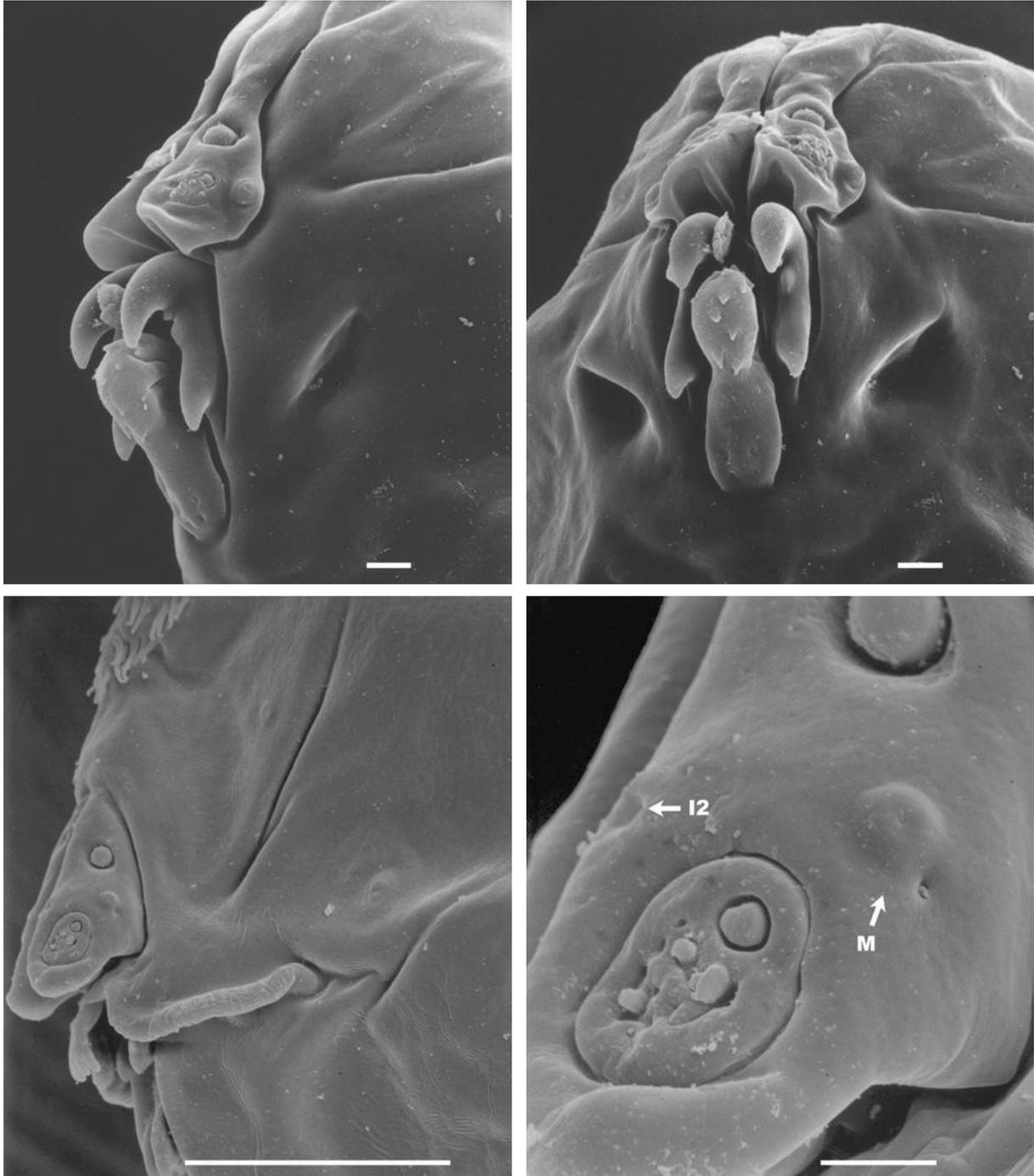


Abb. 36-39: *Agromyza anthracina*, erstes Larvalstadium, Kopfsegment lateral (36) und frontal (37). 38-39: *Agromyza pseudoraptans*, drittes Larvalstadium, Kopfsegment lateral (38), Sinnesorgane der Gesichtsmaske (39). Abkürzungen: I2 = untere Innere Sinnesorgane; M = Marginalorgane. Maßstriche: 36, 37, 39 = 5 μm ; 38 = 50 μm .

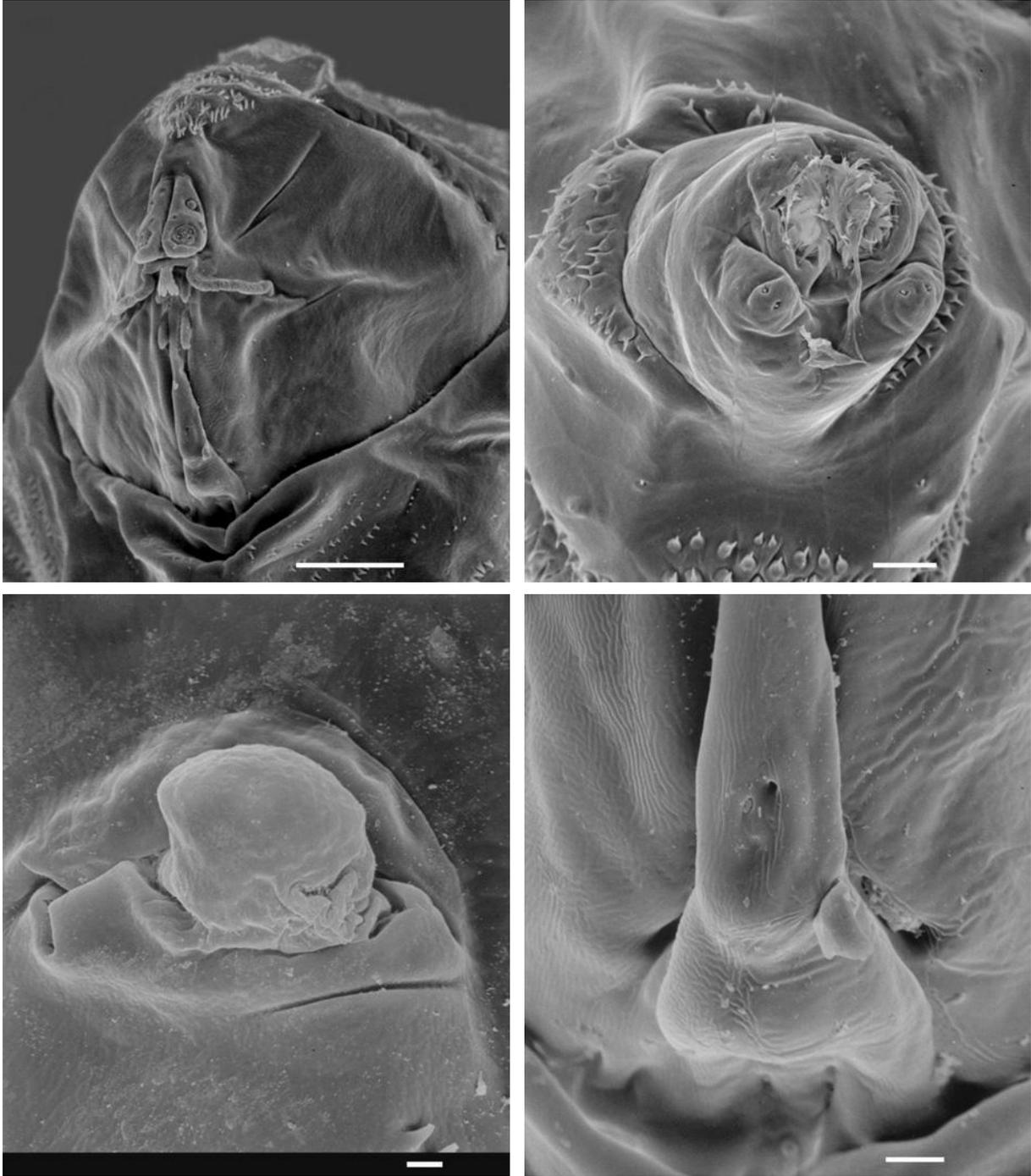


Abb. 40-43: *Agromyza pseudoreptans*, drittes Stadium. Von l. o. nach r. u.: 40: Kopfsegment frontal mit Mundhaken, Gesichtsmaske und Stirnbehaarung; 41: letztes Segment mit Stigmen und Subspirakularprozessen; 42: Vorderstigma; 43: Labium mit Labialorgan. Maßstriche: 40, 41 = 50 μm ; 42, 43 = 5 μm .

***Agromyza pseudoreptans* Nowakowski, 1967 (Abb. 11, 36-43, 49, 88)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (2805991); L1:D, NRW, Bi., ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (0906993).

Diagnose: Die zwei nicht Mundhaken alternieren nicht; das Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts ist vollständig dunkel pigmentiert; Form A: Zahlreiche Dentikel auf der Analwöl-

bung; hinten lateral schwach behaart. Form B: Keine Dentikel auf der Analwölbung, hinten lateral stark behaart. Die Mine beginnt mit einer unauffälligen und dünnen Gangmine am Blattrand, dann werden während des zweiten und dritten Larvenstadiums breitere Gangminen angelegt, die sich auch vom Blattrand entfernen können. Die Gänge vereinigen sich in der Regel zum Platz. Oft befinden sich zwei Larven in einer Mine.

Beschreibung: L: - 4,3 mm; LPh: 0,41 mm; LM: 0,05 mm; HM: 0,08 mm. Die Form der **Gesichtsmaske** und die darauf befindlichen Sinnesorgane entsprechen weitgehend *A. anthracina*, so daß hier nur Unterschiede erwähnt werden sollen: Oberhalb der Lateralfalte befindet sich eine Diagonalfurche, die neben dem Unterrand der Gesichtsmaske beginnt und schräg nach oben verläuft. Sie endet bereits vor der Grenze des Kopfsegments. Auf der Stirn befindet sich eine behaarte rundliche Fläche, die Haare sind in einzelnen Gruppen oder kurzen Reihen zu acht bis zehn Haaren angeordnet. Am REM-Präparat sind von den **Mandibeln** nur die Spitzen der vier Mundhaken zu sehen, da sie vom Mundrand und dem Labium verdeckt werden. Der Mittlere Mundlappen ist an der Basis einteilig und mit dem Mundrand verwachsen, apikal teilt er sich in vier bis fünf Filamente. **Cephalopharyngealskelett:** Die Dorsalsklerite sind bei dieser Art stärker ausgeprägt als bei den verwandten Arten *A. anthracina* und *A. reptans*. Sie reichen bis zu dem Bereich hinter dem Mandibularkomplex und sind dort deutlich verdickt und pigmentiert (Abb. 49). Zwischen den ebenfalls dunkel pigmentierten Spitzen, welche zu den Mundlappen auslaufen, sind die Sklerite dagegen farblos. Die Mundhaken liegen dicht übereinander und sind apikal kantig. Die gesamte Mandibel ist unten zugespitzt und sitzt etwas schräg zum gleichmäßig konischen Mittelstück. Mittel- und Basalteil sind dorsal zusammengewachsen. Die zwei Teile des Dorsalflügels sind zu einem großen Fenster geschlossen. Der recht kräftige untere Arm hat ebenfalls ein Fenster, das jedoch nicht immer klar geschlossen ist.

Die **Vorderstigmen** sind noch kleiner als jene von *anthracina* und kugelförmig mit einer etwas gebogenen Reihe von ca. fünf terminalen Knospen. **Lokomotionsgürtel:** Gegenüber *A. anthracina* verfügt die vorliegende Art über noch größere Dentikel, die auch hier nicht auf die Lateralbereiche beschränkt sind, sondern den ganzen Körper umrunden. Dorsal und lateral sind die Lokomotionsgürtel dünner als an den Seiten. Die **Analwölbung** und deren Umgebung ist dicht besetzt mit Dentikeln. Die Analsinnesorgane sind deutlich reduziert (28069).

L1 (Abb. 88): Das erste Stadium hat zwei nicht alternierende Mandibeln mit je zwei Mundhaken mit einem darunter befindlichen Häkchen, ansonsten entspricht die Gestalt des Kopfsegments dem von *A. anthracina*.

Agromyza reptans Fallén, 1823 (Abb. 44-45)

Material: D, Niedersachsen, Hannover, ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (0706982); D, NRW, Bi., ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (2906981).

Diagnose: zwei nicht alternierende Mundhaken; Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts hinten aufgeheilt; hinten lateral stark behaart; Analwölbung kaum behaart.

Beschreibung: L: - 4,6 mm; LPh: 0,46 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,1 mm. Die Form der **Gesichtsmaske** sowie die Anordnung der Sinnesorgane entsprechen der von *anthracina*. Auf der Stirn befindet sich eine behaarte dreieckige Fläche, die Haare sind in waagerechten Reihen angeordnet. Der **Kopfbereich** ist von in Reihen zu je sechs bis zehn angeordneten kurzen Dentikeln sowohl dorsal als auch lateral umsäumt. Am Ende dieser Dornen liegt ventral ein Paar Papillen mit Gruben. Die **Mandibeln** bestehen aus je zwei nicht alternierenden Mundhaken, die anders als bei *pseudoreptans* deutlich hervortreten. Der Mittlere Mundlappen besteht apikal aus

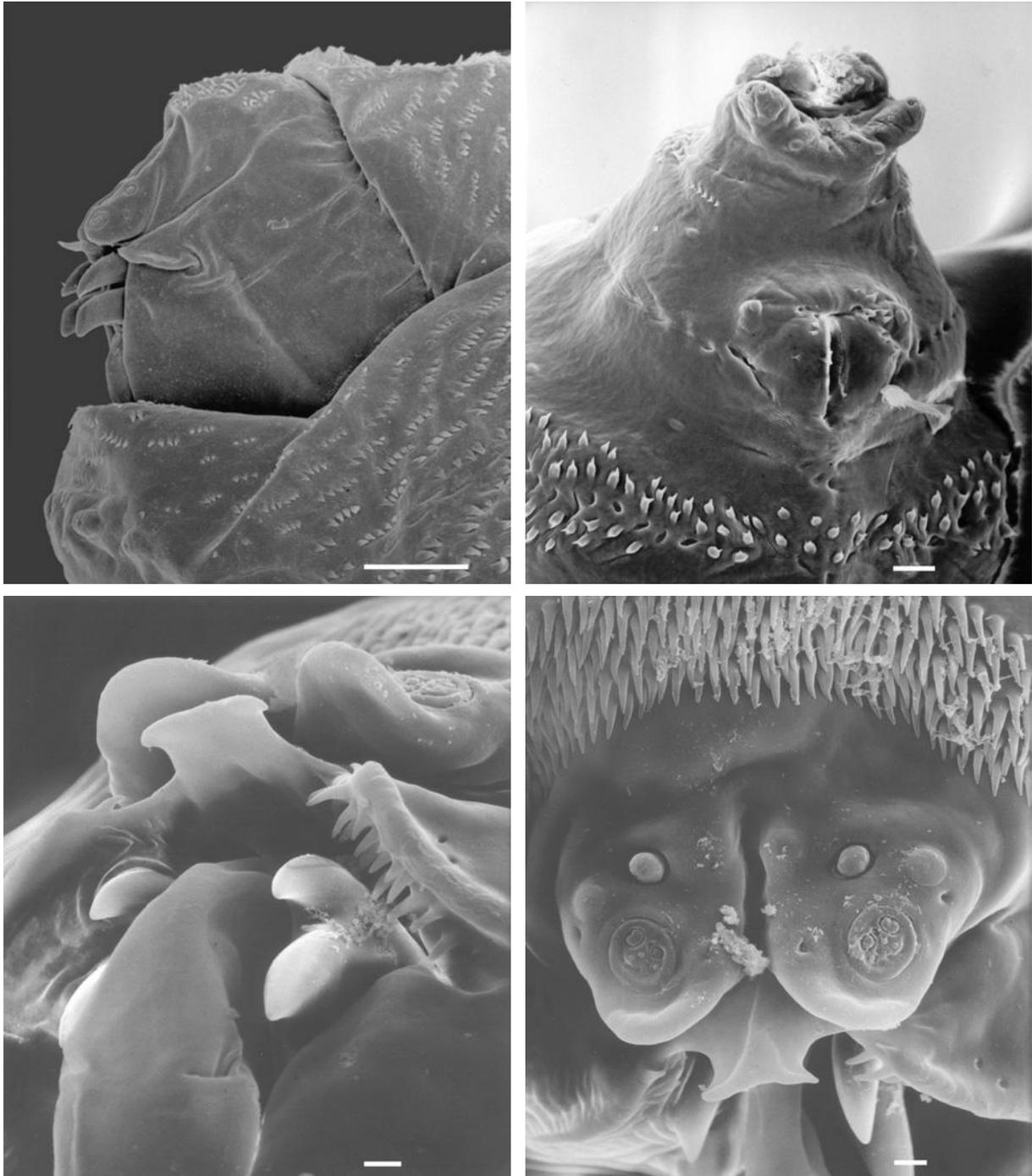


Abb. 44-45: *Agromyza reptans*, drittes Stadium. 44: Kopfsegment lateral; 45: letztes Segment ventral; Maßstriche = 50 μm . 46-47: *Agromyza abiens*, drittes Stadium. 46: Mandibeln; 47: Gesichtsmaske. Maßstriche = 5 μm .

zwei verwachsenen Filamenten. **Cephalopharyngealskelett:** Die unteren Mundhaken der Mandibeln sind etwas höher als die oberen. Der gesamte Mandibularkomplex ist unten zugespitzt und sitzt etwas schräg zum gleichmäßig konischen Mittelstück. Die Sinnesorgane und die lange Mittelfurche sind im lichtmikroskopischen Präparat gut zu erkennen. Die Dorsalbrücke des Mittelstücks ist sehr lang; gegenüber deren Mitte liegt die Ventralbrücke, hinter welcher der Unterrand des Skeletts fast gerade verläuft. Der Obere Arm beinhaltet ein geschlossenem Fenster. Der recht kräftige untere Arm hat ebenfalls ein Fenster, das nicht immer klar geschlos-

sen ist. Die **Vorderstigmen** sind noch kleiner als jene von *anthracina* und kugelförmig mit einer etwas gebogenen Reihe von ca. fünf terminalen Knospen. Das **letzte Segment** hat einen besonders starken Warzengürtel und ist etwas verbreitert. Analwölbung: nur im Randbereich finden sich einzelne Dentikel

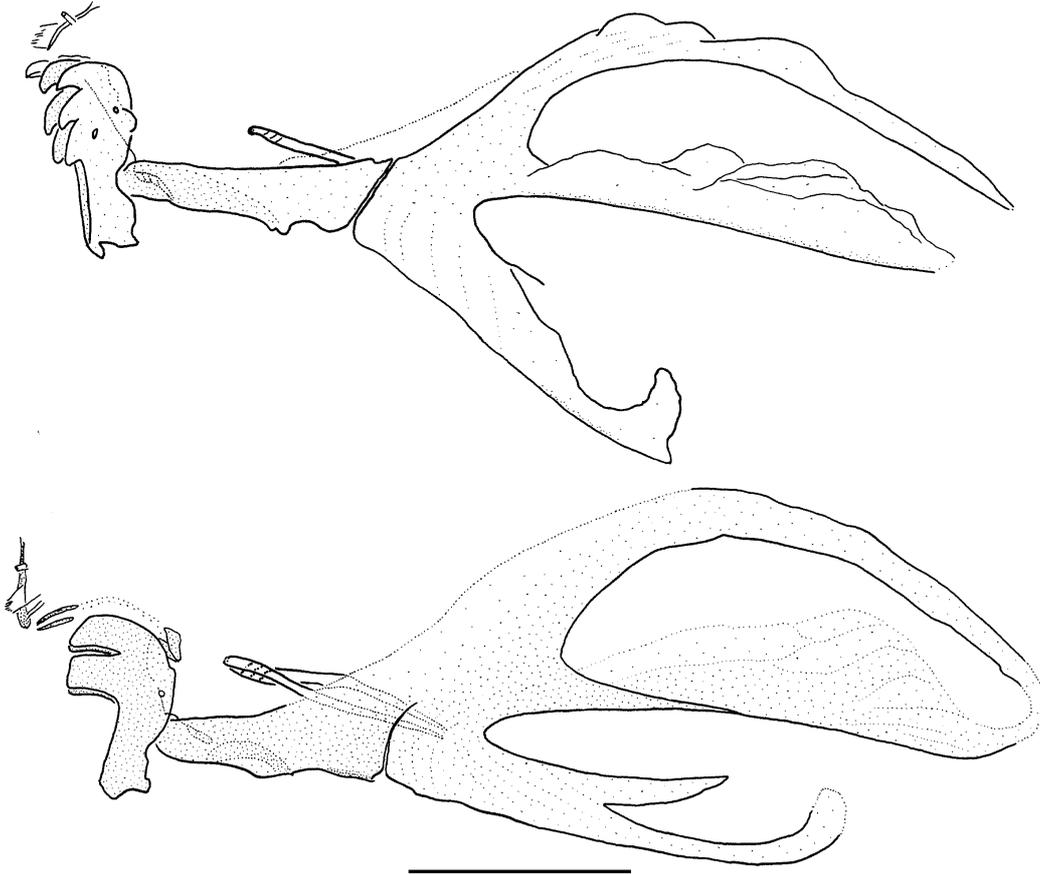


Abb. 48-49: Cephalopharyngealskelette dritter Stadien. 48: *Agromyza anthracina*; 49: *Agromyza pseudoreptans*. Maßstrich = 0,1 mm.

***Agromyza abiens* Zetterstedt, 1848 (Abb. 2, 4, 46,-47)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Borago officinalis*, leg. v. Tschirnhaus (Sammlungsnummer, Dempewolf: 1507961).

Beschreibung: L: -6,4 mm; B: -1,2 mm; LPh: 0,48 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,09 mm. Die **Gesichtsmaske** ist kurz und breit. Die Mittelfurche endet nur knapp über den Dorsalorganen; die **Sinnesorgane** sind eher nach vorne orientiert. Der Unterrand jeder Gesichtshälfte ist rund. Die Dorsalpapillen haben auf ihrer Oberfläche kleine Poren. Der gesockelte Terminalkomplex enthält größtmäßig die deutlich abgesetzten Papillen T1,2. Die drei für *Agromyza* charakteristischen Campaniformen Sensillen, T5,6,7, sind ebenfalls gut zu erkennen. Die übrigen Gruben sind teilweise nicht nachweisbar. I2 sind deutlich größer als I1, welche mit den Dorsalorganen in einer Höhe auf einer schwachen Wölbung liegen. Die Marginalen Sinnesorgane weichen in ihrer Position von denen anderer Arten ab, indem sie sich lateral an der Oberkante des Terminalkomplexes befinden. Auf der Oberseite der Lateralfalte befinden sich die zwei mittleren Lateralsinnesorgane. Die oberen Lateralsinnesorgane wurden nicht gefunden. Charakteristisch ist

am Kopfsegment, daß die Gesichtsmaske in größerem Abstand über den Mandibeln liegt als bei jeder anderen untersuchten Art (Abb. 2, 46). Auch der Oberrand der Mundöffnung ist weit über die Oberkante der oberen Mundhaken erhöht. Lichtmikroskopisch ist zu erkennen, daß die apikal zusammengewachsenen Dorsalsklerite sich weit über den Mandibeln befinden (Nowakowski 1964 S. ; Abb. Zeichnung). Zwischen Gesichtsmaske und Mandibeln befindet sich eine bei dieser Art besonders stark vorgewölbte, kurze Lateralfalte, auf deren Unterseite sich Setulae befinden (Abb. 46). Über der Gesichtsmaske liegt ein breiter, aus dichten und regelmäßigen Haarreihen bestehender Haarkranz, der bis zum Ende der Lateralfurche reicht. Die **Mandibeln** sind jeweils zweizählig, nicht alternierend, die Mundhaken sind eher kurz. Die apikal zugespitzten Mundhaken liegen sehr dicht untereinander, der Abstand ist deutlich kürzer als jener der Mandibeln voneinander. Der untere Mundhaken ist etwas stärker nach unten gebogen als der obere. Die Mundhaken werden lateral von den Wangen umschlossen, so daß sie lateral fast vollständig verdeckt sind. Der breite Zwischenraum zwischen den Mandibeln wird durch das Labium ausgefüllt. In der Mitte am Oberrand der Gesichtsmaske befindet sich ein mit diesem verwachsener mittlerer **Mundlappen**, der nicht aus Filamenten zusammengesetzt ist. **Cephalopharyngealskelett:** Die Mundhaken befinden sich auf der oberen Hälfte des Mandibularkomplexes. Die schon erwähnte Vergrößerung des Abstands zwischen Gesichtsmaske und Mandibeln zeigt sich auch an den inneren Strukturen. Die zu einem langen Intermediärsklerit verschmolzenen Labialsklerite befinden sich nicht auf mittlerer Höhe zwischen den Mandibeln, sondern liegen lateral gut sichtbar über den Mandibeln, nur von den deutlich ausgebildeten Abduktorapodemen verdeckt. Sie enden auf der Höhe der oberen Mundhaken der Mandibeln (s. auch Nowakowski 1964). Das Mittelstück ist breit mit leicht zugespitzten Ventralrändern. Die von einem ausgedehnten membranösen Bereich umgebene Dorsalflügelbrücke ist lang und apikal etwas hochgebogen. Die zwei Teile des Dorsalflügels des Basalteils bilden ein großes geschlossenes Fenster. Die **Vorderstigmen** sind klein und kugelförmig. Sie haben sieben bis acht in einer unregelmäßigen Doppelreihe angeordnete terminale Knospen. Die **Lokomotionsgürtel** werden von großen Dentikeln gebildet, die nicht nur auf die Lateralbereiche beschränkt sind. Der letzte Lokomotionsgürtel zwischen dem vorletzten und letzten Segment ist besonders verbreitert und der Körper an dieser Stelle verdickt. Die Hinterstigmen und Subspirakularorgane liegen zwar nahe beieinander, sie bilden aber kein durch Muskelansatzstellen und Dentikel abgesetztes "Stigmensegment". Die nach hinten gerichteten **Hinterstigmen** bestehen aus drei Öffnungen auf einer flachen Platte. Über den Stigmen sind die Spirakularorgane als Stiftsinneszellen entwickelt, die Subspirakularprozesse liegen dicht unter den Stigmen und enthalten innen je zwei Stiftsensillen und eine Campaniforme Sensille. Vor der Analwölbung liegt ein Ring von Muskelansatzstellen und im Ventralbereich auch mit Dentikeln. Sie ist halbkugelig, sehr ausgeprägt, mit kräftigen Dentikeln besetzt, eher posterior liegt ein Paar Stiftsinnesorgane.

Bionomie: Blattminierer an *Borago* und zahlreichen anderen Boraginaceen.

***Agromyza albipennis* Meigen, 1830 (Abb. 22, 50, 54-57, 58, 89)**

Die Identität der Art ist durch Auszucht von Imagines gesichert. Gute Beschreibungen und Abbildungen enthalten Sasakawa (1961 S. 313) und Griffiths (1963, S. 117). Die Art gehört zur ausschließlich an Monocots minierenden *nigripes*-Gruppe (Griffiths 1963). Die Arten, die in dieser Gruppe zusammengefaßt sind, haben sehr unterschiedliche Formen von Mundhaken. Griffiths (1963) erwähnt als gemeinsames Merkmal die Abwesenheit eines "patch of spines below the mandibles". Dies ist inkorrekt (Abb. 55). Ein weiteres Merkmal, das als Apomorphie in Frage kommt, ist die bauchig gebogene Form des Mittelstücks. Dieses ist auch bei zahlreichen Arten in der Arbeit von Griffiths (1963) zu erkennen.

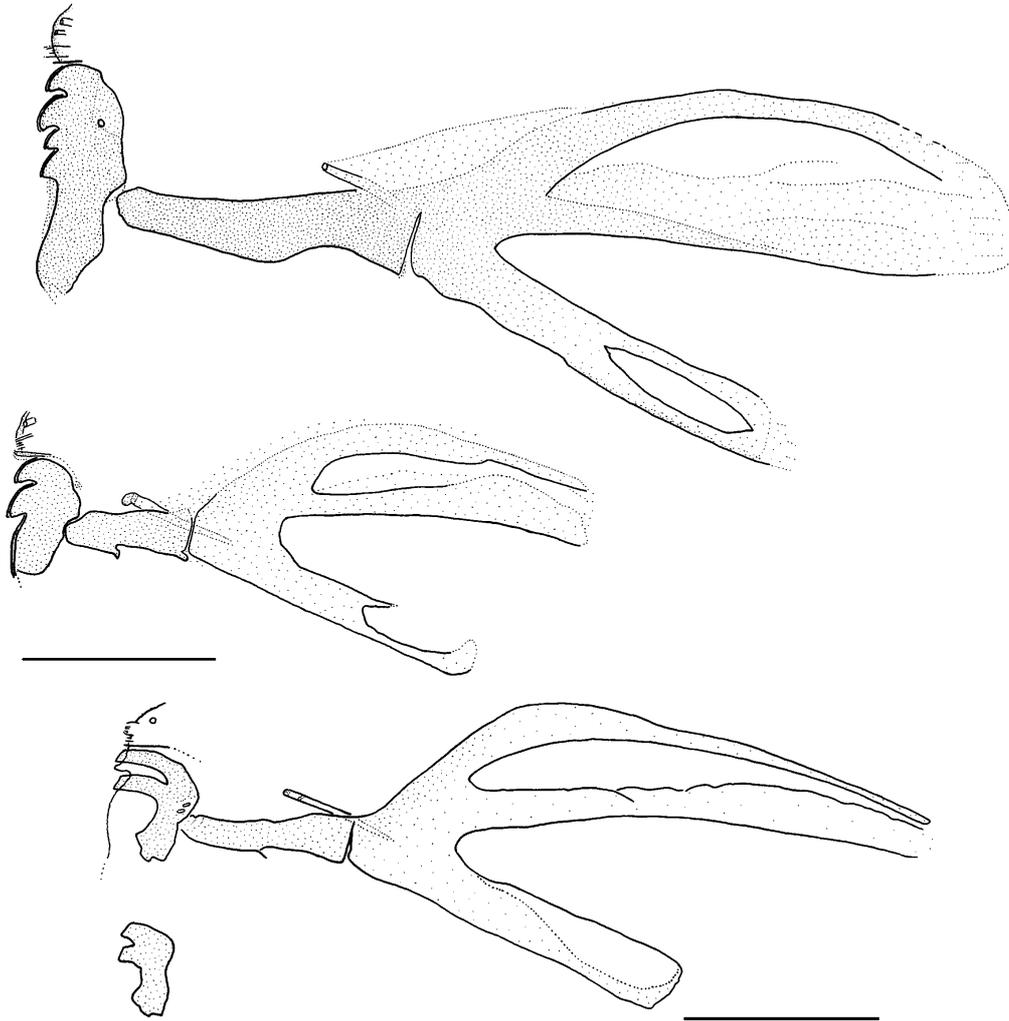


Abb. 50-53: Cephalopharyngealskelette und Mandibeln dritter Stadien. Von oben: 50: *Agromyza albipennis*; 51: *Agromyza johannae*; 52: *Agromyza flilipendulae*, Cephalopharyngealskelett einer jungen Larve; 53: *Agromyza flilipendulae*, Mandibularkomplex aus einem Puparium (s. Text S. 16). Maßstriche = 0,1 mm.

Material: D, NRW, Bi., ex *Phalaris arundinacea*, leg. Dem. (0707981).

Beschreibung: L3: L: - 4,9 mm; B: - 0,9 mm; LPh: 0,43 mm; LM: 0,05 mm; HM: 0,12 mm. Die **Gesichtsmaske** ist schmal und steht gegenüber der Umgebung stark ab, es fehlt aber eine seitliche Begrenzungsfurche. Die Paare der **Sinnesorgane** liegen dicht nebeneinander und sind eher lateral orientiert. Terminalkomplex: Eine deutlich gesockelte runde Fläche mit elf Elementen, unter denen die Papille T1 sowie anhand der Topologie die Campaniformen Sensillen T5,6,7 eindeutig zu erkennen ist. T2 ist nicht als Papille ausgebildet sondern als Grube. Während die I1-Gruben nicht gefunden wurden, sind die I2-Gruben über den Terminalorganen groß und auffällig. M1 und M2 sind so entwickelt wie bei *anthracina*. Der **Kopfbereich** in der Umgebung des Gesichtes ist unbehaart. Neben dem Unterrand der Gesichtsmaske befindet sich die fast gerade nach hinten verlaufende Diagonalfurche. Darüber ist eine der oberen Lateralgruben nachweisbar. Darunter befindet sich vorne unter den Oberen Mundhaken der Mandibeln die etwas reduzierte Lateralfalte. Der **Mundlappen** ist an der Basis einteilig mit dem Gesichtsoberand verwachsen. An der Spitze befinden sich acht Filamente, deutlich nach vorne gerichtet. Am Unterrand des Mandibularkomplexes liegt eine weitere Gruppe von ca. vier Filamenten, ähnlich denen am Mundlappen. Die Dorsalsklerite über den **Mandibeln** sind schwach pigmentiert und unauffällig. Die Mandibeln bestehen aus je vier kleinen, nicht alternierenden Mundha-

ken. Die unteren zwei sind etwas kleiner als die oberen. Sämtliche Mundhaken sind etwas nach außen gerichtet. **Cephalopharyngealskelett:** Der in Ruhestellung etwas nach vorne geneigte Mandibularkomplex ist sehr hoch und kurz. Der Oberrand des Mittelstücks ist konkav, der Unterrand deutlich bauchig. Wie bei anderen *Agromyza*-Arten ragt die Dorsalflügelbrücke stark nach oben, ist aber relativ dünn. Der obere Teil des Dorsalflügels ist stark und gleichmäßig gerundet. Die zwei Teile des Dorsalflügels bilden kein geschlossenes Fenster. Der Ventralflügel ist etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und hat im hinteren Teil ein längliches geschlossenes

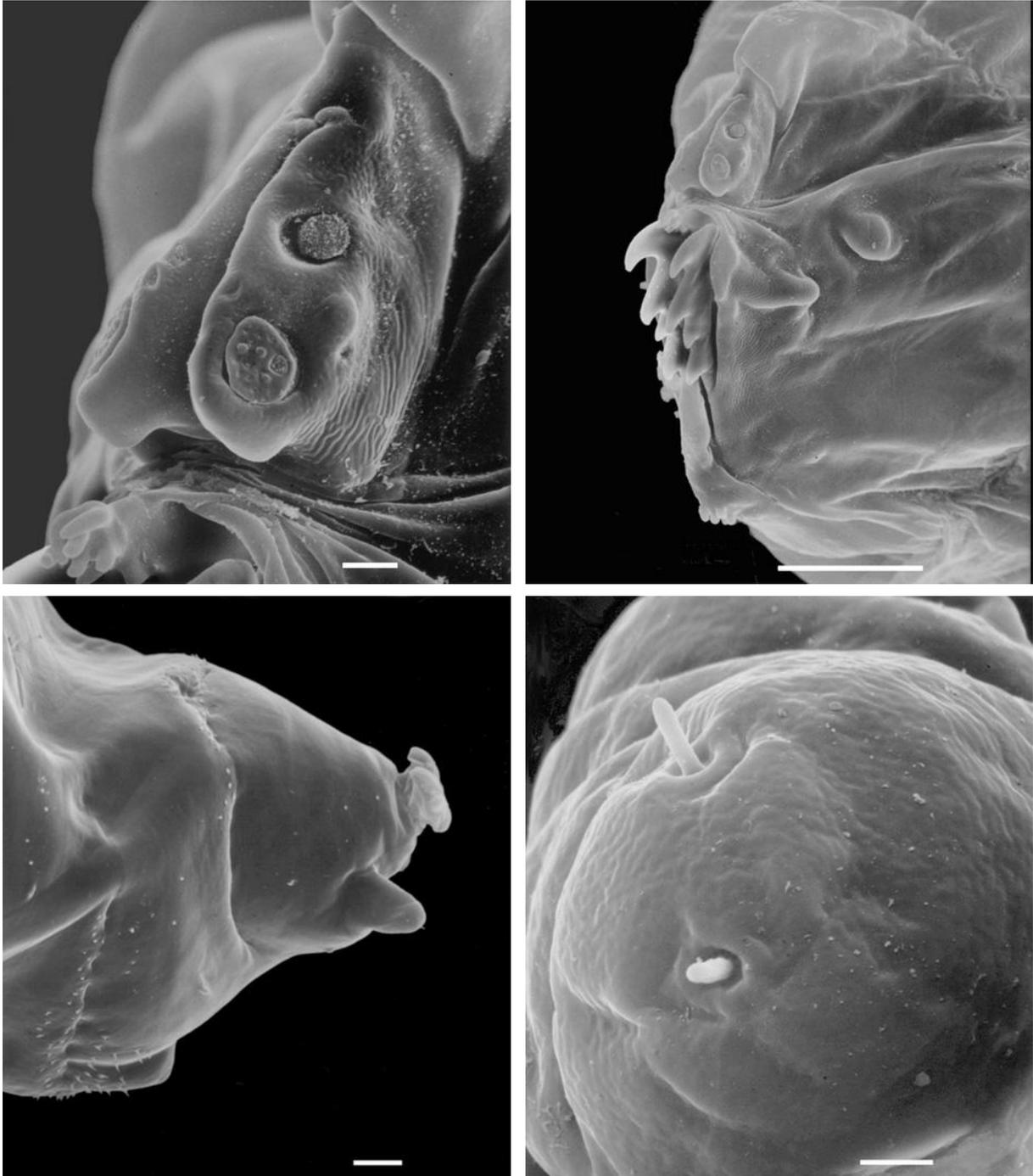


Abb. 54-57: *Agromyza albipennis*, drittes Stadium. Von l. o. nach r. u.: 54: Gesichtsmaske; 55: Kopfsegment; 56: hinterer Abschnitt lateral; 57: Subspirakularprozeß mit Stäbchensinnesorganen. Maßstriche: 54, 57 = 5 μm ; 55, 56 = 50 μm .

Fenster. Die kleinen **Vorderstigm**en haben die Form einer Rosette, die aus einer Doppelreihe von 12-16 Knospen besteht. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind groß mit breiter Basis und stark konisch. Die Muskelansatzstellen sind flächenmäßig nur wenig größer als die Dentikel. Die drei Öffnungen der **Hinterstigm**en sind mit feinen Spirakularhaaren umgeben (Abb. 22). Die Häutungsnarbe innen auf der gleichen Ebene wie die Öffnungen. Subspirakularprozesse sind lang und spitz. Das **Letzte Segment** ist fast glatt mit vergleichsweise wenigen kleineren Dentikeln. Die charakteristische Untergliederung des Segments ist dennoch durch Muskelansatzstellen, die wenigen Dentikeln und die posterior spitz zulaufenden Form hervorgehoben. Die nicht stark hervortretende **Analwölbung** ist mit kräftigen Dentikeln besetzt und weist ein hinten gelegenes Paar von Stiftsinnesorgane auf.

Mandibeln des zweiten Larvenstadiums:

L2: Der Mandibularkomplex des zweiten Larvenstadiums unterscheidet sich von jenem des dritten in den Größenverhältnissen der Mundhaken, während ihre Zahl identisch ist. Im zweiten Stadium sind die ersten und dritten Mundhaken beider Mandibeln deutlich größer als die zweiten und vierten.

L1 (Abb. 89): Das erste Larvenstadium hat nicht gleichgroße Mandibeln mit je drei schräg angeordneten Mundhaken. Der Mandibularkomplex ist am Dorsalrand am breitesten und läuft nach unten hin spitz zu. Das Mittelstück ist gerade und länger als der Basalteil, die Dorsalflügelbrücke ist kurz, sie endet deutlich vor der Mitte des Mittelstücks. Dorsal- und Ventralflügel des Basalteils sind etwa von gleicher Länge.

Bionomie: Blattminierer an *Phalaris arundinaceae*, aber auch aus anderen Gräsern bekannt (Griffiths 1963). Zwischen den Epidermisschichten werden nahezu sämtliche Parenchymzellen zerstört und Blattnerven skelettiert. Die Larve ist sehr beweglich und liegt oft nicht auf der Lateralseite sondern in verschiedensten Positionen. Die glänzend schwarzen Puparien von *albipennis* kleben an der Pflanze in der Nähe der Minen. Prothorakalhörner sind vorhanden. Es werden mindestens zwei Generationen pro Jahr gebildet, da Imagines schon Mitte Juli schlüpfen. Griffiths (1963) vermutet drei Generationen und berichtet auch von Verpuppungen in der Mine.

Agromyza frontella (Rondani, 1857) (Abb. 59-61)

Material: Zoerner Nr. 3974 ex *Medicago*.

Beschreibung: L: 2,3 mm. Die **Gesichtsmaske** ist umgekehrt herzförmig mit einem tiefen Spalt; sie endet mit einer spitz zulaufenden Stirnfalte, die Dorsalorgane liegen dabei etwa über der Mitte. Beide Hälften bilden eine nur wenig zurückgebogene Ebene. Die sehr kurze Lateral-falte reicht nicht ganz an die Gesichtsmaske heran. Eine Diagonalfurche schließt unmittelbar an den Gesichtsunterrand an, während die kurze Lateral-furche unterhalb des oberen Mundrandes lokalisiert ist. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex ist vollständig gesockelt, die Elemente sind teilweise nicht zu erkennen, von den Campaniformen Sensillen ist nur T6 erkennbar. Dies gilt nicht für die Papillen T1 und T2. Wie bei *anthracina* befindet sich ventral parallel zum Unterrand eine Furche, in der zumindest ein Element verborgen ist. Zwei feine Gruben sind innerhalb von T8 gut zu erkennen. Am Rand der Gesichtsmaske zwischen Dorsal- und Terminalorgan befindet sich noch ein Paar Gruben. Vier laterale Sinnesgruben sind auf jeder Seite erkennbar: Zwei obere Lateralsinnesorgane liegen auf leichten Wölbungen zu beiden Seiten der Diagonalfurche. Die mittleren Lateralorgane liegen über der Lateral-falte. Die Labialorgane umfassen bei dieser Art insgesamt sechs unterschiedlich große Gruben. **Mandibeln:** bestehen aus je zwei Mundhaken, die geringfügig asymmetrisch angeordnet sind, die linke ist etwas größer als die rechte. Sie haben einen etwa mandibelbreiten Abstand voneinander. Der Mittlere Mundlap-

pen ist einteilig mit ca. acht apikalen Filamenten. Das Labium ist breit und füllt den weiten Bereich zwischen den Mandibeln aus. **Vordere Thoraxsegmente:** Lateral und dorsal in weniger als dem vorderen Drittel des ersten Segments befinden sich regelmäßige Reihen von etwas abgeflachten spitzen Zähnen und zwei Reihen von Campaniformen Sensillen. Die **Vorderstigmata** liegen dicht aneinander und weisen ausgeprägte Stigmenträger und gut sichtbarer Hautungsnarben auf. Die zahlreichen terminalen Knospen sind unregelmäßig auf zwei Äste verteilt.

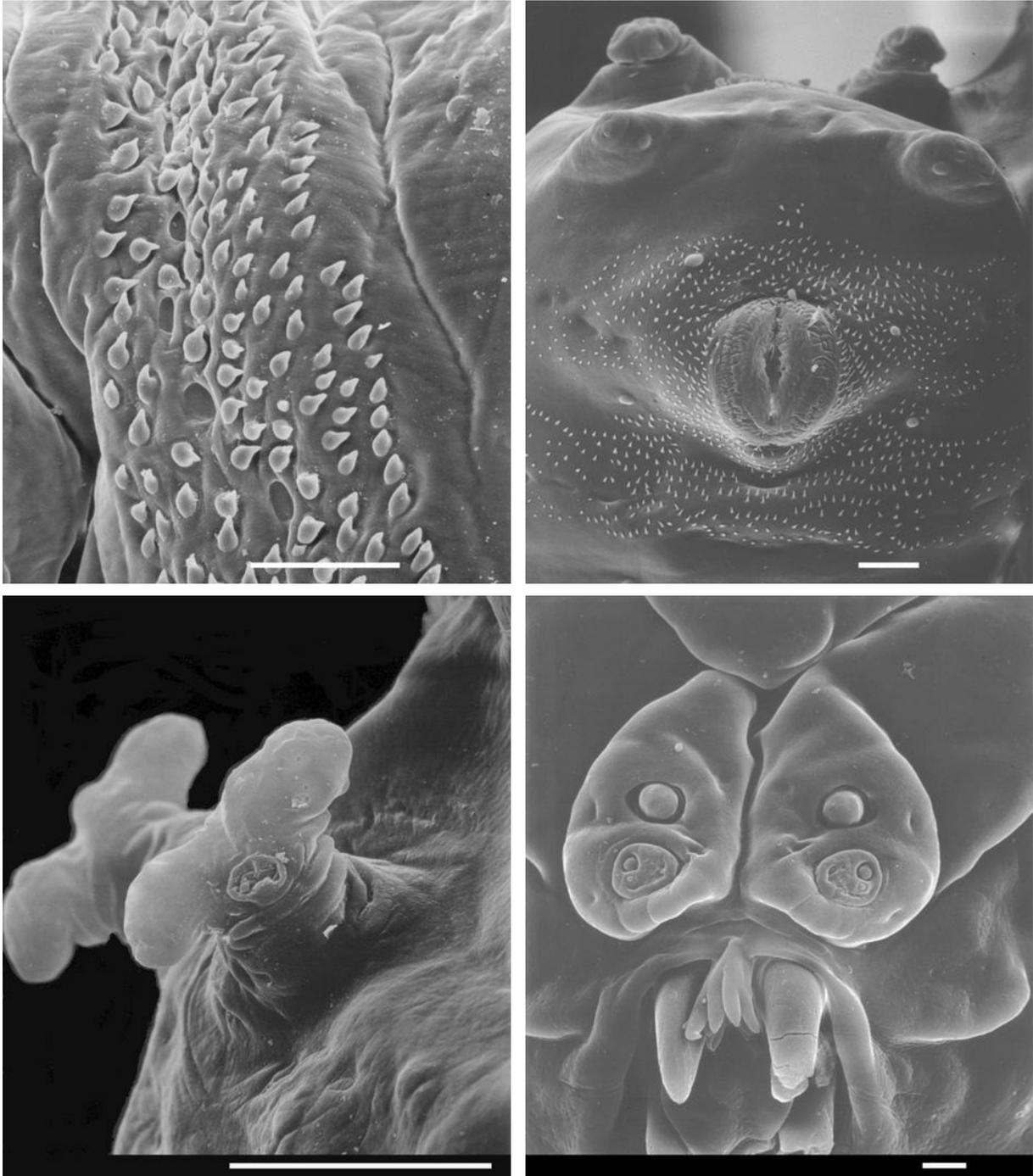


Abb. 58-61: Von l. o. nach r. u.: 58: *Agromyza albipennis*, Lokomotionsgürtel; Maßstrich = 50 µm. Abb. 59-61: *Agromyza frontella*. 59: Hinterteil; 60: Vorderstigmata; 61: Gesichtsmaske. Maßstriche: 59, 60 = 5 µm; 61 = 5 µm.

Lokomotionsgürtel: Mittelgroße, spitze Dentikel, eher unregelmäßig angeordnet. Die Dentikel liegen an den breiten Stellen des Gürtels auf beiden Segmenten, an schmaleren ausschließlich auf dem hinteren. Die **Hinterstigmata** sitzen getrennt auf der Oberfläche des letzten Segmentes und sind nach hinten gerichtet. Spirakularprozesse und Drüsenöffnungen fehlen. **Letztes Segment:** Hinter der Analwölbung auf der unteren Hälfte liegt eine Reihe von Muskelansatzstellen, die von Dentikeln umgeben ist. Diese sind auf der Ventralseite, in der Umgebung der Analwölbung, länger und dichter als lateral. Auf jeder Seite liegt eine sowie in der weiteren Umgebung liegen vier Papillen. Die Subspirakularorgane sind deutlich ausgebildet und enthalten je zwei beulenartige Sinnesorgane. Die Analwölbung ist nicht sehr stark gewölbt, Analorgane fehlen.

Bionomie: Blattminierer an *Medicago sativa*, *Medicago* ssp. *Melilotus* ssp. (Fabaceae). Diese Art wurde vermutlich in den 1960-er Jahren nach Nordamerika eingeführt und breitet sich noch immer weiter aus. Dort kann *frontella* an *M. sativa* (Lucerne, Alfalfa), die als Futterpflanze angebaut wird und hohe wirtschaftliche Bedeutung hat, zu Verminderung der Ernte führen. In Europa sind dagegen Schäden noch nicht beobachtet worden. Aus diesem Grund wurde vor allem zwischen 1975 und 1990 eine große Anzahl von ökologischen Studien über diese Art durchgeführt. *Agromyza frontella* kann heute als die am besten verstandene Minierfliege der Welt gelten. Einen Überblick über aktuelle Verbreitung der Art in Nordamerika geben Venette et al. (2000).

Agromyza johannae de Meijere, 1924 (Abb. 51, 62-65, 91)

Material: Z 4802 ex *Sarothamnus*; D, Rheinland-Pfalz, Lutzerath, ex *Sarothamnus scoparius*, leg. Dem. (1206992).

Beschreibung: L: - 3,0 mm; B: - 0,8 mm; LPh: 0,26 - 0,27 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,06 - 0,07 mm. Die **Gesichtsmaske** ist vollständig durch eine Furche von der Umgebung abgegrenzt. Insgesamt ist sie eher breit, in der Mitte kaum zugespitzt. Im unteren Bereich neben der deutlich ausgeprägten Mittelfurche befinden sich kurze innere Protuberanzen (Abb. 63). Der Unterrand der Gesichtsmaske ist nicht mit dem oberen Rand der Mundöffnung verschmolzen. Die Dorsalorgane liegen niedrig, etwa in der Mitte zwischen Unterrand und der das Gesicht begrenzenden oberen Falte. Die inneren Sinnesgruben I_{1,2} liegen dicht übereinander auf gleicher Höhe wie Dorsal- und Terminalorgane. Die eher am unteren Rand befindlichen Marginalorgane sind reduziert. Der Terminalkomplex ist gesockelt und weist parallel zum Unterrand eine längere Furche auf. Neben den deutlichen Papillen T1 und T2 sind noch die Campaniformen Sensillen T5,6 und 7 gut zu erkennen. Die übrigen Gruben sind an den vorliegenden Präparaten nur undeutlich zu erkennen. Das **Kopfsegment** ist unbehaart; Die oberen Lateralorgane sind von der Querfurche getrennt. Das Lateralorgan, das sich unterhalb der Querfurche befindet, liegt auf einer großen, scharf abgesetzten Wölbung. Die Lateralfalte macht unter den Lateralplatten einen scharfen Knick, läuft auf die Querfurche zu und vereinigt sich mit dieser. Die **Mundlappen** sind schon an der Basis zweiteilig und bilden je eine variabel eingeschnittene blattartige Struktur. Damit unterscheidet sich *johannae* von den anderen hier untersuchten *Agromyza*-Arten. Die **Mandibeln** sind gleich groß mit je zwei Mundhaken, von denen aber nur die sehr dünnen äußersten Spitzen zu erkennen sind. Der Rest ist von den Lateralbereichen der Kopfregion und dem Labium umschlossen. Dieses füllt den breiten Raum zwischen den Mandibeln bis auf eine Lücke in der Mitte zwischen Mandibeln und Gesichtsunterrand völlig aus. **Cephalopharyngealskelett:** Die vier Mundhaken sind kurz und gleichmäßig zugespitzt. Der Mandibularkomplex ist rundlicher als bei den anderen hier untersuchten Arten. Das Dorsalsklerit über den Mandibeln ist lang und deutlich pigmentiert. Das Mittelstück ist kurz und dick, vom Basalteil

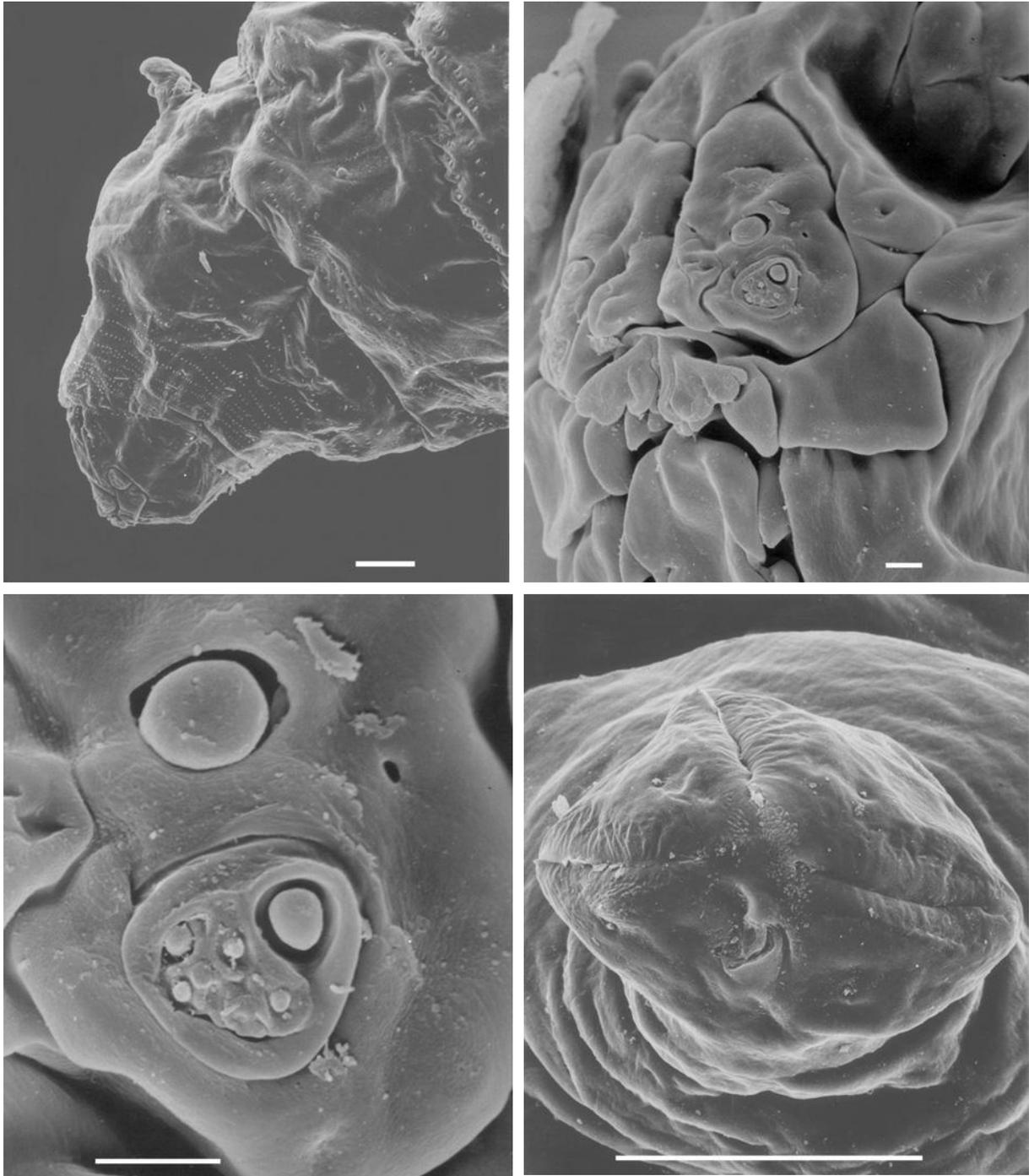


Abb. 62-65: *Agromyza johannae*. Von l. o. nach r. u.: 62: Vorderteil lateral; 63: Gesichtsmaske; 64: Gesichtsmaske, Detail; 65: Hinterstigma. Maßstriche: 62, 65 = 50 μm ; 63, 64 = μm .

deutlich getrennt. Die Ventralbrücke ist von der Seite deutlich zu erkennen. Wie bei den anderen untersuchten *Agromyza*-Arten ist auch hier die bis etwa zur Mitte des Mittelstück reichende Dorsalflügelbrücke dünn, aber deutlich vom Mittelstück abstehend. Zwischen Dorsalflügelbrücke und Mittelstück befindet sich ein membranöser Bereich. Das Basalstück ist kurz und gedrungen. Der Ventralflügel ist nur wenig kürzer als der Dorsalflügel und weist ein deutliches Fenster auf. **Vorderstigma** mit ca. zehn terminale Knospen, die in einem offenen Kreis angeordnet sind. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind groß und breit, stark anliegend und in Reihen zu drei bis sechs angeordnet. **Letztes Segment**: Die Hinterseite des Körpers ist mit we-

nigen kräftigen Dornen besetzt. Ein vom letzten Segment abgesetztes schmaleres "Stigmensegment", auf dem die Stigmen und Subspirakularprozesse liegen, fehlt. Die Subspirakularprozesse sind groß und eher ventral gelegen. Je zwei Stiftsinnesorgane sind gut sichtbar. **Hinterstigmen** befinden sich am Dorsalrand des letzten Segments auf getrennten, eher dicken Stigmenträgern. Ihre je drei Knospen haben auffallend lange Öffnungsschlitze. Die vier Drüsenöffnungen an den Rändern sind gut erkennbar; Spirakularhaare fehlen. Die **Analwölbung** ist klein mit kräftigen Dornen in der Umgebung, wenige befinden sich auch auf der Platte selbst. Analsinnesorgane sind nicht sichtbar.

L1 (Abb. 91): Die Mandibeln haben je zwei sehr unterschiedlich große alternierende Mundhaken, wobei der rechte obere Mundhaken über dem linken liegt. Der obere Teil des Mandibularkomplexes ist gegenüber dem unteren stark verlängert. Die Dorsalflügelbrücke reicht bis zur vorderen Hälfte des eher kurzen Mittelstücks. Dieses und der Ventralflügel des Basalstücks bilden ventral eine nahezu gerade Linie. Ventral- und Dorsalflügel sind etwa von gleicher Länge.

Bionomie: Blattminierer an *Sarothamnus scoparius*. *A. johannae* miniert in einem einzelnen der drei Blättchen. Die ersten zwei Stadien bilden eine hufeisenförmige Randmine am Außenrand. Dabei wird meistens nur die obere Hälfte des Blattes unregelmäßig ausminiert. Oft wird auf der Unterseite jedoch ein weiterer Gang gebildet, der vom unteren nur durch skelettierte Blattnerven getrennt ist. Die Larve des dritten Stadiums miniert von der Blattspitze nach innen bis kurz vor den Stiel und zerstört dort alle Zellen zwischen den Epidermisschichten. Dabei miniert sie nicht nur auf der Seite liegend, sondern auch mit den Mundwerkzeugen der Epidermis zugewandt. Das geringe Hervorragen der Mundhaken aus dem Kopfsegment ließe sich damit erklären: Es könnte so eine Beschädigung der Epidermis durch zu weit herausragende Mundhaken vermieden werden. Die Mine ist durch verwelkende Pflanzenzellen dunkelbraun gefärbt, so daß Larve und Ausbohrschlitz von außen, ohne Vergrößerung kaum zu erkennen sind.

Agromyza filipendulae Spencer, 1976 (Abb. 12, 52-53, 66-69, 90)

Material: D, NRW, Bi., ex *Filipendula ulmaria*, leg. Dem. (0107985).

Beschreibung: L: - 3,1 mm; LPh: 0,42 mm; LM: 0,05 mm; HM: 0,06 mm. Das **Kopfsegment** liegt deutlich am ventralen Bereich des ersten Segments. Die **Gesichtsmaske** ist sehr schmal, etwas zugespitzt, die Mittelfurche endet knapp über den Inneren Sinnesorganen I1. Die zwei Gesichtshälften sind unten abgerundet und deutlich vom oberen Mundrand abgesetzt. **Sinnesorgane der Gesichtsmaske:** Der Terminalkomplex weicht von der üblichen Anordnung der Sinnesorgane stark ab: Die größte Papille, vermutlich handelt es sich um T1, liegt am Unter- rand neben den Marginalen Sinnesorganen. Ansonsten sind sieben gleichmäßig kleine Elemente vorhanden, am Vorderrand könnten noch die Spuren von zwei weiteren Sinnesorganen vorhanden sein. Sowohl I1 als auch I2 sind groß und tief, beide nahe der Mittellinie. I1 befinden sich knapp über den Dorsalorganen am Ende der Mittelfurche, während I2 zwischen Dorsal- und Terminalorganen liegen. Während M1 klein ist und auf der bekannten Wölbung liegt, handelt es sich bei M2 um eine deutlich vertiefte Papille, in deren Mitte sich eine Grube befindet. Auf der Höhe der Terminalorgane beginnt die bis zur Grenze des Kopfsegments steil nach oben verlaufende Diagonalfurche. Die Lateralfalte ist breit und rund. Die zwei mittleren Lateralsinnesorgane liegen über der Lateralfalte. Die **Mandibeln** sind größtenteils verdeckt, da sie innerhalb der erweiterten Mundöffnung liegen. Sie sind symmetrisch, nach oben etwas divergierend und durch das sehr breite Labium getrennt. **Cephalopharyngealskelett:** Die Mundhaken der Larve sind sehr lang und an der Spitze zweikantig. Bei älteren Larven und Puparien sind die Mundhaken deutlich verkürzt (Abb. 52, 53, S. auch S. 16). Die zwei Löcher der Mandibeln liegen dicht nebeneinander und sind vermutlich nach hinten geöffnet. Das Mittelstück ist dorsal

mit dem Basalstück verwachsen. Der Dorsalflügel des Basalstücks ist schmaler als bei den *Agromyza*-Arten der *reptans*-Gruppe; oberer und unterer Teil laufen posterior dicht aufeinander zu. Der Ventralflügel weist ein offenes Fenster auf.

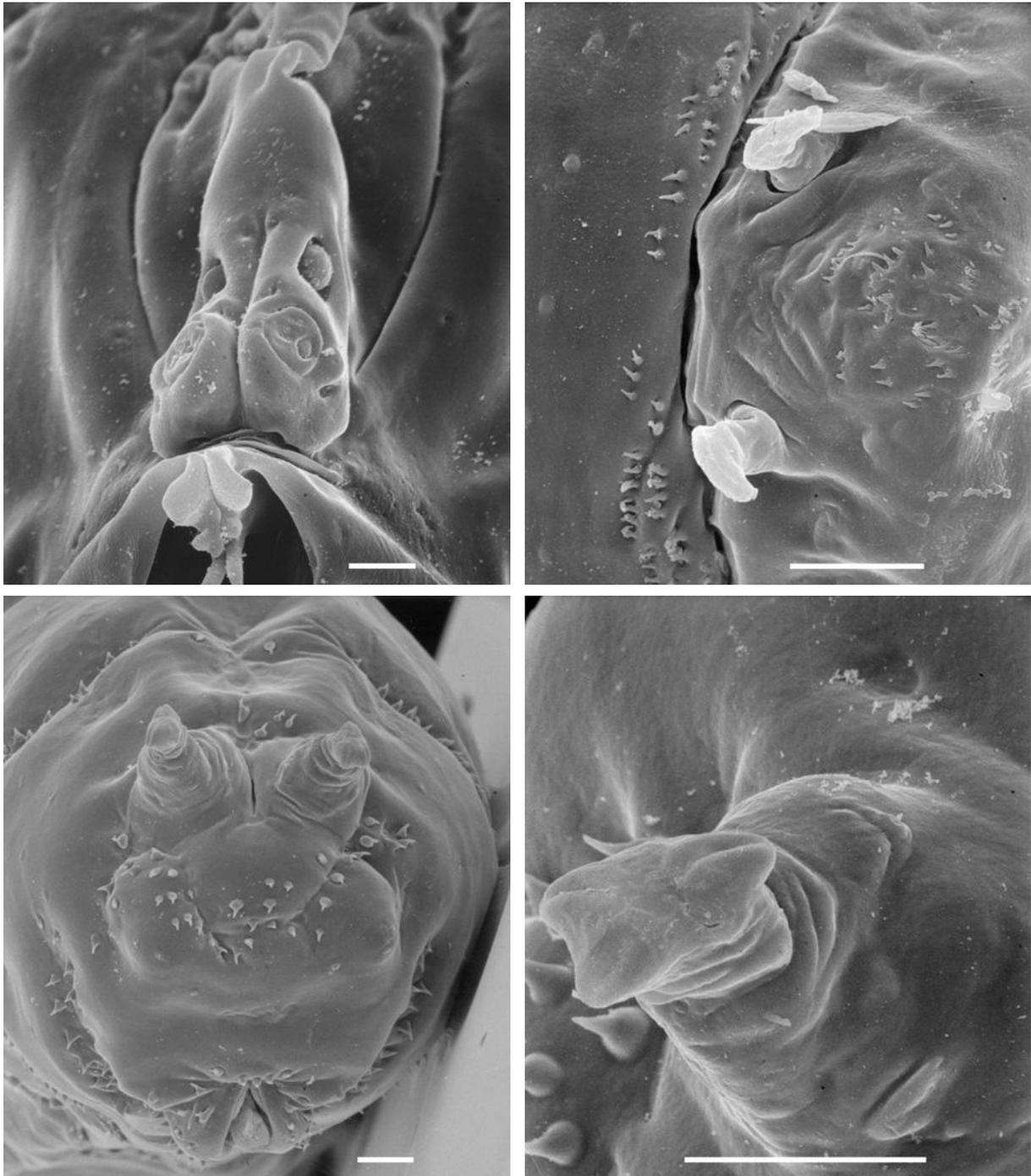


Abb. 66-69: *Agromyza filipendulae*. Von l. o. nach r. u.: 66: Gesichtsmaske; 67: Vorderstigmata; 68: letztes Segment; 69: Hinterstigma. Maßstriche: 66 = 5 µm; 67-69 = 50 µm.

Zwei **Mundlappen** liegen in der Mitte über der Mundöffnung. Jeder Teil sitzt an einem von der Seite kommenden Ausläufer zwischen Oberkante der Mandibeln und den Sinnesorganen des Gesichtes (Abb. 12). Hierbei handelt es sich um die Dorsalsklerite, die bei *filipendulae* auffällig entwickelt sind (Abb. 52). Jede Hälfte des terminalen Bereichs besteht aus einem apikal verbreiterten oberen Blatt und je zwei kleineren unteren Fortsätzen. Das Labium beginnt deut-

lich unterhalb der Mundhaken. Er füllt nicht den gesamten Raum zwischen den Mandibeln aus, so daß ein deutlicher Hohlraum frei bleibt. Ventral unter dem Mandibularkomplex ist ein kleiner rundlicher Haarfleck lokalisiert. **Thoraxsegmente:** Auf der Dorsalseite direkt über dem Kopf liegen zahlreiche Reihen feiner Setulae. Die größten Setulae befinden sich direkt über dem Gesicht, an den Seiten werden sie kleiner. Dieser Bereich nimmt nur einen kleinen Teil des ersten Thorakalsegments ein. Auf der Ventralseite befinden sich ebenfalls Reihen von Setulae, diese sind aber dünner und weniger zahlreich. Ebenfalls auf dem ersten Segment befindet sich ventral in der Mitte ein Bereich von großen langen Dentikeln, ebenso am Anfang der zweiten und dritten Segmente. Die **Vorderstigma**n sind klein, mit einer Reihe von ca. acht Öffnungen. Die Knospen sind auf dem Stigmenträger asymmetrisch angeordnet, der längere Teil ist nach vorne gerichtet. **Lokomotionsgürtel** mit sehr kräftigen, stark konischen Dentikeln unterschiedlicher Größe. Die Dentikel sind nicht auf die Lateralbereiche der Segmente beschränkt. Die größten liegen direkt an den Segmentgrenzen in einer unregelmäßigen Reihe. Zu beiden Seiten folgen etwa drei bis sechs diagonale Reihen kleinerer Zähnchen. Muskelansatzstellen sind nur undeutlich wahrzunehmen. Hinterstigma und Subspirakularprozessen liegen auf einem schmalen Bereich, der durch Muskelansatzstellen und Dentikel abgesetzt ist. Dieses "Stigmensegment" ist aber nur undeutlich. Auf den **Subspirakularprozessen** liegen zwei Stiftsinnesorgane. Die **Hinterstigma**n befinden sich am Dorsalende und sind etwas nach außen gestreckt. Von den drei Öffnungen sind die beiden äußeren in einer Linie angeordnet. Die Knospen ragen kaum aus dem Stigmenträger heraus. Die Häutungsnarbe befindet sich innen, etwas an den Rand verschoben. Spirakularprozesse und Drüsen sind nicht gefunden worden. **Letztes Segment:** Außer dem beschriebenen und einigen zusätzlichen Dentikeln an der Seite ist das Integument glatt. **Analwölbung** klein, glatt, mit Dornen besetzt. Sinnesorgane befinden sich hinten neben der Platte.

L1 (Abb. 90): Im Gegensatz zu den symmetrischen Mandibeln der späteren Larvenstadien alternieren im ersten Stadium die vier gleich großen Mundhaken der Mandibeln deutlich. Die rechte Mandibel ist größer. Das Mittelstück ist leicht gebogen und sehr lang. Die dünne Dorsalflügelbrücke endet deutlich vor der Mitte des Mittelstücks. Das Basalstück hat zwei etwa gleichlange Flügel.

Bionomie: Minierer an den Blättern von *Filipendula ulmaria*, eng verwandt mit *potentillae*, beide Arten gehören zu einer auf Rosaceen spezialisierten Gruppe.

Agromyza deserta (Patton, 1897) (70-73)

(*Cecidomyiaceltis deserta* Patton, 1897)

Imagines der vorliegenden Art sind erst kürzlich von R.J. Gagné in Kanada gezüchtet und durch v. Tschirnhaus aufgrund der vorhandenen Stridulationsorgane als *Agromyza* identifiziert worden. Auch aufgrund der Larvalmerkmale ist die Zugehörigkeit zu dieser Gattung eindeutig. Bisher steht *deserta* in der eigenen monotypischen Gattung *Cecidomyiaceltis* Patton, 1897. In der vorliegenden Arbeit wird im Vorgriff auf die später erfolgende formale Synonymierung (v. Tschirnhaus in prep) der durch die Merkmale begründete Name verwendet. Eine weitere Verwendung eines wissenschaftlich obsoleten Namens allein aus formalen Gründen erscheint mir unangemessen.

Material: Fundortetikett, original: Lock #10, C + O Cand; Montgomery Co., MD; 29-IV-1982; R. J. Gagné.

Beschreibung: L: 3,6 mm; B: 1,2 mm; LPh: 0,61 mm; LM: 0,12 mm; HM: 0,16 mm. **Gesichtsmaske** mit deutlicher sklerotierter Mittelfurche, aber ohne Querfalte am Oberrand. Die Gesichtshälften sind jeweils am Unterrand gleichmäßig rund: Sie laufen nach unten etwas aus-

einander. Der Seitenrand ist durch eine deutliche Falte abgesetzt. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex liegt auf einem vollständigem Sockel. Die Anordnung und Form der Elemente ist typisch für *Agromyza*. T2 ist hier deutlich das zweitgrößte Element. T4,6 sind so flach wie bei den meisten Arten der Phytomyzinae. Sowohl T7 als auch T9 haben die Form einer Campaniformen Sensille. T7 hat die gleiche Oberflächenstruktur wie T5,6, T9 ist dagegen stärker ge-

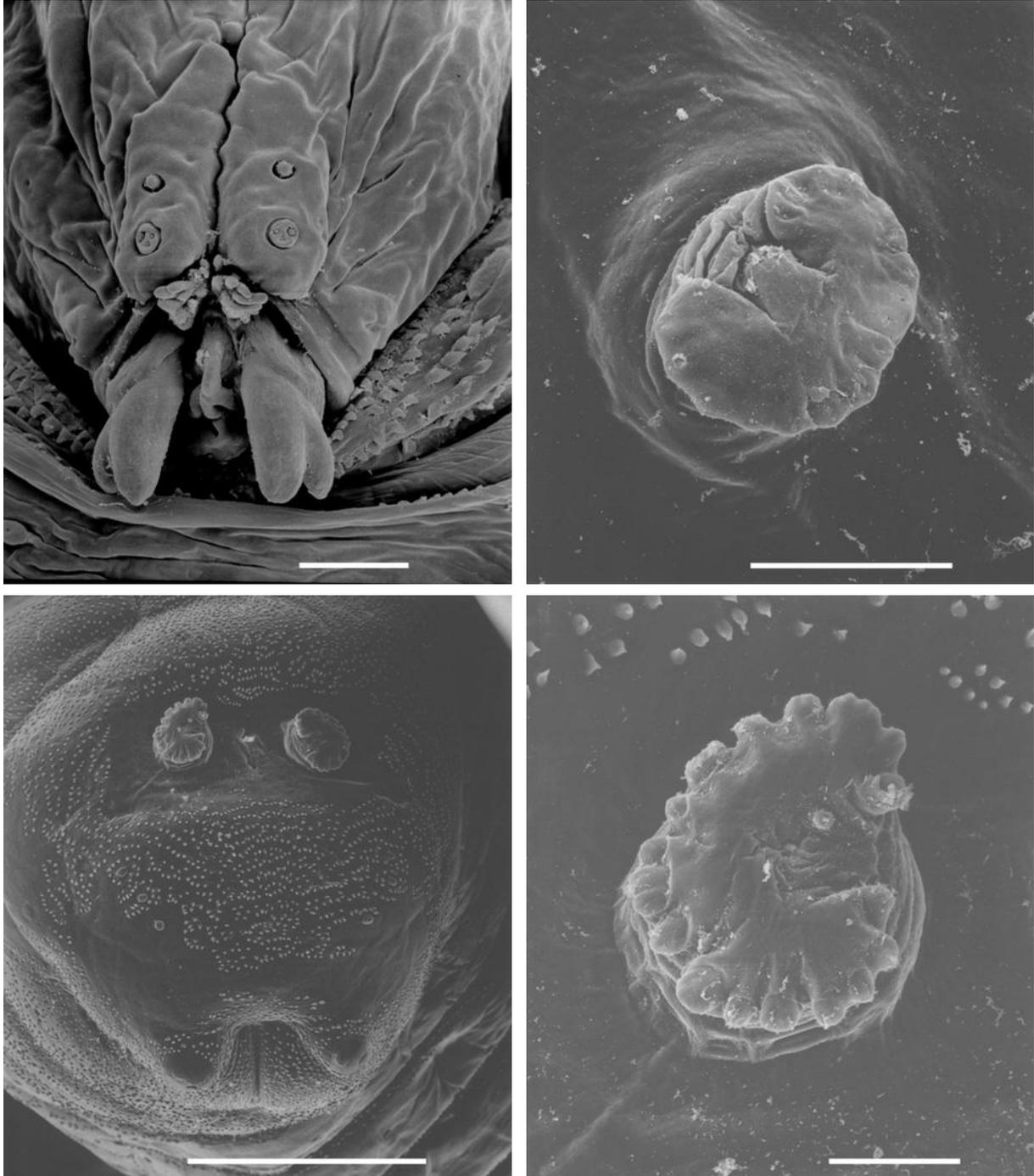


Abb. 70-73: *Agromyza deserta*. Von l. o. nach r. u.: 70: Gesichtsmaske; 71: Vorderstigma; 72: letztes Segment; 73: Hinterstigma. Maßstriche: 70, 71, 73 = 50 μm ; 72 = 500 μm .

wölbt. Beide Paare Innerer Sinnesgruben sind auffallend groß. Das obere Paar liegt wenig oberhalb der Dorsalorgane, das untere über dem Oberrand des Terminalkomplexes. Beide Marginalen Sinnesgruben am Gesichtsrand sind vorhanden. Die charakteristische Form einer einfachen

Grube und einer Grube auf einer Aufwölbung ist nicht ausgebildet. Neben den Dorsalorganen befindet sich seitlich ein weiteres Paar Gruben. **Mandibeln:** Die symmetrischen Mandibeln haben je zwei etwa gleiche, dicht zusammen liegende Mundhaken. Wie bei *Selachops* und *Japanagromyza* divergieren die Mandibeln an der Basis. Die lichtmikroskopische Untersuchung offenbart unterhalb der auf den REM-Aufnahmen erkennbaren auf jeder Mandibel einen weiteren sehr kleinen Mundhaken. **Cephalopharyngealskelett:** Die Mandibeln und der vordere Teil des Mittelstücks sind viel breiter als der hintere Teil. Das Mittelstück ist, von lateral betrachtet, außerordentlich hoch. Die Ventralbrücke vor dem Speichelgang ist stark ausgeprägt. Eine Dorsalflügelbrücke ist vorhanden. Der untere Dorsalflügel ist genauso lang und etwas dicker als der obere, beide liegen eher dicht nebeneinander. Der Ventralflügel ist etwa halb so lang wie der dorsale und weist ein großes geschlossenes Fenster auf. Über den Mandibeln liegt ein Paar Mittlerer Mundlappen, beide bestehen von der Basis an aus sehr zahlreichen Filamenten. Das Kopfsegment ist ventral in das erste Segment eingeschlagen, so daß vom ventralen Teil der Mundregion nichts und vom lateralen Kopfbereich wenig zu erkennen ist. Am Unterrand des Gesichts entspringen zwei deutliche Lateralfalten. Über der Gesichtsmaske befinden sich zahlreiche flachere und vermutlich wenig spezifische Falten, jedoch keine Haare. Der Vorderrand des ersten Segments hinter der Kopfregion ist sehr breit mit dichten Reihen von Dentikeln besetzt, zwischen denen sich auch Papillen befinden. Die **Vorderstigmen** liegen nicht unmittelbar auf der Dorsalseite, sondern etwas seitlich in deutlichem Abstand voneinander. Die zahlreichen Knospen sind in einem unvollständigen Kreis um die Häutungsnarbe gruppiert. Die punktförmigen Öffnungen sind gut sichtbar. **Lokomotionsgürtel:** Die Dentikel umgeben den Körper vollständig und sind an den Segmenten sehr unterschiedlich entwickelt. Im hinteren Teil des Körpers sind die Lokomotionsgürtel breiter mit unregelmäßiger angeordneten Dentikeln. Die Segmente ab dem zweiten sind in der Mitte mit Campaniformen Sensillen besetzt, die im Unterschied zu allen anderen Agromyziden kleine Gruben in der Mitte aufweisen. Die **Hinterstigmen** liegen nicht auf einem gemeinsamen Stigmenträger. Die Knospen sind ähnlich angeordnet wie jene der Vorderstigmen und sind, anders als bei den meisten anderen Agromyziden kaum miteinander verschmolzen. Das **letzte Segment** ist lateral und posterior reich mit Dentikeln und den charakteristischen Papillen besetzt. Subspirakularprozesse fehlen an der üblichen Stelle in der Mitte des Segments. Es ist kurz und deutlich schmaler als die vorderen Segmente. Analwölbung ist gleichmäßig mit Dentikeln besetzt. Am posterioren Rand liegen große Wülste mit zwei schwach ausgeprägten Sinnesorganen. Es könnte sich bei diesen um stark nach unten verschobene Subspirakularprozesse handeln.

Bionomie: Gallbildner an Zweigen des Laubbaums *Celtis occidentalis* (Ulmaceae). *Agromyza deserta* und die Wirtspflanze sind aus den USA und Kanada bekannt.

Japanagromyza

Dieses Taxon ist nicht auf Japan beschränkt, sondern nahezu weltweit verbreitet. Es fehlt allerdings in Mitteleuropa. Die bisher bekannte Autapomorphien sind der Putzkamm an den Hintertibien der Imagines (v. Tschirnhaus 1991) und die Borste an den Vordertibien (Sasakawa 1961). Weiterhin lassen sich die stark verbreiterten Cerci und verlängerten Surstyli des männlichen Postabdomens Apomorphien interpretieren.

Auch die Larven haben einige sehr charakteristische Merkmale. Folgende Apomorphien lassen sich sowohl anhand von Literaturabbildungen (z.B. Sasakawa 1961, Singh & Ipe 1973, Spencer & Steyskal 1986) als auch der hier untersuchten Arten nachweisen: Mandibeln mit zahlreichen Mundhaken, von denen die obersten größer sein können als die folgenden; die Ge-

sichtsmaske weist ähnlich einigen *Melanagromyza*-Arten zwei pigmentierte laterale vertikale **Facialsklerite** auf, die Pigmentierung der Mittelfurche ist jedoch reduziert. Die Filzkammer der **Hinterstigmen** ist jeweils drei- oder mehrästig und verzweigt sich direkt auf der Körperoberfläche. Sie kann eine sehr große Fläche auf der Oberfläche einnehmen.

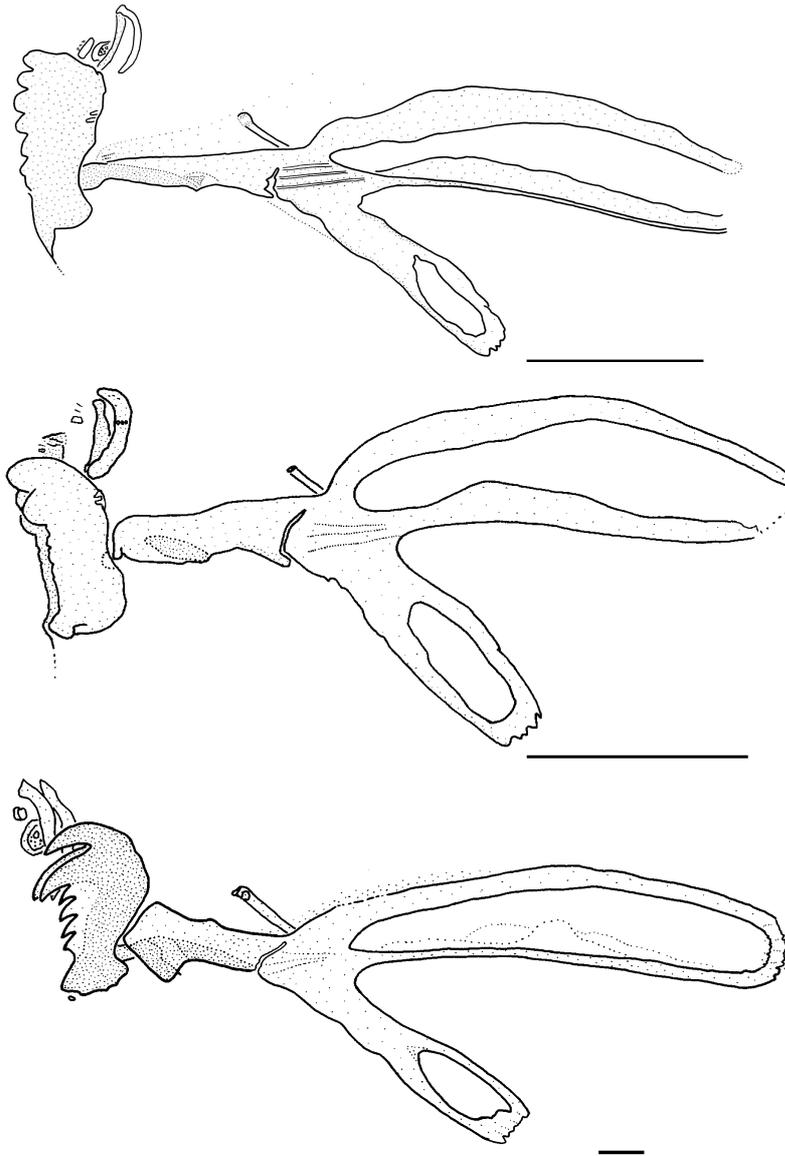


Abb. 74-76: Cephalopharyngealskelette dritter Stadien. 74: *Japanagromyza etiennei*; 75: *J. perpetua*; 76: *J. salicifolii*. Maßstriche: 74, 75 = 0,1 mm; 76 = 25 μ m.

Auf diesen langen, teilweise weit voneinander entfernten Ästen der Hinterstigmen können sich jeweils zahlreiche weitere Verzweigungen befinden (Abb. 81; Sasakawa 1961 fig. 21 n). Fast alle verfügbaren Literaturabbildungen sowie lichtmikroskopische Untersuchungen bestätigen, daß die Knospen der Hinterstigmen eine andere Struktur aufweisen als jene anderer Agromyziden. Es gibt keine terminalen Knospen sondern einen einzigen verzweigten Raum, der an den verzweigten Spitzen etwas verdickt sein kann. Auffällig ist weiterhin, daß bei keiner untersuchten Art auf REM-Aufnahmen Öffnungsschlitzte gefunden werden konnten.

Weitere Merkmale, die nur an den hier untersuchten vier Arten gefunden wurden und nicht in der Literatur dokumentiert sind, seien kurz zusammengefaßt: Der **Gesichtsmaske** fehlt eine deutlich pigmentierte, lichtmikroskopisch sichtbare Mittelfurche, dagegen ist die Zweiteilung der Gesichtsmaske auf REM-Aufnahmen deutlich zu erkennen. Die Elemente des **Terminal-**

komplexes liegen auf einem relativ großen, am Rand scharf abgesetzten oder urglasartig gewölbten Sockel. T1 liegt am oberen Rand dieses Sockels, in deutlichem Abstand von den anderen Elementen, die im unteren Bereich eine Gruppe bilden. Die dorsal spitz zulaufenden **Mandibeln** haben in aller Regel mehr als je vier eher kleine Mundhaken. Die linke Mandibel ist deutlich größer als die rechte. Mundlappen fehlen den untersuchten Arten. **Cephalopharyngealskelett**: Mittelstück und Basalteil sind deutlich auf der Dorsalseite miteinander verwachsen. Am Vorderende des Basalteils befinden sich gelegentlich drei parallele Kiele, die bei allen anderen Agromyziden bisher nicht gefunden wurden. Die Dorsalflügelbrücke ist kurz und dünn, ragt aber steil nach oben (Abb. 74-76). Die zwei Abschnitte des Dorsalflügels liegen vergleichsweise dicht übereinander. Das Fenster des Ventralflügels ist deutlich ausgebildet und geschlossen. Zwischen den Knospen der **Hinterstigmen**, also auf der Körperoberfläche, sind bei den hier untersuchten Exemplaren auch die Drüsenöffnungen der Hinterstigmen vorhanden. Auf dem **Letzten Segment** befindet sich auf der Höhe der Analwölbung ein weiterer Gürtel mit Muskelansatzstellen und Dentikeln. Auch der Bereich zwischen den Hinterstigmen und den zwei Stiftsensillen aufweisenden Subspirakularprozessen ist mit Dentikeln besetzt. Auch über den Stigmen liegt ein Paar Stiftsensillen. Die **Analwölbung** ist deutlich in einen breiten inneren und einen äußeren Bereich unterteilt, letzterer ist mit Dentikeln oder feineren Haaren besetzt, Analsinnesorgane sind vorhanden.

Zwei Arten, deren Larvalstadien beide von Sasakawa (1961) dargestellt wurden stehen mit der vorliegenden Beschreibung im Widerspruch: *J. yanoi* (Sasakawa, 1955) und *J. duchesneae* (Sasakawa, 1954). Beide haben nach den vorliegenden Beschreibungen nicht alternierende Mandibeln mit nur je zwei Mundhaken sowie Hinterstigmen, mit Knospenstruktur, wie sie bei *Agromyza* vorkommen. Damit passen diese Arten hinsichtlich der Laralmerkmale nicht zu dem hier vorgestellten Konzept der Gattung *Japanagromyza*. Die männlichen Genitalien stimmen demgegenüber mit den übrigen *Japanagromyza*-Arten überein. Möglicherweise handelt es sich um ursprünglichere Arten, da es sich bei den Merkmalen um Plesiomorphien handelt. Bei Nachuntersuchungen müßte diesen zwei Arten besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden.

Bionomie: Alle bekannten Arten sind Blattminierer.

Japanagromyza etiennei Martinez, 1994 (Abb. 74, 77-80, 81-82)

Material: Gouadeloupe, Baier Mahault, ex *Phaseolus lunatus* (Fabaceae), 11. VIII. 1998, leg Jean Étienne (GR 2189).

Beschreibung: L: - 3,4 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,39 mm; LM: 0,05 mm; HM: 0,11 mm. Das unbehaarte Kopfsegment hat einen verbreiterten, nicht vorstehenden Kopfgrenzstreifen auf der Dorsalseite, der dem Frontalprozeß einiger *Ophiomyia*-Arten ähnelt. Die flache, lichtmikroskopisch nicht sichtbare Mittelfurche der **Gesichtsmaske** endet direkt über den Dorsalorganen. Gesichtsrandfalten sind nicht eindeutig definierbar. Am Kopf ist keine distinkte Lateralfalte erkennbar. Lichtmikroskopisch sind an den Seiten der Gesichtsmaske zwei dorsal verwachsene Facialsklerite zu erkennen. **Sinnesorgane**: Die Elemente des Terminalkomplexes liegen auf einer auffällig großen Wölbung. T1 liegt sehr hoch in einigem Abstand von den übrigen Elementen, auf welche das Nummernschema nicht anwendbar ist. Es ist nicht zu erkennen, wieviele Elemente es überhaupt sind. Die I1-Gruben liegen über dem Ende der Mittelfurche, I2 am Oberrand des Terminalkomplexes. Beide Marginalen Sinnesorgane sind vorhanden, Es wurde keine Aufwölbung von M1 beobachtet. Auch die oberen Lateralorgane sind neben der Gesichtsmaske deutlich sichtbar. Die **Mandibeln** weisen je sechs Mundhaken von abwärts gleichmäßig abnehmender Größe auf. Die Anzahl der Mundhaken stimmt möglicherweise nicht bei

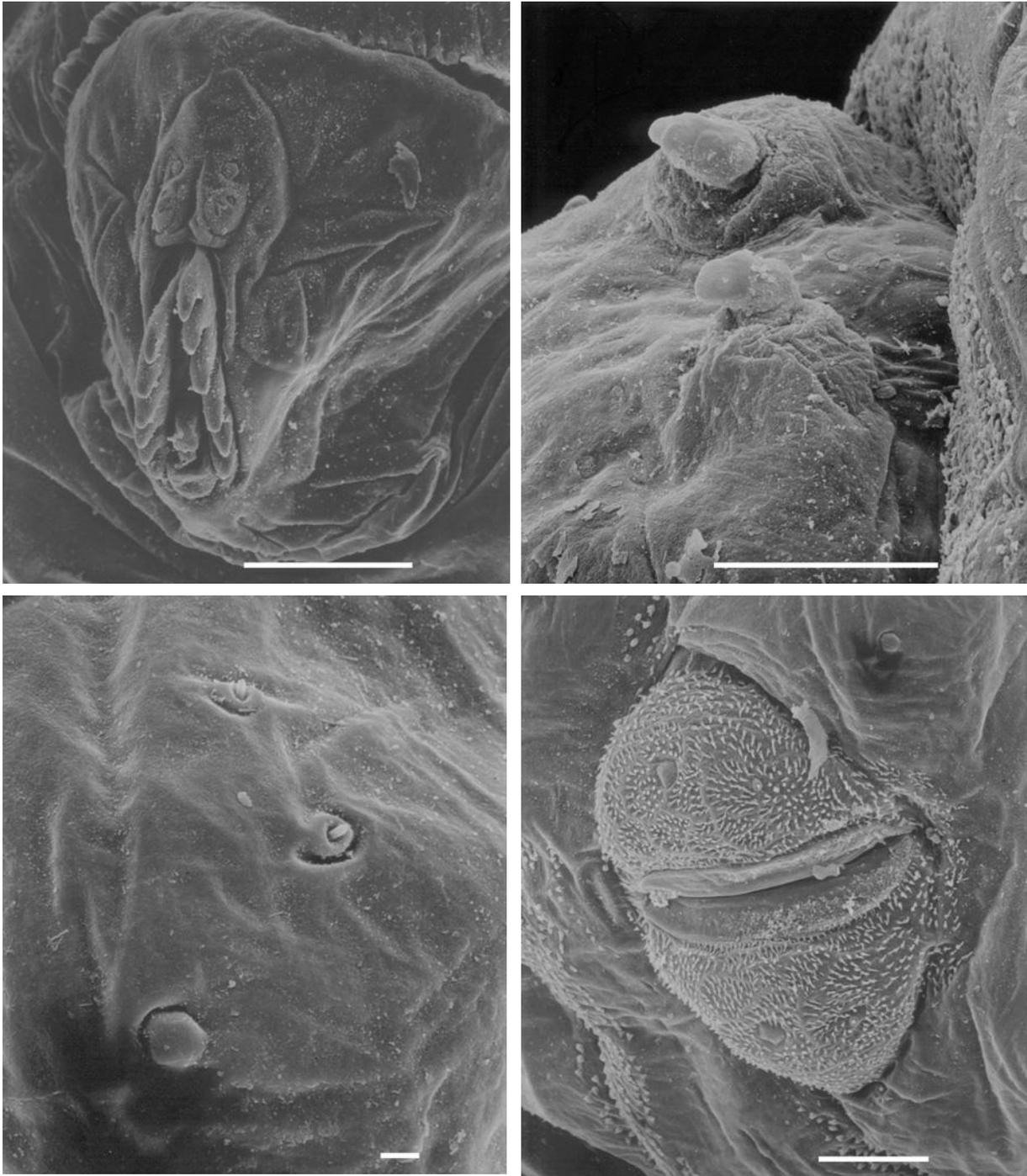


Abb. 77-80: Drittes Stadium von *Japanagromyza etiennei*. Von l. o. nach r. u.: 77: Kopfsegment; 78: Vorderstigmata; 79: Subspirakularprozeß; 80: Analwölbung. Maßstriche: 77, 78, 80 = 50 μm ; 79 = 5 μm .

allen Individuen überein. Die linke Mandibel ist um exakt die Länge des oberen Mundhakens vergrößert. Zusammen mit der Tatsache, daß die Mundhaken beider Mandibeln nach unten hin weiter voneinander entfernt sind, entsteht ein perfekter oben zugespitzter Kratzapparat. Es ist anhand der REM-Aufnahmen zu sehen, daß auch hier die Mandibeln zumindest oben nach innen sich stark verdünnen, der obere Rand der kleineren rechten Mandibel liegt dabei an der linken an. Die Mundöffnung befindet sich vermutlich direkt darunter. Am Unterrand ist das Labium kaum nach oben verlängert. Es reicht nur bis zu den vorletzten Mundhaken. Sinnesgruben sind dort nicht zu erkennen. **Cephalopharyngealskelett:** Die Mundhaken besetzen ca. zwei

Drittel des Vorderrands des Mandibularkomplexes. Die zwei Löcher der Mandibeln befinden sich dicht übereinander weit am Hinterrand und öffnen sich vermutlich nach hinten. Das Mittelstück ist eher schmal mit einem extrem vorgezogenen ventralen Innenkanten (Abb.74). Wie in der allgemeinen Beschreibung erwähnt, ist das Mittelstück an der oberen Hälfte des Hinterrands gut sichtbar mit dem Basalteil verschmolzen. Unterhalb der Verwachsungszone beginnen die drei dünnen Kiele des Basalteils. Die dünne, fast nicht pigmentierte Dorsalflügelbrücke ist apikal etwas verdickt, ragt aber relativ steil nach oben. Die oberen und unteren Teile des Dorsalflügels trennen sich schon vor der Abzweigung des Ventralflügels. Die **Vorderstigmen** bestehen aus ca. fünf bis sechs in einer Reihe angeordneten Knospen. **Lokomotionsgürtel** umfassen den ganzen Körper und sind dorsal und ventral kaum dünner als lateral. Dentikel sind kurz, schmal und in kurzen Reihen eng angeordnet. **Hinterstigmen:** Die drei ursprünglichen Teile der Hinterstigmen verzweigen sich weit. Jeder dieser drei Teile hat am Ende drei Verzweigungen. Der gesamte Stigmenkomplex ist nach hinten gerichtet. **Letztes Segment:** Am Oberrand der Hinterstigmen befindet sich je eine Stiftsensille (vermutlich homolog mit den Spirakularorganen). Die Subspirakularprozesse sind präsent und enthalten je zwei Stiftsinnesorgane und eine Campaniforme Sensille. Zwischen letzteren und den Hinterstigmen befinden sich einzelne Flächen, die mit Dentikeln besetzt sind. Analwölbung: Gleichmäßig aufgewölbt und glatt, dicht mit feinen Haaren besetzt. In der Mitte liegen zwei Campaniforme Sensillen, die vermutlich den Analorganen homolog sind. Etwas weiter hinten liegt jedoch noch ein Paar von Stiftsinnesorganen.

Bionomie: Blattminierer an *Phaseolus lunatus* (Fabaceae) (Étienne & Martínéz 1996).

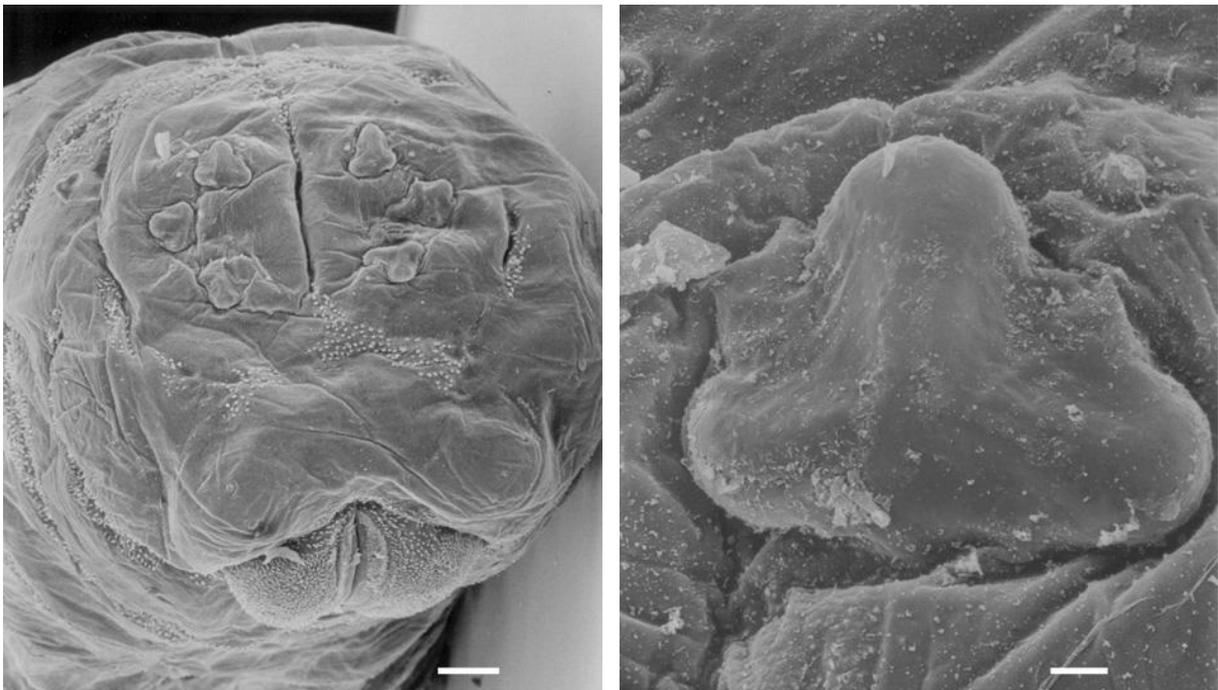


Abb. 81-82: *Japanagromyza etiennei*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 81: Hinterteil; 82: terminaler Abschnitt eines Hinterstigmas. Maßstriche: 81 = 50 μm ; 82 = 5 μm .

***Japanagromyza parvula* Spencer, 1961 (Abb. 83-84)**

Material: Nairobi, ex *Crotalaria agatiflora*, leg. Spencer, Coll. v. Tschirnhaus (P103). (Näheres Spencer 1990, S. 135). Da nur ein Individuum zur Verfügung stand, wurde das Cephalopharyngealskelett nicht präpariert.

Beschreibung: L: 2,6 mm; B: 0,6 mm. Die breite und flache **Gesichtsmaske** hat eine etwas schiefe Mittelfurche, was durch die geringe Sklerotisierung dieses Bereiches zu erklären ist. Der an dieser Stelle etwas verdickte Unterrand ist in der Mitte spitz eingeschnitten. Dort befinden sich die sehr kleinen oberen Mundhaken der Mandibeln. Der Seitenrand der Gesichtsmaske ist durch eine dünne Falte vom Kopfsegment abgesetzt. Eine Lateralfalte oder -furche fehlt. **Sinnesorgane:** Die Dorsalpapillen sind mit winzigen Gruben besetzt. Der auf einem geschlossenen Sockel liegende Terminalkomplex entspricht der generellen Beschreibung, unter den Elementen, von denen sich viele in einer ventralen Rille befinden, sind die Papille T2 und die Beulen T5,6 erkennbar. Beide Paare Innerer Sinnesgruben sind präsent, I1 ist flach und beulenartig und I2 eine deutliche runde Grube. Hinter den Dorsalorganen liegt ein weiteres Paar von Sinnesorganen. Die Marginalen Sinnesorgane sind normal entwickelt. Von den **Mandibeln** ist auf dem einzigen Präparat kaum etwas zu erkennen. Sie enthalten kleine Mundhaken und laufen dorsal aufeinander zu; die linke Mandibel scheint wenig höher zu sein als die rechte. Die **Vorderstigmen** sind klein und kugelförmig und lassen die Anordnung der terminalen Knospen nicht erkennen. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind einheitlich groß. Breite Gürtel umgeben den ganzen Körper und sind dorsal etwas verbreitert. Von den **Hinterstigmen** sind nur die je drei nicht verzweigten terminalen Abschnitte und die Häutungsnarbe zu erkennen, der basale Bereich der drei Abschnitte ist nicht erkennbar. Der Bereich der Stigmen wird aber von einem breiten Ring von großen und sehr spitzen Dentikeln umgeben. **Letztes Segment:** Über der Analwölbung auf der unteren Hälfte befindet sich ein Gürtel von Dentikeln. Dazwischen sind sehr kleine Analpapillen zu erkennen.

Bionomie: Blattminierer an *Crotalaria agatiflora* (Fabaceae: Mimosoideae) (Spencer 1990).

***Japanagromyza perpetua* Spencer, 1973 (Abb. 75, 85-86)**

Material: Gouadeloupe Duclos, ex *Desmodium tortuosum* (Fabaceae), 5.IX.1996, leg Jean Étienne (GR 1838).

Beschreibung: L: - 2,6 mm; B: - 0,9 mm; LPh: 0,32 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Die eher breite, lichtmikroskopisch unsichtbare **Gesichtsmaske** hat keine Mittelfurche, sondern nur eine spitze Einkerbung in der Mitte. Die Gesichtshälften sind asymmetrisch, die linke Hälfte ist entsprechend der darunter befindlichen größeren linken Mandibel etwas kürzer als die rechte Hälfte. Innere Protuberanzen fehlen. Eine Gesichtsrandfurche ist vorhanden. Die Facialsklerite sind breit und dorsal nicht miteinander verwachsen. **Sinnesorgane:** Dorsalpapillen sind aus je acht kugeligen Facetten zusammengesetzt, ein Merkmal, das von keiner anderen Art bekannt ist. Die Terminalorgane liegen auch bei dieser Art auf halbkugeligen Wölbungen. Außer dem deutlich abgesetzten Element T1 sind weitere sieben Gruben und die Papille T2 erkennbar. I1 befinden sich deutlich oberhalb der Dorsalorgane, I2 scheinen zu fehlen. Die linke **Mandibel** ist geringfügig größer als die rechte, beide Mandibeln konvergieren dorsal. Die oberen Mundhaken beider Mandibeln sind größer als die unteren. Die Anzahl der sehr flachen, an Spitze abgerundeten unteren Mundhaken liegt im Bereich von vier auf jeder Mandibel. Ihre Anzahl ist aber nicht konstant. **Cephalopharyngealskelett:** An der Basis des Mandibularkomplexes befindet sich eine auffällige Protuberanz. Das Mittelstück ist breit mit einem ventral et-

was zugespitzten Vorderrand (Abb. 75). Der Basalabschnitt ähnelt dem von *etiennesi*. Die Dorsalflügelbrücke ist noch kleiner und nicht apikal verdickt. Die lateralen Kiele sind dünner als bei *etiennesi*. Die Dentikel des ersten Thorakalsegments liegen sowohl dorsal als auch lateral hinter dem Kopfsegment. Die kleinen **Vorderstigma** liegen nicht sehr dicht nebeneinander und bestehen aus ca. fünf terminalen Knospen. Die **Lokomotionsgürtel** umfassen den ganzen Körper und bestehen aus nicht sehr regelmäßig, aber sehr dicht angeordneten mittelgroßen Dentikeln.

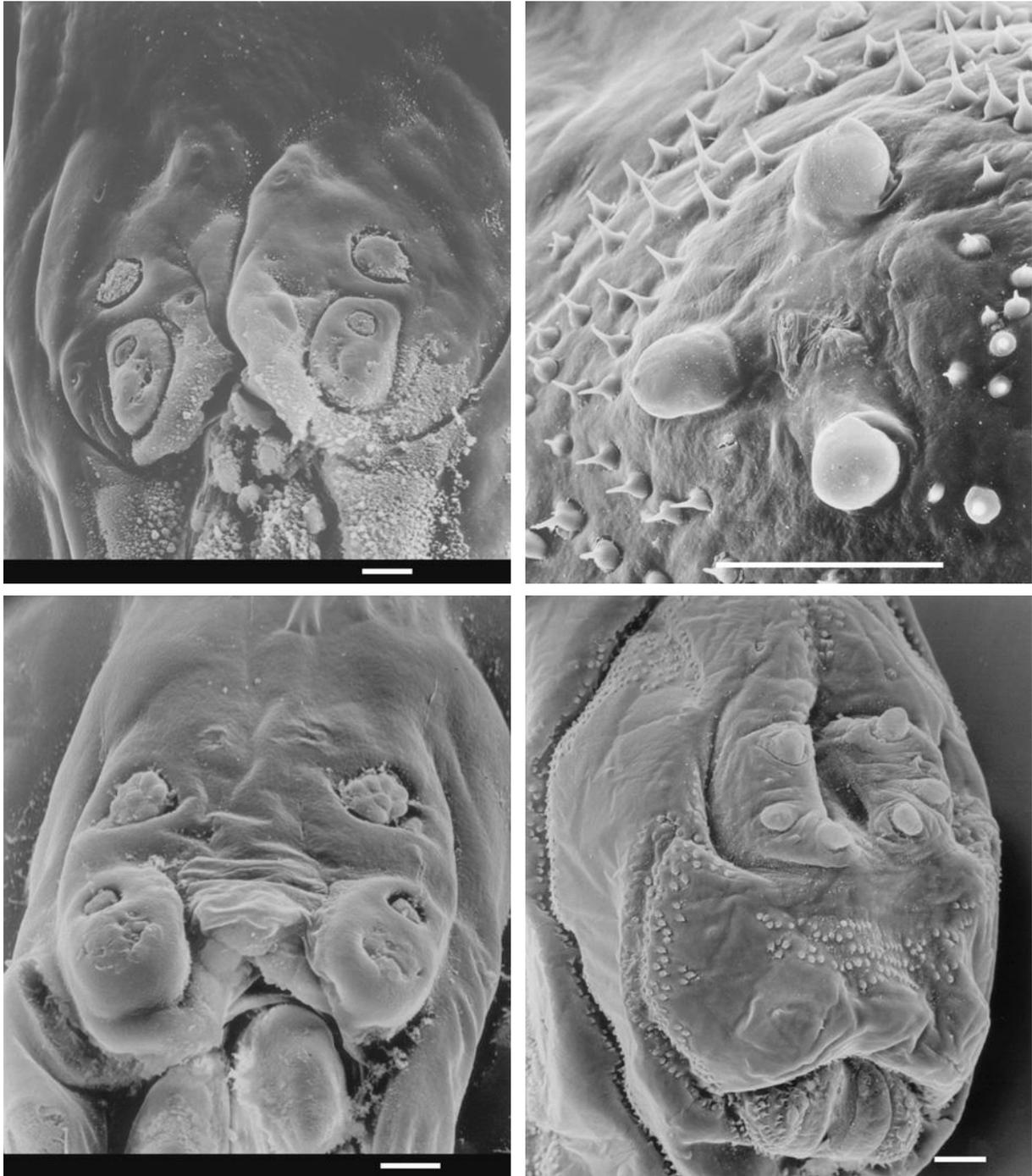


Abb. 83-86: Von l. o. nach r. u.: 83-84: *Japanagromyza parvula*, drittes Stadium. 83: Gesichtsmaske; 84: Hinterstigma. 85-86: *J. perpetua*. 85: Gesichtsmaske; 86: letztes Segment. Maßstriche: 83, 85 = 5 μm ; 84, 86 = 50 μm .

Die vorderen Reihen eines Gürtels sind deutlich stumpfer als die hinteren. Die **Hinterstigmen** ähneln denen von *parvula*, die jeweils drei nach hinten gerichteten terminalen Abschnitte der Filzkammer liegen weit voneinander getrennt auf der Körperoberfläche; die Häutungsnarbe ist dazwischen zu erkennen. Die zwei unteren Knospen liegen näher aneinander als die obere zu den unteren. Spirakularorgane und Subspirakularprozeß sind deutlich ausgeprägt und umfassen eines bzw. zwei Stäbchensinnesorgane. Auf dem **letzten Segment** finden sich Ansätze zu einer weiteren Unterteilung. Von der Analwölbung verläuft ein mit Dentikeln flankierter Gürtel, der allerdings dorsal unterbrochen ist. Ober- und unterhalb liegen weitere mit Dentikeln besetzte Flächen. Auf dem äußeren Bereich der **Analwölbung** verlaufen die Dentikel, die großemäßig den Lokomotionsgürteln entsprechen, in regelmäßigen Querreihen. Dazwischen befinden sich papilliforme Analprozesse.

***Japanagromyza salicifolii* (Collin, 1911) (Abb. 16, 76, 92)**

Material: Jordanien, Al Bakkath bei Amman, Blattminen an *Salix* spec. 23.V.99 leg. B. Massa (das Material besteht aus Minen, Exuvien und Resten toter Larven aller Stadien).

Italien, Fundortetikett wörtlich, Zeilenumbrüche durch Semicola getrennt: "Riberta (AG) cda; Castello, su; *Populus nigra*; 10-9-97 IV. Caleca." v. Tschirnhaus, Zuchtnummer P 181 (Minen, Imagines).

Beschreibung: LPh: 0,38 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,1 mm. Wie bei anderen beschriebenen Arten zeichnet sich die Gesichtsmaske von *salicifolii* durch besonders große Terminalorgane und auffällige Facialsklerite aus. Diese sind bei allen betrachteten Individuen klar zweiteilig. Die sklerotisierte Umrandung der Terminalorgane ist nicht geschlossen (Abb. 16).

Die linke **Mandibel** ist klar größer als die rechte und überragt diese um die Breite des obersten Mundhakens. Insgesamt sind zehn bis dreizehn sehr spitze Mundhaken vorhanden, an denen keine Abnutzungserscheinungen festgestellt werden konnten. Die oberen vier Mundhaken sind wesentlich breiter und länger als die Gruppe der schwach pigmentierten unteren (Abb. 76). Wie die anderen zwei Arten, von denen das **Cephalopharyngealskelett** untersucht wurde, ist der Mandibularkomplex an der Verbindungsstelle zum Mittelstück eingekerbt. Die ventralen Innenränder am Vorderrand des Mittelstücks sind wie bei *etiennesi* stark vorgezogen. Besonders auffällig bei dieser Art ist, daß das vordere Drittel des Mittelstücks extrem verbreitert ist und die Öffnung für den Speicheldrüsenkanal ähnlich wie innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe gangartig verlängert ist. Der hintere Teil des Cephalopharyngealskeletts unterscheidet sich kaum von dem anderer Arten. Die Dorsalflügelbrücke ist sehr dünn, aber fast im 45°-Winkel gegenüber dem Mittelstück abstehend. Die Dentikelgürtel sind nicht dorsal und ventral unterbrochen. Die **Vorderstigmen** des dritten Larvenstadiums bestehen aus drei kleblattartig angeordneten Knospen. Die Filzkammern der **Hinterstigmen** bestehen aus drei auf dem Integument befindlichen, weit voneinander entfernten Gruppen, die sich am Ende abermals verzweigen.

LII (Abb. 16): Das Cephalopharyngealskelett gleicht dem des dritten Stadiums, ist aber etwas schlanker. Die Hinterstigmen bestehen aus nur drei dicht beieinander liegenden Verzweigungen.

L1 (Abb. 92): Die vier vertikal übereinanderliegenden Mundhaken alternieren deutlich, die linke Mandibel ist größer als die rechte. Die zwei Mundhaken der kleineren rechten Mandibel liegen dichter übereinander als jene der linken. Am Vorderrand des Mittelstücks ist ventral eine ausgezogene Innenkante zu erkennen, Labialsklerite scheinen jedoch zu fehlen. Das lange Mittelstück ist genau unterhalb der in der Mitte des Cephalopharyngealskeletts gelegenen Dorsalflügelbrücke nach unten gebogen. Ventral- und Dorsalflügel sind wie bei *Agromyza*-Arten etwa gleich lang.

Bionomie: Blattminierer an *Salix*- und *Populus*-Arten, verbreitet im Mittelmeerraum (Spencer 1973). Es werden zunächst unauffällige Gangminen am Blattrand gebildet, die sich am Ende des zweiten Larvenstadiums zu Plätzen erweitern. Oft sind mehrere Larven in einem Blatt, nicht aber in einer gemeinsamen Mine. Der Kot wird dicht in dunklen Körnern abgelegt. Eine Mine ist in der Regel auf eine Blattseite beschränkt.

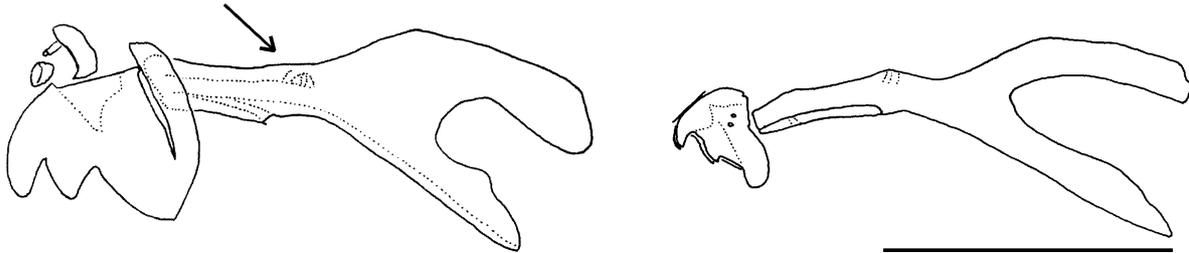


Abb. 87, 88: Cephalopharyngealskelette erster Larvalstadien. Von links: 87: *Melanagromyza lappae*; 88: *Agromyza pseudoreptans*. Der Pfeil markiert die Dorsalfügelbrücke. Maßstrich = 0,1 mm.

Ophiomyia-Gr.

Unter dieser Gruppe werden die Gattungen *Ophiomyia*, *Melanagromyza*, *Hexomyza*, *Tropicomomyia* und *Kleinschmidtimyia* (letztere hier nicht untersucht) zusammengefaßt. Obwohl die Monophylie einiger dieser Gattungen ungeklärt ist, so ist die Gruppe insgesamt sowohl durch zahlreiche Imaginal- als auch Larvalmerkmale gut charakterisiert.

Ein Rest einer Mittelfurche bzw. eine Zweiteiligkeit der **Gesichtsmaske** ist äußerlich allenfalls unterhalb der Terminalorgane vorhanden, so bei *O. pinguis* (s. Süss 1971). Die Terminalorgane sowie die Inneren Sinnesorgane sind paarweise miteinander verschmolzen (Abb. 15). I2 bildet überdies einen gemeinsamen Komplex mit den Terminalorganen.

Die linke **Mandibel** ist wie bei *Japanagromyza* stets deutlich größer als die rechte. Bei den meisten Arten alternieren die Mundhaken ähnlich wie bei Blattminierern der Phytomyzinae. Zahlreiche weitere Merkmale des Cephalopharyngealskeletts lassen sich als Apomorphien dieser Gruppe interpretieren: Das Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts besitzt am Vorderrand eine zusätzliche Ventralbrücke (s. u.). Die Öffnung des Speichelkanals ist erweitert und bildet einen Kanal im Inneren des Mittelstücks. Die Dorsalfügelbrücke des Cephalopharyngealskeletts ist bei den zweiten und dritten Larvenstadien vollständig reduziert, ist aber im ersten Stadium noch vorhanden. Eine weitere Besonderheit sind vier Submandibularorgane anstelle der üblichen zwei. Sie sind in der Regel lichtmikroskopisch besser zu erkennen als auf REM-Aufnahmen (vergl. Abb. 15, 102).

Eine einmalige Apomorphie der ganzen Gruppe ist auch eine zusätzliche längs verlaufende Bruchlinie auf dem oberen **Pupariumsdeckel** (Abb. 30, 31). Beim Ausschlüpfen der Imago zerfällt der obere Pupariumsdeckel in der Regel in zwei Teile (s. 4.4). Das Puparium von *Hexomyza simplex* hat zwar diese Längsnaht, jedoch konnte an geschlüpften Exemplaren keine tatsächliche Spaltung an dieser Naht beobachtet werden. Die Puparien verbleiben bei allen bekannten Arten in der Wirtspflanze.

An den Imagines können die durchweg schwarzen Halteren als Apomorphie interpretiert werden. Die verminderte Zahl von je zwei Dorsozentralborsten teilt die *Ophiomyia*-Gruppe mit den meisten *Japanagromyza*. Auch an den männlichen Genitalien lassen sich für diese Gruppe Apomorphien finden. So wurde Die Form der Gonite (s. Merkmale 77-79, Teil 6) wurde auch in der kladistischen Auswertung berücksichtigt.

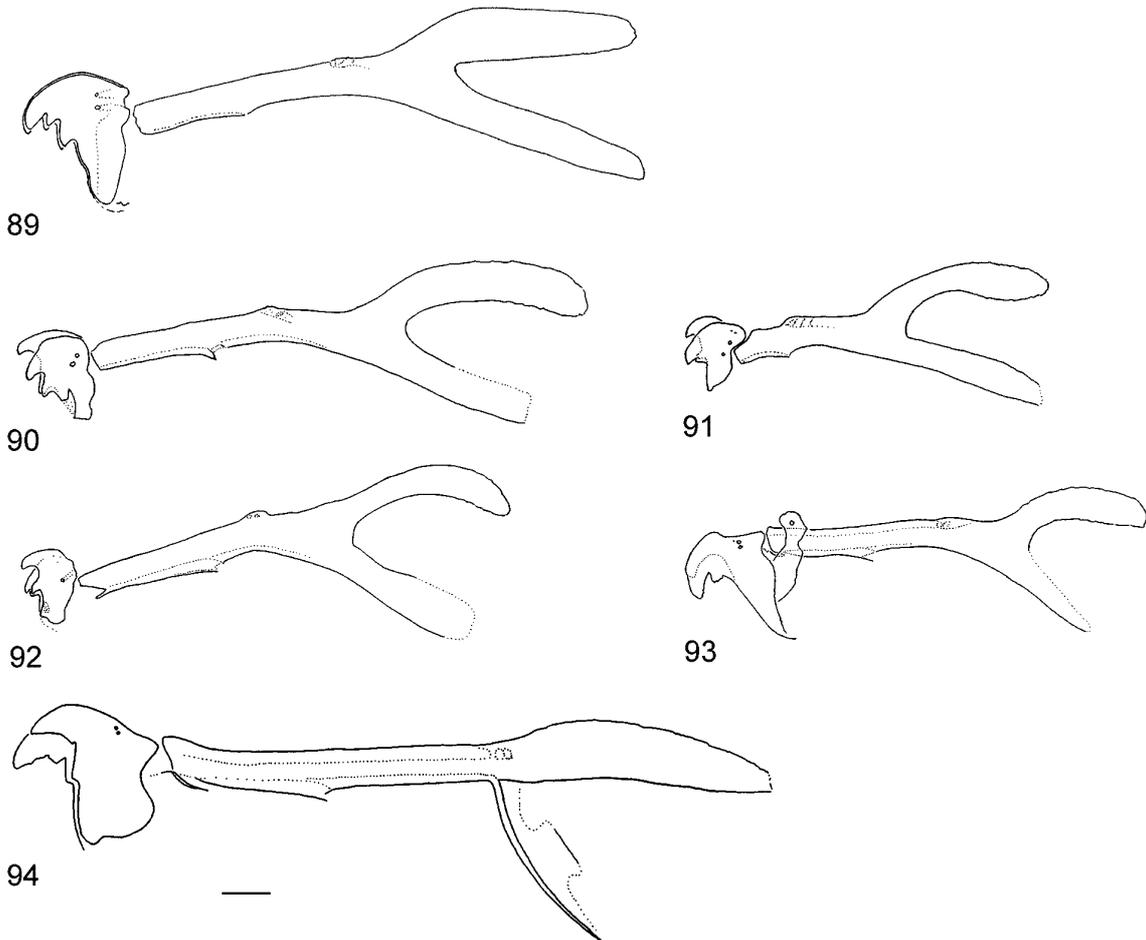


Abb. 89-94: Cephalopharyngealskelette erster Larvalstadien. 89: *Agromyza albipennis*; 90: *A. filipendulae*; 91: *A. johannae*; 92: *Japanagromyza salicifolii*; 93: *Ophiomyia galii*; 94 *Hexomyza simplex* (Lateralsklerite sind bei dieser Art nicht gezeigt). Maßstrich = 15 μ m.

Ophiomyia, *Hexomyza*

Diese beiden Gattungen sind eng mit *Melanagromyza* verwandt und haben eine sehr vielfältige Biologie; die meisten *Ophiomyia*-Arten sind Stengelminierer. Gallbildner wurden bisher in der Gattung *Hexomyza* zusammengefaßt. Inzwischen wurde durch v. Tschirnhaus (2000) ein neues Konzept für *Hexomyza* entwickelt, das auch den Stengelminierer *simplex* einschließt. Da die untersuchten Larven beider Gattungen weitgehend übereinstimmen, wird hier eine verallgemeinerte Beschreibung geliefert, welche zusätzliche Informationen zur Beschreibung der *Ophiomyia*-Gruppe enthält.

Sinnesorgane des Kopfsegments: Die Dorsalorgane sind normal ausgebildet und liegen an den Seiten des sehr schmalen Gesichts. Die Elemente des Terminalkomplex sind auf der Oberfläche des Integuments deutlich reduziert. Die Anzahl der äußerlich sichtbaren Elementen ist stets geringer als elf, eine Homologisierung der Elemente mit jenen anderer Agromyzidenlarven ist mit Ausnahme des Papillensinnesorgans T1 nicht möglich. Dieses liegt wie bei anderen Agromyzidenlarven am oberen Rand hinten. Vor T1 weiter in der Mitte liegt eine Campaniforme Sensille, die hier TO2 genannt wird. Daneben befindet sich bei zahlreichen Taxa eine etwas größere Grube, die oft etwas eckig geformt ist (TO3). Darüber hinaus kommen bis zu fünf

weitere Elemente vor, die entweder die Gestalt feiner Gruben oder flacher Beulen mit zentralen Poren haben. Der gesamte Bereich ist nicht von der benachbarten Cuticula abgesetzt.

Die übrigen Sinnesorgane der Gesichtsmaske und des Kopf-Seitenrandes sind anhand von REM-Aufnahmen, wenn überhaupt, nur als winzige Vestigien wahrnehmbar. Lichtmikroskopisch ist die Ausstattung an Sinnesorganen dagegen gut erkennbar und entspricht der in Abb. XX dargestellten Gesichtsmaske von *Tropicomyia theae*. Die zwei I1-Gruben sind miteinander fusioniert und liegen in der Mitte über den Dorsalorganen. I2 sind sowohl miteinander als auch mit dem Terminalkomplex verschmolzen, an deren Oberrand sie liegen. Die Marginalorgane sind von einer auffälligen Sklerotisierung umgeben (Abb. 15, 124; Singh & Ipe 1973, pl. CX, CXV, CXVI, CXVIII). In einigem Abstand hinter den Marginalorganen sind auch die oberen Lateralorgane ausgeprägt.

Vom Unterrand der Gesichtsmaske zieht sich bei allen untersuchten *Ophiomyia*-Arten eine kräftige **Lateralfurche** nach hinten, die aber zumindest teilweise bei *Hexomyza* fehlt. Auf der oberen Falte dieser Furche können winzige Setulae lokalisiert sein. Unterhalb der Lateralfurche können die Ränder der Seitenteile des Kopfsegments etwas hervorragen. Bei drei der mit dem REM untersuchten vier Arten liegt vor dem Oberrand der Kopfregion ein wenig herausragender **Frontalprozeß** mit einer halbkreisförmigen Grundfläche, dessen Rand glatt oder deutlich ausgefranst sein kann. Dieser kann extrem verlängert sein, wie z. B. bei *Ophiomyia nealae* Sasakawa, 1964 (s. Originalbeschreibung). Solche Frontalprozesse sind auch von *Tropicomyia*-Arten beschrieben worden, z. B. *T. atomella* Malloch, 1914 (Singh & Ipe 1973 pl. CX, als *Melanagromyza*). Die Stirn ist stets unbehaart. Die linke **Mandibel** ist, wie schon erwähnt, stets größer als die rechte. Mundlappen sind bei keiner Art festgestellt worden. Bei letzterer Gattung sind sie so auffällig, daß sie auch in Literaturdarstellungen vorkommen (z. B. Singh & Ipe 1973, pl. CXVI). **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist in der Regel gegenüber dem Mittelstück etwas nach vorne geneigt und an der Grenze zum Mittelstück etwas verdickt. Die jeweils zwei Löcher der Mandibeln befinden sich am Hinterrand und sind auch nach hinten geöffnet. Ventral ist die Grenze der Mandibeln oft verschleiert, da das Integument dort ebenfalls stark pigmentiert ist. Die leicht gebogenen **Dorsalsklerite** liegen hinter dem Terminalkomplex über den Mandibeln und können von sehr unterschiedlicher Größe sein. Lateralsklerite sind häufig vorhanden und setzen in der Regel deutlich unterhalb des Mandibularkomplexes an. Abgesehen von der Öffnung des Speichelkanals sind die Seitenteile des Mittelstücks ventral fast vollständig miteinander verwachsen. Dorsal befindet sich nur eine schmale schlitzartige Lücke zwischen den nach innen gebogenen Seitenteilen. Es entsteht also eine fast geschlossene Röhre. Die Öffnung des Speichelkanals liegt etwa in der Mitte. Die zwei den Speichelkanal umgebenden Teile der Ventralbrücke sind stark erweitert und überlappen einander, so daß eine längere sklerotisierte Kanalmündung entsteht, die in der Regel lateral als eine Verbreiterung des Mittelstücks zu erkennen ist (Abb. 124). Von dorsal und ventral ist in der Mitte diese Öffnung deshalb nicht zu erkennen. Die Labialsklerite sind entweder mit den Seitenteilen des Mittelstücks verschmolzen oder reduziert.

Ein Vestigium einer Dorsalflügelbrücke ist gelegentlich an der Grenze zwischen nicht verwachsenem Mittelstück und Basalteil erkennbar. Die zwei Äste des Dorsalflügels des Basalteils sind fast gleichdick und verlaufen nahezu parallel. In der Regel sind sie nicht hinten geschlossen oder auch nur zusammenlaufend. Der untere Ast ist bei allen *Ophiomyia*-Arten länger als der obere. Der Ventralflügel zweigt erst nach der Teilung des Dorsalflügels von diesem ab und ist in der Regel schwach pigmentiert und stets ohne Fenster. **Vordere Thoraxsegmente:** Hinter dem unbehaarten Kopfsegment befinden sich wie bei fast allen Agromyzidenlarven regelmäßige Reihen von feinen Dentikeln, der hintere Teil des ersten Thorakalsegments ist nackt. Die **Vorderstigmien** liegen auf der Dorsalseite sehr dicht beieinander und weisen zwei Reihen

von runden Öffnungen auf. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus zwei sehr deutlich voneinander abgesetzten Typen von Dentikeln. Die einen, sie liegen in wenigen Reihen an den beiden Außenrändern eines jeden Lokomotionsgürtels, sind flach und blattartig geformt. Sehr kleine Dentikel bilden eine breite Fläche dazwischen, direkt an den Segmentgrenzen. Aufgrund des dichten Besatzes sind die glatten Muskelansatzstellen besonders auffällig. Am Rand dieser Fläche befinden sich ein paar lange fast ununterbrochene Reihen von Dentikeln etwa vierfacher Größe. **Hinterstigma** liegen am dorsalen Teil des letzten Segmentes und sind nach hinten gerichtet. Die apikalen Knospen ragen deutlich heraus und sind kranzförmig angeordnet, ihre Zahl liegt meistens zwischen 3 und 15. Der vermutlich ursprüngliche Zustand von drei Öffnungen ist selten realisiert, z. B. bei *O. centrosematis* (de Meijere, 1940) (s. Singh & Ipe 1973, pl. 61, als *Melanagromyza*; Telekar 1990). Der Kranz steht oft etwas ab. Die Häutungsnarbe liegt an der Basis des Kranzes der Knospen. Das letzte Segment ist oft deutlich dünner als die vorangegangenen. Subspirakularprozesse sind bei einigen Arten vorhanden.

Bemerkung: *Ophiomyia* ist zweifellos die formenreichste Gattung der Gruppe, ihre Monophylie ist trotz der Einheitlichkeit der hier untersuchten Larven zweifelhaft, eine Apomorphie ist unbekannt. Um den Status von *Ophiomyia* zu klären, müßten einige tropische Arten wie z. B. *O. centrosematis* untersucht werden, um zu überprüfen, ob bei ihnen die apomorphen Merkmale der europäischen Arten ebenfalls vorhanden sind.

Bionomie: Die Lebensweisen der Larven sind vielseitig. Neben den *Hexomyza*-Gallbildern kommen reine Blattminierer wie auch Stengelrandminierer vor; letztere sind der artenreichste Teil. Bei einigen Arten wie z. B. der bekannten Bohnenfliege *Ophiomyia phaseoli* (Tryon, 1888), die in tropischen Ländern große Schäden an kultivierten Fabaceen verursacht, minieren die frühen Larvenstadien im Blatt und wandern zur Vollendung ihrer Entwicklung in den Stengel bzw. auch den Wurzelbereich ein (Telekar 1990).

Ophiomyia alliariae Hering, 1954 (Abb. 95-98, 105)

Material: Zoerner Nr. 5521 an *Alliaria petiolata*; Litauen, Šiauliai distr., Karpiškiai, ex *Sinapis arvensis*, 05.08.1999, leg Pakaniškis (7601).

Beschreibung: LPh: 0,55 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,16 mm. Der untere Teil der **Gesichtsmaske** unterhalb der Dorsalorgane ist etwas vorgestreckt und rund aufgewölbt. **Sinnesorgane des Kopfsegments:** acht Elemente des **Terminalkomplex** sind deutlich zu erkennen, darunter T1 als Papillensinnesorgan. Darunter befinden sich sechs beulenförmige Elemente mit winziger zentraler Pore. Unter diesen ragt das etwas stärker gewölbte Element TO2 deutlich hervor. Am Hinterrand unterhalb von T1 und neben TO2 liegt die längliche schlitzförmige Grube TO3. Die I1-Gruben fehlen äußerlich vollständig; von I2 sind lediglich genau an der Spitze der Gesichtsmaske noch Spuren von Verdickungen zu erkennen. In deutlicher Entfernung vom Terminalkomplex im hinteren Teil des Gesichts befindet sich eine Wölbung, die als Vestigium von M1,2 gedeutet werden kann. Der **Frontalprozeß** liegt deutlich vor dem Oberrand der Kopfreion und wirkt am Rand aufgrund von winzigen Setulae ausgefranst. Hinter dem Gesichtsunterrand beginnt eine sehr regelmäßige und tiefe laterale Gesichtsfurche mit einem gesägten Rand. Knapp darunter befindet sich parallel eine Falte. Beide enden auf der Höhe des Frontalprozesses. Dahinter liegen zwei kleine Beulen, die möglicherweise mit den lateralen Campaniformen Sensillen des Kopfes zu homologisieren sind. Der Seitenrand des Mundes ist unter der Gesichtsmaske nur wenig vorgestreckt. Die **Mandibeln** alternieren so stark, daß beide Haken der linken höher liegen als der obere Mundhaken der rechten Mandibel. Die linke Mandibel ist apikal etwas nach innen gebogen, so daß sie den Unterrand des Gesichtes ganz einnimmt, da sie etwa so breit ist wie die Gesichtsmaske. Die Mundhaken sind von ähnlicher Größe. Die

Mundöffnung befindet sich vermutlich auf der rechten Seite der linken Mandibel oberhalb der rechten. Die **Lokomotionsgürtel** sind an den ersten drei Abdominalsegmenten am stärksten ausgebildet. Die **Hinterstigmen** haben ca. 8-9 Öffnungen, die in einem abstehenden Kranz angeordnet sind. Das **Letzte Segment** ist unbehaart und etwas länger als die vorangegangenen. Unter den Hinterstigmen befindet sich eine größere Protuberanz, auf der die deutlich

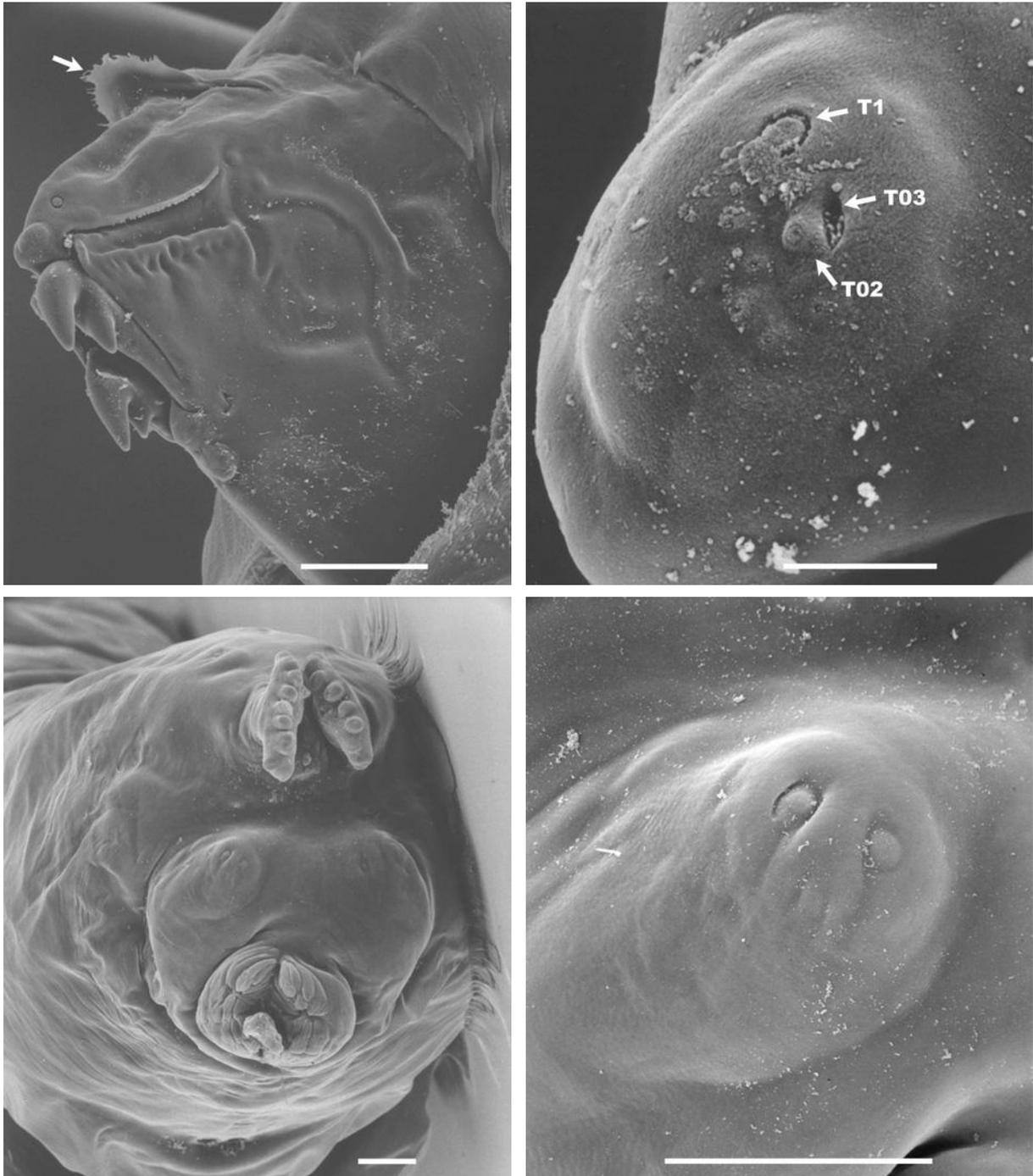


Abb. 95-98: *Ophiomyia alliariae*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 95: Kopfsegment (Der Pfeil deutet auf den Frontalprozeß; 96: Terminalorgan (Abkürzungen, s. Text); 97: Hinterteil mit Stigmen, Subspirakularprozesse und Analwölbung; 98: Subspirakularprozeß. Maßstriche: 95, 97, 98 = 50 μm ; 96 = 5 μm .

entwickelten Subspirakularprozesse und die Analöffnung liegen. Erstere weisen zwei papillenartige Spuren von Sinnesorganen auf. Die **Analwölbung** ist unbehaart, Analsinnesorgane sind in der Mitte einer Hälfte schwach ausgebildet.

Bionomie: Stengelrandminierer in *Alliaria* und *Cardamine* (Brassicaceae).

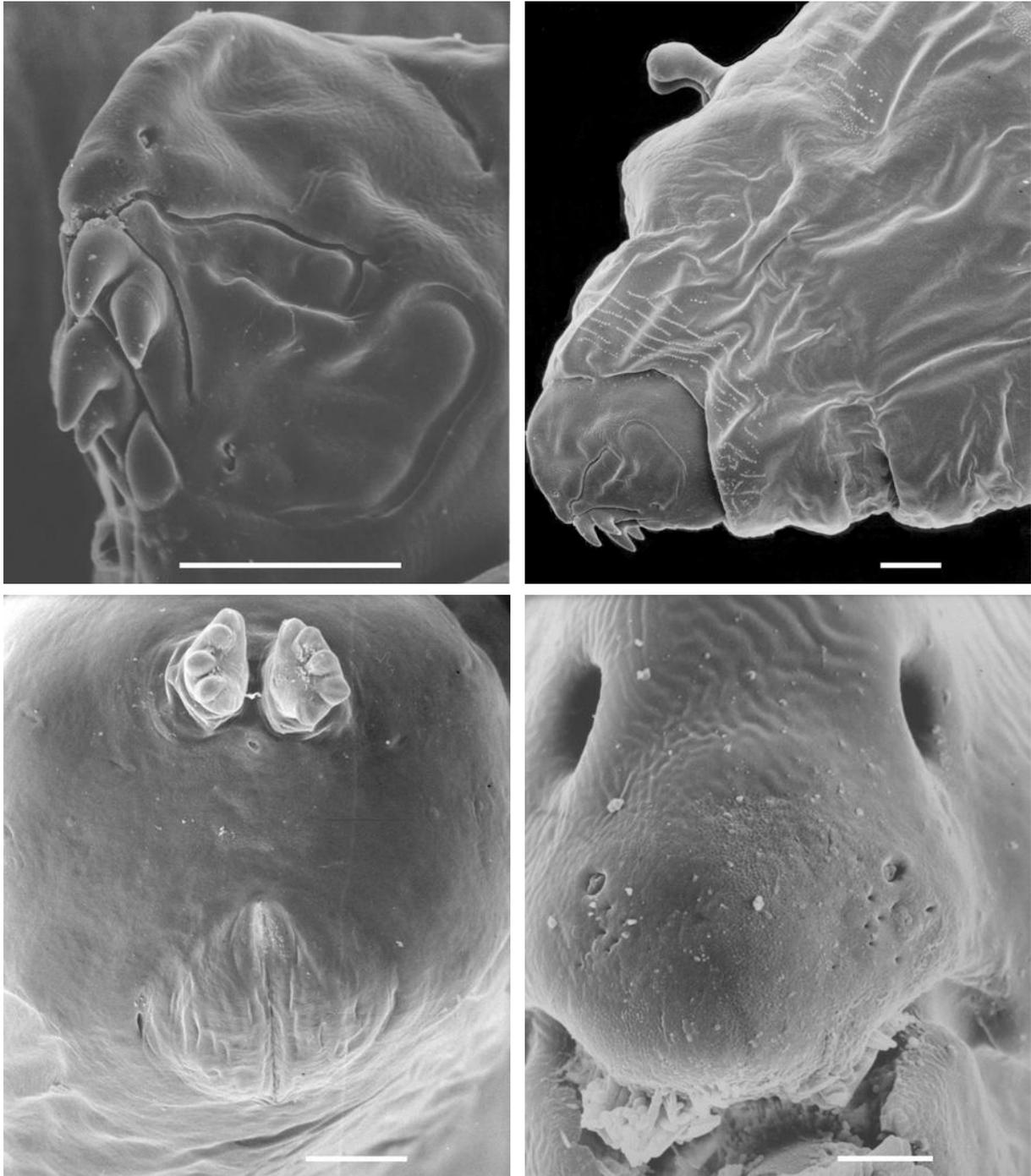


Abb. 99-102: *Ophiomyia gallii*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: **99**: Kopfsegment; **100**: Vorderteil lateral; **101**: Hinterteil mit Hinterstigmen und Analwölbung; **102**: Gesichtsmaske. Maßstriche: 99-101 = 50µm; 102 = 5 µm.

***Ophiomyia galii* Hering, 1937 (Abb. 93, 99-102, 124)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Galium mollugo*, leg. Dem. (1407991).

Beschreibung: L: - 3,5 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,34 - 0,36 mm; LM: 0,05 - 0,06 mm; HM: mm. Der Terminalkomplex zeigt nur T1 als deutliche Papille, TO2 ist nur schwach sichtbar und TO3 hat die Form einer etwas länglichen Grube. Die übrigen fünf Elemente sind feine Gruben. Außer Terminal- und Dorsalorganen sind durch REM-Aufnahmen keine weiteren Sinnesorgane auf dem Kopfsegment erkennbar. Die Dorsalsklerite sind auffallend lang; außerdem ist auch eine pigmentierte Mittellinie direkt unter den II-Organen vorhanden. Ein Frontalprozeß fehlt, die Lateralfurche ist glatt und die Mundränder oben schwach vorgezogen. Die Mandibeln enthalten je zwei Mundhaken und alternieren stark. Stärker als bei anderen Arten ist der obere Mundhaken der linken Mandibel stark in die Mitte gerückt, während der untere stark seitlich positioniert ist. Bei dem vorliegenden Präparat ist fast kein Zwischenraum zwischen den Mandibeln vorhanden. Lateralsklerite sind stark pigmentiert und deutlich unter den Mandibeln lokalisiert. Die Hinterstigmen bilden je einen leicht abstehenden Kranz mit fünf Öffnungen, Subspirakularprozesse und Analsinnesorgane fehlen.

L1: Die Mandibeln bestehen aus langen, weit vorragenden oberen Mundhaken, die sich etwa auf gleicher Höhe befinden, aber unterschiedlich geformt sind. Vermutlich bilden sie ähnlich wie *Phytomyza*-Arten einen inneren Hohlraum. Die etwas breitere linke Mandibel hat noch einen zweiten kleinen Mundhaken hinter dem ersten. Wie bei den späteren Stadien ist der Mandibularkomplex ventral zugespitzt. Lateralsklerite sind deutlich ausgeprägt. Das Mittelstück ist sehr lang und nahezu gerade; die Dorsalflügelbrücke befindet sich weit hinten, kurz vor der Abzweigung der etwa gleich langen Ventral- und Dorsalflügel.

Bionomie: Stengelrandminierer von *Galium mollugo* und *Asperula* (Rubiaceae). In Bielefeld wurde diese Art eher selten und nur im Juli gefunden. Die an der gleichen Pflanze minierenden *Aulagromyza* waren häufiger.

***Ophiomyia pinguis* (Fallén, 1820)**

Die Beschreibung erfolgt im wesentlichen nach den Abbildungen von Süss 1971; nur das Cephalopharyngealskelett wurde lichtmikroskopisch nachuntersucht.

Material: Baden-Württemberg, Jagsthausen, Kreis Heilbronn ex *Lactuca* cult. (Zuckerhutsalat), leg. Klaus Schrameyer 3.11.99.

Beschreibung: L: - 4,7 mm; B: - 1,0 mm; LPh: 0,46 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,13 mm (eigene Messung). Im untersten Fünftel, neben dem unteren Teil des Terminalkomplexes, ist die **Gesichtsmaske** schwach zweilappig. Von den Elementen der Terminalorgane ist nur T1 deutlich zu erkennen. Die **Lateralfurche** weist eine Reihe breiter nach unten gerichteter Setulae auf. Der **Frontalprozeß** ist glatt. Vermutlich befindet er sich vor der Segmentgrenze, aber diese ist nicht eindeutig zu erkennen. Die **Mandibeln** scheinen nur im ersten Larvenstadium noch je einen kleinen unteren Mundhaken zu besitzen, die erwachsenen Larven verfügen nur noch über insgesamt zwei Mundhaken (Süss 1971). Die obere Mandibel ist etwas nach rechts gebogen, so daß die zwei Mundhaken fast genau übereinander zu stehen kommen und der Zwischenraum zwischen den Mandibeln nicht mehr auf den Gesichtsunterrand trifft. Der Seitenrand des Mundes unter dem Gesichtsunterrand ist direkt am Beginn etwas nach vorne vorgezogen. Die nach hinten gerichteten **Hinterstigmen** haben ca. acht Öffnungen, die im Halbkreis abstehend angebracht sind. Die Stiele sind breit und konisch, an der Basis dicker als die Spirakularplatte, apikal schmaler. Die Häutungsnarbe ist unterhalb der Platte zu erkennen. **Letztes**

Segment: Die Analwölbung ist schräg nach hinten auffällig vorgewölbt. **L1** (nach Süss 1971): Die Larven des ersten Stadiums haben neben den großen oberen Mundhaken noch je einen kleineren unteren. Die rechte Mandibel ist größer als die linke.

Bionomie: Die Art miniert in Blattstielen, dem unteren Teil der Blätter und den Stengeln von *Taraxacum*, *Lactuca* und *Cichorium*.

***Ophiomyia ?vittiosa* Spencer, 1964 (Abb. 103-104)**

Von Zoerner und Pakaniškis wurden *Ophiomyia*-Arten in *Linaria vulgaris* beobachtet. Pakaniškis identifizierte seine Art als *vittiosa*. Vermutlich handelt es sich um die gleiche Art wie die unbestimmte Larve von Zoerner. *O. vittiosa* gilt als mögliches Synonym für *alliariae* (s. v. Tschirnhaus, 1999), es zeigen sich aber deutliche Unterschiede zwischen den hier untersuchten Larven, vor allem hinsichtlich des Frontalprozesses.

Material: Z 590 ex *Linaria vulgaris*, Litauen, Šiauliai distr., Karpiškiai, ex *Linaria vulgaris*, 05.08.1999, leg. Pakaniškis (7594)

Beschreibung: L: 1,8 mm; B: 0,6 mm (ein Exemplar); LPh: 0,46 mm; LM: 0,06 mm; HM: 0,11 mm. **Sinnesorgane des Kopfsegments:** Terminalkomplex: Die Elemente sind auf der Oberfläche des Integuments nicht sehr deutlich abgesetzt, die Gesamtzahl ist nicht zu ermitteln, T1, TO2 und TO3 haben die gleiche Anordnung wie *galii*. Innere Sinnesgrube: I1 ist von außen unsichtbar; von I2 sind genau an der Spitze der Gesichtsmaske noch Spuren von Verdickungen und winzigen Gruben zu erkennen. Marginale Sinnesgruben: In deutlicher Entfernung vom Terminalkomplex im hinteren Teil des Gesichts befindet sich eine Wölbung, die als Vestigium von M1, 2 gedeutet werden kann. Gruben von Campaniformen Sensillen im Lateralbereich der Kopffregion sind nicht zu erkennen. Der **Frontalprozeß** ist glatt mit einem etwas gewellten Rand, es ist bei diesem Präparat nicht deutlich zu erkennen, ob er an der hinteren Grenze des Kopfbereiches liegt, da der Kopf etwas in das erste Thorakalsegment zurückgezogen ist. Seitlich vom Unterrand der Gesichtsmaske nach hinten läuft bei dieser Art oberhalb eine kräftige Längsfalte, die aber nicht mit Dentikeln besetzt ist. Unterhalb dieser Falte sind die Seitenteile des Kopfsegments spitz ausgezogen. Die Lateralfurche besitzt einen glatten Rand. Der Seitenrand des Mundes unter dem Gesichtsunterrand ist direkt am Beginn deutlich nach vorne vorgestreckt. Die je zwei langen, etwas nach unten gerichteten Mundhaken der **Mandibeln** sind so angeordnet, daß der obere der rechten Mandibel ziemlich genau neben dem unteren der linken liegt. Insgesamt sind hier, bezogen auf die Körperlängsachse, die oberen und unteren Mundhaken eher hintereinander als übereinander angeordnet, wie es typisch für Nicht-Blattminierer ist. Die Mandibeln haben einen so großen Abstand, daß unter der Gesichtsmaske Platz für eine größere Mundöffnung bleibt. **Vordere Thoraxsegmente:** In der Umgebung des Kopfes weist das erste Thorakalsegment zahlreiche Reihen von Dentikeln auf. Die **Vorderstigmen** sind dicht nebeneinander auf der Dorsalseite angeordnet. Die Knospen sitzen in zwei Reihen auf längeren Stigmentträgern. Der innere Teil der **Lokomotionsgürtel** ist durch Deformationen verdeckt, so daß nur die äußeren schuppenartig flachen Dentikel sichtbar sind. Die **Hinterstigmen** bilden einen abstehenden Kranz von Öffnungen. Die **Analwölbung** ist schräg nach hinten gerichtet.

Bionomie: Stengelminierer.

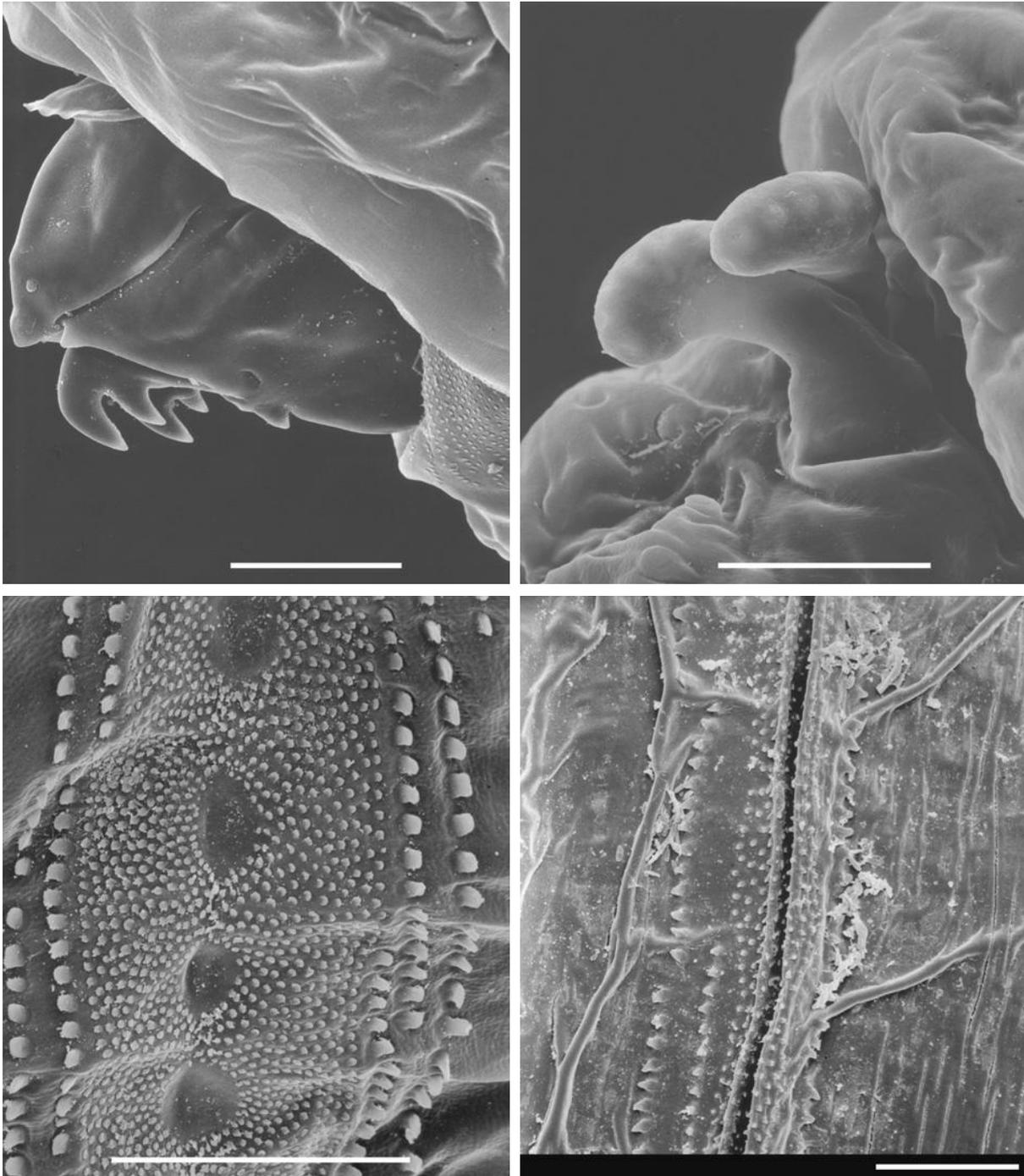


Abb. 103-106: Von l. o. nach r. u.: 103: *Ophiomyia ?vitiosa*, drittes Larvalstadium, Kopfsegment lateral; 104: *O. ?vitiosa*, drittes Larvalstadium, Vorderstigma; 105: *O. alliariae*, drittes Larvalstadium, Lokomotionsgürtel; 106: *Hexomyza simplex*, Puparium, Lokomotionsgürtel. Die Spalte in der Mitte von Abbildung 106 ist eine Integumentefaltung des Puppenstadiums. Ein Teil der Dentikel ist nicht mehr sichtbar. Maßstriche = 50 μm .

***Hexomyza simplex* (Loew, 1869) (Spargelminierfliege) (Abb. 94, 106, 110)**

= *Ophiomyia simplex*: (s. v. Tschirnhaus 2000).

Material: Puparien und Cephalopharyngealskelette erster Larvenstadien ex. *Asparagus officinalis*, leg Klaus Schrameyer, 10.8.99.

Beschreibung: LPh: 0,59 - 0,6 mm; LM: 0,11 - 0,12 mm; HM: 0,16 mm. Die Umgebung der Marginalorgane der **Gesichtsmaske** ist stark pigmentiert. Die **Vorderstigmen** liegen an der Spitze des oberen Pupariumsdeckels. Sie bestehen aus 12 bis 14 zweireihig angeordneten Knospen. Die **Lokomotionsgürtel** entsprechen hinsichtlich der Struktur jenen anderer *Ophiomyia*- und *Hexomyza*-Arten. Die äußeren, in längeren Reihen angeordneten großen Dentikel sind auf jeder Seite der Segmentgrenze unterschiedlich orientiert. Sie sind nicht blattartig sondern apikal zugespitzt. Die **Hinterstigmen** weichen von denen anderer untersuchter Arten der *Ophiomyia*-Gruppe insofern ab, als die mindestens 16 terminalen Knospen nicht gleichmäßig in einer Reihe stehen, sondern unregelmäßig zusammengedrückt sind. Subspirakularprozesse wurden nicht gefunden. Die **Analwölbung** hat einen faltigen äußeren Bereich, an dessen Innenrand sich zwei Reihen Dentikel befinden. Ein innerer Bereich ist ebenfalls erkennbar.

L1: Der Mandibularkomplex ist ventral stumpf; die zwei großen oberen Mundhaken alternieren schwach und haben unterseits ein oder zwei kleine Zähne. Die Oberkante der Mundhaken befindet sich nahezu auf gleicher Höhe; der Mundhaken der rechten Mandibel ist aber insgesamt länger und breiter. Die unteren Mundhaken sind stark reduziert. Die Lateralsklerite sind breit und verdecken den vorderen Teil des Mittelstücks vollständig (auf der Abbildung nicht gezeigt). Vermutlich ist neben dem hinteren ein dünnes vorderes Labialsklerit entwickelt. Das Mittelstück und der Dorsalflügel bilden eine nahezu gerade Linie. Die Dorsalflügelbrücke befindet sich weit hinten über der Abzweigung des schwach sklerotisierte Ventralflügels.

Bionomie: Die Larven leben im unteren Stengelbereich und der Wurzel von *Asparagus* und legen direkt unter der Rinde flache Minen an. Die Puparien liegen mit der Ventralseite auf dem Minenboden und sind dorsoventral abgeflacht.

***Hexomyza*-Gallbildner (Abb. 107-109)**

Material: Zoerner 3958 *Populus* (REM, Ceph); Zoerner 3956 *Salix* (Ceph).

Beschreibung: L: 2,1 mm; B: 0,9 mm. Die gesamte Körperform der Gallbildner ist aber runder und gedrungener, was als Anpassung an das Leben in einer Galle interpretiert werden kann. Die folgende äußere Beschreibung basiert ausschließlich auf dem Material von *Populus*. Für die Beschreibung des Cephalopharyngealskeletts wurden beide Proben von Zoerner verwendet. Es ist keine Grenze zwischen Gesicht und Stirn vorhanden, aber es existiert eine ange deutete Wölbung, die dem Frontalprozeß von *Ophiomyia* entsprechen könnte. Die **Gesichtsmaske** hat eine sehr ähnliche Form wie jene der untersuchten *Ophiomyia*-Arten, die Spitze mit dem Terminalkomplex ist jedoch kugelförmig von der übrigen Gesichtsmaske scharf abge schnürt. Lateralfalten fehlen. Unterhalb der "Terminalkugel" setzt sich die Gesichtsmaske zweiteilig fort. **Sinnesorgane:** Die Dorsalpapillen sind klein und weit auseinanderliegend. Der Terminalkomplex besteht aus sieben Elementen, dem sehr unscheinbaren Element TO2, TO3 und fünf Gruben; T1 fehlt. Innere und laterale Sinnesgruben fehlen. Die **Mandibeln** bestehen aus je zwei Mundhaken ähnlicher Größe, wobei die unteren Mundhaken beider Mandibeln auf der gleichen Mandibel hinter den ersten liegen und nicht unter diesen. Die Mundhaken sind vergleichsweise lang und deutlich gebogen. Wie bei *Ophiomyia* und *Melanagromyza* liegt die linke Mandibel direkt unter dem Gesicht und die kleinere rechte seitlich versetzt tiefer. **Vordere Thoraxsegmente:** Das erste Segment ist dicht mit regelmäßigen Zähnchenreihen besetzt. An der Grenze der ersten beiden Segmente ist kein vollständiger Lokomotionsgürtel vorhanden. Die **Vorderstigmen** sind klein und rund, sie liegen wie bei *Melanagromyza*-Arten tief eingesenkt. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind klein und stumpf. Ihre Anordnung weicht nicht von den hier beschriebenen *Ophiomyia*-Arten ab, der Größenunterschied zwischen den äußeren und den inneren Dentikeln ist aber geringer. Die äußeren Dentikelreihen sind an den

vorderen Segmenten zahlreicher. Die letzten Segmente haben keine Lokomotionsgürtel. Zusätzlich befinden sich anscheinend auf jedem Segment auf der dorsalen Hälfte Campaniforme Sensillen. Die **Hinterstigmen** sind von einfach runder Form, von einer Membran bedeckt, die eine genaue Erkennung der zahlreichen Knospen nicht zuläßt. Vermutlich sind sie in einer leicht gebogenen Reihe angeordnet. Analwölbung und Hinterstigmen liegen dicht übereinander in der Mitte des **letzten Segments** und sind nach hinten orientiert. Die Analwölbung ist breiter als lang mit großer Öffnung. **Cephalopharyngealskelett:** Es wurden die Cephalopharyngeal-

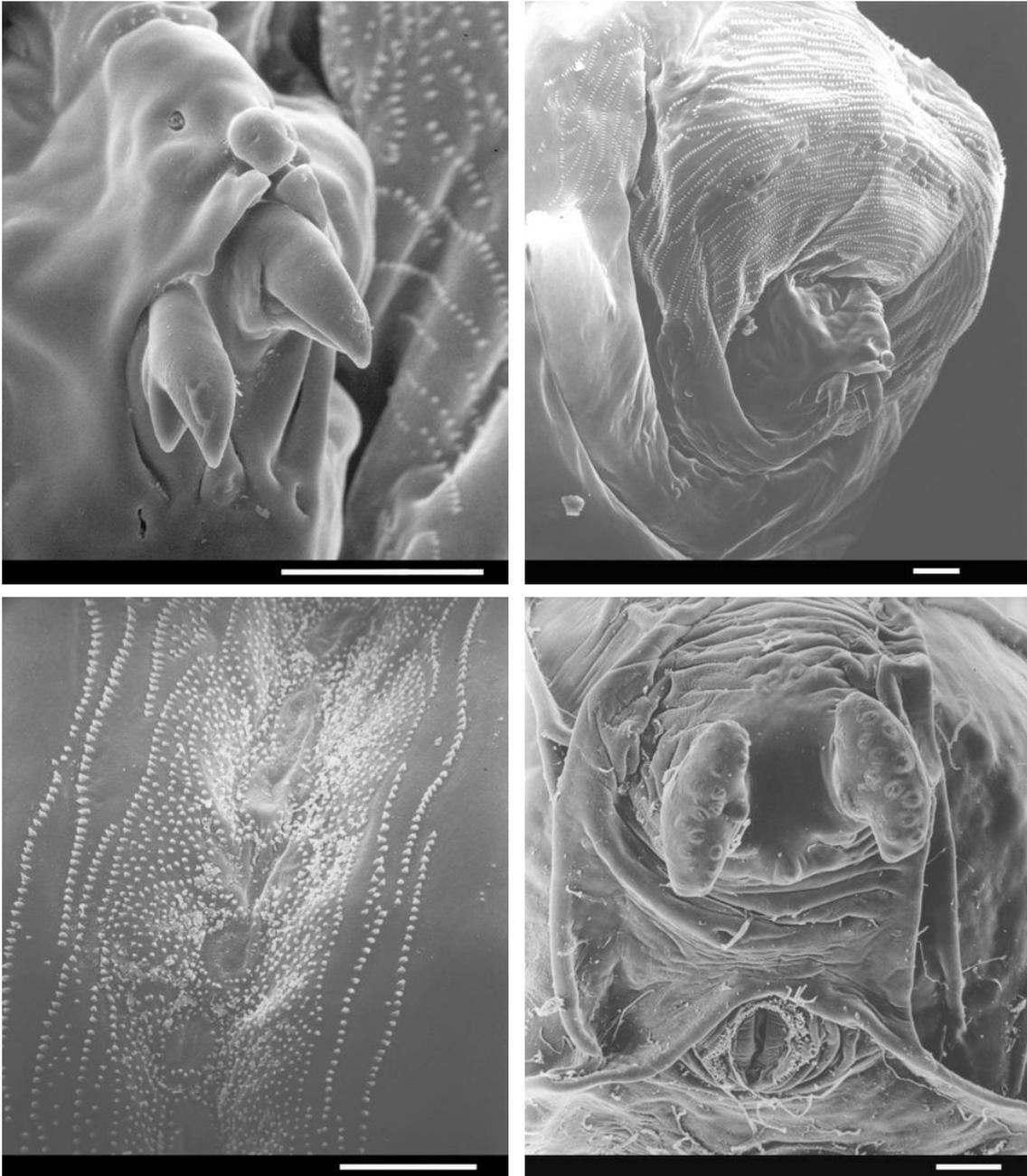


Abb. 107-109: Gallbildene *Hexomyza*-Art, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 107: Gesichtsmaske und Mandibeln; 108: Vorderteil; 109: Lokomotionsgürtel. Abb. 110: *H. simplex*, Puparium, Hinterstigmen und Analöffnung. Maßstriche = 50 μm .

skelette mehrerer unbestimmter Arten aus *Salix* und *Populus* untersucht. Das Material ist einige Jahre alt und deutlich ausgebleicht. Die fehlende oder vorhandene Pigmentierung der Umgebung der Marginalorgane konnte deshalb nicht untersucht werden. Deutliche Unterschiede zwischen den Arten bestehen in der Zahl der Mundhaken (*Populus* 4; *Salix*: 2) und der Grenze zwischen Mittel- und Basalteil des Cephalopharyngealskeletts. Bei der Art aus *Populus* sind die Teile getrennt, bei jener aus *Salix* verwachsen.

Das Mittelstück ist dick, gerade und etwas nach hinten verbreitert. In der Länge entspricht das Mittelstück denen der anderen untersuchten *Ophiomyia*- und *Hexomyza*-Arten. Der Basalteil ist kurz und eher schwach sklerotisiert. Die Flügel sind deutlich dicker als bei den hier ebenfalls untersuchten *Ophiomyia*-Arten.

Bionomie: Die Larven der traditionell in diese Gattung gestellten Arten (Ausnahme *H. simplex* s. o.) leben als Gallbildner an Ästen von *Salix*, *Populus* und *Sarothamnus*.

Tropicomyia

Diese Gattung wurde von Spencer (1973) für eine Reihe von Arten errichtet, die in Epidermiszellen von Blättern minieren und dazu eigentümliche, unverwechselbare larvale Mundwerkzeuge aufweisen. Weiterhin lassen sich auch Apomorphien an den Vorder- und Hinterstigma finden. Das hier beschriebene Puparium ist ein typischer Vertreter dieser Gruppe 1990 hat Spencer das Konzept dieser Gattung deutlich erweitert und einige Nicht-Epidermisminierer aufgrund von nicht näher beschriebenen Genitalmerkmalen mit in *Tropicomyia* aufgenommen, deren Larvalstadien sich teilweise deutlich von den Epidermisminierern unterscheiden. Ein Beispiel für eine solche Art ist *T. clutiae* (Spencer, 1964). Eine Diskussion und Abbildung der larvalen Mandibeln befindet sich in Spencer (1990). Da diese Arten hier nicht untersucht werden konnten, wurden die Frage ihrer systematischen Position nicht behandelt.

Tropicomyia theae (Green in Côtés, 1896) (Abb. 15, 30-31, 111-114, 123)

Material: Puparien in Teilen von Minen: Sri Lanka ex. *Camellia* (Theaceae): Nuwaraeliva Hakgala 27.vii. 99, leg. Anura Wijesekara.

Beschreibung: L (Puparium): - 2,2 mm; B (Puparium, Dorsallage): 1,2 mm; LPh: 0,52 mm; LM: 0,06 mm; HM: 0,11 mm. Diese sind dorsoventral abgeflacht und befinden sich in der Mine mit der Ventralseite nach unten. Beim Ausschlüpfen der Imago kommt es zu einer glatten Längsspaltung des oberen Pupariumsdeckels, der die Vorderstigma der Larve beinhaltet. Das Material stimmt weitgehend mit den Illustrationen zahlreicher *Tropicomyia*-Arten (als *Melanagromyza*) von Singh & Ipe (1973) überein. **Gesichtsmaske:** Die Umgebung der Marginalorgane der Gesichtsmaske ist stark pigmentiert. Über bzw. hinter den Mandibeln befinden sich hintereinander zwei Typen von Dorsalskleriten, von denen das hintere besonders lang und auffällig ist. **Cephalopharyngealskelett:** Die linke Mandibel ist auch hier wesentlich größer als die rechte. An den Vorderenden befinden sich keine eigentlichen Mundhaken, sondern je eine Sägekante. Die Sägen beider Mandibeln befinden sich fast genau übereinander und überlappen sich nicht; die Zahl und Größe der Zähne sowie auch die Länge der Kante variiert innerhalb vorliegenden Puparien stark. Mittel- und Basalstück entsprechen weitgehend der in dem Teil zur *Ophiomyia*-Gruppe beschriebenen Form. Eine - möglicherweise plesiomorphe - Abweichung ist, daß die Teile des Dorsalflügels hinten zusammenlaufen. In Singh & Ipe (1973) werden Arten sowohl mit parallelen als auch mit zusammenlaufenden Dorsalflügel (darunter

auch *theae*) illustriert. Die **Vorderstigma** der untersuchten Individuen haben einen extrem langen Stiel mit stark ovalem Querschnitt, sie übertreffen die Länge aller in Singh & Ipe (1973) gezeigten Arten. Sie liegen nicht an der Spitze des dorsalen Deckels, sondern dorsal etwas dahinter (Abb. 31). Die runde Spitze enthält ca. Fünf punktförmige Öffnungen in einer Reihe.

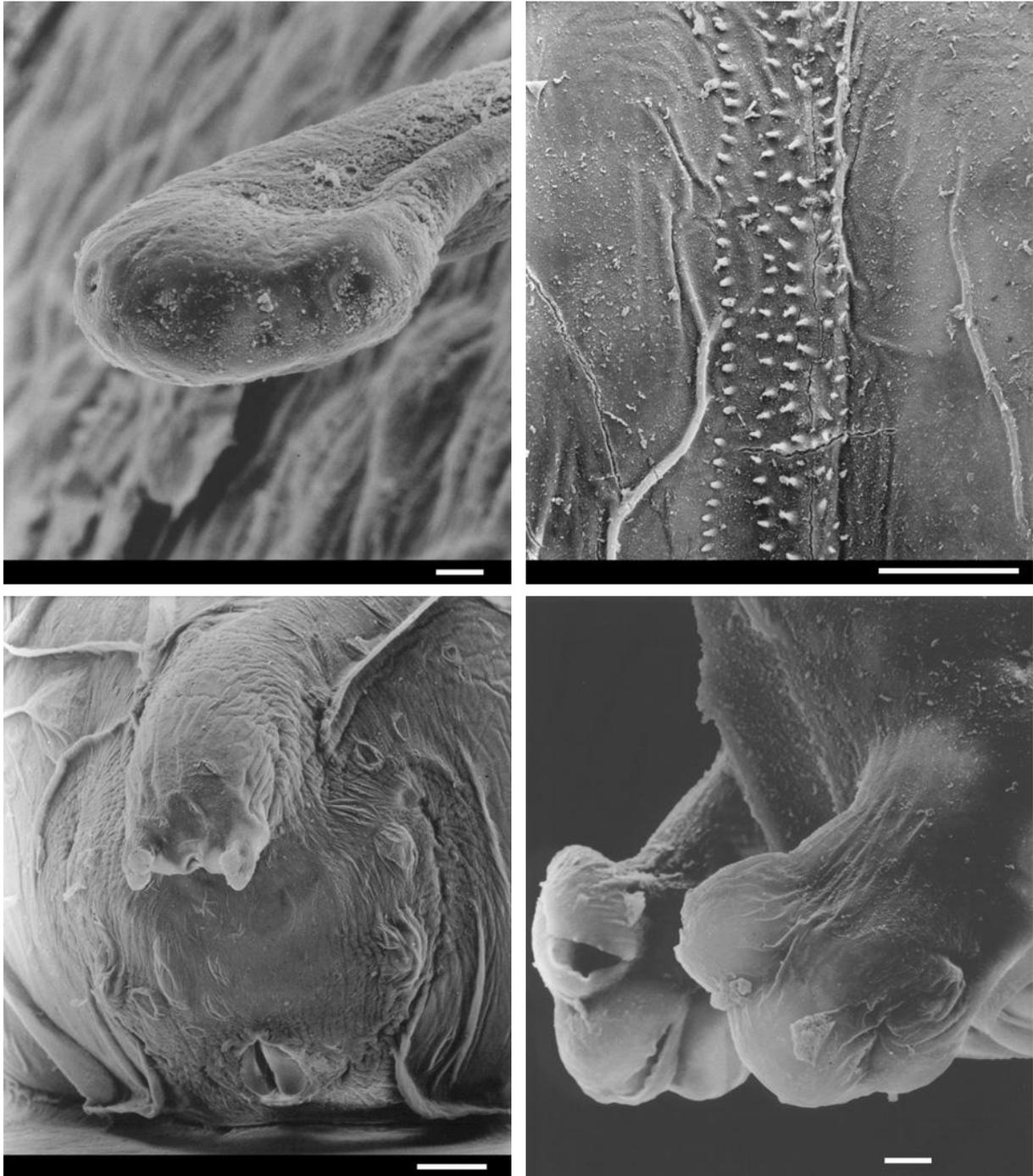


Abb. 111-114: *Tropicomyia theae*, Puparium: Von l. o. nach r. u.: **111**: Vorderstigma; **112**: Lokomotionsgürtel; **113**: Hinterteil (Pfeil zeigt die Position der Hinterstigma); **114**: Hinterstigma. Maßstriche: 111, 112, 113 = 5 μm ; 114 = 50 μm .

Die Dentikel der Lokomotionsgürtel sind schmal, spitz und von einheitlicher mittlerer Größe. Die kleinen **Hinterstigma** liegen bei den bisher bekannten *Tropicomyia*-Arten auf einem gemeinsamen zylindrischen Träger auf der Dorsalseite des letzten Segments. Die vorliegende Art

hat in Übereinstimmung mit den bisher bekannten Literaturdaten (Spencer, 1973, 1990) drei terminale Knospen mit schlitzförmigen am Puparium nicht verschlossenen Öffnungen. Ventral genau unterhalb der Hinterstigmen befinden sich zwei runde Löcher in der Cuticula von etwa der Größe der Hinterstigmen. Die unauffällige und flache Analwölbung liegt dicht unter den Hinterstigmen. Ein glatter innerer Bereich ist deutlich vorhanden. Zwischen Hinterstigmen und Analwölbung liegen zwei Paare lateraler Wölbungen, die an den vorliegenden Puparien nicht als Sinnesorgane eindeutig nachgewiesen werden können. **Bionomie:** Die meisten bekannten *Tropicomyia*-Arten ernähren sich von Epidermiszellen verschiedener Pflanzen und bilden entsprechende dünne, kaum sichtbare Minen auf der Oberfläche der Blätter, die mit den besonders feinen Mundwerkzeugen angelegt werden. Die Verpuppung erfolgt in der Mine. Wie einige Arten der Gattung ist auch die vorliegende Art polyphag und miniert unter anderem sowohl in Blättern der Tee- als auch der Kaffeepflanze.

Melanagromyza

=*Penetagramyza* Spencer, 1959 syn. nov. (s. S. 89).

Die Angehörigen dieses vor allem in tropischen Ländern artenreichen Taxons sind in der Regel Stengelmarkminierer. Typische Imaginalmerkmale ist die dunkle bläulich oder grünlich schillernde Körperoberfläche.

Die in der vorliegenden Arbeit mit dem REM untersuchten Larven stammen im wesentlichen aus der Westpaläarktis und zeigen eine hohe Übereinstimmung untereinander. Dies bestätigen auch lichtmikroskopische Untersuchung zahlreicher weiterer *Melanagromyza*-Arten, die Pakaniškis zur Verfügung gestellt hat und *aloes* (s. u.). Im folgenden wird nur *lappae* exemplarisch und ausführlich beschrieben, diese Beschreibung steht deshalb am Anfang dieses Teils. Für die weiteren mit dem REM untersuchten Arten *angeliciphaga* und *sativae* werden lediglich Unterschiede aufgezeigt.

Die Form der Gesichtsmaske weicht nicht wesentlich von *Ophiomyia* und *Hexomyza* ab. Das Paar der Terminalorgane ist durch charakteristische laterale Einschnürungen von dem hinteren Teil der Gesichtsmaske abgesetzt. Die Mandibeln sind kräftig und breit, breiter als die Gesichtsmaske. Der Körper ist eher langgestreckt und zylindrisch. Hinter dem Terminalkomplex liegt ein breites, stark pigmentiertes **Facialsklerit**, das den anderen Taxa der *Ophiomyia*-Gruppe fehlt. Es kann sich dabei um ein plesiomorphes Merkmal handeln, denn ein solches Sklerit ist auch bei *Japanagromyza* ausgeprägt. Die Marginalorgane befinden sich nicht, wie bei anderen Gattungen der Gruppe, auf einem lichtmikroskopisch sichtbaren, stark sklerotisierten Bereich. Das Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts ist kurz und breit, kürzer als der Basalteil. Besonders auffallend sind die stark sklerotisierten Hinterstigmen mit einem zentralen sklerotisierten Dorn unter der Häutungsnarbe, der von den ringförmig angeordneten terminalen Knospen umgeben ist. Inmitten dieser Knospen befinden sich auch die vier Drüsenöffnungen der Hinterstigmen, die größtmäßig den Knospen entsprechen (Abb. 23). Dies sind überzeugende Apomorphien, welche die Monophylie zumindest einer Gruppe innerhalb von *Melanagromyza* begründen. Die Zahl der terminalen Knospen und die Größe und Form des zentralen Dornes ist artspezifisch und kann zu diagnostischen Zwecken verwendet werden.

Es sind auch Arten mit reduzierten oder schwach sklerotisierten zentralen Dornen beschrieben worden, dazu gehört die äußerlich untersuchte Art *M. astragali* (Vilnius, Visoriai, ex *Astragalus glycyphyllus*, 06.09.1999 leg. Pakaniškis (7632)). Das Vorhandensein eines Facialsklerits und die große Übereinstimmung der Form des Cephalopharyngealskeletts läßt die Zugehörigkeit auch dieser Art zu dem Taxon *Melanagromyza* als gesichert erscheinen. Weitere Bei-

spiele dafür sind *M. tokunagai* Sasakawa, 1953 (Larvenabbildung: Sasakawa 1954), der Samenparasit *obtusa* (Malloch, 1914) (Larvenabbildung: Singh & Ipe 1973) und *metallica* (Thomson, 1869) (Larvenabbildung: Singh & Ipe 1973).

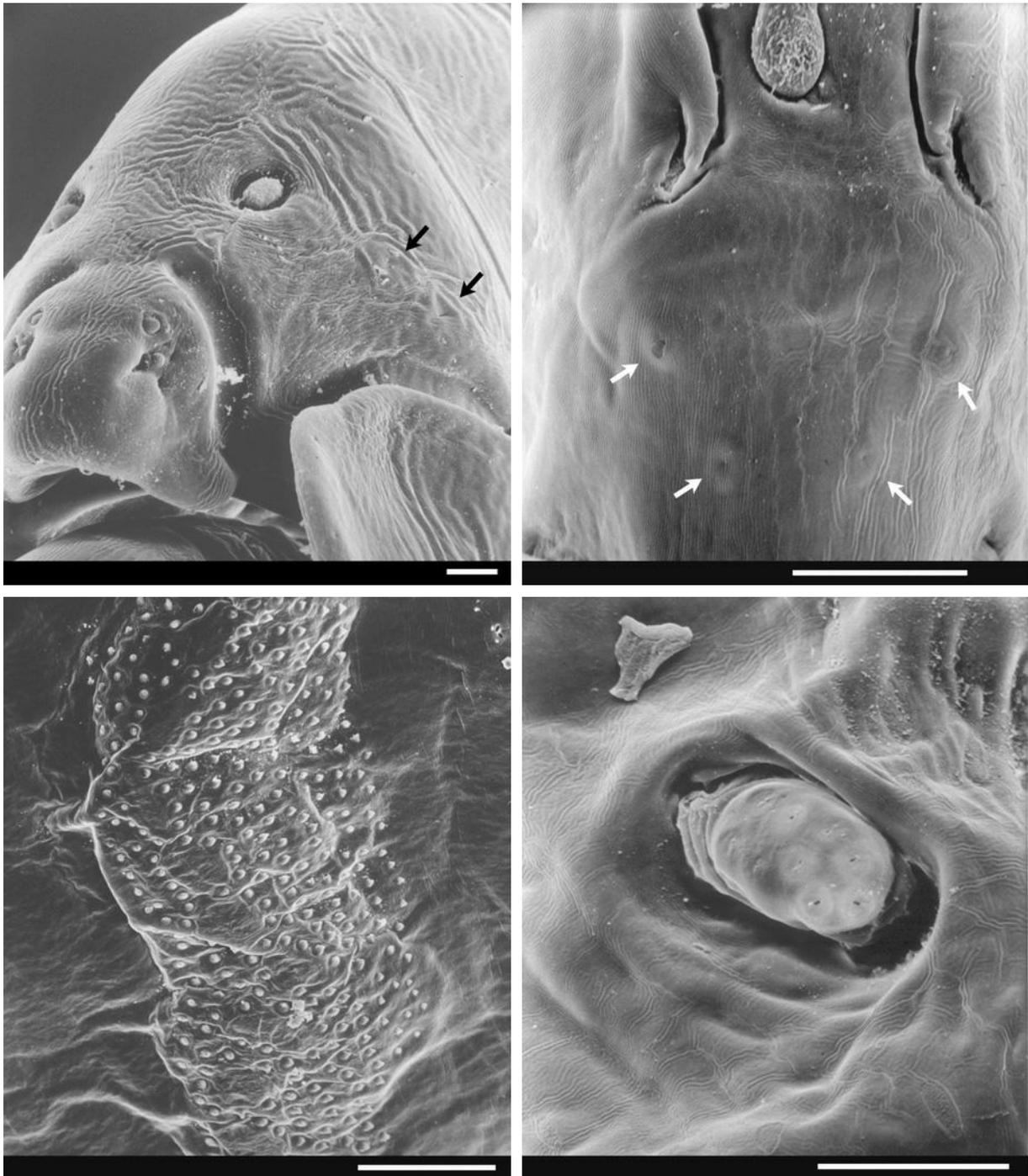


Abb. 115-118: *Melanagromyza lappae*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 115: Gesichtsmaske (die Pfeile deuten auf die Marginalorgane); 116: Bereich unter den Mandibeln (die Pfeile zeigen Submandibularorgane); 117: Lokomotionsgürtel; 118: Vorderstigmen. Maßstriche: 115 = 5 μm ; 116-118 = 50 μm .

***Melanagromyza lappae* (Loew, 1850) (Abb. 10, 23, 87, 115-118, 119-122, 125, 127-129)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Arctium minus*, leg. Dem. (2007971, 2407971, L1: 2206991, L1: 2806991)

Beschreibung: Die Larve ist mit bis zu 6,1 mm relativ lang. Mit der zylindrischen schmalen Form (B: 0,7 mm) und den breiten Mundhaken ist diese Art ein typischer Stengelminierer. LPh: 0,51 - 0,56 mm; LM: 0,17 - 0,18 mm; HM: 0,17 - 0,18 mm. Die **Gesichtsmaske** ist breit, die Sinnesorgane deutlich nach vorne gerichtet. Der Bereich der verschmolzenen Terminalorgane bildet die Spitze der Gesichtsmaske und liegt direkt über dem linken Mundhaken. Der Terminalkomplex ist durch zwei breite seitliche Furchen vom hinteren Bereich der Gesichtsmaske getrennt. Der Mundrand ist etwa bis zu diesen Furchen vorgezogen. Die Lateralfurche darüber ist deutlich ausgeprägt, hinter der Gesichtsmaske zweigt von da noch eine Gesichtsrandfalte ab. Der Terminalkomplex enthält nur sieben äußerlich sichtbare Elemente. Das einzige Papillensinnesorgan, T1, liegt dorsal etwas an den Vorderrand verschoben, TO2 und TO3 befinden sich an der üblichen Position. Darunter liegen drei weitere Gruben. Abweichend von den anderen Taxa der *Ophiomyia*-Gruppe befindet sich noch eine sehr kleine Grube zwischen T1 und TO3. Die Marginalorgane befinden sich in der Mitte zwischen Dorsalpapillen und Lateralfurche (Abb. 115). Seitlich neben dem Mundrand befindet sich ein Lateralorgan. Die linke **Mandibel** befindet sich unmittelbar in der Mitte unter dem Gesicht und hat auch die gleiche Breite wie dieses. Die schmalere rechte ist asymmetrisch seitlich und nach unten verschoben. Die obere linke Mandibel läuft wie die rechte zu einem einzigen großen Mundhaken aus. Unterhalb der Spitze befinden sich zwei nebeneinander liegende ventrale Kiele und darunter zwei kleinere Zähne, von denen nur der äußere lichtmikroskopisch wahrnehmbar ist. Ein schmaler Raum an der Basis zwischen den Mandibeln wird von dem Labialorgan, an dem einige Gruben zu erkennen sind, ausgefüllt. **Cephalopharyngealskelett:** Die linke obere Mandibel von der Haken spitze bis zum Hinterende ist länger als hoch. Der obere und hintere Rand ist sehr rund, er bildet nahezu den Teil eines Kreises. Der zweite Mundhaken der linken und der erste der rechten Mandibel liegen ziemlich genau übereinander. Schmale Lateralsklerite ziehen sich vom unteren Teil der Mandibeln nach oben bis über das Mittelstück hinaus. Diese liegen zumindest im dritten Larvenstadium dem Mandibularkomplex so dicht geschlossen an, daß sie leicht übersehen werden. Das Mittelstück ist sehr breit und kurz; hinsichtlich der Architektur der Seitenteile, der Ventralbrücke und des Speichelganges sind aber keine grundlegenden Abweichungen von den übrigen Taxa der *Ophiomyia*-Gruppe festzustellen. Der Hinterrand des Mittelstücks ist gerade. Auch bei *Melanagromyza*-Arten sind Vestigien der Dorsalflügelbrücke vorhanden (Abb. 125). Das schwach pigmentierte Mittelstück ist gedrungener als jenes der meisten *Ophiomyia*- und *Tropicomyia*-Arten. Beide Teile des Dorsalflügels sind etwa gleich lang und laufen parallel, der untere Teil ist dicker als der obere. **Vordere Thoraxsegmente:** Hinter dem glatten Kopfsegment befinden sich dorsal und lateral zahlreiche Reihen von eng nebeneinanderstehenden relativ breiten Dentikeln. Jedes Segment hat in der Mitte eine Reihe von Campaniformen Sensillen, auf dem ersten Thorakalsegment befinden sich dorsal noch einige mehr. Die **Vorderstigmen** liegen in Gruben, so daß die Knospen nicht über die Körperoberfläche hinausragen. Der Abstand beider Stigmen ist vergleichsweise groß. Die stark verwachsenen terminalen Knospen sind in zwei unregelmäßigen Reihen angeordnet und bilden eine kugelförmige Oberfläche. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus kleinen stumpfen Dentikeln von einheitlicher Größe. Dazwischen liegt eine Reihe von Muskelansatzstellen. Die Dentikel sind in gleicher Dichte und Anzahl auf den Dorsal- und Ventralseiten vertreten. Die Lokomotionsgürtel werden zum Körperende hin schwächer, die letzte Segmentgrenze hat gar keine Dentikel.

Die Cuticula des hinteren Körperteils hat eine charakteristisch faltige Oberflächenstruktur (Abb. 119-122), die weder bei *Ophiomyia* noch bei anderen Agromyzidenlarven gefunden wurde. Die Hinterstigmen sind von einem glatten Vorhof umgeben. Da die Falten auch lichtmikroskopisch nachweisbar sind, handelt es sich nicht um Trocknungsartefakte. Das **letzte Segment** ist nach hinten gleichmäßig konisch verjüngt und weist vor den das Ende bildenden Hinterstigmen eine Reihe von Campaniformen Sensillen auf. Wie bei *Agromyza*-Arten ist das letzte Segment durch zwei, hier allerdings auf die ventrale Hälfte beschränkte Reihen von Muskelansatz-

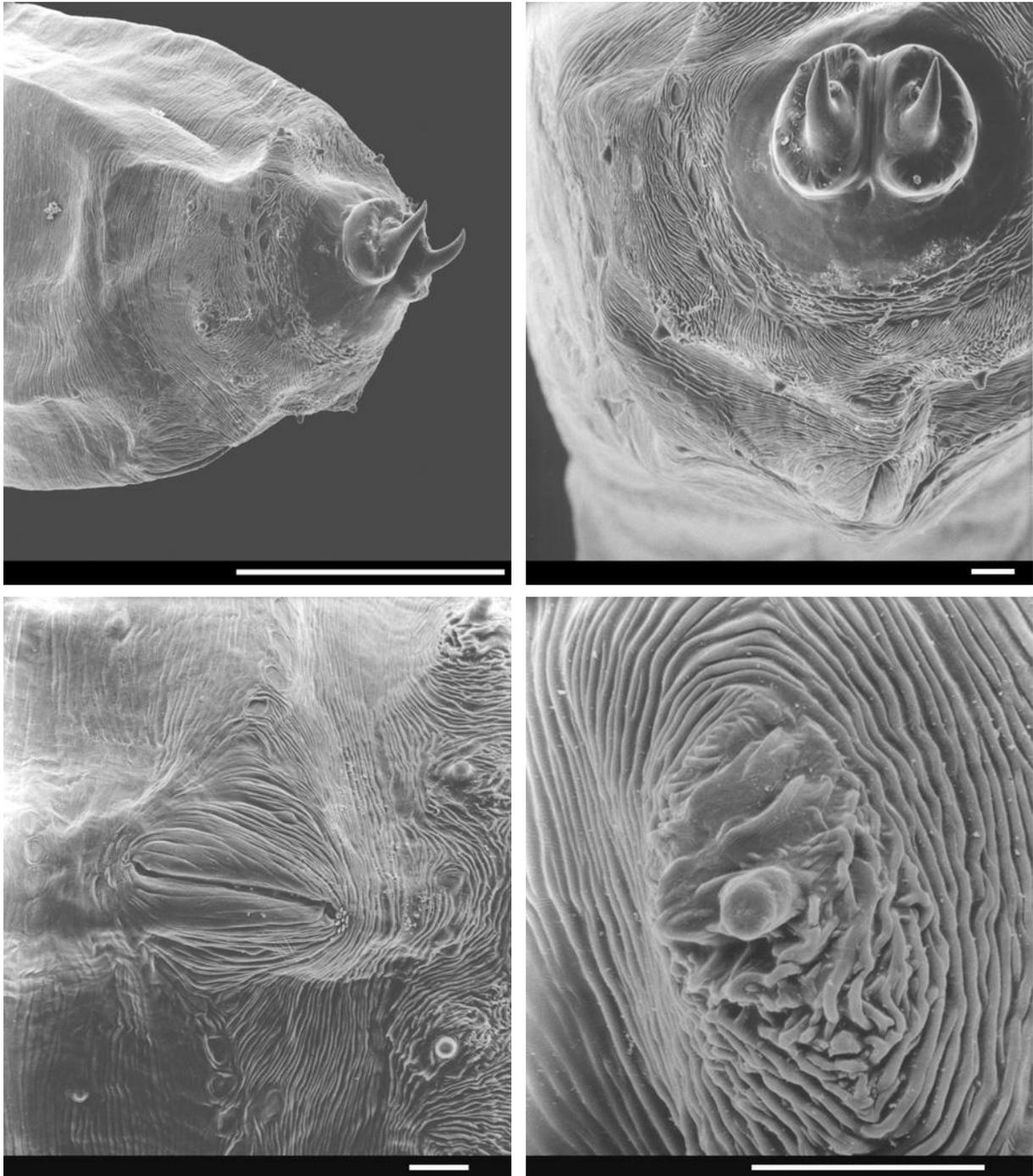


Abb. 119-122: *Melanagromyza lappae*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: **119**: Hinterteil lateral; **120**: Hinterteil posterior; **121**: Analwölbung; **122**: Sinnesorgan am letzten Segment. Die Umgebung zeigt die für *Melanagromyza* typische gefaltete Oberflächenstruktur der letzten Segmente. Maßstriche: 119 = 500 μm ; 120-122 = 50 μm .

stellen untergliedert, eine über der Analöffnung und eine Reihe knapp hinter den erwähnten Campaniformen Sensillen. Die breiten und kurzstielligen **Hinterstigmen** liegen dicht nebeneinander und sind nach hinten gerichtet. Die ca. 15 terminalen Knospen sind halbkreisförmig angeordnet. Dazwischen sind auf jeder Stigmenoberfläche vier Drüsenöffnungen vorhanden, die neben den schlitzförmigen Öffnungen auf der Oberseite sichtbar sind. Auf der Innenseite befindet sich jeweils der erwähnte stark sklerotisierte, etwas nach oben gekrümmte Dorn direkt unter der Häutungsnarbe (Abb. 23). Die **Analwölbung** ist klein und flach mit starken Längsfalten. Die Analorgane sind ebenfalls klein. Es ist kein anders strukturierter innerer Bereich am Rand der Analöffnung vorhanden.

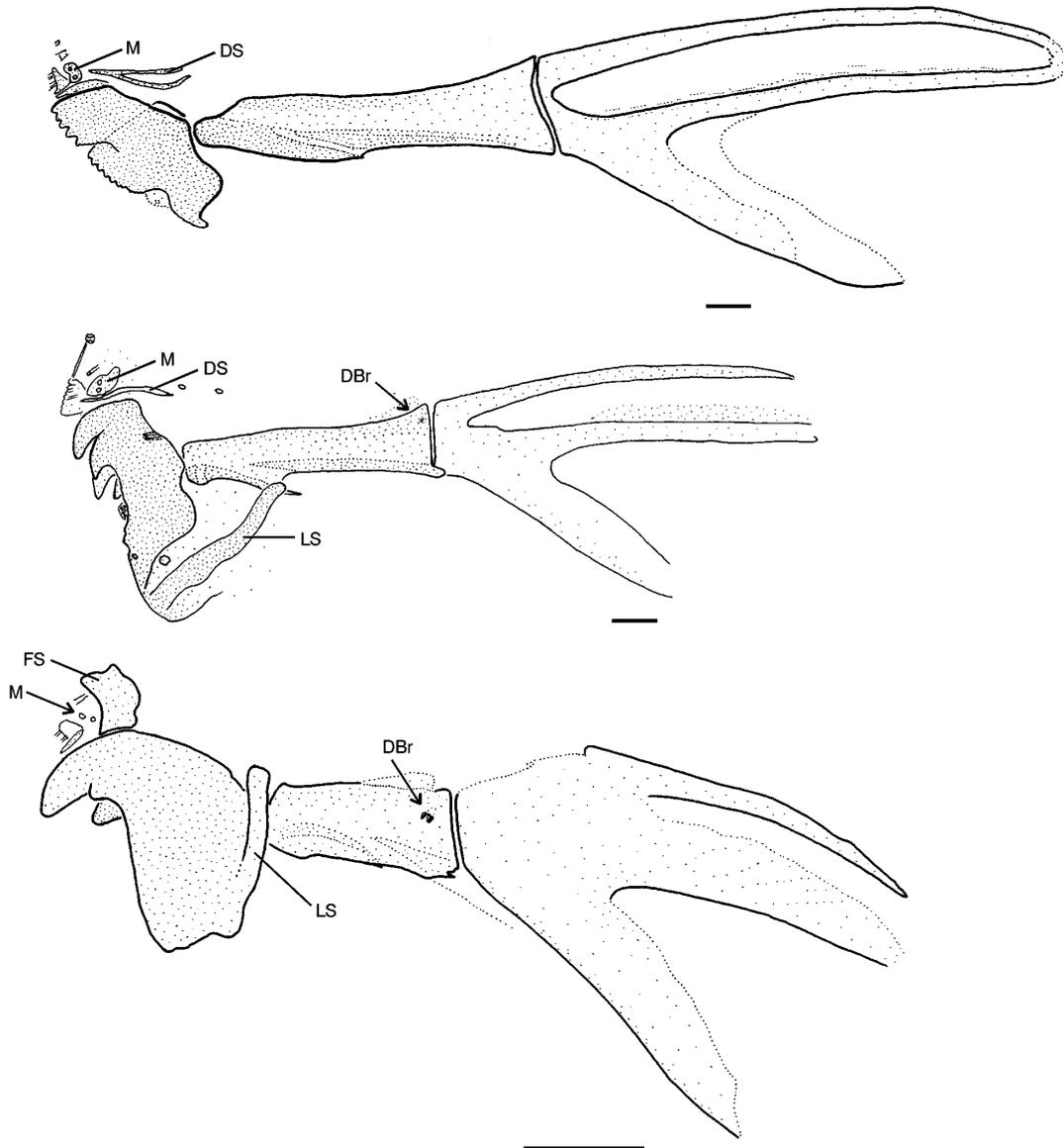


Abb. 123-125: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 123: *Tropicomyia theae*; 124: *Ophiomyia galii*; 125: *Melanagromyza lappae*. Abkürzungen: DBr = Dorsalflügelbrücke (bei den vorliegenden Arten reduziert), DS = Dorsalsklerit, FS = Facialsklerit, LS = Lateralsklerit, M = Marginalorgane (bei *T. theae* und *O. galii* von einem stark sklerotisierten Integument umgeben). Maßstriche: 123, 124 = 25 μm ; 125 = 0,1 mm.

L1 (Abb. 87, 128-129): Die Terminalorgane liegen dicht nebeneinander am vorgestreckten Unterrand der Gesichtsmaske. Zwischen den Terminalorganen verläuft noch eine schmale Mittelfurche, die noch vor dem papillenförmigen Element T1 endet. Der Gesichtsunterrand ist zu einer Lateralfurche verlängert, darüber ist die Gesichtsmaske nicht durch Furchen vom Kopfsegment abgesetzt. Außer Dorsal- und Terminalorganen sind auf REM-Aufnahmen keine Sinnesorgane auf dem Kopfsegment zu erkennen. Die Facialsklerite sind auch bei den ersten Larvenstadien vorhanden. Die Mandibeln sind in einem weiten Bereich zusammengewachsen, nur im unteren Drittel ist noch das beide Mandibeln trennende Labium zu erkennen. Insgesamt sind zwei etwa gleichgroße Mundhaken vorhanden. Die ursprüngliche Zugehörigkeit der Mundhaken zu einer Mandibel ist nicht eindeutig zu klären, aber die erheblich geringere Breite der linken Mandibel an der Basis spricht dafür, daß Mundhaken hauptsächlich von der rechten Mandibel gebildet worden sind. Der Mandibularkomplex ist relativ zu den hinteren Bereichen des Cephalopharyngealskeletts sehr groß; Lateralsklerite sind vorhanden. Das Mittelstück ist etwas kürzer als das Basalstück (gemessen vom Beginn der Verbreiterung); Ventral- und Dorsalflügel sind etwa gleich lang. Die kurz vor dem Basalstück liegende Dorsalflügelbrücke ist so stark ausgeprägt wie bei anderen Larven des ersten Stadiums, also nicht reduziert.

Puparium: Die Pupariumshülle ist, wie bei allen untersuchten Arten, hell und transparent. Auf der Oberfläche sind die wichtigsten Larvalmerkmale gut erkennbar. Der obere Öffnungsdeckel ist zweigeteilt. Das Cephalopharyngealskelett ist mit dem unteren Deckel verbunden, es liegt auf der Seite, der Mandibularkomplex befindet sich in einer charakteristisch winkligen Position gegenüber den hinteren Teilen, die bei den Larven nie auftritt.

Bionomie: Stengelmarkminierer an *Arctium*-Arten (Spencer 1976).

Melanagromyza aloes (Spencer, 1959) comb. nov.

=*Penetagromyza aloes* Spencer, 1959

Material: NHM: Ein Männchen mit Puparium auf einem Klebeplättchen an der gleichen Nadel, Etiketten an der Nadel von oben nach unten: 1. Mine an *Aloe petricola*. 2. ether fixed. 3. Süd-Africa. 4. [rot] Paratype. 5. No type status det C.A. Couch 1983. 6. *Penetagromyza aloes* Spencer; det. Spencer 1957. 7. Purchased from K.A. Spencer BM. 1978-466.

Zusätzlich befinden sich dort einige der in der Originalbeschreibung angegebene Parotypen. Auch diese weisen noch Reste der vermutlich nachträglich entfernten Puparien auf. Das vollständige Puparium wurde äußerlich nur lichtmikroskopisch untersucht. Auch das Cephalopharyngealskelett konnte von außen betrachtet werden. Die Ergebnisse sind so eindeutig, daß eine weitere Präparation unnötig ist.

Beschreibung: Das weißliche **Puparium** hat eine längliche Form. Der obere Pupariumsdeckel ist klar in Längsrichtung zweigeteilt. Die Hinterstigmen befinden dicht nebeneinander am Körperende und bestehen jeweils aus einem Ring von Knospen mit einem zentralen Horn. Die Oberfläche der Cuticula am letzten Segment weist eine faltige Struktur auf, wie sie nur für *Melanagromyza*-Arten charakteristisch ist. Das **Cephalopharyngealskelett** ist auf dem unteren Pupariumsdeckel auf für *Melanagromyza*-Arten charakteristische Weise geknickt und entspricht vollständig der Beschreibung von *Melanagromyza lappae*.

Imago: Die Cuticula ist glänzend und bläulich schimmernd, wie in der ganzen *Ophiomyia*-Gruppe sind nur zwei Dorsozentralborsten vorhanden.

Diskussion: Spencer beschrieb diese Gattung aufgrund des Fehlens der Postvertikalborsten. Das Typusmaterial wurde vollständig gezüchtet und die Puparien zu E.M. Hering gesandt, der sie untersuchen sollte (Spencer 1959). Die Ergebnisse dieser Untersuchung wurden jedoch nie veröffentlicht. 1990 zitiert Spencer lediglich eine briefliche Mitteilung Herings (veröffentlicht

in Spencer 1968), wonach das Cephalopharyngealskelett dieser Art besonders ursprünglich sei. Allein diese Meinungsäußerung bewog Spencer (1990) dazu, der Gattung *Penetagromyza* eine besonders basale Stellung zuzuschreiben. Die Gattung sei noch vor der Entstehung von *Melanagromyza* und *Ophiomyia* abgezweigt. Gleichzeitig beschrieb er aber auch die auffallende Ähnlichkeit der Bionomie und des Pupariums mit *Melanagromyza*. Z. B. berichtete er selbst, daß die Hinterstigmen zentrale Hörner haben.

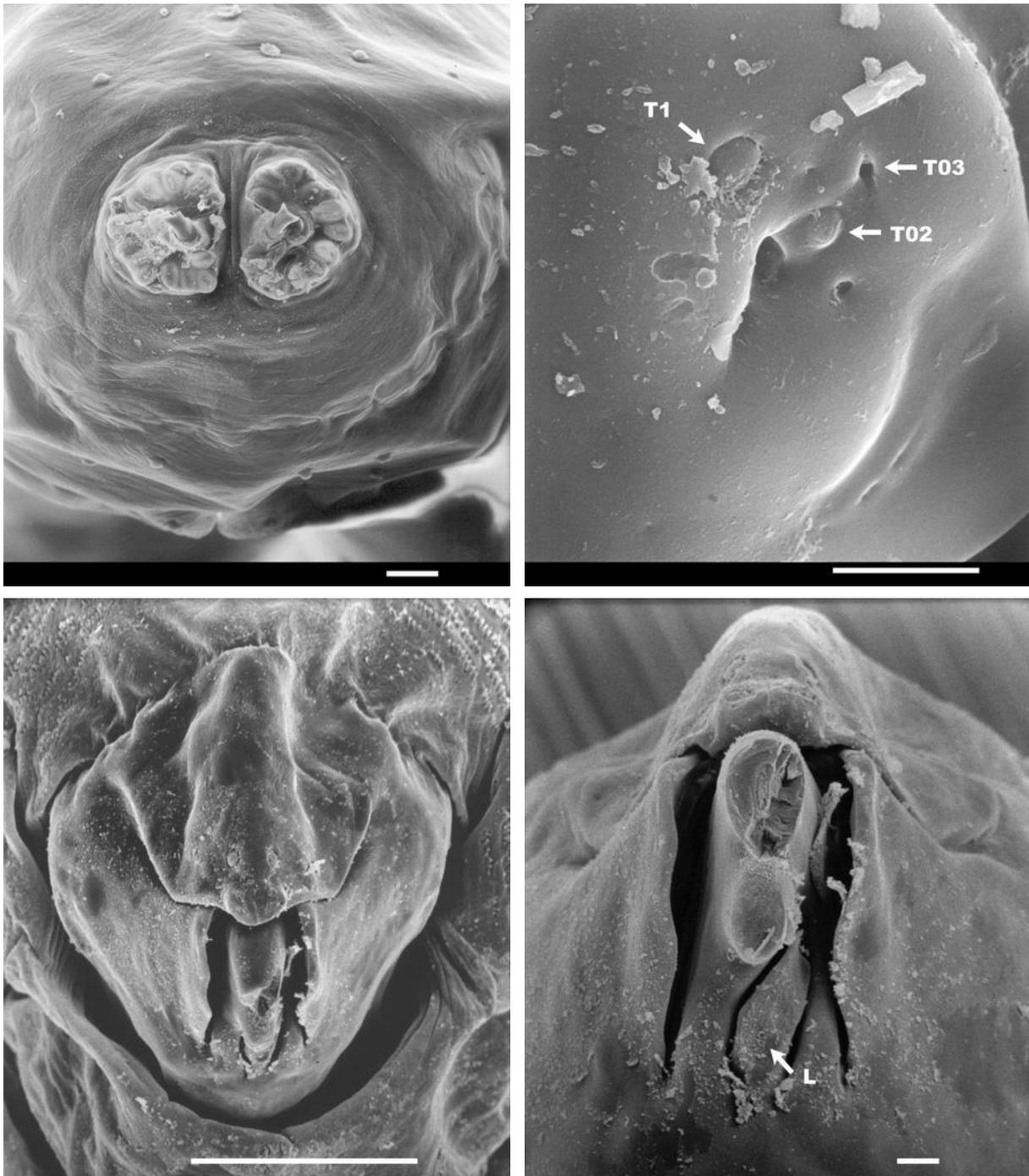


Abb. 126-129: Von l. o. nach r. u.: 126: *Melanagromyza sativae*, drittes Larvalstadium, Hinterteil; 127: *M. lappae*, drittes Larvalstadium, Terminalorgan (Abkürzungen, s. Text); 128, 129: *M. lappae*, erstes Larvalstadium. 128: Kopfsegment frontal; 129: Mandibeln (oberer Mundhaken abgebrochen, L = Labium). Maßstriche: 126, 129 = 50 μm ; 127, 128 = 5 μm .

Wie die kurze Beschreibung zeigt, konnten leicht alle wichtigen Apomorphien von *Melanagromyza* gefunden werden. Die Äußerungen Spencers über die Ursprünglichkeit dieser Art entbehrt jeder empirischen Grundlage. Durch die Synonymisierung wird *Melanagromyza* zu einem Monophylum.

Bionomie: Blattminierer im Innern der dicken Blätter von *Aloe petricola*. Verpuppung im Blatt dicht unter der Epidermis. Die Larve kann sich in diesen Blättern genauso verhalten wie die *Melanagromyza*-Stengelminierer.

Melanagromyza angeliciphaga Spencer, 1969

Material: D, NRW, Bi./Vilsendorf, ex *Angelica sylvestris*, leg. Dem. (0407975).

Kurzbeschreibung: Das Kopfsegment ähnelt *lappae*; anders sind nur die schärfer ausgeprägten Lateral- und Gesichtsrandfurchen. Der Bereich in der Nähe der Dorsalpapillen ist von feinen Poren umgeben. Die auch für *lappae* charakteristische faltige Textur des Integumentes ist auch auf den vorderen Segmenten stark entwickelt. Die Dentikel der Lokomotionsgürtel sind stärker zugespitzt. Am letzten Segment ist der glatte Vorhof um die Hinterstigmen kleiner, am vorliegenden einzelnen REM-Präparat wirkt das ganze Segment stumpfer.

Bionomie: Stengelmarkminierer in *Angelica* spp.

Melanagromyza sativae Spencer, 1957 (Abb. 126)

Material: Z 4480 ex *Dictamus albus*

Zoerner betrachtet die von ihm aus *Dictamus* gezüchteten Individuen als zu einer eigenen Art gehörig, die allerdings nie beschrieben wurde. Hier wird deshalb der Name der ähnlichsten und vermutlich nächst verwandten Art, *sativae*, verwendet. Die Unterschiede zu Zoerners "dictami" gelten als gering (v. Tschirnhaus pers. Mittl.).

Kurzbeschreibung: Die Lateral- und Gesichtsrandfurchen sind ähnlich scharf wie bei *angeliciphaga*. Das Integument ist insgesamt glatt, es fehlt die faltige Textur der anderen hier beschriebenen Arten. Die Muskelansatzstellen vor allem des **letzten Segments** sind demzufolge besonders gut zu erkennen. Besonders zahlreich sind sie lateral unmittelbar vor den Hinterstigmen. Der stark sklerotisierte zentrale Dorn der Hinterstigmen ist bei der vorliegenden Art nicht zugespitzt, sondern apikal abgeflacht mit einer seitlichen Spitze. Mit ca. zwölf liegt die Zahl der Knospen niedriger als bei *M. lappae*.

Bionomie: Stengelminierer in *Dictamus*.

Phytomyzinae

Die folgenden Arten werden traditionell unter der Unterfamilie Phytomyzinae zusammengefaßt. Über die phylogenetische Bedeutung dieser Gruppe wird an anderer Stelle diskutiert. Die meisten Arten lassen sich - zumindest diagnostisch - durch folgende Merkmale charakterisieren: Nur wenige Arten haben symmetrische oder nahezu symmetrische Mandibeln, bei der Mehrzahl der Arten ist die rechte Mandibel größer als die linke. Am Oberrand der Mundöffnung befinden sich zwei seitliche Mundlappen. Der Dorsalflügel des Cephalopharyngealskeletts ist eher schmal und gerade. Wenn eine Verzweigung bzw. die Bildung eines - stets offenen - Fensters vorliegt, dann ist der untere Teil nadelartig dünn und liegt in der Regel dicht unter dem oberen Teil. Dieser ist oft am Hinterrand scharf nach unten gebogen (Abb. 151). Die ver-

breitetste Form der Terminalorgane seien noch einmal zusammengefaßt (Abb. 18-20): T1 ist ein Papillensinnesorgan, T2 ein etwas kleineres Papillensinnesorgan, T5,6 zwei nebeneinander liegende Campaniforme Sensillen, T9 ist in der Regel ebenfalls als Campaniforme Sensille ausgebildet, die übrigen sechs Elemente grubenförmig. Abweichungen von diesem Muster sind fast stets Reduktionen.

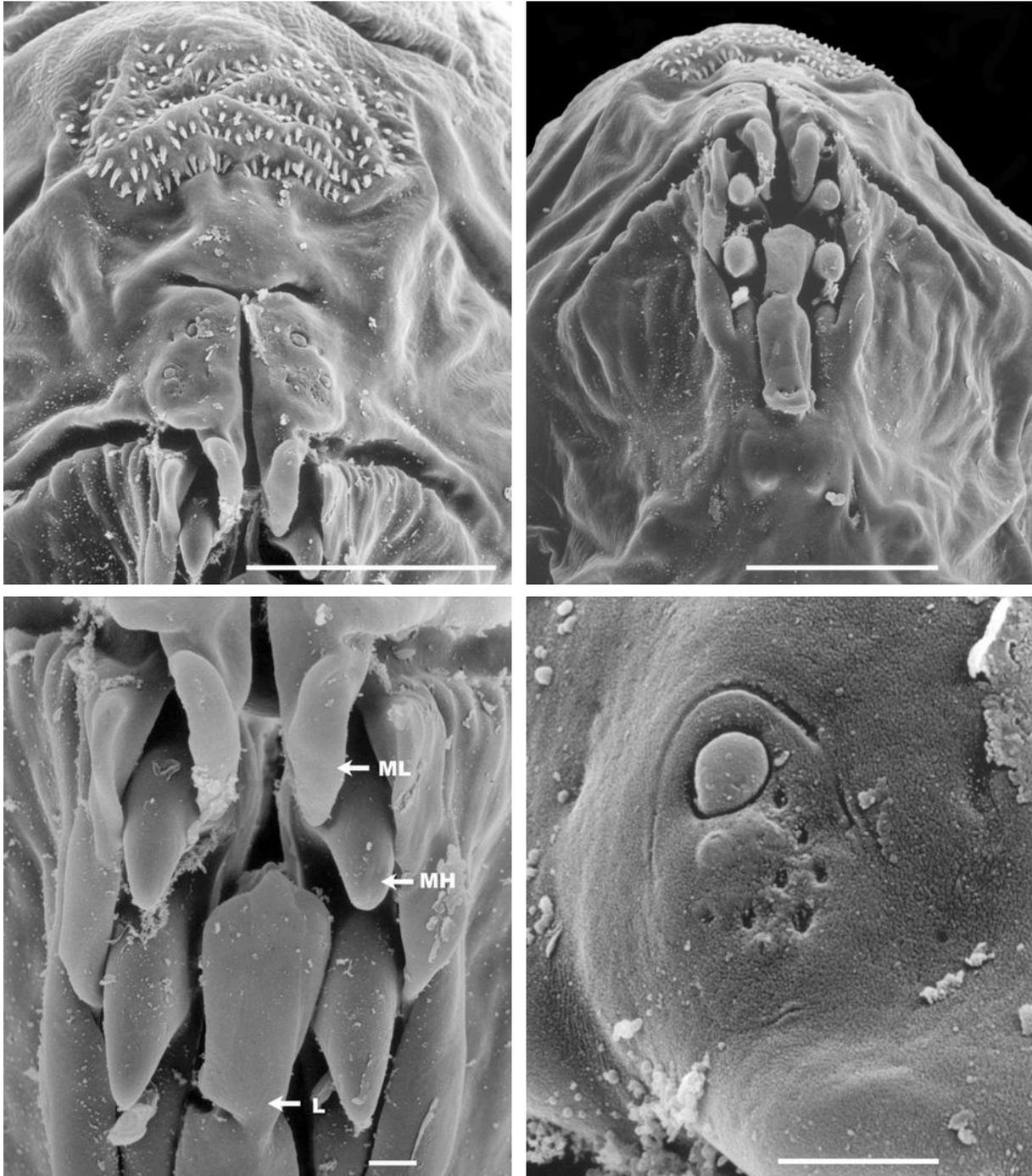


Abb. 130-133: *Nemorimyza posticata*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: **130**: Gesichtsmaske; **131**: Kopfsegment, anteroventral; **132**: Mundöffnung (Abkürzungen: ML = Mundlappen, MH = Mundhaken, L = Labium); **133**: Terminalorgan. Maßstriche: 130, 131 = 50 μm ; 132, 133 = 5 μm .

***Nemorimyza posticata* (Meigen, 1830) (Abb. 130-133, 134-137, 144, 164)**

Material: Larve: Zoerner 4056 ex *Solidago*; Minen, tote Larven und Cephalopharyngealskelette früher Stadien: D, NRW, Bi., ex *Solidago canadensis*, leg. Dem. (0608981).

Die bisher einzige Art der Gattung *posticata* wurde kürzlich von Zlobin (1997) durch einige bisher unter *Amauromyza* SG *Annimycella* geführte Arten ergänzt. Eine eigene Untersuchung des Pupariums von *Nemorimyza maculosa* (Malloch, 1913) bestätigte diese Sichtweise. Die Art erwies sich hinsichtlich zahlreicher Merkmale als mit *posticata* identisch.

Beschreibung: L: 4,2 mm; B: 0,9 mm (ein Exemplar gemessen). **Gesichtsmaske:** Die Mittelfurche ist sehr tief und auch lichtmikroskopisch sichtbar; sie endet in einer ebenfalls tiefen Querfurche über den Dorsalpapillen. Lateral fehlt eine Furche am Gesichtsrand. Der Unterrand ist in der Mitte durch zwei blattartige Protuberanzen ventral verlängert, die bis zu den oberen Mundhaken der Mandibeln reichen. Sinnesorgane: Die Platte des Terminalkomplexes ist in der oberen Hälfte durch eine Invagination vom übrigen Integument abgesetzt. Unter den elf Elementen bildet T1 das am höchsten gelegene und größte. Von den übrigen Elementen liegt keines weiter außerhalb. T5,6 haben die übliche Gestalt und liegen dicht zusammen unter T1. Am unteren Rand befindet sich eine flache Wölbung mit mittlerer Pore, die nach der Position als Element T9 identifiziert werden kann. Die übrigen Elemente sind grubenförmig. I1 liegt knapp über den Dorsalorganen, nicht sehr weit innen. I2, größer und etwas länglich, ist neben der Oberkante des Terminalkomplexes lokalisiert. Seitlich des Terminalkomplexes ist nur eine Marginale Sinnesgrube zu erkennen. Am Rand der Gesichtsmaske neben den Dorsalorganen liegt ein Paar Sinnesgruben. Eine obere laterale Sinnesgrube liegt auf der Lateralfalte. Über der Gesichtsmaske liegt eine rundliche Fläche mit ca. acht Reihen von kurzen Haaren. Eine Lateralfalte entspringt genau am Unterrand der Gesichtsmaske. Auf der Höhe der Stirnbehaarung verläuft eine zusätzliche obere Lateralfalte. Die **Mandibeln** haben je zwei apikal auseinanderlaufende, nicht alternierende Mundhaken, von denen die unteren etwas breiter ist. Die rechte Mandibel ist geringfügig größer als die linke. Von der Form der Mandibeln ist wenig zu erkennen, da sie nur wenig über den Gesichtsrand hinausragen. Das Labium ist breit und füllt in der unteren Hälfte des Mundes den Zwischenraum der Mandibeln aus. Der Gesichtsunterrand bildet an jeder Hälfte eine bereits erwähnte den Mundlappen ähnliche Protuberanz, der Unterschied zu den übrigen Phytomyzinae ist aber, daß sie klar mit dem Gesichtsunterrand verwachsen sind und nicht unter diesem herausragen. Außerdem fehlt jede Verbindung mit dem seitlichen Integument. Diese Unterschiede schließen jedoch eine Homologie mit den Mundlappen der übrigen Phytomyzinae nicht grundsätzlich aus. **Cephalopharyngealskelett (Abb. 144):** Am Mandibularkomplex sind keine Abduktorapodeme zu erkennen; darüber fehlen auch Dorsalsklerite. Am abgerundeten Unterrand fehlen ausgeprägte Apodeme zur Befestigung der Muskulatur. Das Mittelstück ist vom Basalabschnitt vollständig getrennt. Die Dorsalflügelbrücke ist breit und apikal deutlich über das Mittelstück erhoben, aber nicht so weit wie bei den meisten *Agromyza*-Arten. Der Dorsalflügel ist mehr als doppelt so lang wie der sklerotisierte Bereich des Ventralflügels. Der obere Teil ist schwach gebogen und von einheitlicher Dicke; erst am Hinterende ist er deutlich heruntergebogen. Dorsal ist er mit einer membranartigen "Rückenflosse" besetzt. Der nadelartig dünne untere Teil des Dorsalflügels ist weniger als halb so lang wie der obere. Der Ventralflügel hat ein nicht geschlossenes Fenster. **Vordere Thoraxsegmente:** Seitlich des Kopfsegments liegen die üblichen Reihen von kleinen Dentikeln. Die **Vorderstigma** liegen dicht nebeneinander auf der Dorsalseite. Sie tragen ca. 20 Knospen mit punktförmigen Öffnungen, die in Form eines asymmetrischen Horns angeordnet sind. **Lokomotionsgürtel** sind stark entwickelt und umziehen den ganzen Körper, dorsal und ventral sind

sie etwas verdünnt. Die Dentikel sind groß, die Muskelansatzstellen deutlich. Alle Körpersegmente nach dem zweiten haben auf der Mitte eine Reihe von Papillen. **Hinterstigmen** mit drei gleichen terminalen Knospen mit kleeblattartiger Anordnung. Die Häutungsnarbe ist auf den Innenseiten gut zu erkennen. Obwohl die Stigmen nach hinten gerichtet sind, liegen sie nicht auf einem gemeinsamen vom letzten Körpersegment abgesetzten Stigmenträger.

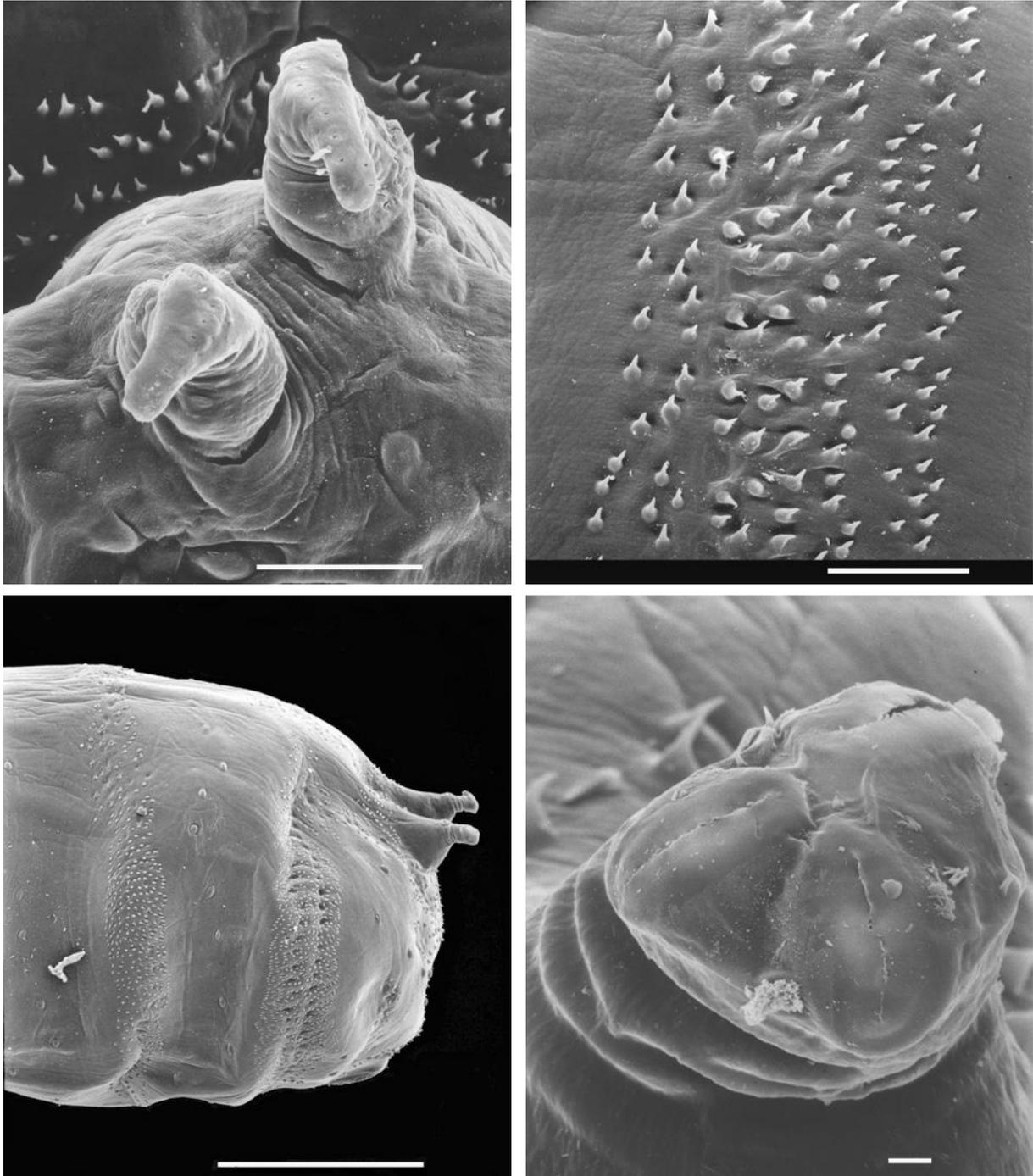


Abb. 134-137: *Nemorimyza posticata*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 134: Vorderstigmen; 135: Lokomotionsgürtel; 136: Hinterteil lateral; 137: Hinterstigma. Maßstriche: 134, 135 = 50 μm ; 136 = 500 μm ; 137 = 5 μm .

Das **Letzte Segment** ist wie bei einigen *Agromyza*-Arten etwas verbreitert. Der hintere Teil ist mit Papillen und Dentikeln besetzt. Subspirakularprozesse mit Sinnesorganen fehlen. Über

der Analwölbung liegt ein geschlossener Gürtel von Muskelansatzstellen. Die schmale Analwölbung ist mit Dentikeln und einer Papille pro Hälfte besetzt. Am Hinterrand befindet sich eine weitere Papille mit vermutlich einem Sinnesorgan.

L1 (Abb. 164): Die Mandibeln haben je zwei deutlich nebeneinander liegende nicht verwachsene Mundhaken, von denen die unteren nur wenig kleiner sind als die oberen. Der Mandibularkomplex ist dorsal am breitesten, ventral aber weniger verschmälert als bei *Agromyza*-Arten. Das Mittelstück läßt kein Labialsklerit erkennen und ist leicht nach unten gebogen. Die Spitze der Dorsalflügelbrücke befindet sich im letzten Drittel des Mittelstücks. Der deutlich nach unten gebogene Dorsalflügel ist deutlich länger als der Ventralflügel und hinten stark verbreitert.

Bionomie: Platzminen an *Solidago*, *Aster Baccharis* und *Erechtites* (Astereceae) (Spencer 1990). Die Art ist sowohl in Europa als auch in Nordamerika verbreitet.

Phytobia

Diese Gattung wird aufgrund der Imaginalmorphologie neben *Agromyza* als die ursprünglichste Gruppe der Agromyziden betrachtet (Spencer 1973, 1990). Die Larven haben dagegen mit der Asymmetrie der Mundhaken ein eher abgeleitetes Merkmal. Die extreme dünne und lange Körperform - die erwachsene Larve ist etwa 20 mal so lang wie dick - sowie die hinten zugespitzte hintere Ventralbrücke des Mittelstücks lassen sich als Apomorphien interpretieren.

Bionomie: Soweit bekannt, minieren sämtliche Larven in den Stämmen und Ästen neben dem Kambium von Laubbäumen. Die *Phytobia*-Larven ernähren sich allerdings nicht, wie früher angenommen (s. Spencer 1973), von Kambiumzellen direkt sondern von jungen unverholzten Zellen, die sich vom Kambium gerade abgespalten haben. Die Meristemzellen bleiben unangetastet (Wallner & Gregory, 1979, Ylioja et al., 1998). Die Eier werden von den Weibchen in jungen Zweigen abgelegt, die ausschlüpfenden Larven minieren von dort aus nach unten. Die erwachsenen Larven bohren sich aus und verpuppen sich im Boden. Erwachsen sind sie oft, wenn sie an der Basis des Stammes angekommen sind. Es ist aber noch nicht vollständig verstanden, wie sich die Larven in größeren Bäumen verhalten. Wallner & Gregory (1980) vermuten, daß sich die Larven weit über dem Boden ausbohren und zu Boden fallen lassen, d.h. sie blieben dann überwiegend in den jüngeren Ästen. Das ist nicht unwahrscheinlich, denn es wird oft beobachtet (z. B. Rexrode & Baumgras, 1980), daß die *Phytobia*-Fraßaktivität in den ersten 15 Jahren des Kambiumwachstums am höchsten ist. Weil die Larven in Nutzholz auffällige Spuren hinterlassen, verringern sie den Marktwert des Holzes, möglicherweise werden die Bäume auch durch starken Befall geschwächt. *Phytobia*-Larven gelten daher als schädlich.

Phytobia cambii (Hendel, 1931) (Abb. 138-141, 142-143, 145)

Material: FL, 6857:622, Laukansaari, Runkaharju, ex *Betula pendula*, leg. Tiina Ylioja (Dempewolf, Sammlungsnummern: 2807951, 0108951, 0308951). Das Material wurde auf den Etiketten als *Phytobia betulae* (Kangas, 1935) bezeichnet, eine Art, die kürzlich mit *cambii* synonymisiert wurde (v. Tschirnhaus 1992).

Beschreibung: L: - 19 mm; B: - 0,9 mm; L(Puparium): 5,2 (A 540) - 7,5 (A 491) mm. Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** ist deutlich präsent aber lichtmikroskopisch nicht sichtbar. Sie verzweigt sich knapp oberhalb der II-Gruben. Über dem Teilungspunkt befindet sich ein kleiner Frontalfortsatz. Der Unterrand ist direkt mit dem Mundrand und den vermutlichen Mundlappen verwachsen. Lichtmikroskopisch ist am Hinterrand eine deutliche Pigmentierung er-

kennbar. **Sinnesorgane:** insgesamt sind die Sinnesorgane eher nach vorne gerichtet. Die Zahl der Einzelemente innerhalb des Terminalkomplexes ist deutlich reduziert, die vorhandenen sind aber relativ groß. Die große Papille liegt wie üblich hinten oben, eine weitere Gruppe von zwei Gruben in einer länglichen Vertiefung befindet sich weiter innen, eine davon ist mit Sicherheit die kleine Papille. Weiter außen unterhalb der großen Papille liegt eine einzelne Grube. In der Mitte könnten sich noch die "Campaniformen Sensillen" als Rest befinden. Maximal wären fünf Elemente erhalten. Innere Sinnesgrube: Beide Paare an normaler Position, die oberen Sinnesgruben sind jedoch noch nicht sicher nachgewiesen.

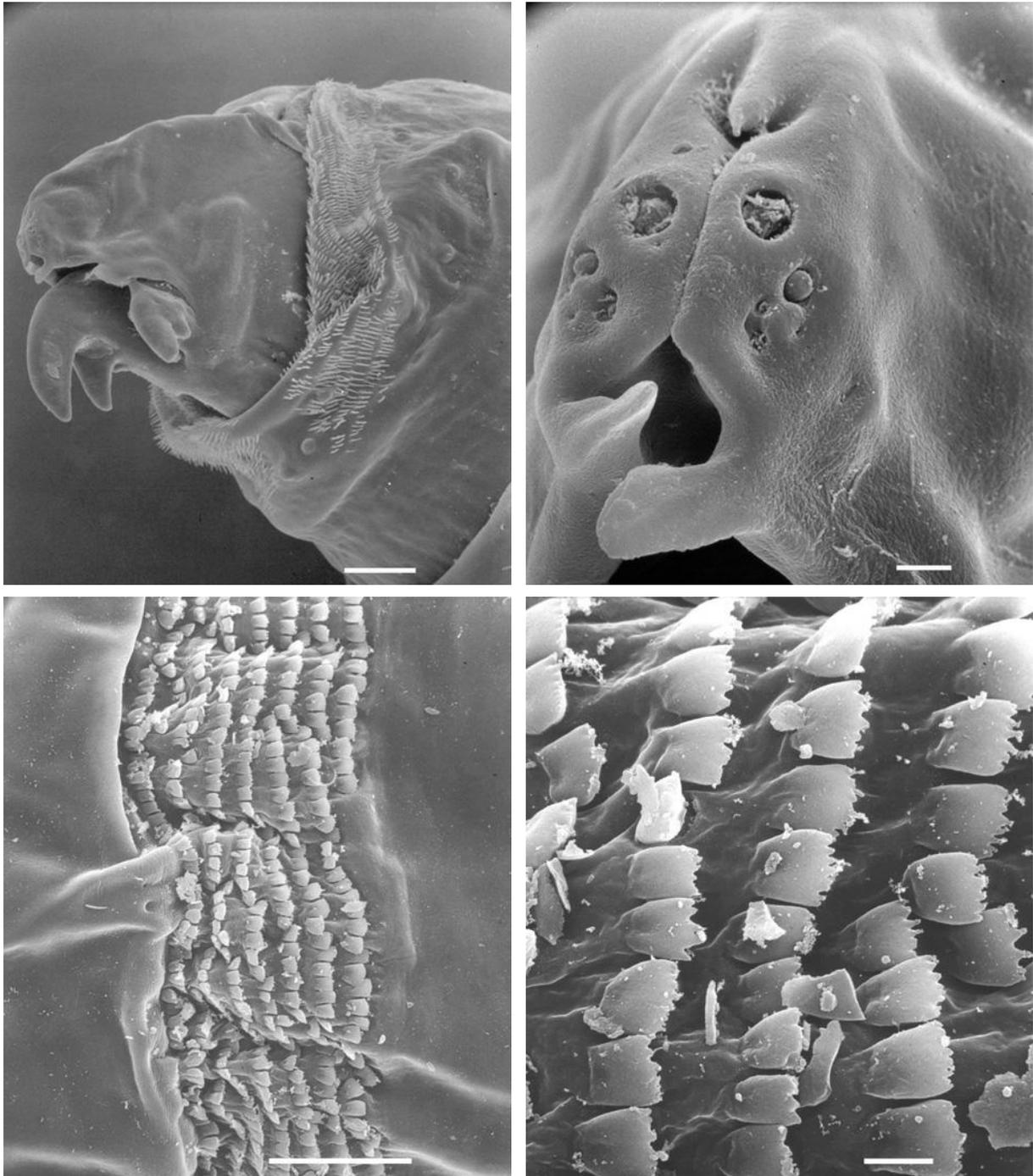


Abb. 138-141: *Phytobia cambii*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 138: Kopfsegment; 139: Gesichtsmaske; 140-141: Lokomotionsgürtel. Maßstriche: 138, 140 = 50 μm ; 139, 141 = 5 μm .

Beide **Mandibeln** sind etwas schräg nach außen gerichtet. Die erheblich größere rechte Mandibel hat zwei Mundhaken, von denen der obere etwa doppelt so lang ist wie der etwas seitlich versetzte untere. Die gesamte Mandibel ist - relativ - nicht so groß wie bei *Ph. cerasiferae*. Der obere Mundhaken der linken Mandibel liegt etwa auf gleicher Höhe wie der untere der anderen. Auch die linke Mandibel hat noch einen kleinen zweiten Mundhaken. Die Mundlappen sind asymmetrisch, der linke größer als der rechte. Beide sitzen am Mundrand und sind mit diesem verwachsen. Dagegen sind sie im Unterschied zu vielen Arten letzterer Gattung nach innen gebogen. Etwas unterhalb des Gesichts befindet sich noch ein zweites Paar gerader Mundlappen. Die zwei großen Papillen am unteren Mundrand sind vorhanden und stehen weit auseinander. Das Labium ist verglichen mit den Mandibeln klein und trägt ebenfalls die üblichen Gruben. Die Mundöffnung ist sehr groß und anscheinend zweigeteilt.

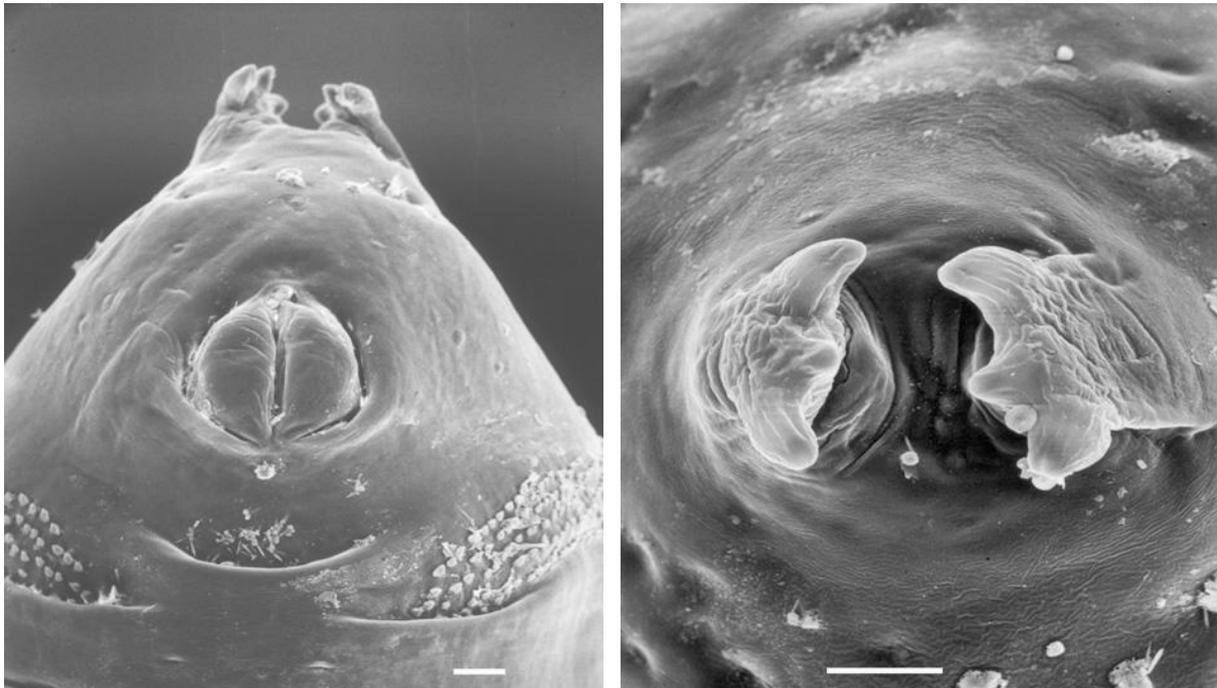


Abb. 142, 143: *Phytobia cambii*, drittes Larvalstadium. Von links: 142: Analwölbung; 143: Hinterstigmen. Maßstriche = 50 μ m.

Über den Mandibeln unter dem Gesicht scheint sich noch eine weitere große Öffnung zu befinden. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex hat gegenüber dem Mittelstück eine nach vorne gerichtete Position, die auf der rechten Mandibel sichtbaren zwei Löcher bilden eine absteigende Linie. Am Hinterrand des Mandibularkomplexes befinden sich gegenüber den oberen Mundhaken deutliche Abduktorapodeme. Der ventrale Teil der Mandibeln ist deutlich zugespitzt. Die Lateralsklerite sind groß mit indistinkten Rändern; von der Seite betrachtet verdecken sie den vorderen Abschnitt des Mittelstücks. Das Labialorgan ist oval geformt und enthält acht in vier Zweierreihen angeordnete Löcher. Der Speichelzufluß befindet sich am Hinterrand des Mittelstücks, ist aber deutlich von allen Seiten von der Ventralbrücke umschlossen. Der apikale Teil der kleinen Dorsalflügelbrücke befindet sich innerhalb des Mittelstücks. Dieses bildet mit dem getrennten Basalstück dorsal eine fast gerade Linie, über der ein schwach pigmentierter Membranbereich liegt. Der nicht unterteilte Dorsalflügel ist doppelt so lang wie der schwach pigmentierte Ventralflügel, der kein Fenster enthält. Hinter dem Kopfsegment folgt ein schmaler Ring von recht dichten Setulae. Ansonsten ist der Thoraxbereich nahezu nackt, an

den Segmentgrenzen befinden sich Dentikel nur auf der Dorsalseite. Die "Segmentgrenzen" sind zwischen dem ersten und zweiten Thorakalsegment etwas verschoben. Die am Körper anliegenden abgeflachten **Vorderstigmen** sind flach mit einer rosettenförmig angeordneten gleichmäßigen Reihe von zehn bis zwölf terminalen Knospen. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus nur einer Reihe der charakteristischen blattartigen nicht zugespitzten Dentikeln. Nur am letzten Segment sind mehr Dentikel. Alle Dentikel sind ausschließlich nach hinten gerichtet. Die **Hinterstigmen** liegen semidorsal. Drei gleich große Knospen liegen hintereinander auf abgeflachten Stigmenträgern. **Letztes Segment:** Über den Stigmen befinden sich zwei Papillen. Die Hinterstigmen werden von einem Ring von Muskelansatzstellen umgeben, sonst ist das Segment glatt. Die glatte Analwölbung ist nur schwach gewölbt.

Das **Puparium** ist anders als die Larven von kompakter Form, nur ca. vier mal so lang wie breit. Es sind kleine, unscheinbare Prothorakalhörner vorhanden.

Wirtspflanze: *Betula* spp.

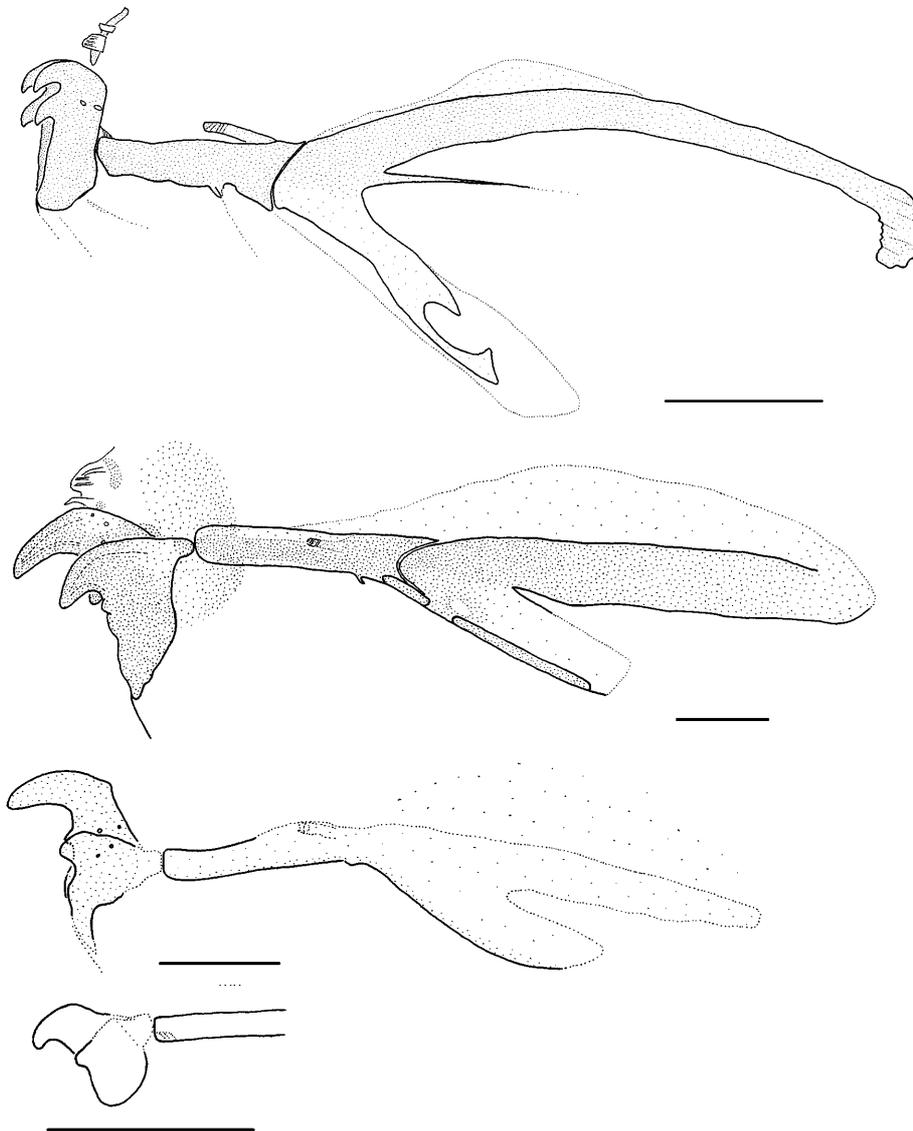


Abb. 144-148: Cephalopharyngealskelette. 144: *Nemorimyza posticata*, drittes Larvalstadium; 145: *Phytobia cambii*, drittes Larvalstadium; 146: *Ph. cerasiferae*, zweites Larvalstadium; 147: *Ph. cerasiferae*, erstes Larvalstadium. Maßstriche: = 0,1 mm.

***Phytobia cerasiferae* (Kangas, 1955) (Abb. 146-147, 148)**

Material: Schleswig-Holstein, Sieversdorf, Garten ex *Prunus domestica* (sehr alter Baum), leg v. Tschirnhaus 9.5.1977 (M 48). Die Probe enthält mehrere Larven des späten ersten und zweiten Stadiums.

Beschreibung: L(L2): - 7,8 mm; B(L2): 0,5 mm; LPh: 0,52 - 0,53 mm; LM: 0,11 mm; HM: 0,12 - 0,13 mm. Im Lateralbereich sind keine Furchen vorhanden, über der **Gesichtsmaske** befindet sich jedoch ein lappenartiger Stirnfortsatz, wie er auch bei *Ophiomyia* vorkommt. Am Kopf befinden sich Campaniforme Sensillen. **Gesichtsmaske:** Die zwei fast zusammengewachsenen Gesichtshälften sind etwa so breit wie die direkt darunter befindliche obere rechte Mandibel und bilden eine Halbkugel. Die Mittelfurche endet etwa auf der Höhe der Dorsalpapillen. Lateral und dorsal sind keine Furchen vorhanden, die das Gesicht begrenzen. Die linke Gesichtshälfte ist am Unterrand etwas zugespitzt und steht etwas ab. **Mandibeln:** Die rechte obere ist sehr lang und gebogen, während die linke nicht nur nach unten sondern auch zur Seite verschoben ist. Hier scheint eine funktionelle Einzähigkeit vorzuliegen. **Cephalopharyngealskelett:** Die obere Mandibel hat nur einen extrem verlängerten und verdickten Haken. Der ebenfalls einzelne Haken der linken Mandibel ist klein und reduziert. Er wird in Seitenansicht nahezu vollständig vom rechten verdeckt. Der Mandibularkomplex ist ventral zugespitzt und hat wie *cambii* eine hintere Verdickung über dem Vorderrand des Mittelstücks. Sie ist am vorliegenden älteren Material membranartig durchsichtig. Die zwei hinteren Teile des Cephalopharyngealskeletts sind miteinander verwachsen und dorsal stark abgeflacht. Die Verwachsung ist allerdings bei zweiten Larvenstadien ein häufiges Merkmal, die dritten Stadien dieser Arten haben oft getrennte Sklerite. Die Dorsalflügelbrücke ist auch wie bei *cambii* kurz und gerade. Der Dorsalflügel ist mehr als doppelt so lang wie der Ventralflügel und hat keinen unteren Teil. Der Ventralflügel hat kein Fenster. **Vorderstigma** liegen sehr dicht nebeneinander; die etwa sechs Knospen befinden sich auf einem kurzem Stigmenträger. Die Öffnungen sind schlitzförmig. Die **Lokomotionsgürtel** beschränken sich auf den Bereich hinter den Segmentgrenzen und bestehen aus sehr regelmäßigen Reihen blattartiger nicht zugespitzter Dentikel. An der Grenze zwischen letztem und vorletztem Segment sind die blattartigen Zähnchen an der Außenkante gesägt. Auf jedem Abdominalsegment liegt eher im unteren Bereich hinter dem Warzengürtel ein Sinnesorgan mit halbkreisförmiger Öffnung. Die **Hinterstigma** sitzen auf sehr breiten zylindrischen Trägern auf der Dorsalseite und sind nach hinten gerichtet. Die drei Knospen liegen untereinander. Hinter dem letzten breiten Lokomotionsgürtel sind keine Dentikel mehr vorhanden. Lateral liegen zwei Campaniforme Sensillen auf jeder Seite. Zwischen Hinterstigma und Analwölbung befindet sich eine große Wulst, die mit zahlreichen Muskelansatzstellen besetzt ist. Die Analwölbung ragt deutlich heraus. Es ist keine Papille auf den Hälften der Analwölbung zu erkennen, aber am Rand derselben befindet sich ein Paar Gruben, das Sinnesorgane enthalten könnte.

L1 (Abb. 147): Die Mandibeln sind getrennt und haben je einen Mundhaken. Die Form des Mandibularkomplexes und der hinteren Teile des Cephalopharyngealskeletts ist ähnlich wie im zweiten Larvenstadium.

Wirtspflanze: *Prunus* spp.

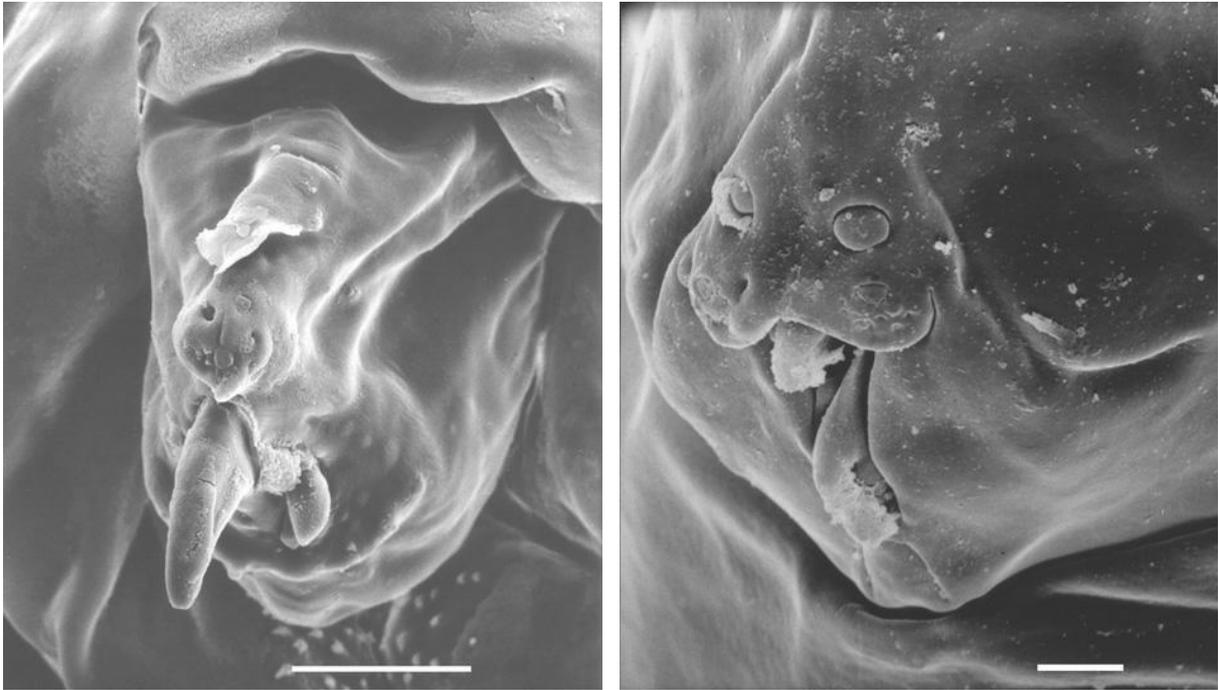


Abb. 148: *Phytobia cerasiferae*, zweites Larvalstadium, Kopfsegment; 149: *Phytoliriomyza melampyga*, erstes Larvalstadium, Gesichtsmaske. Maßstriche: 148 = 50 μm ; 149 = 5 μm .

Amauromyza

Innerhalb dieser Gattung wurden bei Larven ausgesprochen plesiomorphe Merkmale gefunden. So sind die hier untersuchten Arten *?lamii* und *verbasci* die einzigen Arten der Phytomyzinae, die über ansatzweise gesockelte Terminalorgane verfügen. Die Arten *A. (Cephalomyza) luteiceps* sowie die ebenfalls lichtmikroskopisch untersuchte Art *A. (C.) abnormalis* (Malloch, 1913) haben deutlich nach hinten gerichtete Hinterstigmen, deren drei terminale Knospen jeweils gleich gestaltet sind (auch der Stengelminierer *chenopodivora* Spencer, 1971; s. Spencer 1976: Abb. 290), während die Hinterstigmen von *?lamii* und *verbasci* die charakteristische Verlängerung der hintersten Bulben aufweisen, wenn auch im Falle von *verbasci* etwas schwächer als bei *Phytoliriomyza* und den übrigen Gattungen, in denen das Merkmal vorkommt. Alle untersuchten Arten haben einheitlich asymmetrische Mundhaken, die rechte Mandibel ist größer als die linke. Als mögliche Apomorphie gilt die Vergrößerung und Sklerotisierung des Basalteils des ejakulatorischen Apodems (Spencer 1976, 1990).

Die Bionomie der Gruppe ist vielseitig, neben einigen Verursachern von Blattminen kommen auch Stengelminierer vor. Beispiele sind *luteiceps* und *abnormalis*. Wie die folgenden Beschreibungen zeigen werden, unterscheiden sich die Mundwerkzeuge beider Gruppen tiefgreifend (Abb. 150, 151).

Es wurden einige Untergattungen beschrieben, von denen heute noch *Amauromyza* s. str. Hendel, 1931 und *Cephalomyza* Hendel, 1931 anerkannt werden. Diese werden in der vorliegenden Arbeit nicht diskutiert, weil die Larvalmorphologie nicht die geringste Bestätigung für sie erbrachte. Die beiden untersuchten sehr ähnlichen Blattminierer gehören nämlich unterschiedlichen Untergattungen an.

Zusätzliches Material: Puparien von *Amauromyza (Cephalomyza) abnormalis*, Mexiko, Montecillo ex *Amaranthus hypochondriacus* (P 143), leg. v. Tschirnhaus. Die Puparien und die Cephalopharyngealskelette stimmen vollständig mit denen von *luteiceps* (s. u.) überein.

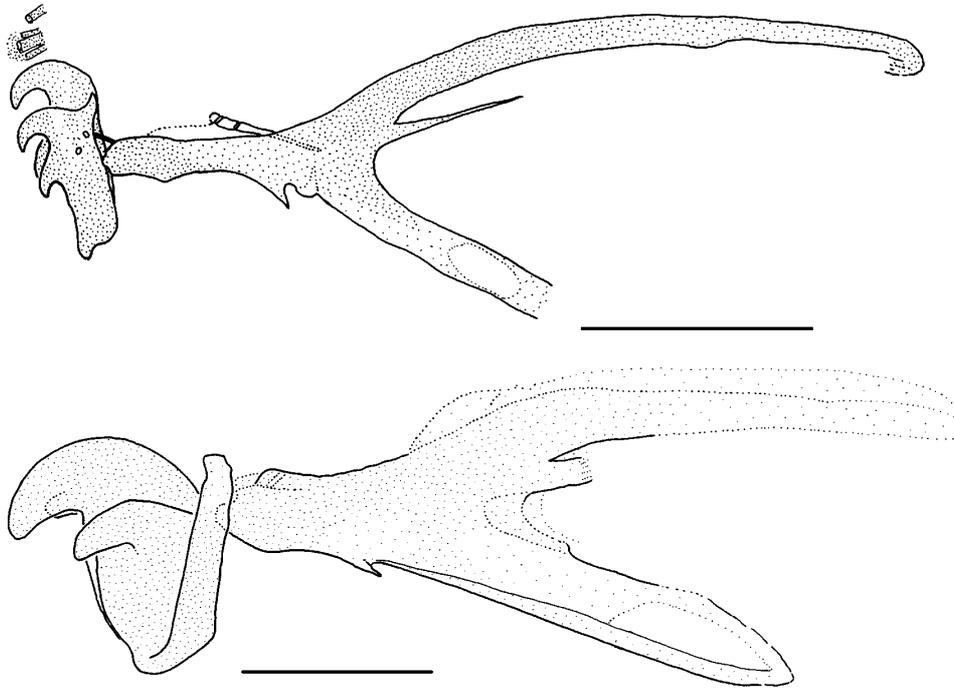


Abb. 150-151: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 150: *Amauromyza lamii*; 151: *A. luteiceps*. Maßstriche = 0,1 mm.

***Amauromyza (Amauromyza) ?lamii* (Kaltenbach, 1858) (Abb. 26, 150, 152-153, 166)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Stachys sylvatica*, leg. Dem. (0107971).

Beschreibung: L: 3,2 mm; LPh: 0,38 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** verzweigt sich dicht über den Dorsalorganen. Die Pigmentierung beschränkt sich aber auf den unteren, einfachen Bereich der Mittelfurche. Die Gesichtshälften sind in der Mitte etwas zugespitzt. Eine Hintere Furche der Gesichtsmaske fehlt. Der gesokkelte Terminalkomplex enthält alle bekannten Elemente, die der Phytomyzinae-Grundform entsprechen, d.h. T7 ist grubenförmig und T9 eine Campaniforme Sensille. Innere Sinnesgruben: I2 liegen auf einer ausgedehnten Wölbung am Rand der Mittelfurche, die I1-Gruben sind unauffälliger auf gleicher Höhe wie die Dorsalorgane lokalisiert. Von den Marginalen Sinnesgruben konnte nur ein Paar gefunden werden, das sich ähnlich wie I2 auf einer sehr ausgedehnten Wölbung befindet. Davor liegt eine kurze vertikale Falte. Alle bekannten Lateralen Sinnesgruben, die Mandibular- sowie die zwei Submandibularorgane sind dagegen vorhanden. Die unter der Gesichtsmaske beginnende Lateralfurche ist eher kurz und flach. Über der unbehaarten Stirn beginnt eine längere Diagonalfalte. Die gleichmäßig alternierenden, eng zusammenstehenden **Mandibeln** haben schmale, einheitliche Mundhaken. Der Abstand der Mundhaken auf der linken Mandibel ist größer als jener auf der rechten. Die Mundlappen sind unterschiedlich groß, der dreieckig geformte linke ist mehr als doppelt so groß wie der rundliche rechte. Beide sind mit dem Mundrand verwachsen. Das schmale Labium reicht bis zum Unterrand des oberen Mundhakens der linken Mandibel. **Cephalopharyngealskelett:** Die oberen Mundhaken sind lang und kräftig gebogen, die unteren etwas weniger, diese überlappen sich in Seitenansicht. An der linken Mandibel ist das Abduktorapodem wohl ausgebildet. Das Mittelstück ist kurz und dorsal schwach pigmentiert. Ein nadelartiges vorderes Labialsclerit zwischen den Mandibeln ist lateral deutlich zu erkennen. Der Ventralflügel des mit dem Mittelstück vollständig verwachsenen Basalteils ist nur zur Hälfte sklerotisiert und insgesamt weniger als halb so lang wie

der obere Arm; ein unteres geschlossenes Fenster ist vorhanden. Der schwach gebogene Dorsalflügel hat einen deutlichen unteren Teil. Hinter dem Kopfbereich liegen dorsal und lateral zunächst einige Reihen von Dentikeln; auf den hinteren zwei Dritteln des ersten Thorakalsegments sind einige nicht sehr scharf konturierte Papillen vor allem dorsal vorhanden. Auf den Körpersegmenten liegen lateral etwa in mittlerer Höhe kleine Stiftsinneszellen. Die terminalen Knospen der **Vorderstigmen** sind von außen nicht sichtbar, die äußere Form ist kugelförmig. Die Oberfläche ist nur wenig breiter als die Stiele. Die ca. acht terminalen Knospen bilden eine Reihe. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus sehr kräftigen Dentikeln, die eine breite Basis und eine dünne Spitze haben. Sowohl die Größe der Dentikel als auch die Dichte und Breite der Gürtel erhöht sich graduell auf den jeweils folgenden hinteren Segmenten. Die **Hinterstigmen** haben drei längliche Öffnungen, von denen die hintere etwas verlängert ist, während die übrigen beiden etwa gleich groß sind. Seitlich sind Drüsenöffnungen vorhanden. Die Stigmenflächen befinden sich auf sehr dicken Stigmenträgern, an deren Außenseiten großflächige Spirakularorgane mit unregelmäßig deformierter Oberfläche lokalisiert sind. Die Subspirakularorgane befinden sich auf einer schwachen unauffälligen Wölbung. Darauf liegen je eine auf einer breiten Grube liegende Stiftsensille (Abb. 26) und je eine Campaniforme Sensille. Über den eigentlichen Subspirakularprozessen sind vier feine Poren lokalisiert. Die **Analwölbung** ist wie das übrige letzte Segment unbehaart und weist auf dem äußeren Bereich deutliche papillenförmige Analorgane auf.

L1 (Abb. 166): Die Mandibeln verfügen über zwei große alternierende obere Mundhaken. Nur auf der linken Mandibel ist dicht unter dem oberen ein zweiter, kleinerer Mundhaken vorhanden. Die linke Mandibel ist in dem Bereich hinter den Mundhaken genauso groß wie die rechte, während die Mundhaken weit unterhalb desjenigen der rechten Mandibel lokalisiert ist. Ein vorderes Labialsklerit ist nicht vorhanden, während das linke deutlich entwickelt ist. Die breite Dorsalflügelbrücke liegt vor der Mitte des fast geraden Mittelstücks. Der hinten verbreiterte Dorsalflügel ist etwa doppelt so lang wie der Ventralflügel.

Bionomie: Blattminierer, häufig an *Stachys sylvatica*, aber auch von vielen Lamiaceen bekannt (Spencer 1990).

Amauromyza (Cephalomyza) luteiceps (Hendel, 1920) (Abb. 151, 165)

Material: (Puparien, L1-Cephalopharyngealskelett): Schleswig-Holstein, Dagebüll, Vorlandreservat, ex *Atriplex hastata*, leg. M.v. Tschirnhaus 26.VIII.1970 (Aw 402). Schleswig-Holstein; Meldorfer Bucht, Reservat, ex *Atriplex hastata*, leg. Meyer 16.VIII. 1972, Coll. v. Tschirnhaus, Zuchtnummer A488. Aus beiden Proben wurden Imagines gezüchtet. Puparium und das darin enthaltene Cephalopharyngealskelett wurden lichtmikroskopisch untersucht. An den Puparien wurden keine Prothorakalstigmen gefunden.

Beschreibung: L: 2,7 - 2,9 mm; B: 1,1 - 1,2 mm (Puparien); LPh: 0,4 mm; LM: 0,11 mm; HM: 0,13 mm. Die **Gesichtsmaske** hat eine deutlich pigmentierte dorsal gespaltene Mittelfurche; Dorsal- und Terminalkomplex sowie I1, I2; M1 und M2 sind vorhanden. Etwa gleichgroße seitliche Mundlappen sind unter der Gesichtsmaske ebenfalls zu erkennen. Die **Mandibeln** be-

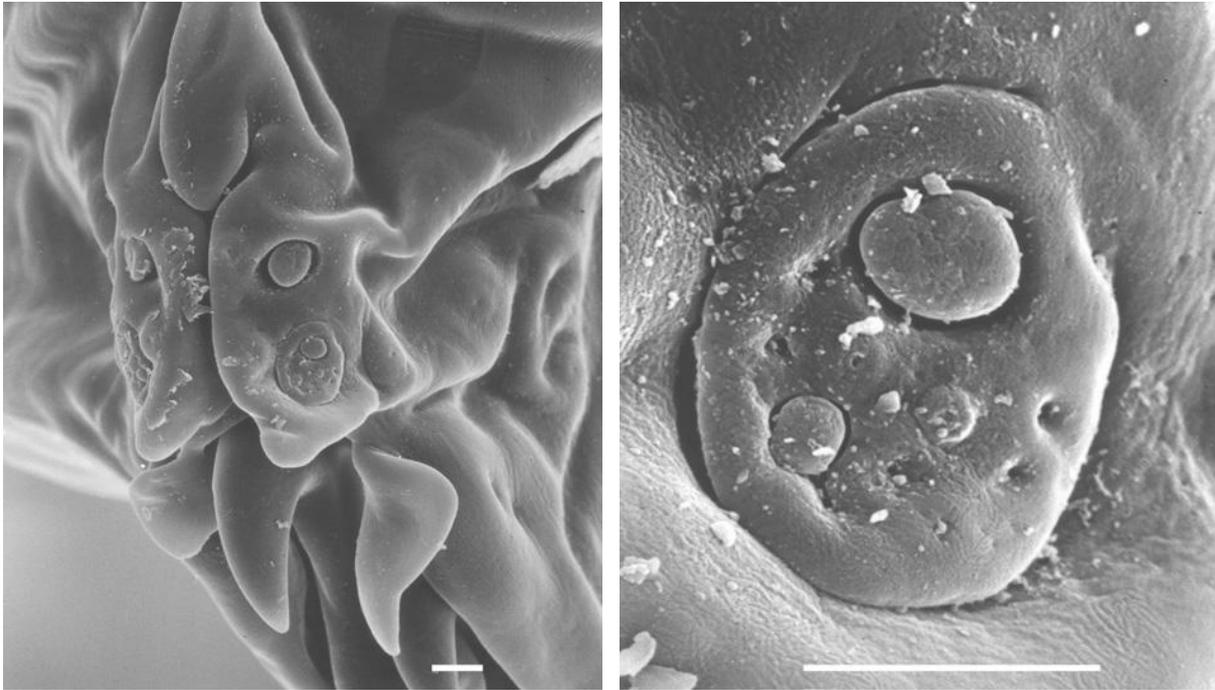


Abb. 152-153: *Amauromyza ?lamii*, drittes Larvalstadium. Von links: 152: Gesichtsmaske; 153: Terminalkomplex. Maßstriche = 5 μm .

stehen nur aus je einem Mundhaken, die stark alternieren und von denen der rechte wesentlich stärker hervorrägt. Die rechte Mandibel ist nicht nur, wie in dieser Gruppe üblich, höher sondern auch, von vorne betrachtet, breiter. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist etwa so lang wie hoch und, verglichen mit dem hinteren Teil des Cephalopharyngealskeletts, groß. Die Lateralsklerite sind eher klein aber stark pigmentiert. Basal- und Mittelstück sind vollständig miteinander verwachsen, der untere Rand des Mittelstücks bildet mit jenem des Ventralflügels eine gerade Linie. Dieser weist im hinteren Teil ein längliches geschlossenes Fenster auf. Der nur wenig längere aber sehr breite Dorsalflügel ist an der Basis stark gebogen, im folgenden aber fast gerade. Ein unterer Teil des Dorsalflügels ist kurz, aber wesentlich dicker als bei anderen Phytomyzinae-Arten. Die Oberfläche des Pupariums ist mit feinen Warzen gleichmäßig bedeckt, Lokomotionsgürtel fehlen. Auf den Segmenten befinden sich Reihen von Campaniformen Sensillen. Die **Vorderstigmien** bestehen aus rosettenförmig angeordneten Knospen. Die **Hinterstigmien** sind deutlich nach hinten gerichtet und bestehen aus drei gleich großen kleeblattförmigen Knospen, die von vier Drüsenöffnungen flankiert werden. An der Basis der Stigmien sind dorsal kleine Spirakularorgane vorhanden. Die zwei Subspirakularorgane auf jeder Seite bilden keine Prozesse. Auf der nicht mit Warzen besetzten Analplatte befinden sich auf jeder Hälfte zwei Sinnesorgane, die sich kaum über das Integument erheben.

L1 (Abb. 165): Der Mandibularkomplex ist relativ zum hinteren Bereich des Cephalopharyngealskeletts groß. Die Mandibeln sind klar getrennt und alternieren wie jene der späteren Stadien. Die rechte obere Mandibel hat zwei Mundhaken, der untere ist wesentlich kleiner als der obere. Die linke hat nur einen Mundhaken, der größenmäßig dem oberen der rechten entspricht. Lateralsklerite sind deutlich ausgeprägt. Die Dorsalflügelbrücke reicht fast bis an den Vorderrand des Mittelstücks. Die hinteren Teile des Cephalopharyngealskeletts, Mittel- und Basalstück, bilden ventral eine gerade Linie. Der deutlich gebogene Dorsalflügel ist etwas länger als der Ventralflügel des Basalteils.

Bionomie: Die Larven minieren in den Stengeln von *Atriplex hastata* und verpuppen sich extern (v. Tschirnhaus unveröffentl.).

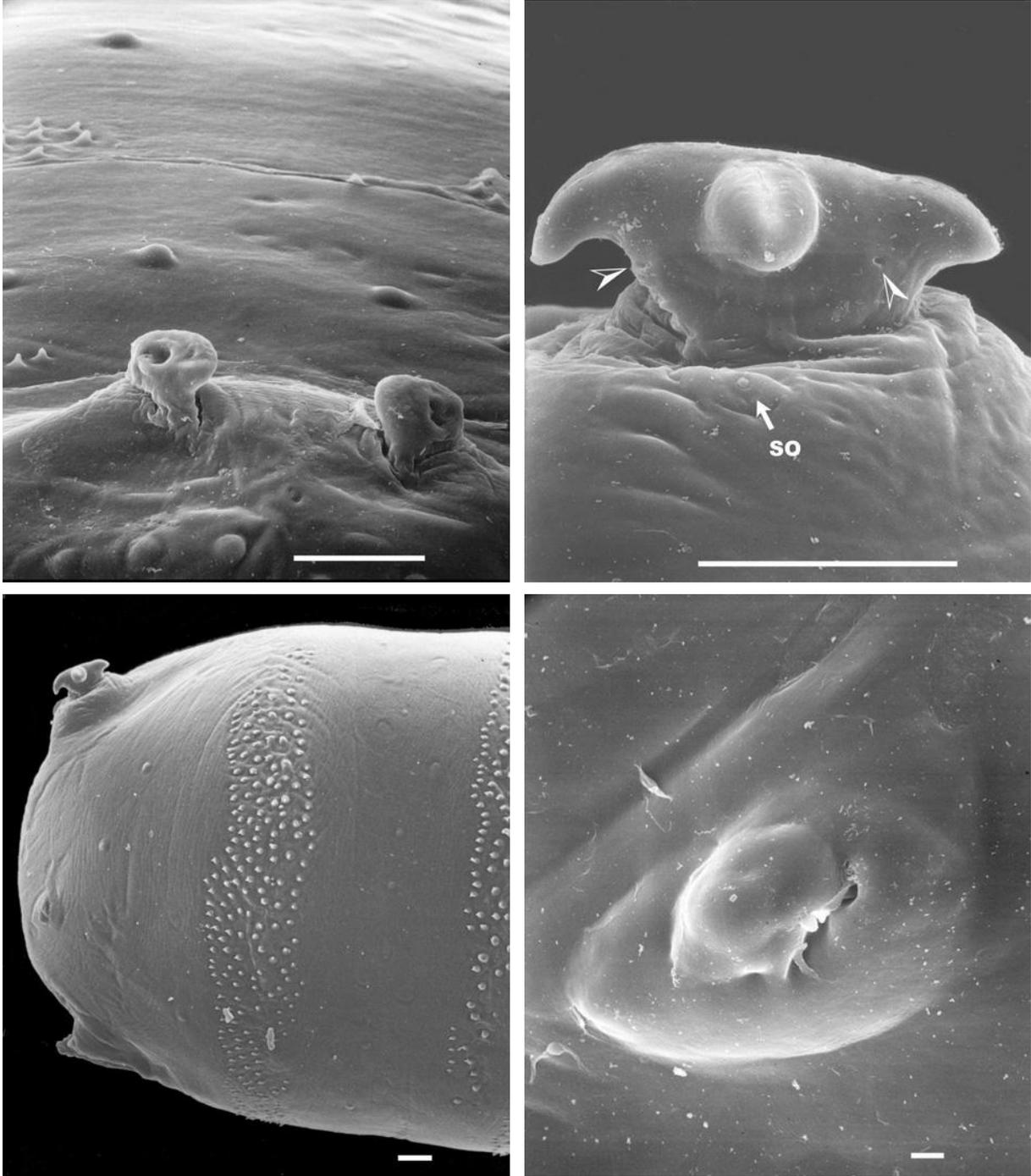


Abb. 154-157: *Amauromyza verbasci*, drittes Larvalstadium: Von l. o. nach r. u.: 154: Vorderstigmen; 155: Hinterstigma (Pfeilspitzen deuten auf Drüsenöffnungen, SO = Spirakularorgan); 156: Hinterteil lateral; 157: Subspirakularprozeß. Maßstriche: 154-156 = 50 μm ; 157 = 5 μm .

***Amauromyza (Cephalomyza) verbasci* (Bouché, 1847) (Abb. 154-157)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Scrophularia nodosa*, leg. Dem. (0307972).

Beschreibung: L: - 3,6 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,35 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Die sehr tiefe Mittelfurche der **Gesichtsmaske** endet über den Dorsalorganen in einer fast rechtwinkligen Querfurche. Die Gesichtshälften sind ventral gleichmäßig gerundet ohne Protu-

beranzen. Neben der Lateralfurche, welche die oberen Lateralorgane trennt, befindet sich über der Stirn eine Querfalte. Die Ausstattung des gesockelten Terminalkomplexes mit Sinnesorganen entspricht der Grundform der Phytomyzinae. Die I2-Gruben liegen wie bei *?lamii* auf sehr deutlichen Wölbungen. Marginalsinnesorgane sowie mittlere und untere Lateralsinnesorgane konnten nicht studiert werden. An den Rändern der Gesichtsmaske befinden sich ventral ähnliche Furchen wie bei *?lamii*. Die vier Mundhaken der **Mandibeln** alternieren gleichmäßig. Die Mundlappen sind einteilig, der linke ist etwas kleiner als der rechte und sehr schmal. Das **Cephalopharyngealskelett** entspricht dem von *?lamii*, auch hinsichtlich der Verwachsung von Mittel- und Basalteil. Die eher kleinen **Vorderstigmien** haben auf ihrer Oberfläche einen nach innen gerichteten halbkreisförmigen Kranz von terminalen Knospen. Die auffällige Häutungsnarbe liegt dicht unterhalb der terminalen Knospen. Die Dentikel der den Körper vollständig umrundenden **Lokomotionsgürtel** sind dick und an der Basis zugespitzt, aber etwas feiner als jene von *?lamii*. Sie sind auch an allen Segmentgrenzen mit Ausnahme der ersten etwa gleich groß. Am Ende des ersten Segments befindet sich nur ein schmaler, auf die dorsale Hälfte des Körpers beschränkter Lokomotionsgürtel. Auch die Breiten der Lokomotionsgürtel unterscheiden sich nicht sehr stark. Die **Hinterstigmien** haben auf ihrer etwas langgestreckten Oberfläche drei etwa gleich große deutlich abstehende terminale Knospen, an deren Seiten sich Drüsenöffnungen befinden (Abb. 155). Der kurze Stiel ist etwa so breit wie die Spannweite der Knospen. An der Außenseite ist dort ein nur sehr kleines Spirakularorgan sichtbar (Abb. 155). **Letztes Segment:** Die im unteren Drittel liegenden Subspirakularorgane sind klein und kaum aufgewölbt. Auf der Oberfläche befinden sich zwei Campaniforme Sensillen aber keine Stiftsensille. Die Hälften der Analwölbung sind stark zugespitzt. Der innere Bereich ist dünn und unauffällig. **L1:** Die Mandibeln haben den gleichen Grundaufbau wie jene des LIII-Stadiums. Beide Mandibeln sind getrennt und haben je zwei alternierende Mundhaken. Die rechte Mandibel ist größer.

Bionomie: Blattminierer, bekannt von *Buddleja davidii* (Buddlejaceae), *Verbascum* spp., und *Scrophularia nodosa* (Scrophulariaceae) (Spencer 1990).

Cerodontha

Die Gattung *Cerodontha* wurde von Nowakowski (1973) neu geordnet und in folgende Untergattungen aufgeteilt: *Butomyza* (B.), *Cerodontha* s.str. (C.), *Dizygomyza* (D.), *Icteromyza* (I.), *Poemyza* (P.), *Phytagromyza* (Ph.) und *Xenophytomyza* (X). Der hier behandelte Teil der Gattung *Cerodontha* ist vor allem aufgrund von Larval- und Imaginalmerkmalen eine gut begründete monophyletische Gruppe, deren Angehörigen in der Regel schon bei schwacher Vergrößerung von anderen Agromyzidenlarven unterschieden werden können (Nowakowski 1973). Mögliche Apomorphien der Gattung: Über der Gesichtsmaske an der Spitze gekrümmte Haare, eine schmale, zugespitzte Gesichtsmaske ohne oder mit stark reduzierter Mittelfurche. Das zehnte Sternit des männlichen Postabdomens mit stark entwickelten "Langfortsätzen" (Nowakowski 1973, Griffiths 1993 unveröffentl.).

Das **Kopfsegment** ist bei fast allen Arten extrem schmal und apikal zugespitzt. In Extremfällen wie bei *C. (B.) scirpi* sind Dorsal- und Terminalkomplex komplett an die Seite gerückt. Eine Gesichtsfurche fehlt fast allen Arten. Stattdessen ist bei zahlreichen Arten der Gesichtsunterrand eingekerbt, ein Merkmal, das auch bei den meisten *Liriomyza*-Arten zu finden ist. Es kann als Vestigium der Mittelfurche gedeutet werden. Dies ist besonders gut bei Arten der Untergattungen *Cerodontha*, *Xenophytomyza* und *Icteromyza* zu erkennen. *C. (C.) denticornis* ist die einzige untersuchte Art mit kurzer, noch unter den Inneren Sinnesorganen endender Mittel-

furche. Bei allen Arten ist nur ein Paar von Inneren Sinnesorganen vorhanden, das die Spitze der Gesichtsmaske bildet. Jede der kleinen Gruben liegt in der Regel auf einer flachen Wölbung. Bei *C. (C.) denticornis* liegen sie etwa auf der Höhe des Oberrandes der Dorsalorgane, bei allen anderen untersuchten Arten deutlich tiefer. Unsicher ist, ob jene Inneren Sinnesgruben den I1 oder I2 anderer Agromyziden entsprechen. Die niedrige Position spricht für I2. Es kann jedoch auch vermutet werden, daß I1 infolge der Zuspitzung der Gesichtsmaske nach unten verlagert hat. Der **Terminalkomplex** ist eher flach und gelegentlich schwer zu erkennen. Wie bei anderen Agromyzidenlarven sind papillen-, gruben- und beulenförmige Elemente vorhanden, ihre Anordnung ist allerdings oft eigentümlich. Das größte Element, T1, ist bei allen Arten außer *C. (C.) denticornis* nicht im hinteren Bereich des Feldes, sondern eher vorne lokalisiert. Dahinter befindet sich nur ein beulenartige Element, also entweder T5 oder T6. T2 ist demgegenüber meistens gar nicht zu erkennen.

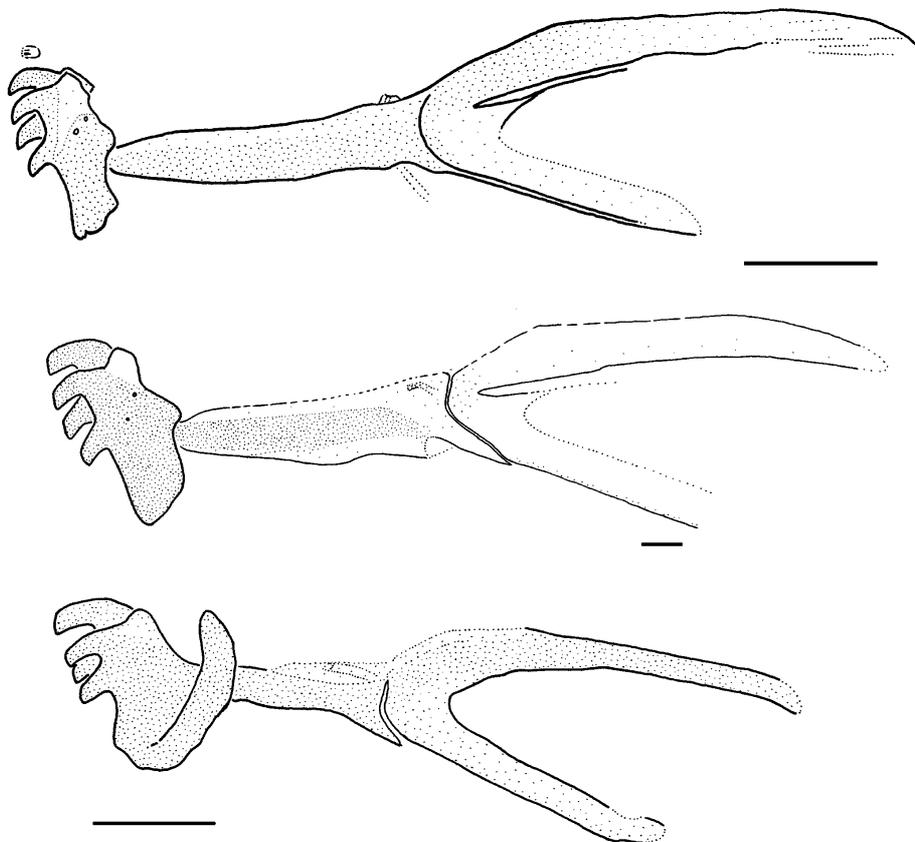


Abb. 158-160: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 158: *Cerodontha (Butomomyza) scirpi*; 159: *Cerodontha (Butomomyza) angulata*; 160: *Cerodontha (Icteromyza) spec. nov.* Maßstriche: 158 = 0,5 mm; 159 = 25 μ m; 160 = 0,1 mm.

Mundlappen sind bei den meisten Arten ausgebildet, sie inserieren aber stets vom Seitenrand de Mundes und ragen entweder gerade nach vorne oder etwas nach außen. Auf der Stirn haben fast Arten (Ausnahmen: *C. (C.) hennigi*, *C. (X.) venturii*) ein schmales längliches Haarbüschel, das sich auch im hinteren Abschnitt teilen kann (*C. (D.) ireos*). Diese Haare sind charakteristisch für das ganze Taxon, sie sind dünner als bei allen anderen Agromyzidengruppen und an der Spitze zurückgebogen. Eine Lateralfalte ist nur bei einem Teil der Arten vorhanden. Es fehlt eine hintere Furche, welche die Gesichtsmaske begrenzt. Die Mandibeln sind in der Regel sehr gleichmäßig alternierend, Ausnahmen stellen abermals *C. (C.) hennigi* und *C. (X.)*

venturii dar, bei denen stark verdickte und verlängerte rechte Mandibeln zu beobachten sind. Das gesamte **Cephalopharyngealskelett** ist in der Regel wie der Vorderkörper lateral stark abgeflacht. Der Mandibularkomplex ist breit mit in der Regel sehr gleichmäßig alternierenden Mundhaken; meistens ist er gegenüber dem Mittelstück deutlich angewinkelt. Die linke Mandibel hat ein wohlentwickeltes dünnes Abduktorapodem. Am Hinterrand, über dem Vorderrand des Mittelstücks, befindet sich in der Regel eine Verdickung. Mittel- und Basalstück sind lang und in der Regel nicht verwachsen. Die Mündung des Speichelganges liegt weit hinten, normalerweise kurz vor der Grenze von Mittel- und Basalstück. Auch die kurze unauffällige Dorsalflügelbrücke reicht nicht über das basale Drittel des Mittelstücks hinaus. Die zwei Flügel des Basalstücks bilden einen kleinen Winkel und sind oft schwach pigmentiert (besonders bei S.G. *Butomomyza*). Der schmale, nur schwach gebogene Dorsalflügel hat oft keinen oder einen nur undeutlichen unteren Teil. Der Ventralflügel hat in der Regel kein Fenster.

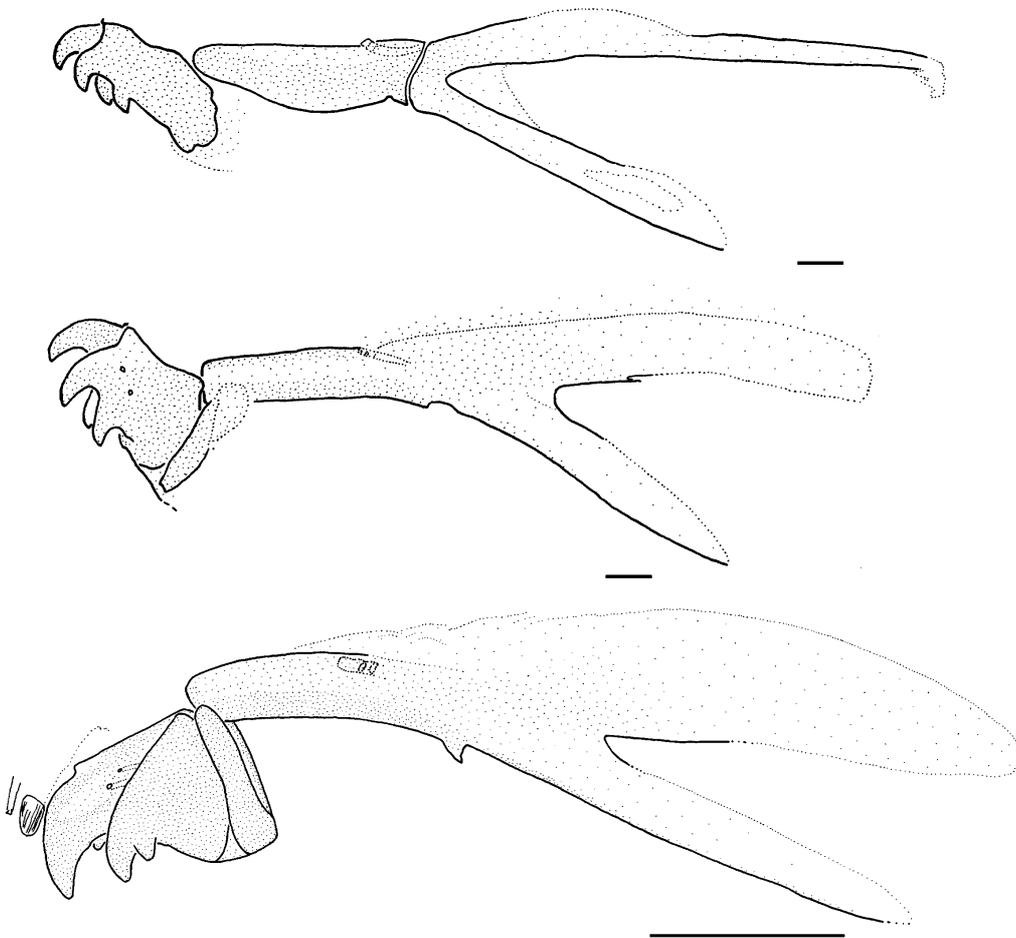


Abb. 161-163: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 161: *Cerodontha (Poemyza) incisa*; 162: *Cerodontha (Cerodontha) denticornis*; 163: *C. (C.) hennigi*. Maßstriche: 161, 162 = 25 μm ; 163 = 0,1 mm.

An den Thorakalsegmenten haben viele Arten zwei oder drei auffallende Wülste auf der Ventralseite. Die erste liegt im Bereich unmittelbar hinter dem Kopfsegment, das zweite, größere ist in seiner Lage nicht konstant und befindet sich bei einigen Arten noch auf dem ersten und bei anderen auf dem zweiten. Eine dritte Wulst auf dem dritten Segment ist nur bei wenigen Arten präsent, z. B. *C. (B.) scirpi*. Die Wülste umfassen nicht die ganze Breite des Körpers, sondern sind etwa so schmal wie die Gesichtsmaske. Die Vorderstigmen haben bei *Butomomyza*, *Dizygomyza* und *Poemyza* eine einheitliche Form, die Öffnungen liegen stets in

einer rosettenförmig angeordneten Reihe (Ausnahme: *C. (Icteromyza) spec.*). Bei einigen Arten sind die apikalen Knospen der Filzkammer stark abgesetzt und weit voneinander getrennt (Abb. 176).

Die Dentikel sind in der Regel eher stumpf und von einheitlicher Größe. Bei einigen Taxa sind sie sogar blattartig flach geformt. Die Segmente sind bei einigen Arten mit Reihen von Papillen besetzt.

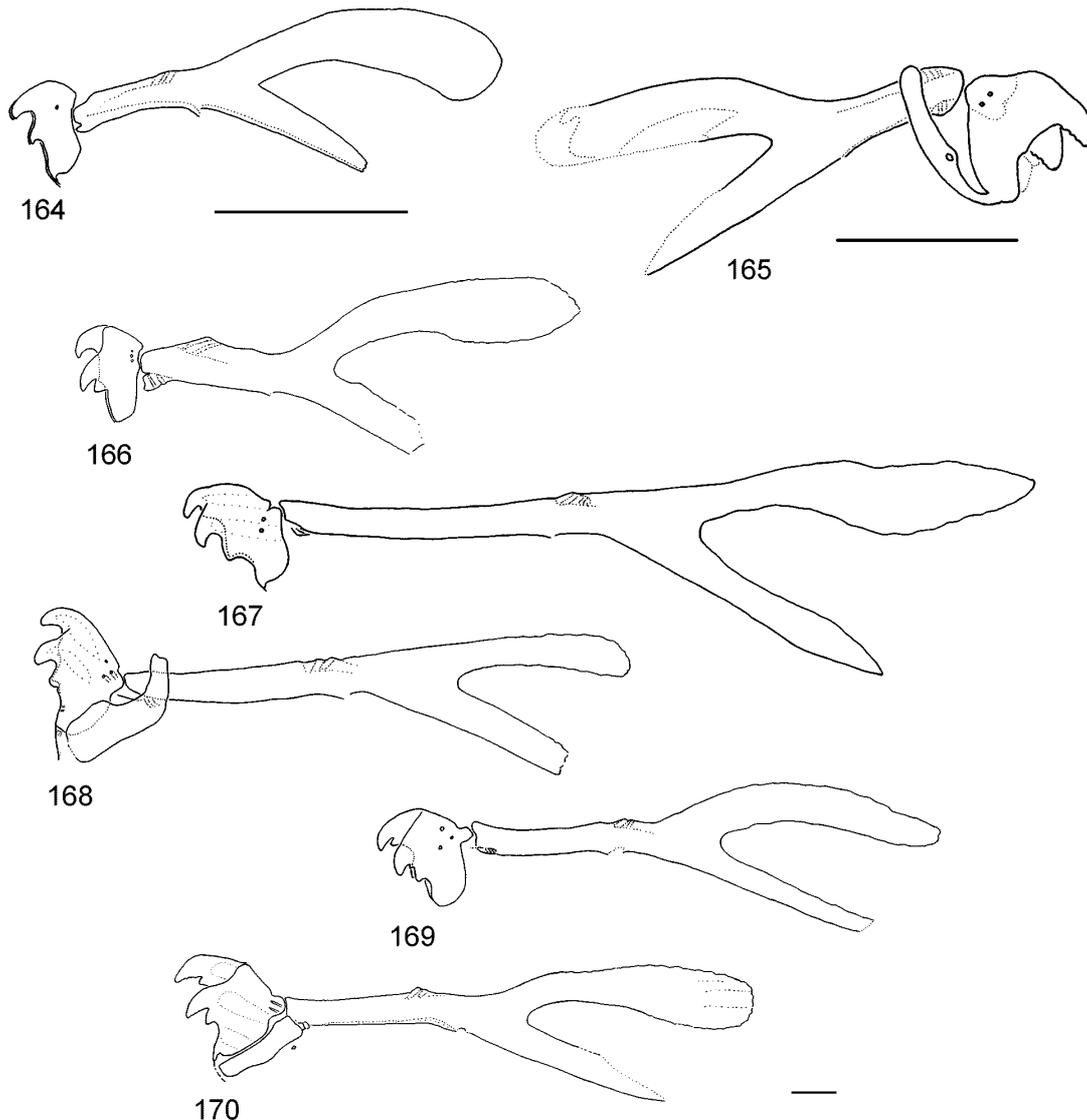


Abb. 164-170: Cephalopharyngealskelette erster Larvalstadien. **164:** *Nemorimyza posticata*, Maßstrich = 0,1 mm; **165:** *Amauromyza luteiceps*, Maßstrich = 0,05 mm; **166:** *Amauromyza ?lamii*; **167:** *Cerodontha (Butomomyza) scirpi*, (Lateralsklerite nicht gezeigt); **168:** *Cerodontha (Butomomyza) angulata*; **169:** *Cerodontha (Poemyza) incisa* (Lateralsklerite nicht gezeigt); **170:** *Cerodontha (Cerodontha) denticornis*. Maßstrich für 164-170 = 15 μ m.

Die **Hinterstigmen** beinhalten normalerweise drei Öffnungen, die ähnlich wie beim *Lirio-myza* Typ hintereinander angeordnet sind. Die apikalen Knospen der Knospen sind aber stark verlängert oder anders abgewandelt, so daß sie stets als *Cerodontha* erkannt werden können. Die Öffnungen sind mit Ausnahme von *C. (X.) venturii* schlitzförmig und oft sehr lang, bei vielen *Poemyza* serpentinenartig (Abb. 188; Nowakowski 1973). Eine starke Vervielfältigung der apikalen Knospen der Hinterstigmen geschah bei *C. (Ph.) flavocingulata* sowie in den Unter-

gattungen *Cerodontha* und *Xenophytomyza*. Auch bei anderen Gruppen können ein oder zwei zusätzliche Öffnungen vorkommen. Neben den Hinterstigmen liegen vor allem bei *Butomyza* und *Poemyza* größere stark pigmentierte Wülste mit körniger Oberfläche ("Raspelwarzen" nach Nowakowski 1973). Vermutlich handelt es sich um die Spirakularprozesse, die in anderen Gattungen (*Amauromyza*, *Liriomyza*, *Phytomyza*) ebenfalls oft gefunden werden. Subspirakularprozesse mit je zwei Sinnesorganen oder deren Narben finden sich bei *Cerodontha* nicht. Zumindest *C. (X.) venturii* hat am Hinterende unter den Stigmenöffnungen zwei Wölbungen, auf denen aber nur je eine Papille befindet, die sich nicht von zahlreichen anderen auf der Körperoberfläche unterscheidet. Bei *C. (D.) ireos* liegt am Hinterende eher im oberen Bereich ein Paar einzelner Stiftsinnesorgane. *C. (X.) venturii* und *C. (C.) denticornis* sind auch die einzigen Arten, bei der Analprozesse erkennbar sind. Das letzte Segment ist durchweg unbehaart.

Die Larven des **ersten Stadiums** haben wie die späteren Entwicklungsstadien alternierende Mundhaken, die jedoch oft jeweils drei Mundhaken aufweisen. Die Zahl der Mundhaken kann sich auch an beiden Mandibeln unterscheiden. Diese sind entweder durchgängig getrennt, oder die Oberränder sind hinter den Mundhaken verwachsen. Der Mandibularkomplex ist auf Höhe des Mittelstücks am breitesten und hat dort ähnlich wie die späteren Stadien eine deutliche Verdickung. Bei allen hier untersuchten sowie den in Nowakowski (1973) illustrierten Arten besitzen die L1-Larven Lateralsklerite, die in den späteren Stadien nur bei wenigen Arten vorkommen. Der hintere Teil des Cephalopharyngealskeletts ist in der Regel schmal und lang; der Ventralflügel ist nur wenig länger als der Dorsalflügel, beide stehen in einem kleinen Winkel zueinander. Die Dorsalflügelbrücke und die Öffnung des Speichelkanals befinden sich im hinteren Teil des Mittelstücks.

Nowakowski (1973) erwähnt noch zwei interessante Merkmale der Larven, mit denen er in seinem Larvenschlüssel Gruppen unterteilt: 1. Bei *Dizygomyza* und *Butomyza* sind die Hinterstigmen des Pupariums sind wie bei *Chromatomyia* dem Minenboden zugewandt. V. Tschirnhaus stellte jedoch bei der Untersuchung der Minen von *C. (Icteromyza) spec.* das gleiche fest (s. u.). Bei *Poemyza*, wo die Puparien nicht in der Mine fixiert sind, läßt sich das Merkmal natürlich nicht anwenden. 2. Ebenfalls bei *Dizygomyza* und *Butomyza* wird der Kot nicht in kleinen "Körnern" abgelegt sondern die Darmentleerung erfolgt nur wenige Male im Leben der Larve. Zoerner (1971) berichtet dies allerdings auch von *C. (C.) hennigi*.

Zum gegenwärtigen Stand sind beide Merkmale demzufolge noch nicht ausreichend verstanden, so daß sie bei der kladistischen Untersuchung der vorliegenden Arbeit noch nicht berücksichtigt wurden. Die Merkmale sollten aber zukünftig weiter untersucht werden.

Bionomie: Ausschließlich Blatt- und - seltener - Stengelminierer von monocotylen Pflanzen. Die Verpuppung erfolgt fast immer in der Mine.

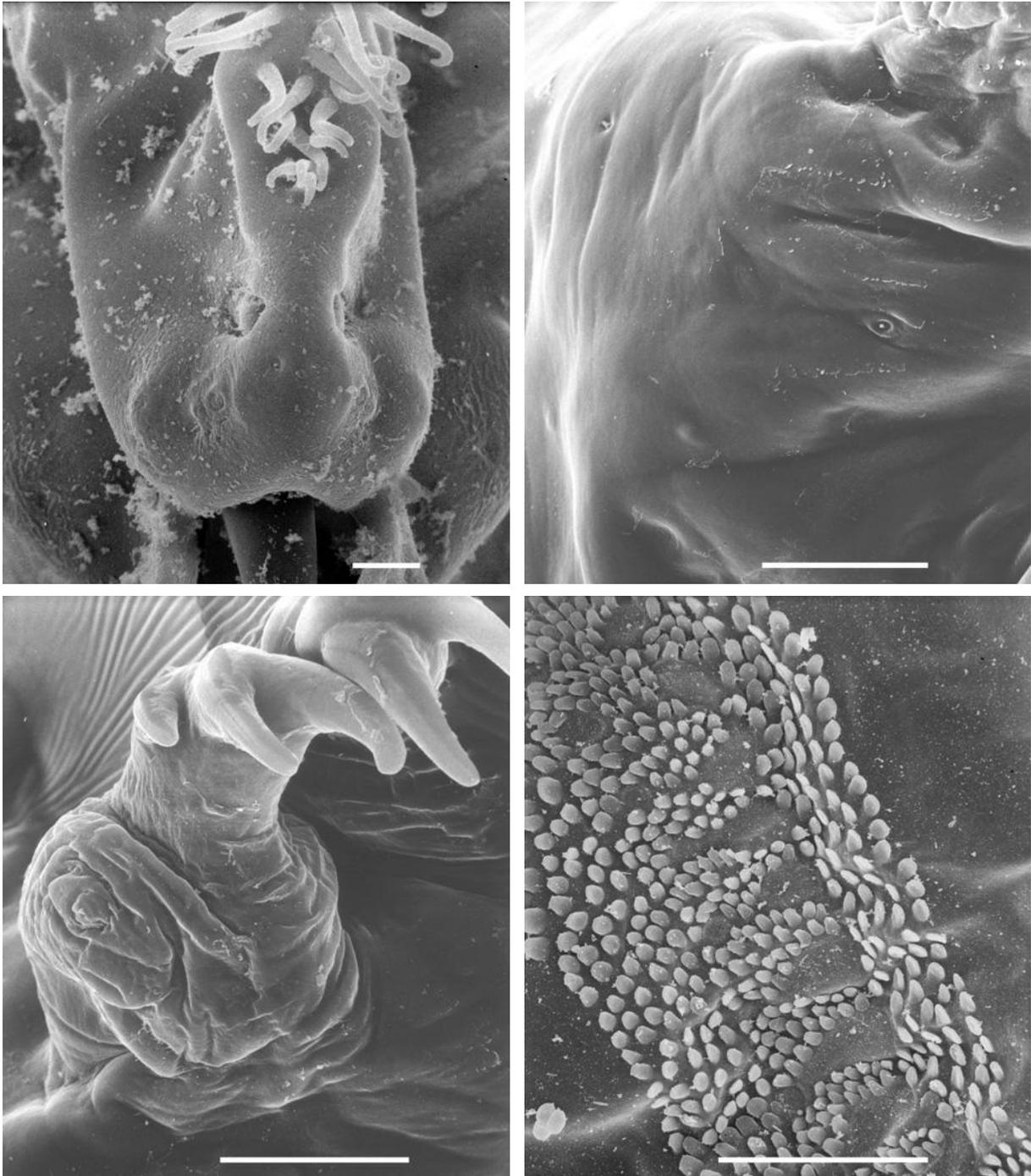


Abb. 171-174: *Cerodontha (Dizygomyza) ireos*. Von l. o. nach r. u.: 171: Gesichtsmaske; 172: letztes Segment, Ausschnitt; 173: Hinterstigmen; 174: *Cerodontha (Butomyza) scirpi*, Lokomotionsgürtel. Maßstriche: 171 = 5 µm; 172-174 = 50 µm.

***Cerodontha (Dizygomyza) ireos* (Robineau-Desvoidy, 1851) (Abb. 171-173)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Iris pseudacorus*, leg. Dem. (1606971).

Beschreibung: L: - 4,2 mm; B: 0,8 mm; LPh: 0,4 mm; LM: 0,06 mm; HM: 0,11 mm. **Gesichtsmaske:** Die Gesichtsmaske hat keine ventrale Einkerbung, der Unterrand ist somit nahezu gerade. Das auf der Stirn dicht über den Dorsalorganen beginnende Haarfeld reicht bis zum ersten Thorakalsegment und teilt sich kurz vorher. **Sinnesorgane:** Nur sieben Elemente des

Terminalkomplexes sind sicher zu erkennen, darunter die weit vorne befindliche Papille T1. **Mandibeln:** Die rechte Mandibel liegt wie üblich höher, bemerkenswert ist, daß jener obere Mundhaken kleiner ist als die etwa gleich großen unteren. Er wird in Seitenansicht durch zwei Appendices (entsprechen vermutlich den Mundlappen) der seitlichen Kopfplatte nahezu verdeckt. **Cephalopharyngealskelett:** Unter den Mandibeln ist die oberste mit dem oberen Mundhaken etwas abgesetzt. Alle Mundhaken sind stark zugespitzt und relativ lang. **Vordere Thoraxsegmente:** In der Umgebung des Kopfes befinden sich zahlreiche Reihen von kleinen spitzen Dentikeln. Auf der Dorsalseite sind diese Zähnchen im Gegensatz zu *C. (B.) scirpi* nicht verlängert. Die rosettenartig angeordneten terminalen Knospen der **Vorderstigmen** sind zwar abgesetzt, aber nicht so deutlich wie z. B. bei *C. (B.) scirpi*. **Lokomotionsgürtel:** Die dichtstehenden Dentikel des breiten Lokomotionsgürtels sind nicht so blattartig wie bei *C. (B.) scirpi* und anderen Arten sondern spitzer und runder. Muskelansatzstellen sind klein und unauffällig. **Hinterstigmen:** Die drei Öffnungen befinden sich auf drei etwa gleichlangen fingerartigen Knospen, welche so hintereinander liegen, daß die ersten zwei etwas zur Seite und der dritte nach hinten gerichtet ist. Die Träger sind breit und schräg nach oben gerichtet, an den Seitenrändern befindet sich je eine kleine beim getrockneten Exemplar sehr deformierte Verdickung mit je einer Stiftsensille. Diese Verdickungen entsprechen vermutlich den sonst üblichen "Raspelwarzen" (sensu Nowakowski 1973). Auf der Oberfläche des letzten Segments sind vier Stiftsensillen (Peg like sensilla) auf der Hinterseite und lateral deutlich zu erkennen (Abb. 172). Es ist unklar, ob sie teilweise mit den Subspirakularprozessen homolog sind. Die Analwölbung ist im hinteren unteren Bereich des letzten Segments lokalisiert. Auf den beiden Hälften der Platte, die einige Längsfalten aufweisen, liegen nicht genau erkennbare Analorgane.

Bionomie: Blattminierer an *Iris pseudacorus*, mindestens zwei Generationen.

***Cerodontha (Butomyza) scirpi* (Karl, 1926) (Abb. 158, 167, 174)**

Material: D, NRW, Bi./Vilsendorf, ex *Scirpus sylvaticus*, leg. Dem. (2706972).

Beschreibung: L: - 6,1 mm; B: - 0,9 mm; LPh: 0,63 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,13 mm. Die **Gesichtsmaske** ist nicht ventral eingekerbt, aber apikal etwas über den Mandibeln hochgebogen. Auf der Stirn liegt ein feines, langgestrecktes Haarbüschel, das sich bis zum ersten Thorakalsegment zieht. Die Setulae sind länger als in anderen Taxa und apikal gekrümmt. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex liegt auf einer relativ großen glatten nicht umrandeten Fläche und beinhaltet zehn eher kleine weit auseinanderstehende Sinnesorgane. Im Bereich der Mundöffnung sind keine Sinnesgruben festzustellen. An den Labialorganen sind vier Sinnesgruben zu erkennen. Alle vier **Mundhaken** sind von gleicher Größe und Form und alternieren regelmäßig. Laterale Mundlappen fehlen. **Cephalopharyngealskelett:** Die inneren Teile des Skeletts sind stärker sklerotisiert als die von *angulata*. Der obere Arm des Basalstücks ist weit mehr als nur bis zur Hälfte sklerotisiert, der untere etwa bis zur Hälfte. Auch hier findet sich ein vor dem Ventralflügel abzweigender unterer Teil des Dorsalflügels. **Vordere Thoraxsegmente:** Das erste Thorakalsegment trägt zwei Ventralwülste, von denen die hintere größer ist. In der Umgebung des Kopfes befinden sich zahlreiche Reihen von kleinen spitzen Dentikeln, die also nicht die typische blatt- oder schuppenartige Form der Lokomotionsgürtel aufweisen. Auf der Dorsalseite sind diese kleinen Dentikel zu apikal nicht zurückgebogenen Haaren verlängert, die gleichsam eine Fortsetzung der Haarreihe des Kopfsegments darstellen. Das zweite Thoraxsegment besitzt eine Ventralwulst. Die terminalen Knospen der **Vorderstigmen** sind deutlich voneinander abgesetzt und rosettenförmig in einer Reihe angeordnet. Der Stiel ist weniger als halb so breit wie die Rosette. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus in sehr dichten Reihen stehenden blattartigen Zähnchen, dazwischen regelmäßig angeordnete längliche dreieck-

kige Muskelansatzstellen. Die Form der drei Knospen der **Hinterstigmen** entspricht im weiteren Sinne dem *Liriomyza*-Typ. Die zwei hinteren terminalen Knospen sind miteinander verwachsen, während die kürzere vordere Knospe abgesetzt ist. Die Öffnungsschlitzte sind auffällig lang. Der Stigmenstiel ist annähernd zylindrisch nach oben gerichtet. Die Analwölbung ist unauffällig, langgestreckt und wenig aufgewölbt.

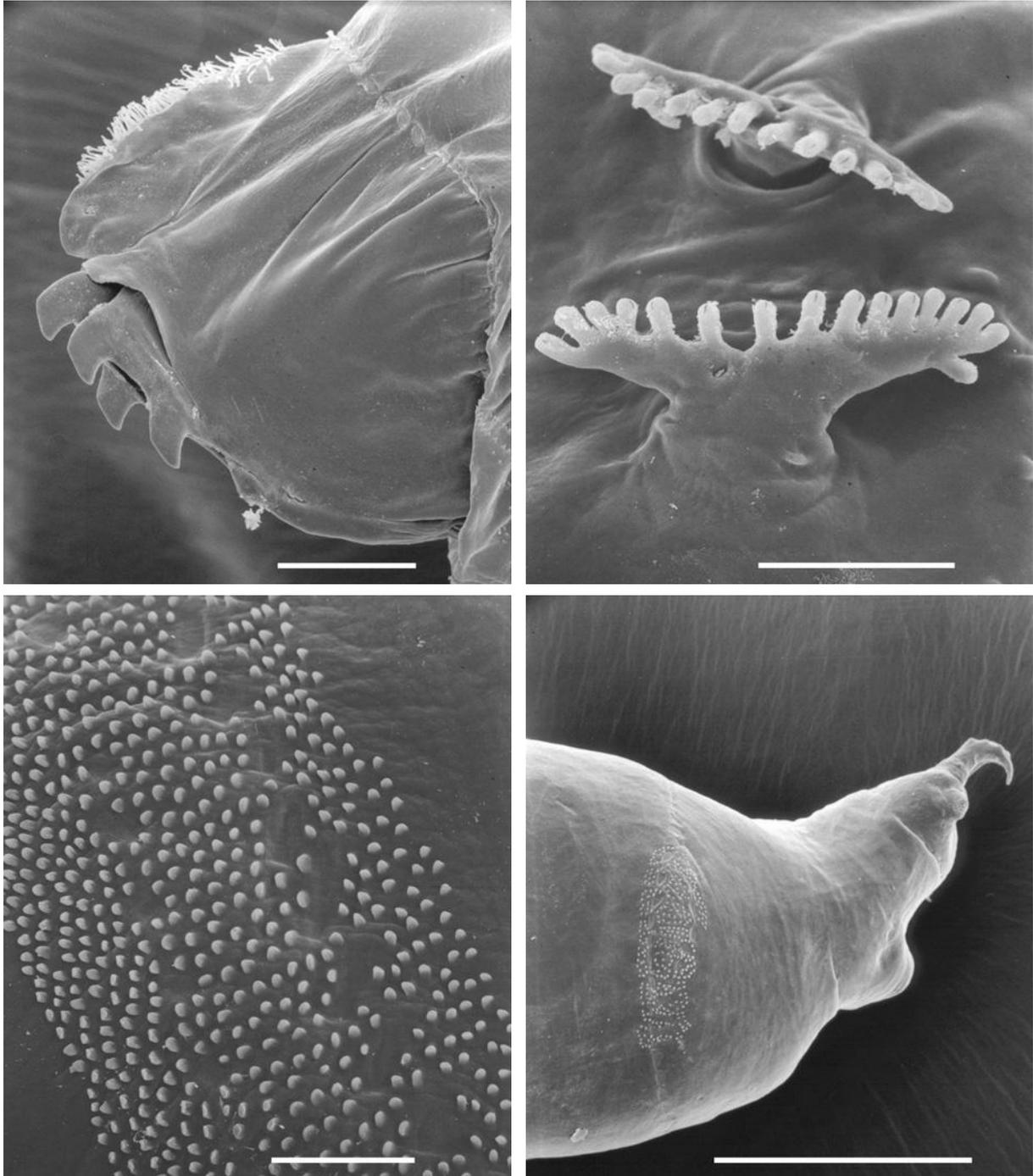


Abb. 175-178: *Cerodontha (Butomomyza) angulata*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 175: Kopfsegment lateral; 176: Vorderstigmen; 177: Lokomotionsgürtel; 178: Hinterteil mit verkleinertem letzten Segment. Maßstriche: 175-177 = 50 μm ; 178 = 500 μm .

L1 (Abb. 167): Die zwei Mandibeln sind kurz hinter den oberen Mundhaken miteinander verwachsen. Der obere Mundhaken der rechten Mandibel ist kleiner als jener der linken. An der rechten Mandibel befinden sich insgesamt drei und an der linken zwei Mundhaken. Die drei unteren sind eher stumpf. Das Mittelstück und der Dorsalflügel bilden dorsal eine gerade Linie. Letzterer ist apikal deutlich verbreitert. Die breiten Lateralsklerite ragen bis über den oberen Mandibelrand hinaus.

Bionomie: Blattminierer an *Scirpus* (Cyperaceae).

***Cerodontha (Butomyza) angulata* (Loew, 1869) (Abb. 9, 159, 168, 175-178, 179-182)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Carex* spec., leg. Dem. (0310971; 2610983; L1 2506991).

Beschreibung: L: - 5,0mm; B: - 1,0 mm; LPh: 0,47 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,13 mm. Die **Gesichtsmaske** ist stark zugespitzt und hat keinen eingekerbten Unterrand. Unter der sehr kurzen Lateralfurche sind die zwei Unteren Lateralsinnesorgane zu erkennen. Die **Mandibeln** alternieren gleichmäßig, die vier Mundhaken sind apikal abgeflacht und wirken deshalb eckig. Der gesamte Komplex ist auf ganzer Höhe sehr schmal, die Mandibeln haben zueinander eine parallele Stellung. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist relativ groß. Die hinteren Teile weichen in der Form nicht wesentlich von der allgemeinen Beschreibung ab. Ein schmaler unter Teil des Dorsalflügels zweigt deutlich vor dem Beginn des Ventralflügels ab. Auffällig ist auch die schwache Pigmentierung vor allem des Basalteils, der auf lichtmikroskopischen Präparaten fast weiß aussieht. Dies ist auch von anderen *C. (Butomyza)*-Arten bekannt (Nowakowski 1973).

Seitliche Mundlappen am Gesichtsrand sind wie bei *C. (D.) ireos* vorhanden. Das erste Thorakalsegment trägt zwei Ventralwülste, von denen das hintere größer ist. **Vordere Thoraxsegmente:** Hinter dem Kopfteil befinden sich lateral Reihen von kurzen, stumpfen Dentikeln in kurzen etwas schrägen Reihen. Dorsal sind sie vermehrt und verlängert. Die Lokomotionsgürtel sind im Thoraxbereich nur im oberen lateralen Bereich ausgebildet. Die breiten **Vorderstigma** besitzen eine gleichmäßige Reihe von sehr freistehenden Knospen (Abb.176). Der kurze Stiel ist aber weniger als halb so breit wie die Rosette der apikalen Knospen. Der **Lokomotionsgürtel** ist breit und besteht aus zahlreichen kurzen, stumpfen und etwas abgeflachten Dentikeln von gleicher Größe. Innerhalb des Gürtels liegen relativ große Muskelansatzstellen, die nicht von Dentikeln besetzt sind. Das **letzte Segment** hat weniger als ein Drittel des Durchmessers des vorletzten am vorderen Rand und ist etwas nach oben gebogen. Der Stigmenbereich ist lateral durch eine Furche vom Rest abgesetzt. Die **Hinterstigma** sind hakenförmig nach hinten gebogen und haben eine ähnliche Form wie die meisten *Liriomyza*-Arten. Lateral, auf dem Träger beider Stigmen liegen die Spirakularorgane, die stark sklerotisiert als "Raspelwarzen" (Nowakowski 1973) ausgebildet sind. Auf der körnigen Oberfläche ist bei beiden mit dem REM untersuchten Exemplaren kein Sinnesorgan eindeutig zu erkennen (Abb. 180). Die entsprechend der geringen Größe des Segments kleine Analwölbung ist wie die übrige Segmentoberfläche glatt. Auf der Oberfläche befinden sich schwer erkennbare Analsinnesorgane. Seitlich der Analwölbung ist ein Paar kleiner Papillen zu erkennen.

L1 (Abb. 168, 181-182): Die Gesichtsmaske hat die gleiche Form wie die L3-Larve, sie ist ebenso zugespitzt und schmal. Auch die feine Stirnbehaarung fehlt nicht. Ebenfalls wie bei den älteren Larven alternieren die Mandibeln stark. Anders als diese sind jedoch die oberen Mundhaken zusammengewachsen. Die Art der Verwachsung ist grundsätzlich anders als bei den Arten der *Phytomyza*-Gruppe, denn hier ist der obere Mundhaken der rechten Mandibel an seinem Unterrand mit dem Oberrand der linken Mandibeln verwachsen. So bilden die Mandibeln als Ganzes eine oben geschlossene Röhre, ohne das sich ihre Form wesentlich ändert. Bei lichtmi-

kroskopischer Betrachtung des Cephalopharyngealskeletts läßt sich diese Beobachtung insofern bestätigen, als die Obergrenze der linken Mandibel nicht zu erkennen ist. Seitlich und oberhalb schließt sich der Mundrand bei dem vorliegenden trockenen Präparat nicht eng um die Mandibeln, sondern läßt eine relativ breite Öffnung nach innen. Starre, etwas nach außen gerichtete

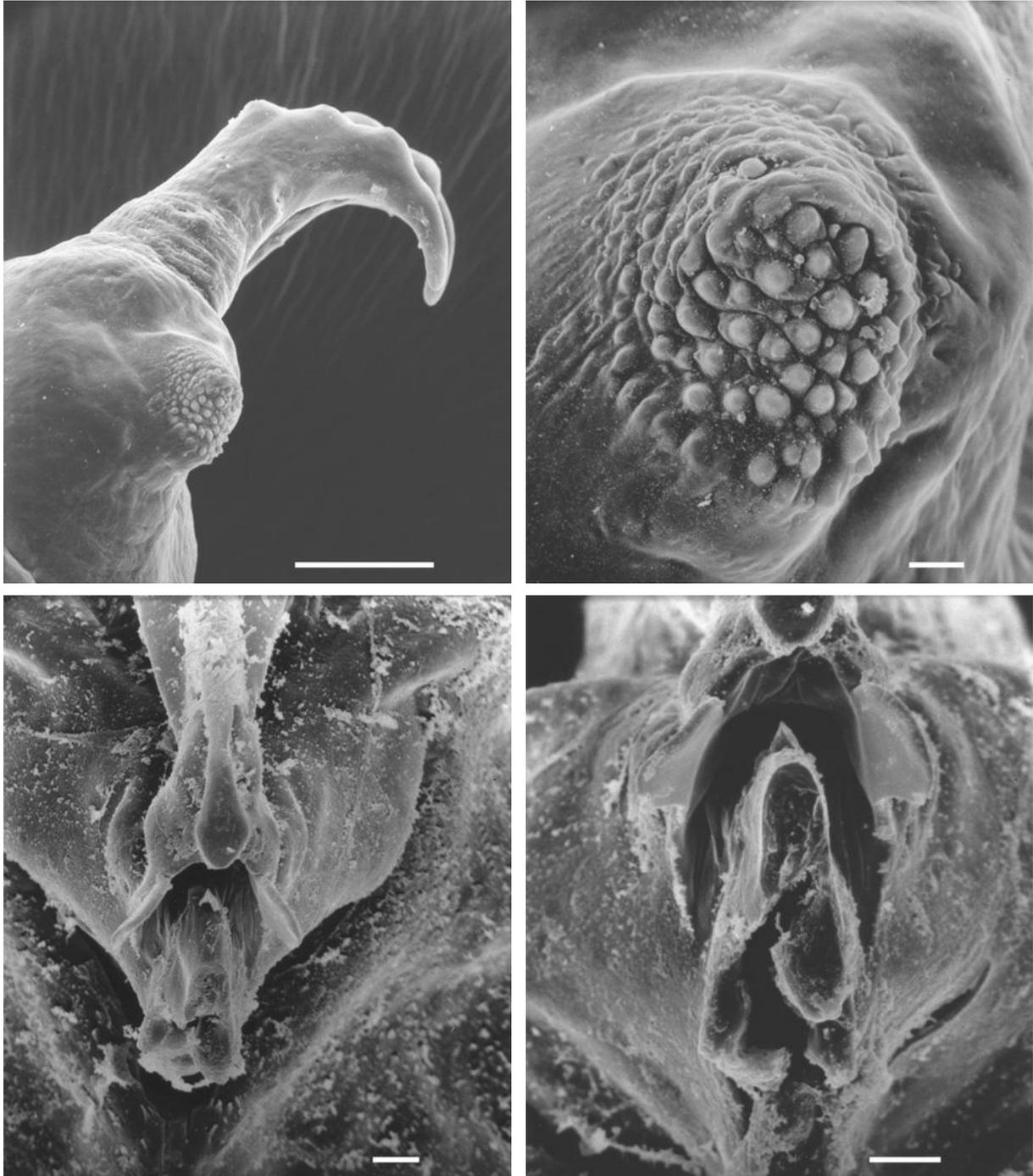


Abb. 179-182: *Cerodontha (Butomyza) angulata*. Von l. o. nach r. u.: **179**: drittes Larvalstadium, Hinterstigma; **180**: drittes Larvalstadium, Spirakularorgan (Raspelwarze); **181**: erstes Larvalstadium, Gesichtsmaske; **182**: erstes Larvalstadium, Mandibeln (Mandibeln sind am vorliegenden Präparat beschädigt). Maßstriche: 179 = 50 μm ; 180-182 = 5 μm .

Mundlappen sind größer proportioniert als bei den älteren Larven. **Cephalopharyngealskelett:** Die zwei Mandibeln sind kurz hinter den oberen Mundhaken miteinander verwachsen. Die unteren zwei der insgesamt vier Mundhaken sind viel kleiner als die oberen. Das Mittelstück und der Dorsalflügel bilden dorsal eine gerade Linie. Letzterer ist apikal kaum verbreitert.

Bionomie: Blattminierer an *Carex* spp., selten auch *Scirpus sylvaticus* (Spencer 1990), mehrere Generationen.

Cerodontha (Icteromyza) spec. nov. (Abb. 160, 183-186)

Material: (L3-Larven, L1-Cephalopharyngealskelette). Griechenland, Rhodos zwischen Apollona und Laerma ex *Juncus* spec. (am Fluß, teilweise im Wasser stehend) leg. v. Tschirnhaus 4.IV.1997 (A 797). V. Tschirnhaus wird demnächst die Imagines beschreiben und die Art benennen.

Beschreibung: L: - 5,3 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,49 mm; LM: 0,12 mm; HM: 0,16 mm. Wie bei einigen anderen Arten der Gattung sind keine Lateralfurchen ausgeprägt. Die zurückgebogenen langen Setulae beginnen direkt über den Dorsalorganen und enden schon vor dem Hinterrand des Kopfes. **Gesichtsmaske:** Es handelt sich um das typische Gesicht der *Cerodontha*-Arten, es ist vielleicht etwas breiter, die I2 sind stark ausgebildet und nach vorne gerichtet. Dazwischen befindet sich eine Spur einer Mittelfurche. Der Unterrand des Gesichts hat eine tiefe und abgerundete Kerbe in der Mitte. **Sinnesorgane:** Die Dorsalpapillen sind groß und tief eingeschnitten. Terminalkomplex: T1 und T2 sind an den Vorderrand gerückt. Es sind alle elf Elemente sichtbar, aber einige Elemente lassen sich dem Nummernsystem nicht eindeutig zuordnen. T5 ist anscheinend eine Grube mit einem ganz anderen Charakter von T6, das von üblicher Gestalt ist. T7-11 sind Gruben mit teilweise erkennbaren Stiften. Die **Mandibeln** sind in Lateralansicht breit und kräftig, von eckiger Form. Die je zwei Mundhaken alternieren regelmäßig und sind annähernd von einheitlicher Größe. Es sind weder Lateralfalten noch Mundlappen vorhanden. Der Unterrand der Gesichtsmaske geht also nahtlos in den Mundrand über. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist länger als bei den meisten anderen *Cerodontha*-Arten. Lateralsklerite sind auch im dritten Larvenstadium vorhanden. Die Dorsalflügelbrücke ist dünn und liegt dem Mittelstück eng an; es ist nicht so kurz wie sonst innerhalb der Gattung. Der Dorsalflügel des nicht mit dem Mittelstück verschmolzenen Basalteils ist gegenüber dem Mittelstück dorsal deutlich aufgebogen, ein unterer Teil des Dorsalflügels ist nicht erkennbar. Der Ventralflügel ist fensterlos, länger als halb so lang wie der Dorsalflügel. **Vordere Thoraxsegmente:** Die üblichen Dentikelreihen im Anschluß an das Kopfsegment stehen auf der Dorsalseite deutlich dichter, außerdem sind die Dentikel verlängert. Sie bilden, wie bei einigen anderen *Cerodontha*-Spezies, eine Fortsetzung der Stirnbehaarung. Die Haare (Dentikel) sind aber etwas kürzer und ohne apikalen Haken. Darauf folgt auf der Dorsalseite etwa auf der Mitte des ersten Segmentes eine kräftige Wulst. Auf der Ventralseite sind die Thorakalsegmente jedoch glatt. **Vorderstigma** haben einen deutlichen Abstand voneinander und sind extrem klein und kugelig geformt. Sie haben vermutlich nur eine Öffnung (Abb. 185). Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus kleinen abgerundeten, fast zylindrischen Dentikeln. Groß und sehr flach im vorderen Teil des Lokomotionsgürtels. Schon vor dem letzten Segment beginnt der Körper spitz zuzulaufen, wie es bisher bei keiner anderen Art bekannt ist. An der Spitze sitzen die sehr kleinen **Hinterstigma**, die etwa denen des *Liriomyza*-Grundtyp entsprechen. Daneben liegen zwei kleine Wülste ("Raspelwarzen"), vermutlich mit Stiftsinnesorgan. Sie liegen auf einem gemeinsamen breiten Träger, der vom Dorsalrand des letzten Segments nach hinten gerichtet ist. Das **Letztes Segment** ist am Ende stark verschmälert. In der Mitte zwischen Analwölbung und Stigma befindet sich lateral ein Paar Stiftsinneszellen, nicht auf

einer Wölbung, ansonsten ist das letzte Segment bis auf den Lokomotionsgürtel kahl. Analwölbung: etwas aufgewölbt mit schwachen dünnen konzentrischen Furchen.(17078).

L1: Der Mandibularkomplex ist länger als hoch und an der Grenze zum Mittelstück sehr stark verdickt. Nur die rechte Mandibel hat zwei hintereinander angeordnete Mundhaken, von denen der obere viel größer ist als der untere. Die linke Mandibel hat keine Mundhaken. Die Lateralsklerite sind breit. Die hintere Teile des Cephalopharyngealskeletts sind hinten nicht abgeflacht. Der Basalteil ist im Gegensatz zu den anderen untersuchten *Cerodontha*-Arten länger als das Mittelstück. Der Ventralflügel ist nur wenig kürzer als der Dorsalflügel.

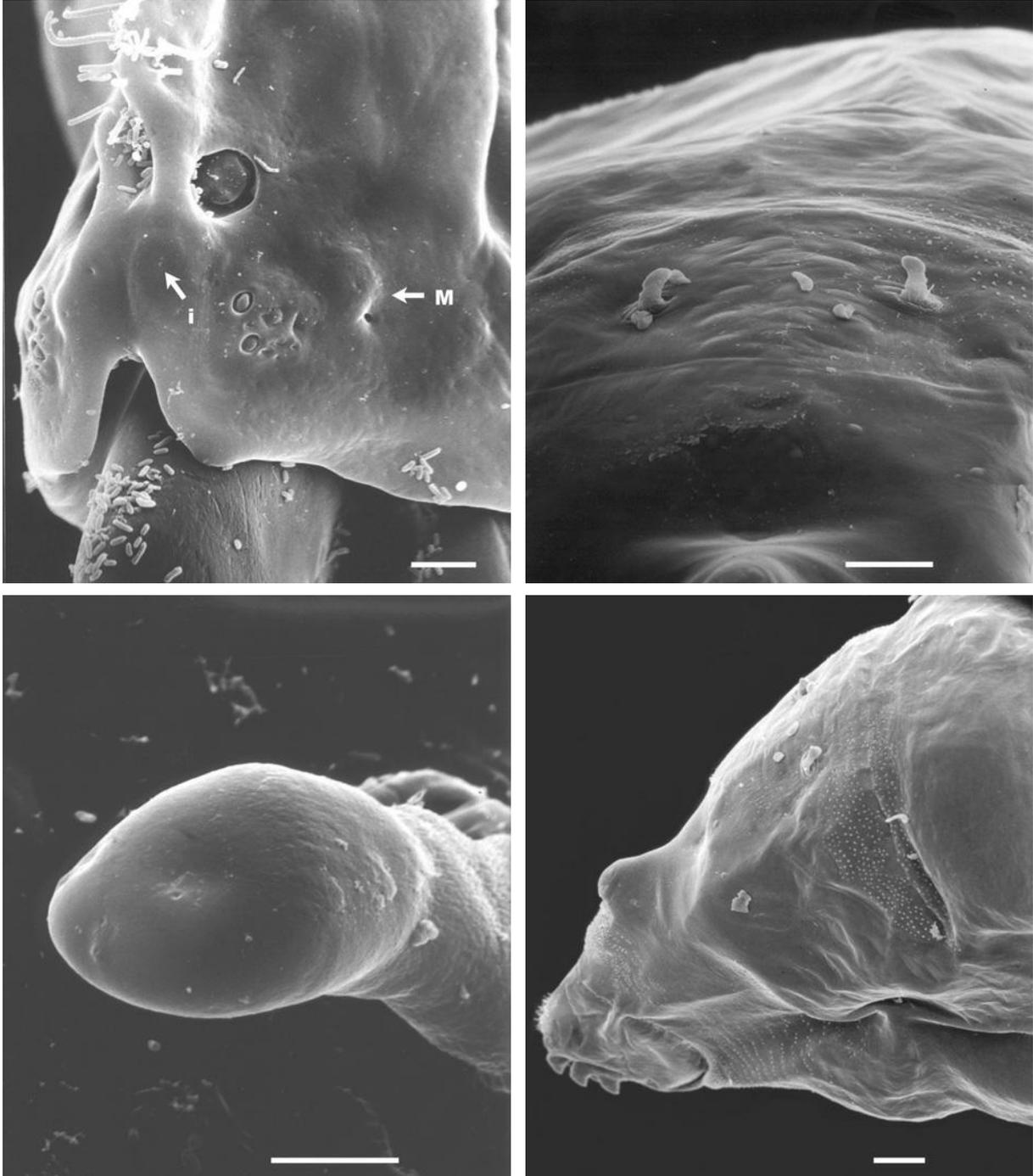


Abb. 183-186: *Cerodontha (Icteromyza) spec. nov.*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: **183:** Gesichtsmaske (i = Innere Sinnesorgane; M = Marginalorgane; **184:** Dorsalansicht der ersten Segmente mit den Vorderstigmen; **185:** Vorderstigma; **186:** Vorderteil lateral. Maßstriche: 183, 185 = 5 μm ; 184, 186 = 50 μm .

Bionomie: Die Larven bilden Gangminen in den *Juncus*-Blättern, die dem Stengel anliegen. Das Material stammt nur von im Wasser stehenden Pflanzen. Die Verpuppung findet in der Mine statt, die abstehenden Hinterstigmen werden dem Stengel zugewandt (v. Tschirnhaus unveröffentl.).

Cerodontha (Poemyza) incisa (Meigen, 1830) (Abb. 161, 169, 187-188)

Material: D, NRW, Bi., ex *Phalaris arundinacea*, leg. Dem. (0707981; L1: 1906991).

Beschreibung: L: - 3,7 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,43 mm; LM: 0,05 mm; HM: 0,1 mm. Die zugespitzte **Gesichtsmaske** ist am Ventralrand nicht eingekerbt. Die Form entspricht der generalisierten Beschreibung von *Cerodontha*-Larven. **Mandibeln** alternieren nicht ganz gleichmäßig, der oberste Mundhaken der rechten Mandibel ist etwas exponiert, die vier Mundhaken sind aber etwa gleich groß. **Cephalopharyngealskelett:** Die Mundhaken sind verglichen mit dem gesamten Mandibularkomplex eher klein; das Mittelstück ist ventral bauchig geformt. Am Dorsalflügel des Basalteils ist kein unterer Teil erkennbar; der schwach pigmentierte Ventralflügel hat ein unauffälliges geschlossenes Fenster.

Mundlappen am oberen Mundrand sind vorhanden. Außer einer Lateralfurche, die etwa bis zur Mitte des Kopfsegments reicht, ist eine hintere Begrenzungsfurche am Rand der Gesichtsmaske vorhanden. Die schon deutlich vor dem Ende des Kopfsegments endende Fläche mit der Stirnbehaarung verbreitert sich nach hinten, ohne sich jedoch zu teilen. Die ersten zwei **Thorakalsegmente** tragen je eine Ventralwulst von einheitlicher Größe. **Vorderstigmen:** Die Rosette, in der die terminalen Knospen dicht nebeneinander angeordnet sind, ist etwas asymmetrisch. Der dem Vorderteil zugewandte Teil ist kürzer. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus wenigen sehr kurzen und rundlichen Dentikeln. An jeder Segmentgrenze liegt zwischen den Dentikelreihen ein dentikelfreier Gürtel mit faltiger Oberfläche. Die **Hinterstigmen** sitzen auf langen, stark konischen und schräg nach oben gerichteten Stigmenträgern. Von den drei deutlich getrennten terminalen Knospen sind die zwei vorderen kugelförmig, die hintere lang und apikal zugespitzt. Die langen Öffnungsschlitze überziehen die vorderen Knospen serpentinenartig, während jene der letzten Knospe nur eine sanfte Kurve beschreibt. Spirakularorgane und "Raspelwarzen" fehlen. Am Hinterende des ansonsten glatten letzten Segments sind zwei einzelne Papillen zwischen Hinterstigmen und Analwölbung zu erkennen. Die leicht aufgewölbte Analwölbung weist auf jeder Hälfte zwei Papillen auf.

L1 (Abb. 169): Die nicht verwachsenen Mandibeln haben je drei Mundhaken, wobei die mittleren die kleinsten sind. Die Lateralsklerite (nicht in Abb. 169 gezeigt) sind groß und verdecken den vorderen Abschnitt des Mittelstücks. Der Dorsalflügel ist deutlich gebogen und bildet also keine gerade Linie mit dem Mittelstück.

Bionomie: Blattminierer an zahlreichen Poaceae, mehrere Generationen im Jahr. Die Puparien sind wie bei allen *Poemyza*-Arten mit Hilfe von Seidenfäden, welche an den Hinterstigmen angebunden sind, in der Mine befestigt, aber nicht starr fixiert.

Cerodontha (Poemyza) spec. (Abb. 189-190, 191)

Material: Zoerner 3261 ex *Calamagrostis epigeios*.

Diese unbestimmte *Poemyza*-Art zeigt nur wenig eigenständige Merkmale, die sie von *C. (P.) incisa* abgrenzen. Wie bei der anderen untersuchten *Poemyza*-Art, ist ein dentikelfreier Gürtel an den Segmentgrenzen vorhanden. (Abb. 191). Bei der vorliegenden Art ist er auffallend faltig. Die Dentikel der Lokomotionsgürtel an den Seiten sind teilweise in Gruppen angeordnet.

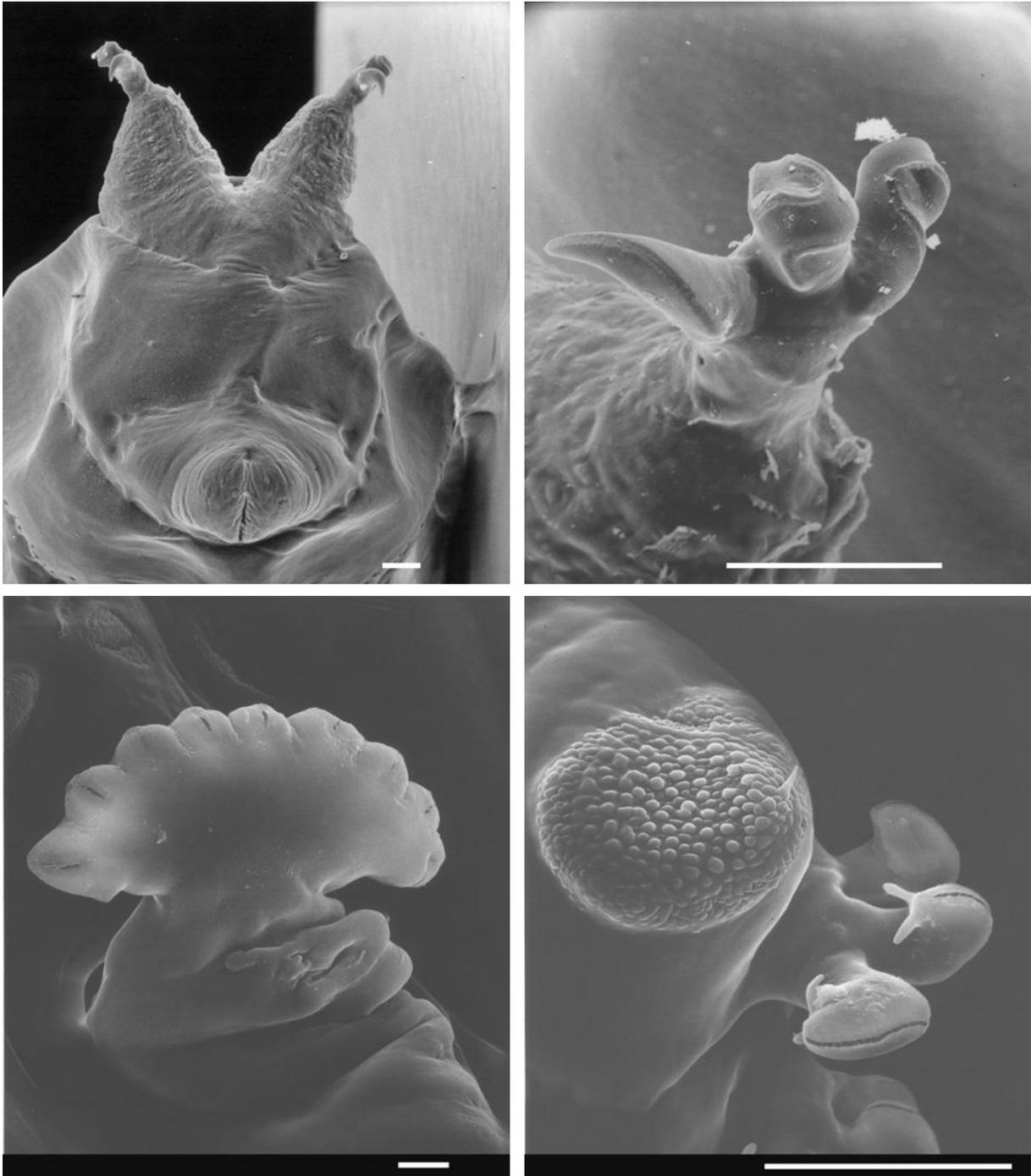


Abb. 187-190: Von l. o. nach r. unten: 187-188: *Cerodontha (Poemyza) incisa*, drittes Larvalstadium; 187: Hinterteil; 188: Hinterstigma. Abb. 189-190: *Cerodontha (Poemyza) spec.*, drittes Larvalstadium; 189: Vorderstigma; 190: Hinterstigma. Maßstriche: 187, 188, 190 = 50 μm ; 189 = 5 μm .

Auch die langen, stark konischen Hinterstigmenträger entsprechen *C. (P.) incisa*. Die drei terminalen Knospen der Hinterstigmen sind kugelig geformt und etwa gleich groß. Darauf befinden sich mehr oder weniger gerade Öffnungen. Am inneren Bereich der hinteren zwei Knospen befinden sich je zwei dornartige Fortsätze (Abb. 190). Die Spirakularorgane sind als große "Raspelwarzen" entwickelt. An der Spitze der körnigen Oberfläche befindet sich ein einzelnes Filament.

***Cerodontha (Phytagromyza) flavocingulata* (Strobl, 1909)**

C. Phytagromyza wurde von Nowakowski (1973) illustriert (dessen Abb. 199-200). In der gleichen Arbeit kam Nowakowski auch zu dem Ergebnis, daß *Phytagromyza* am nächsten mit *Poemyza* verwandt sei. Ich habe einige Präparate aus der Sammlung de Meijere lichtmikroskopisch untersucht.

Material: Zahlreiche Larven aus dem Zoologisches Museum Amsterdam (ZMA), gesammelt und präpariert von de Meijere. Die Larven sind als Totalpräparate in einem Einbettungsmedium zwischen Deckgläsern auf Nadeln montiert. Vor der Einbettung wurden die Larven vermutlich in Phenol aufgehellt (de Meijere 1925). Die Nadeln enthalten in der Regel ein Etikett mit der Handschrift des Sammlers und je ein maschinengeschriebenes Etikett mit dem Namen "flavocingulata".

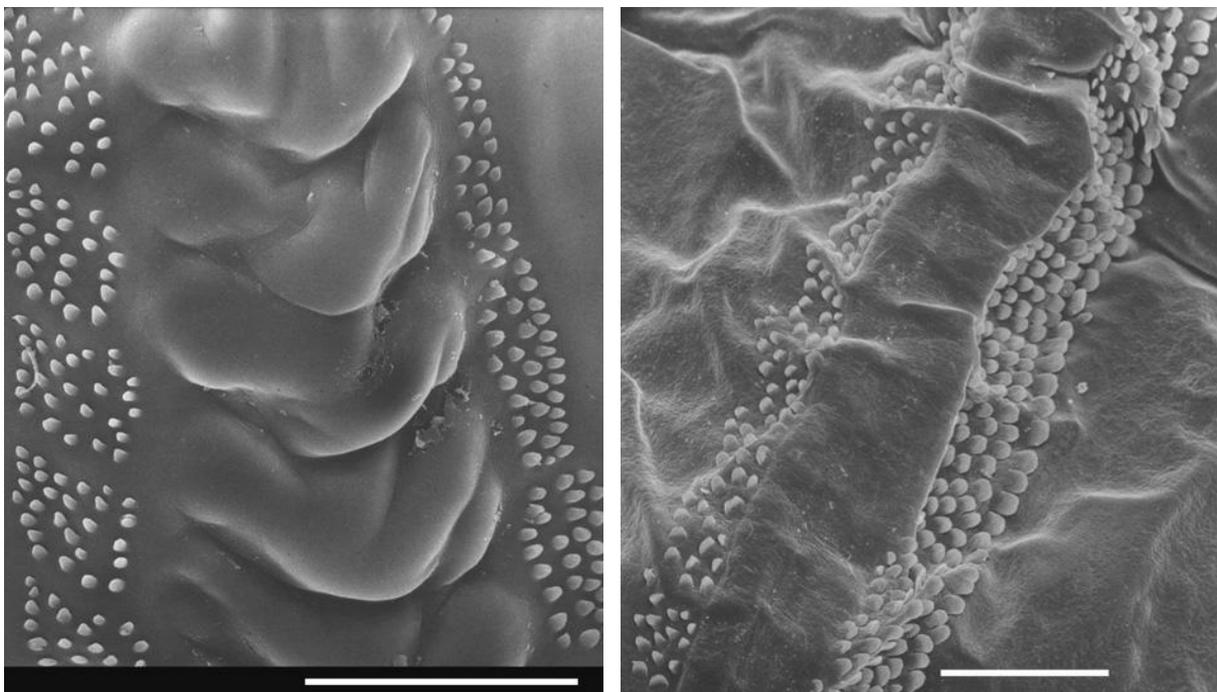


Abb. 191-192: Lokomotionsgürtel dritter Larvalstadien. Von links: 191: *Cerodontha (Poemyza)* spec.; 192: *Cerodontha (Cerodontha) denticornis*. Maßstriche = 50 µm.

Beschreibung: Gesichtsmaske schmal, ohne pigmentierte Mittelfurche. Über der Gesichtsmaske eine längliches Feld mit dünnen an der Spitze zurückgebogenen Haaren. Vorderteil in Seitenansicht zugespitzt, Wülste sind nicht zu erkennen. Vorderstigmen rosettenförmig mit bis zu zehn terminalen Knospen. Die Lokomotionsgürtel bestehen wie die von *Poemyza* und *Cerodontha* aus Doppelreihen mit einem etwas faltigen Bereich von Muskelansatzstellen dazwischen. Die Dentikel sind auf den ersten Segmenten leicht zugespitzt, vermutlich nicht blattartig geformt. Auf den ersten zwei Lokomotionsgürteln befinden sich zahlreiche nach dorsal gerichtete Dentikel. Die Zahl der Dentikel auf den Segmentgrenzen nimmt nach hinten stark ab. Auf den letzten Segmenten befinden sich gar keine Dentikel, weder an den Segmentgrenzen noch anderweitig. Der Körper ist hinten nicht verschmälert. Die Analöffnung ist rundlich. Hinterstigmen weisen eine kreisförmige Anordnung von zahlreichen (mindestens 15) Knospen auf. Die Form der Knospen ist länglich. **Cephalopharyngealskelett:** Mandibeln mit vier etwa gleich großen Mundhaken, die auf übliche Weise alternieren. Der Mandibularkomplex ist relativ zum

Mittelstück deutlich nach vorne gerichtet, wie oft bei *Cerodontha*-Arten zu beobachten. Der Mandibularkomplex ist relativ breit, besonders in der unteren Hälfte. Der hintere Teil des Cephalopharyngealskeletts ist schlank, das Mittelstück gerade und stark pigmentiert. Die hyaline Dorsalflügelbrücke endet am Hinterrand des Mittelstücks. Das Mittelstück ist etwas kürzer als der Ventralflügel des Basalteils. Der Dorsalflügel ist flach und dünn mit einem kurzen Ansatz eines dünnen unteren Teils. Der Ventralflügel ist fensterlos und deutlich mehr als halb so lang wie der Dorsalflügel.

Bionomie: Blattminierer an verschiedenen Gräsern, Verpuppung "normal stets" in der Erde (Nowakowski 1973).

Cerodontha (Cerodontha) denticornis (Panzer, 1806) (Abb. 162, 170, 193-196)

Material: D, NRW, Bi., ex *Holcus mollis*, leg. Dem. (1207991, 1307991).

Beschreibung: L: - 2,9 mm; B: - 0,5 mm; LPh: 0,35 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,09 mm. Die **Gesichtsmaske** dieser Art hat noch eine tiefe Mittelfurche, die aber unter dem einzigen Paar von Inneren Sinnesgruben endet. Die Gesichtshälften sind ventral stark zugespitzt, so daß die Inneren Sinnesorgane den vordersten Punkt bilden. Der Terminalkomplex ist demzufolge lateral ausgerichtet. Bei der Betrachtung von unterschiedlichen Seiten wird jedoch deutlich, daß die Elemente sich in der apikalen Hälfte konzentrieren und nach vorne offen sind. Aufgrund dieser Umstellungen lassen sich mit Ausnahme von T1 die Elemente nicht zuordnen. Die übrigen **Sinnesorgane** zeigen keine Besonderheiten. Die **Mandibeln** sind von einheitlicher Breite, aber unterschiedlicher Form. Die Mundhaken sind insgesamt eher lang und dünn; jene der rechten, größeren Mandibel haben einen erheblich größeren Abstand voneinander als jene der linken. Der vordere Mundhaken ist gegenüber den anderen auch deshalb exponiert, weil der Mandibularkomplex eine sehr schräge Position gegenüber der Körperachse einnimmt. Das entspricht den Verhältnissen von *C. hennigi* und einigen Stengelminierern. Beide Mandibeln sind dorsal enger zusammengedrückt als ventral. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist insgesamt etwa so lang wie breit mit einer starken hinteren Verdickung. Die bei dieser Art vorhandenen kleinen Lateralsklerite liegen dem Hinterrand des Mandibularkomplexes dicht an und verdecken das Mittelstück kaum. Dieses ist mit dem Basalteil vollständig verwachsen. Hinter der kleinen, unterhalb des Oberrandes des Mittelstücks befindlichen Dorsalflügelbrücke sind die dorsalen Grenzen des Mittelstücks und des schwach sklerotisierten Basalabschnitts undeutlich und verwischt. Beide Teile bilden dorsal eine fast gerade Linie. Ein unterer Teil des Dorsalflügels ist nicht eindeutig zu erkennen. Der Ventralflügel ist nur wenig kürzer als der dorsale und weist kein Fenster auf.

Am oberen Teil des Mundrandes befinden sich laterale Mundlappen, über diesen verläuft eine relativ lange Lateralfurche, die bis zum Ende des Kopfsegments reicht. Der Gesichtsrand ist nicht gefurcht. Über der Gesichtsmaske befindet sich die übliche Haarfläche, die noch vor dem Beginn des ersten Segments endet. Die zwei ventralen Wülste befinden sich vermutlich beide am ersten Thorakalsegment, die Segmentgrenzen im vorderen Bereich des Körpers sind aber sehr undeutlich. Die **Vorderstigma**n bilden jeweils vier bis fünf unregelmäßige aber in einer Ebene befindliche Verzweigungen, an deren Enden sich jeweils mehrere Öffnungen befinden. Die Verzweigungen sind stärker ausgeprägt als bei *C. (C.) hennigi*. Die **Lokomotionsgürtel** weisen einen nicht mit Dentikeln besetzten mittleren Gürtel auf, sie entsprechen also denen von *Cerodontha* s. str. Die Dentikel selbst sind blattartig abgeflacht. Der Körper ist unregelmäßig mit flachen unauffälligen Papillen besetzt. Die **Hinterstigma**n ähneln den vorderen, die Verzweigungen sind aber nicht in einer Ebene angeordnet. Beiden Stigmaen sind nach hinten gerichtet und liegen so dicht nebeneinander, daß sich die Äste berühren. Posterodorsal auf dem

letzten Segment, nicht direkt auf den Stigmenträgern, befinden sich kleine papillenförmige Spirakularorgane. Die **Analwölbung** ist eher groß und rund. Etwas seitlich sind zwei Analsinnesorgane ausgeprägt.

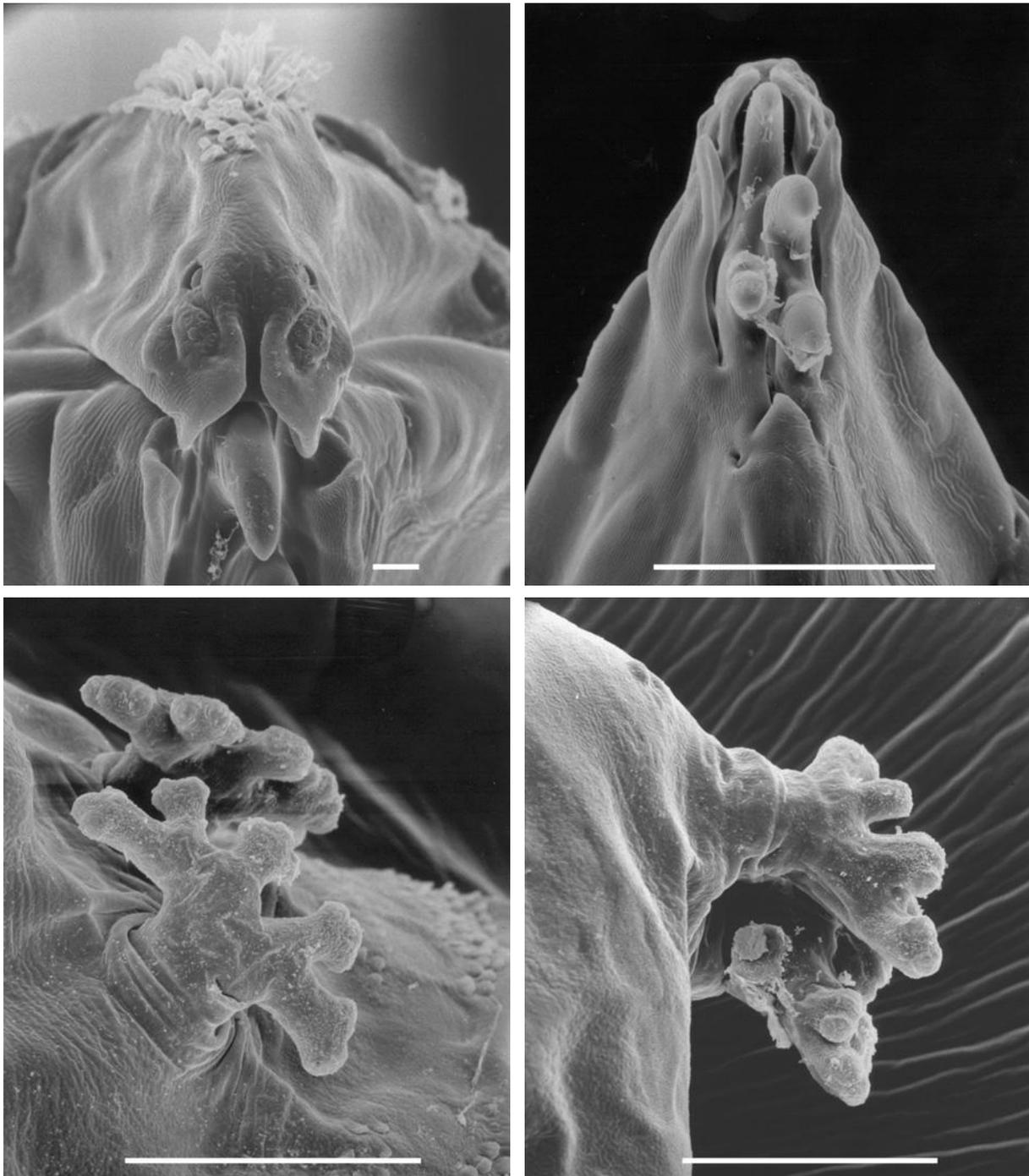


Abb. 193-196: *Cerodontha (Cerodontha) denticornis*. Von l. o. nach r. u.: 193: Gesichtsmaske; 194: Mandibeln; 195: Vorderstigmata; 196: Hinterstigmata. Maßstriche: 193 = 5 µm; 194-196 = 50 µm.

L1 (Abb. 170): Die Mandibeln sind nicht miteinander verwachsen und haben je zwei dicht untereinander gelegene Mundhaken, von denen die unteren kleiner als die oberen sind.

Bionomie: Die Larven minieren in zahlreichen Gräsern zunächst kurz in der Blattspreite und wandern dann in die Blattscheide, wo die sehr dünnen Minen von außen nicht mehr zu erkennen sind. Es werden mehrere Generationen im Jahr gebildet (Nowakowski 1973).

Cerodontha (Cerodontha) hennigi Nowakowski, 1967 (Abb. 163, 197-198)

Material: Zoerner 3218 *Calamagrostis epigeios*.

Beschreibung: L: - 5,5 mm, B: - 0,8 mm; LPh: 0,47 mm; LM: 0,12 mm; HM: 0,1 mm. Der Körper ist verglichen mit fast allen anderen Agromyzidenlarven extrem langgestreckt, übertroffen nur noch von *Phytobia*-Larven. Gegenüber anderen *Cerodontha*-Arten fehlt die extreme laterale Verflachung. Die **Gesichtsmaske** ist ungeteilt, apikal zugespitzt. Der Unterrand ist bis etwa zum Unterrand des Terminalkomplexes eingekerbt. Die Stirn trägt keine Haare. **Sinnesorgane:** Dorsalpapillen liegen in tiefen seitlichen Gruben. Der Terminalkomplex ist beim vorliegenden Präparat nur undeutlich wahrzunehmen, er scheint aber jenem von *C. (C.) denticornis* zu ähneln. Die Gruben der Inneren Sinnesgruben sind verdeckt, aber die charakteristischen terminalen Wölbungen der Gesichtsmaske sind vorhanden. Am Ende des Kopfes befindet sich eine weitere größere Grube. Gerade, etwas apikal auseinanderlaufende laterale Mundlappen am Mundrand sind vorhanden. Die **Mandibeln** sind stark asymmetrisch, der obere Zahn der rechten Mandibel liegt etwa in der Mitte des Kopfes, der zweite Zahn ist etwas nach rechts verschoben. Die tiefer ansitzende linke Mandibel beginnt erst unterhalb des zweiten Zahns der rechten Mandibel. Der zweite Zahn der linken Mandibel ist erheblich kleiner als die übrigen und nach unten gerichtet. Der Mandibularkomplex ist frontal betrachtet viel dicker als jener von *denticornis* und dicker als die Gesichtsmaske. Die Mundhaken sind stark nach vorne orientiert, nicht vertikal wie bei den meisten anderen *Cerodontha*-Arten. Die lichtmikroskopische Betrachtung des **Cephalopharyngealskeletts** bestätigt die deutlich nach vorne geneigte Position des Mandibularkomplexes zu den hinteren Abschnitten. Die zwei Löcher am Rand jeder Mandibel, die im vorliegenden Fall an der rechten erkennbar sind, erscheinen gegenüber anderen Arten gedreht (Abb. 163). Der hintere Teil des Cephalopharyngealskeletts unterscheidet sich kaum von jenem der verwandten kleineren Art *denticornis*; der Dorsalflügel ist nur mehr als doppelt so breit ist wie der Ventralflügel.

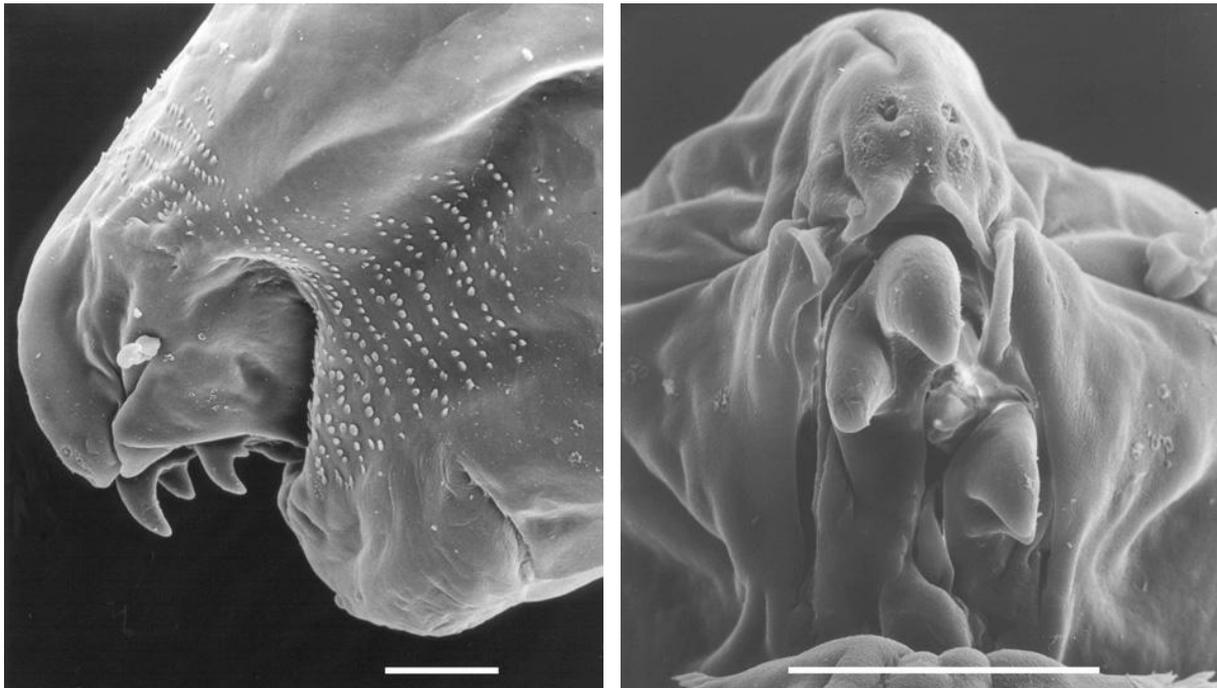


Abb. 197-198: *Cerodontha (Cerodontha) hennigi*, drittes Larvalstadium. Von links: 197: Vorderteil lateral; 198: Gesichtsmaske und Mandibeln. Maßstriche = 50 μm :

Unter der Gesichtsmaske verläuft eine Lateralfalte, die etwa bis zur Mitte des Kopfsegments reicht. Der Kopfbereich ist völlig unbehaart, das erste Segment hat dagegen in der vorderen Hälfte einige Reihen der für *Cerodontha* typischen plättchenartigen Dentikel. Sie sind lateral hinter dem Kopf mit etwa zwölf Reihen am zahlreichsten. Im dorsolateralen und dorsalen Bereich sind nur etwa vier bis fünf Reihen vorhanden. Ventralwülste fehlen. Der Körper ist wie *C. (C.) denticornis* mit flachen, unauffälligen Papillen bedeckt. **Vorderstigma:** Entsprechend der Beschreibung von Nowakowski (1973) flach und fächerförmig, dabei asymmetrisch in einer Ebene verzweigt. Am REM sind die einzelnen Knospen nicht zu erkennen. **Lokomotionsgürtel** mit sehr kleinen, stumpfen Dentikeln; Die Muskelansatzstellen bilden einen geschlossenen inneren Gürtel, der nicht mit Dentikeln bestanden ist. Die Hinterstigma sind kugelförmig mit zahlreichen Knospen.

Bionomie: An *Calamagrostis epigeios*, Die Larve wandert zunächst von der Blattspreite in die Blattscheide ein. Die ältere Larve verläßt die Mine in der Blattscheide nach innen und ernährt sich dort von jungen Blättern, die sich zwischen Stengel und Blattscheide befinden. (Zoerner 1971). Damit haben sie eine ähnliche Lebensweise wie die *Xenophytomyza*-Arten. Die Larven zeigen mit ihren dicken Mundhaken, dem zylindrischen und langgestreckten Körper typische Merkmale, die man auch bei Stengelminierern findet. Möglicherweise dringt die Larve auch in den Stengel selbst ein.

Cerodontha (Xenophytomyza) venturii Nowakowski, 1967 (Abb. 190-202)

Material: Schleswig-Holstein, Jasdorf, Dobesdorfer See, ex *Dactylis glomerata*, leg v. Tschirnhaus 26.8.76 (M 48).

Beschreibung: L: 4,9 mm; LPh: 0,68 mm; LM: 0,18 mm; HM: 0,15 mm. Die **Gesichtsmaske** hat keine Mittelfurche, Terminal- und Dorsalkomplex sind an die Seite gerückt. Unterhalb der Dorsalorgane ist das Gesicht breiter als gewöhnlich, die mittlere Kerbe am Unterrand der Gesichtsmaske ist sehr tief. Eine Behaarung auf der Stirn fehlt. Vom Gesichtsunterrand verläuft eine Lateralfalte nach hinten. Wie bei *C. (C.) hennigi* sind Mundlappen am Gesichtsrand ausgeprägt, welche auf der linken Seite stärker ist. Die **Mandibeln** sind stark asymmetrisch, der obere Mundhaken der rechten größeren Mandibel liegt fast in der Mitte unter dem Gesichtsunterrand. Der kleinere untere Mundhaken und der einzige Mundhaken der linken Mandibel befinden sich fast auf gleicher Höhe. Beide Mandibeln liegen dicht nebeneinander, gleichzeitig umschließt auch der Mundrand die Mandibeln von außen sehr eng, so daß nur ein sehr schmaler Spalt zwischen den Mandibeln und zwischen rechter Mandibel und linken Rand zur Nahrungsaufnahme bleibt. Das **Cephalopharyngealskelett** ähnelt deutlich dem von *hennigi*: Der Mandibularkomplex ist länger als hoch, am Hinterrand gerade, die Lateralsklerite sind länger als bei *hennigi* und oben etwas nach vorne gebogen. Mittel- und Basalstück sind verschmolzen. Dorsal- und Ventralflügel bilden einen sehr spitzen Winkel und sind beide schwach pigmentiert. Ein unterer Teil des Dorsalflügels ist nicht zu erkennen. Auf der Ventralseite der ersten zwei **Thoraxsegmente** fehlen die bei *Cerodontha* häufigen Wülste. Die **Vorderstigma** sind kugelig, mit verwachsenen, unregelmäßig angeordneten terminalen Knospen. Beide Stigma stehen nicht sehr dicht zusammen. Die Segmente sind in der Mitte mit Reihen von Papillen besetzt. Die **Hinterstigma** sind ähnlich gebildet wie die Vorderstigma, mit zahlreichen zu einer Kugel verwachsenen terminalen Knospen. Es handelt sich um die bisher einzige Agromyzidenlarve mit punktförmigen Hinterstigmaöffnungen. An den Außenseiten der kleinen, etwas subdorsal nach hinten gerichteten Stigma liegen größere, mit einzelnen Wülsten besetzte Flächen, die vermutlich den Spirakularorganen entsprechen. Hinten, auf dem **letzten Segment** befinden sich vier größere Campaniforme Sensillen, von denen die äußeren zwei auf deutlichen

Wülsten liegen. Vermutlich handelt es sich um abgewandelte Subspirakularprozesse. Die Analwölbung ist etwas faltig, Analorgane sind vorhanden.

Die **Bionomie** dieser und der anderen bekannten *Xenophytomyza*-Arten wurde durch v. Tschirnhaus (1990) aufgeklärt. Die Larven aller Arten minieren alle im äußeren Bereich des Stengels von Gräsern, *venturii* wurde aus *Dactylis glomerata* gezüchtet. Die Weibchen legen ihre Eier in die Nodien der Pflanze.

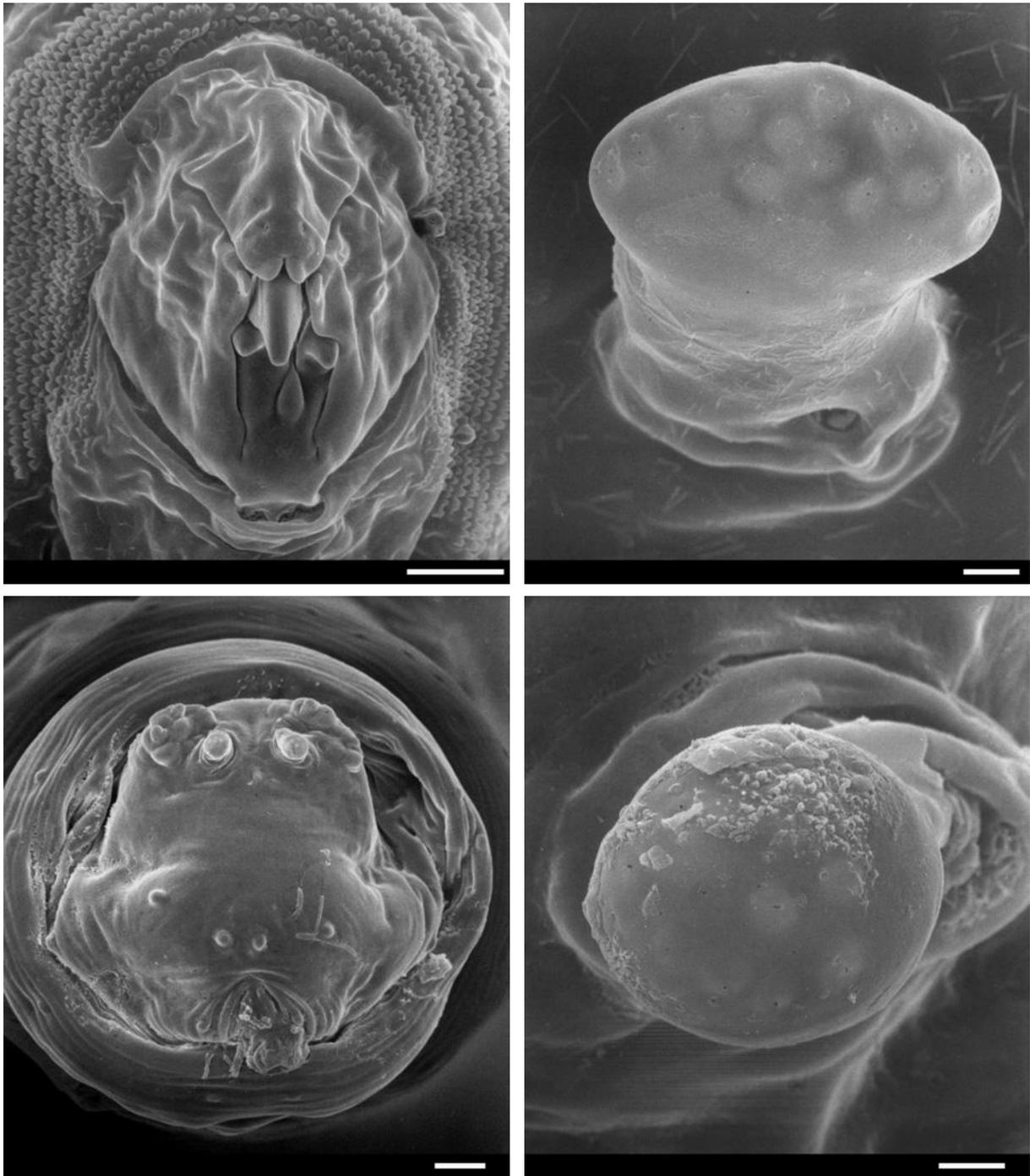


Abb. 199-202: *Cerodontha (Xenophytomyza) venturii*. Aufnahmen von M. v. Tschirnhaus. Von l. o. nach r. u.: 199: Vorderteil mit Gesichtsmaske und Mandibeln; 200: Vorderstigma; 201: Hinterteil; 202: Hinterstigma. Maßstriche: 199, 201 = 50 μm ; 200, 202 = 5 μm .

Calycomyza

Calycomyza ist ein Taxon, dessen Monophylie durch Larvalmerkmale gut begründet werden kann. Die wichtigste Autapomorphie ist das runde kleine Fenster am Vorderrand des Dorsalflügels des Cephalopharyngealskelett, das schon in der Literatur dargestellt wurde (z.B. Singh & Ipe 1973). Ebenfalls bekannt ist, daß alle Arten dieses blattminierenden Taxons sich in der Mine verpuppen und sich das Puparium mit dem Kot der Larve am Minenboden befestigt. Die beobachtete extreme Verlängerung und Sklerotisierung der Analorgane hat möglicherweise die Funktion der besseren Verankerung in der Mine.

Bei vielen Abbildungen und den eigenen untersuchten Arten fällt weiterhin die Länge der Mundhaken auf, die lateral von einem weit vorgezogen Mundrand verdeckt werden. Die Dorsalflügelbrücke befindet sich ausschließlich innerhalb der Seitenteile des Mittelstücks und ist somit in Seitenansicht verdeckt.

Innerhalb der Gruppe sind Hinterstigmen von einer ursprünglichen Form verbreitert, die denen vieler *Liriomyza* entsprechen: Drei Knospen insgesamt, davon die letzte etwas verlängert und die vorletzte verkürzt. Spirakularorgane und Drüsenöffnungen sind vorhanden. Wie bei fast allen anderen Gattungen sind aber auch Formen mit wesentlich mehr als drei terminalen Knospen der Hinterstigmen verbreitet. Die REM-Untersuchungen zeigen weiterhin den reichen Besatz der Larven mit Dentikeln auch auf der Analöffnung und an anderen Stellen des letzten Segments und eine besondere Form der Gesichtsmaske mit reduzierter Mittelfurche. Neben den unten beschriebenen wurden noch die folgenden Arten lichtmikroskopisch untersucht: *Cal. malvae* ex *Althae rosea*; *Cal. flavinotum* ex *Eupatorium*, beide wurden von S. Scheffer (Beltsville) gesammelt.

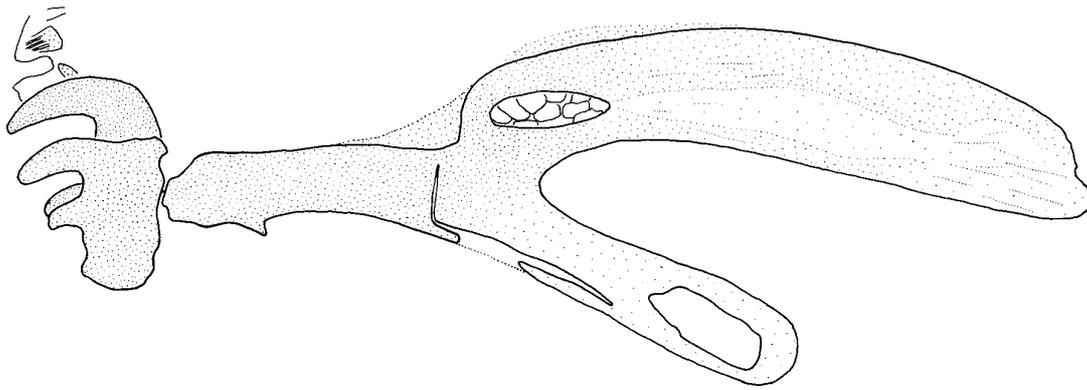


Abb. 203: Cephalopharyngealskelett von *Calycomyza dominicensis*. Maßstrich = 0,1 mm.

Calycomyza dominicensis Spencer, 1973 (Abb. 203, 204-206)

Material: (L1-L3-Larven, Puparien). Gouadeloupe, Mo Horneàhouis, 8.VIII. 1998, ex *Elephantopus mollis* (Asteraceae) leg. Jean Étienne, GR 2183.

Beschreibung: L: - 4,3 mm; B: - 0,9 mm; LPh: 0,42 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,1 mm. Die **Gesichtsmaske** läßt noch eine Spur der Mittelfurche erkennen, die aber schon über dem Terminalkomplex endet. Der Gesichtsunterrand ist mit einer Lateralfalte vereinigt und bildet im Gegensatz zu *Cal. lantanae* in der Mitte eine stumpfwinklige Kante. Am Oberrand des Gesichts

bildet der Kopfgrenzstreifen eine auffällige obere Lateral falte. **Sinnesorgane:** Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind vorhanden, aber nicht eindeutig zuzuordnen. T1 ist sehr groß mit kleiner Pore am Hinterrand. T2 ist nicht zu bestimmen, da es nicht gegenüber den übrigen vergrößert ist. T5 ist deutlich aufgewölbt mit einer kleinen Grube in der Mitte. T6 ist eine flache Papille. Innere Sinnesgruben: Die unteren liegen innen neben dem Terminalkomplex und sind größer als deren einzelne Elemente. Die oberen, etwas unterhalb der Dorsalorgane, sind wesentlich kleiner. Laterale Sinnesgruben: Neben dem Terminalkomplex liegt eine Grube, die in ihren Abmessungen etwa der unteren Inneren Sinnesgrube entspricht. Dahinter liegt noch eine wesentlich kleinere. Am Mundrand sind zwei Paare von Sinnesorganen zu erkennen. Der Mundrand trägt am Außenrand sehr feine Filamente. Die Mundhaken der **Mandibeln** sind recht lang und werden wie bei *Cal. lantanae* vom Mundrand seitlich bis zur Spitze umschlossen. Es gibt keine Hinweise auf Abnutzung der Mundhakenspitzen. Die Mandibeln mit vier Mundhaken alternieren auf übliche Weise. Die zwei oberen Mundhaken sind deutlich dicker als die unteren und haben einen größeren Abstand voneinander als die unteren. Das Labium ist kurz und dünn, es reicht bis zum Unterrand des oberen Mundhakens der linken Mandibel. Die gekrümmte Stellung des Kopfes und der Mandibeln erlaubt keine Betrachtung der Basis des Labiums. **Cephalopharyngealskelett:** Über dem Mandibularkomplex befindet sich hinter der Gesichtsoberfläche ein dünnes Dorsalsklerit. Das Abduktorapodem am Hinterrand der linken Mandibeln ist deutlich entwickelt. Das Labialsklerit erscheint einteilig und kugelförmig. Lichtmikroskopisch zeigen sich von dorsal acht Löcher, vier liegen vorne nebeneinander, zwei sehr kleine Löcher bilden die zweite Reihe, dahinter liegen wieder zwei größere nebeneinander. Das Mittelstück ist lang und schmal; die Öffnung des Speicheldrüsenkanals liegt im vorderen Drittel. Die Dorsalflügelbrücke ist klein und liegt vollständig unterhalb der Ränder des Mittelstücks (Abb.203). Die Grenze zwischen Mittel- und Basalstück ist im mittleren Bereich fast gerade. Das Basalstück wird kurz hinter dem Vorderrand abrupt breiter, nicht graduell wie in anderen Gattungen. Der Bereich vor der Verbreiterung ist mit stark pigmentierter membranöser Substanz gefüllt. Der Dorsalflügel hat auf ganzer Länge eine wenig variierende Dicke. Gleich am Vorderrand befindet sich ein kleines geschlossenes Fenster, das mit cuticulären Verstrebungen gefüllt ist. Dahinter ist der Dorsalflügel im Inneren unregelmäßig verdünnt und schwächer pigmentiert. Dadurch ergibt sich eine undeutliche Unterteilung von oberem und unterem Arm. Der Ventralflügel hat ein geschlossenes Fenster. Die **Mundlappen** sind fest mit dem Seitenrand des Mundes verschmolzen, beide sind etwa gleich groß. Das erste Segment trägt zwei ventrale Prozesse unter der Kopfregion. Dahinter befinden sich lange schmale Dentikel. Deutlich über dem Kopfgrenzstreifen befindet sich ein einzelner Frontalprozeß, jedoch nicht mit glatter, sondern mit filamentöser Oberfläche. Die **Vorderstigmen** bestehen aus ca. zwölf in zwei Reihen angeordneten Knospen. Eine Querreihe von Campaniformen Sensillen befinden sich etwa in der Mitte von jedem Segment. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** stehen dicht in kurzen Reihen und haben deutlich unterschiedliche Größen. Auf den lateralen Kriechgürteln sind sie deutlich kleiner als jene auf der Ventralseite der ersten Segmente. Die Lokomotionsgürtel sind dorsal und ventral nicht unterbrochen. **Hinterstigmen:** Vom *Liriomyza*-Grundtyp mit drei terminalen Knospen; die hintere ist besonders auffällig verlängert. Spirakularorgane sind präsent. **Letztes Segment:** Außer einer nicht sehr breiten Linie ist der hintere Teil des Körpers von kurzen Reihen kräftiger und langer Dentikel bedeckt. Innerhalb der Dentikelfläche befinden sich auch Papillen. Die Analwölbung ist vollständig mit langen haarartigen Dentikeln bedeckt. Der Analprozeß ist sehr lang und spitz.

L2: Das Cephalopharyngealskelett ähnelt dem des dritten Larvenstadiums. Wie meistens bei früheren Stadien sind Basal- und Mittelstück miteinander verwachsen. Die Dorsalflügelbrücke überragt das Mittelstück deutlich. Der Dorsalflügel hat wie beim L3-Stadium ein weit vor der

Abzweigung des Ventralflügels beginnendes rundliches Fenster. Die diesem Fenster folgende mittlere Verdünnung des Dorsalflügels ist wesentlich stärker als beim L3-Stadium. Der unter der Verdünnung befindliche untere Teil ist deutlich kürzer als der obere. Die Larve des zweiten Stadiums ähnelt darin mehr anderen Arten der Unterfamilie Phytomyzinae. Der Ventralflügel ist etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und schwach sklerotisiert. Am Hinterrand hat er ein undeutlich sichtbares nach hinten offenes Fenster.

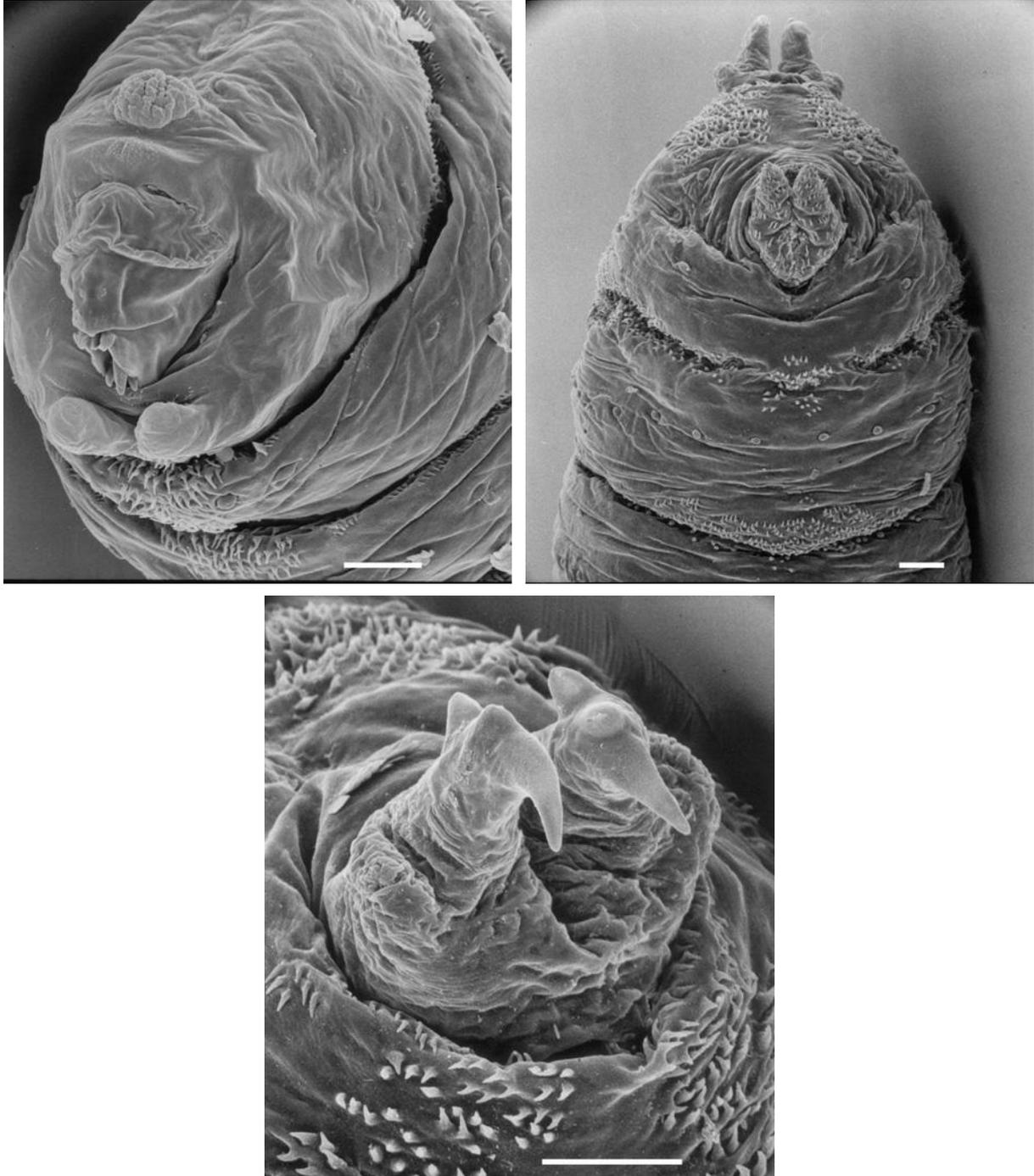


Abb. 204-206: *Calycomyza dominicensis*, drittes Larvalstadium. Von o. l.: 204: Kopfsegment; 205: Hinterteil mit Analwölbung, ventral; 206: Hinterstigmen. Maßstriche = 50 μm .

L1: Die vier Mundhaken der Mandibeln alternieren genau wie die späteren Stadien. Die oberen zwei Mundhaken sind etwa doppelt so groß wie die zwei unteren und alternieren stär-

ker. Hinter den Mundhaken hat der Mandibularkomplex einen deutlich schwächer pigmentierten Vertikalstreifen. Dünne Lateralsklerite sind vorhanden. Das Mittelstück ist etwas kürzer als der Basalteil. Beide Teile bilden dorsal eine nahezu gerade Linie, nur die Dorsalflügelbrücke ragt etwas darüber hinaus, und zwar im hinteren Bereich des Mittelstücks. Der Dorsalflügel ist etwas dicker als das Mittelstück und nur am Ende etwas nach unten gebogen. Er enthält, wie andere L1-Cephalopharyngealskelette, kein Fenster. Der schwach sklerotisierte fensterlose Ventralflügel ist mehr als halb so lang wie der Dorsalflügel und befindet sich dicht unter dem Dorsalflügel.

Bionomie: Erzeuger von Platzminen an *Elephantopus pilosus*, *E. elatus* (Spencer 1990) und *E. mollis* (Asteraceae). Möglicherweise miniert die Art noch an anderen Arten der Gattung.

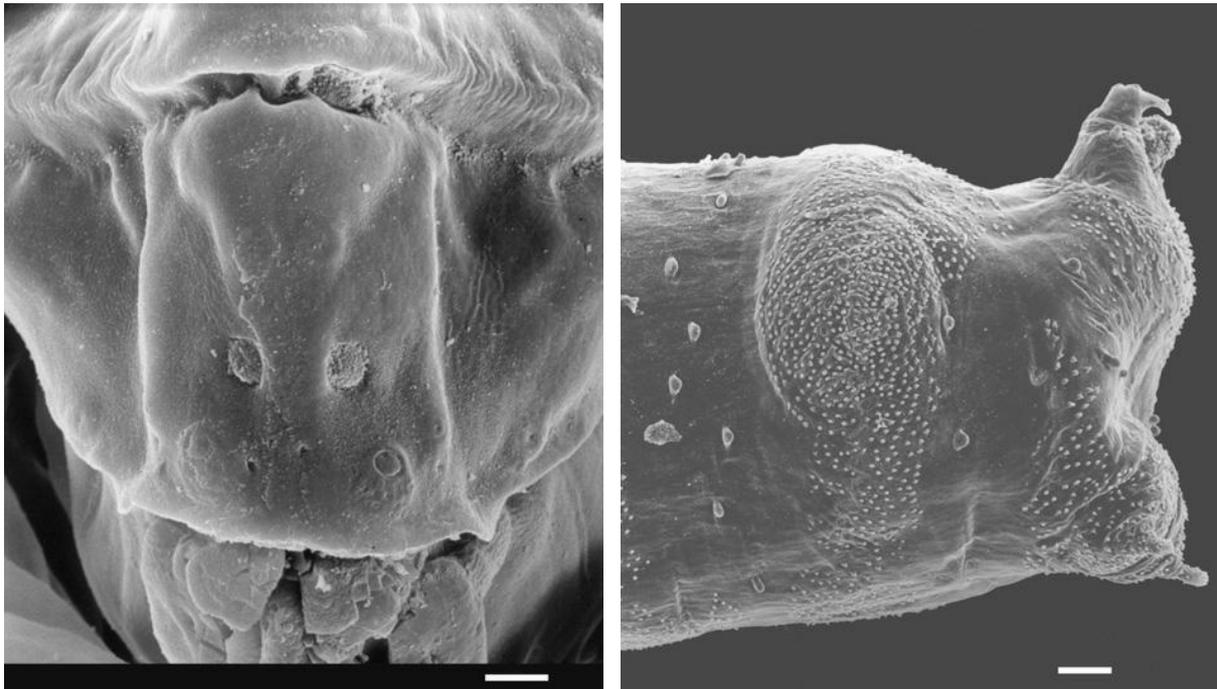


Abb. 207-208: *Calycomyza lantanae*, drittes Larvalstadium. Von links: 207: Gesichtsmaske; 208: Hinterteil lateral. Maßstriche: 207 = 5 µm; 208 = 50 µm.

***Calycomyza lantanae* (Frick, 1956) (Abb. 207-208)**

Material: Gouadeloupe Lamentin, 10.VIII.1998, ex *Lantana camara* (Verbenaceae), leg. Jean Étienne, GR2189.

Beschreibung: L: - 2,7 mm; B: - 0,5 mm; LPh: 0,33 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,06 mm. Die **Gesichtsmaske** ist vollständig mit dem lateralen Kopfsklerit verschmolzen. Eine Mittelfurche fehlt. Die Gesichtsmaske ist aber nicht wie bei *Cerodontha*-Arten zugespitzt, sondern rund. Die Kopfspitze ist insgesamt nicht besonders schmal. Der Unterrand des Gesichts bildet mit der gut ausgebildeten Lateralfurche eine gerade Linie. Über der Gesichtsmaske verläuft eine weitere zur Lateralfurche parallele Falte. Das Element T1 des Terminalkomplex ist stark vergrößert, während T2 sich in der Größe nicht von den übrigen Elementen unterscheidet, welche als Campaniforme Sensillen und als Gruben entwickelt sind. Die Dorsalorgane II,2, M1,2 sind vorhanden, die II-Gruben liegen auf flachen Wölbungen. Über der Lateralfurche ist eine der oberen und neben dem Mundrand die mittleren Lateralgruben nachweisbar. Am unteren Rand des Mundes befinden sich einige kleine Dentikel. **Mandibeln:** Wie das Lichtmikroskop zeigt, sind

die gleichmäßig alternierenden Mundhaken von *lantanae* wie bei vermutlich fast allen *Calycomyza*-Arten sehr lang. Sie werden aber vom Mundrand so weit umschlossen, daß sie auf REM-Aufnahmen kaum zu erkennen sind, aber auch das ist lichtmikroskopisch zu erkennen. Das **Cephalopharyngealskelett** gleicht im wesentlichen dem von *dominicensis*. Bei *lantanae* konnte beobachtet werden, daß sich die Mundhaken während des Gebrauchs abnutzen, so daß sie bei jüngeren Larven spitz sind, während die Mundhaken älterer Larven einen flachen Vorderrand aufweisen. Die **Mundlappen** sind kurz und dick, anscheinend mit dem Mundrand verwachsen. Das Labium ist, soweit erkennbar, kurz und schmal. Labialorgane wurden nicht gefunden. **Vordere Thoraxsegmente:** Wie der Kopfbereich ist auch das erste Thorakalsegment glatt und unbehaart. Über dem Kopfgrenzstreifen liegt eine auffällige Verdickung, die mehr als halb so groß wie der Kopfbereich ist. Die Oberfläche der **Vorderstigmen** ist klein und besteht aus sechs in zwei Reihen angeordneten terminalen Knospen. Jedes Körpersegment ist mit auffallend großen Campaniformen Sensillen besetzt. Die **Lokomotionsgürtel** sind breit mit dicht angeordneten kleinen Dentikeln. Die Muskelansatzstellen sind ebenfalls klein. Der letzte Lokomotionsgürtel ist stark verbreitert und der Körper an dieser Stelle deutlich verdickt, wie bei manchen *Agromyza*-Arten. Auch der hintere Teil des letzten Segments unter den Hinterstigmen und auf der Analwölbung ist dicht mit Dentikeln besetzt. Zwischen Hinterstigmen und Analwölbung befinden sich zwei Campaniforme Sensillen. Die drei terminalen Knospen der **Hinterstigmen** sind etwa so angeordnet wie bei anderen Vertretern der *Selachops*-Gruppe (Abb. 24, s. auch Teil 6). Drüsenöffnungen der Stigmen sowie Spirakularorgan sind vorhanden. Die **Analwölbung** ist deutlich aufgewölbt und dicht mit Dentikeln besetzt, Die Analorgane stellen auffallend lange und dünne Prozesse dar, an deren Spitzen aber keine Sinnesorgane nachweisbar sind.

Bionomie: Verursacht Platzminen an *Lantana*, *Verbena litoralis* und *Lippia* (alle Verbenaceae) (Spencer 1990). Abbildungen der Minen enthält Spencer & Stegmaier (1973).

Phytoliriomyza

Die Monophylie dieses Taxons kann durch Kämme von feinen Borsten am Innenrand des Epandriums und dem inneren Rand des unteren Bereichs der Surstyli begründet werden (Zlobin 1995). Dieses Merkmal kommt jedoch auch bei *Calycomyza* und *Metopomyza* vor. Eine überzeugende Apomorphie dieser eher ursprünglichen Gruppe fehlt also bislang.

Weiteres untersuchtes Material: *Phytoliriomyza* spec. nov. D/Versmold bei Bielefeld an *Gnaphalium*; leg. v. Tschirnhaus (A669). Die äußere Gestalt und das Cephalopharyngealskelett des dritten Larvenstadiums wurde untersucht. Die Art ähnelt hinsichtlich der bei schwacher Vergrößerung sichtbaren Merkmale den beiden unten beschriebenen Arten.

Phytoliriomyza melampyga (Loew, 1869) (Abb. 24, 149, 209-211, 218, 241)

Material: D, NRW, Bi., ex *Impatiens parviflora*, leg. Dem. (1706971); D, NRW, Bi., ex *Impatiens noli-tangere*, leg. Dem. (1706972); L1: D, NRW, Deppendorf bei Bi., ex *Impatiens noli-tangere*, leg. Dem. (1006991).

Beschreibung: L: - 3,9 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,33 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,07 mm. Die **Gesichtsmaske** hat weder eine Mittelfurche noch eine Gesichtsrandfurche. Am unteren Gesichtsrand über den Mundhaken befinden sich jedoch noch zwei kurze Spitzen, die als Vestigien von Inneren Protuberanzen interpretieren lassen. Unterhalb der Dorsalpapillen ist die

Gesichtsmaske, ähnlich den Verhältnissen bei *Ophiomyia*-Arten, etwas vorgewölbt. Die **Sinnesorgane** sind eher unauffällig und klein. Der Terminalkomplex ragt als eine gerade Platte et-

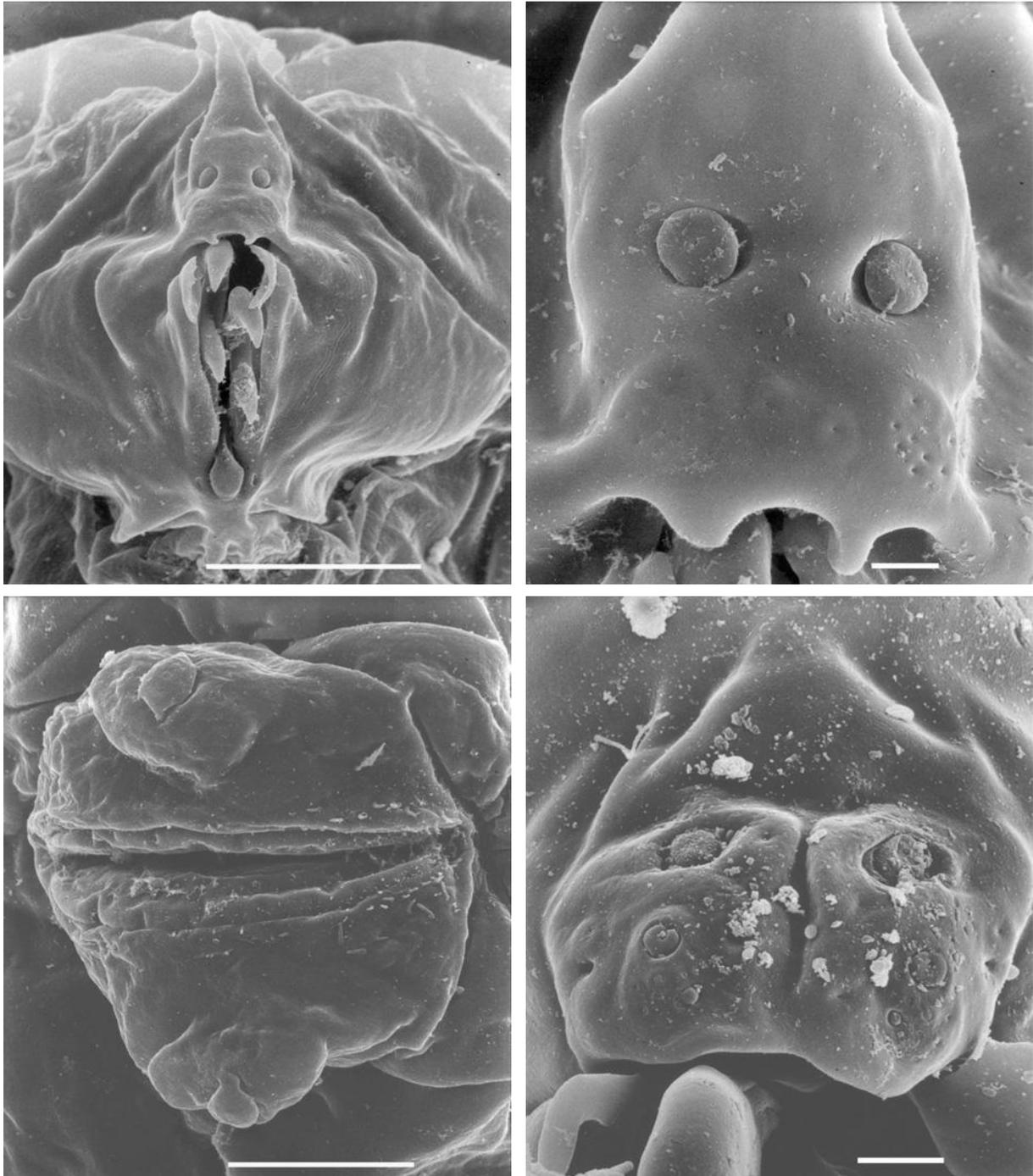


Abb. 209-211: *Phytoliriomyza melampyga*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 209: Kopfsegment; 210: Gesichtsmaske; 211: Analwölbung. 212: *Ph. variegata*, drittes Larvalstadium, Gesichtsmaske. Maßstriche: 209 = 50 μm ; 210-212 = 5 μm .

was aus dem abgerundeten Gesicht heraus, ist aber nicht gesockelt. Deutlich zu erkennen sind elf Gruben und nur eine Papille (?), die nicht viel größer ist als die Gruben. Die sehr kleinen, unscheinbaren I1-Gruben befinden sich direkt über den Dorsalorganen; die I2-Gruben liegen im oberen Bereich des Terminalkomplexes auf etwas exponierten Wölbungen. Seitlich dicht neben dem Terminalkomplex sind zwei Gruben sichtbar, etwas weiter auf der Lateralplatte eine

weitere. Die vier Mundhaken der **Mandibeln** alternieren gleichmäßig; die oberen sind etwas länger als die unteren. Beide Mundlappen sind länglich und von etwa gleicher Größe. Die Stirn ist unbehaart. **Cephalopharyngealskelett:** An beiden Mandibeln sind hinten Abduktorapodeme erkennbar, an der rechten weniger als an der linken. Am Vorderrand des Mittelstücks und zwischen den Mandibeln befinden sich zweiteilige Labialsklerite, der rundliche sklerotisierte hintere Teil hat dorsal sechs kleine Löcher; der in den Zwischenraum der Mandibeln ragende vordere Teil ist dünn und häutig. Das Mittelstück ist am Vorderende etwas zugespitzt. Die eher breiten Seitenteile sind dorsal sehr schwach sklerotisiert. Der lateral sichtbare Teil der breiten Dorsalflügelbrücke liegt dicht über dem Mittelstück. Der Dorsalflügel des Basalteils ist schmal mit einem langen, nadelartig dünnen unteren Teil, der mehr als halb so lang ist wie der obere. Der untere Arm ist breiter als der obere, gleichmäßig schwach pigmentiert mit einem geschlossenen distinkten Fenster. Die **Vorderstigmen** bestehen aus einer regelmäßigen Rosette von zehn Knospen. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind auffallend groß und spitz. Die drei Knospen der **Hinterstigmen** sind ungleich groß. Von den drei länglichen Öffnungen ist eine nach vorne, eine nach außen und eine auf einer etwas verlängerten Knospe nach hinten gerichtet. Die nach oben gerichteten Stigmenstiele sind deutlich dicker als die Stigmen selbst. Die Knospen sitzen innen auf den Stielen. Seitlich befinden sich Spirakularorgane, die in dieser Gruppe sehr verbreitet sind. Die Subspirakularorgane sind vorhanden, aber nicht so deutlich gewölbt wie bei *variegata* und *Liriomyza*-Arten. Unmittelbar neben der Analöffnung befindet sich eine schmale Haarreihe. Auf der Analwölbung befinden sich deutlich hervortretende Analorgane.

L1 (Abb. 149, 241): Die Mittelfurche der Gesichtsmaske fehlt der jungen Larve ebenso wie den dritten Stadien, das Gesicht wirkt aber breiter, außerdem fehlen die charakteristischen inneren Protuberanzen. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist unterhalb des Terminalkomplexes mit dem Mundrand verwachsen, es ist dort aber noch eine Furche zu erkennen. Neben Dorsal- und Terminalkomplex sind I1 und I2 vorhanden, letztere besonders auffällig. Die Elemente des Terminalkomplexes bestehen aus Papillen, Beulen und Gruben, so daß T1-6 eindeutig identifizierbar sind. Die Mundhaken der Mandibeln sind, soweit von außen sichtbar, nicht verwachsen und bilden keine Nahrungsröhre, sondern ähneln hinsichtlich der Anordnung und der Zahl der Mundhaken jenen der L3-Stadien. Der obere Mundhaken der rechten Mandibel bildet die Spitze, darunter liegt der obere Mundhaken der linken Mandibel in enger Berührung mit jenem der rechten, der erheblich kürzer ist und vermutlich keine Funktion für den Nahrungserwerb hat. Darunter folgt noch der zweite Mundhaken der linken Mandibel. Die Abbildung 149 zeigt gut, daß die linke Mandibel in Richtung des Körperinneren sehr dünn wird. Die Spitzen der Mundhaken ragen nur geringfügig über den Mundrand hinaus. Dieser umschließt die Mandibeln in der unteren Hälfte eng, darüber weitet er sich etwas bis zur Verwachsungszone mit dem Gesichtsunterrand, so daß in der Umgebung des oberen Mundhaken ein offener Bereich entsteht, der vermutlich auch beim lebenden Tier die Öffnung des Atrium darstellt. Der Mandibularkomplex ist auf der Höhe des Mittelstücks am breitesten, die dortige hintere Wölbung ist schwach. Vorderes und hinteres Labialsklerit sind deutlich ausgeprägt, das vordere ist lang und S-förmig gebogen (Abb. 241). Die Spitze der Dorsalflügelbrücke befindet sich in der vorderen Hälfte des nur vorne schwach nach unten gebogenen Mittelstücks. Der hintere Teil des Mittelstücks und der Ventralflügel bilden eine gerade Linie. Der Dorsalflügel ist gerade und in der apikalen Hälfte stark verdickt; er ist deutlich länger als der Ventralflügel.

Bionomie: Blattminierer an *Impatiens*, sehr häufig in *Impatiens noli-tangere* und *I. parviflora*, seltener, wenn die Pflanze an Waldrändern in der Nähe von anderen *Impatiens*-Arten steht, in *I. glandulifera*. Mehrere Generationen im Jahr.

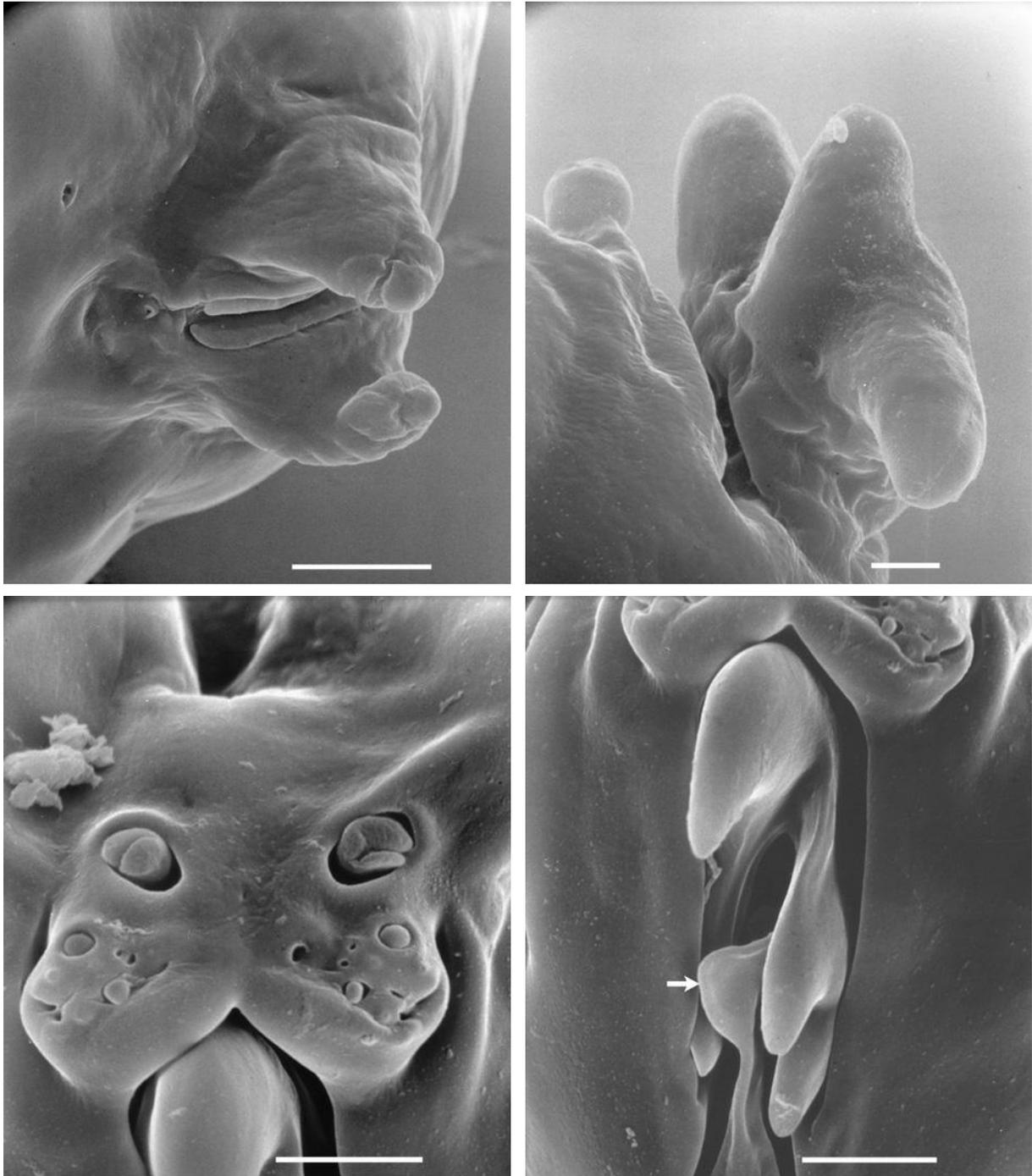


Abb. 213-216: *Phytoliriomyza variegata*. Von l. o. nach r. u.: 213: drittes Larvalstadium, Analwölbung mit großen Analprozessen; 214: drittes Larvalstadium, Hinterstigma; 215: erstes Larvalstadium, Gesichtsmaske; 216: erstes Larvalstadium, Mandibeln (Der Pfeil deutet auf das Labium). Maßstriche: 213, 214 = 50 μm ; 215, 216 = 5 μm .

***Phytoliriomyza variegata* (Meigen, 1830) (Abb. 212, 213-216)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Astragalus glycyphyllos*, leg. Dem. (2206981, L1: 1506991).

Beschreibung: L: - 3,1 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,28 mm; HM: 0,07 mm. Die **Gesichtsmaske** ist rundlich geformt, die Mittelfurche ist nur schwach, endet oben knapp über den Dorsalorganen und auch unten noch über dem Unterrand des Gesichts. Seitlich und oben geht das Ge-

sicht nahezu übergangslos in den Bereich des Kopfsegments über. Auf den Innenseiten der Dorsalorgane befindet sich je eine Papille in der Randfurche. Elf Elemente der Terminalorgane sind sichtbar, T1 und T2 sind als Papillen an normaler Position ausgebildet, die übrigen kleineren Elemente haben das Aussehen von Gruben oder kleinen, flachen Papillen. Die innerhalb der Phytomyzinae in der Regel als Campaniforme Sensillen entwickelten Elemente T5, T6 und T9 sind äußerlich nicht von den übrigen zu unterscheiden. Innere Sinnesgrube: I1 und I2 sind neben den Dorsal bzw. den Terminalorganen deutlich. Die Marginalen Sinnesorgane befinden sich hinter dem Oberrand der Terminalorgane. Die Grube M2 ist die größte Grube auf der Gesichtsmaske. Hinsichtlich der Lateralfurche und der Lateralorgane unterscheidet sich die vorliegende Art nicht von der verbreiteten Form von *Amauromyza*-Blattminierern und *Liriomyza*. Auch eine schwache Diagonalfalte ist vorhanden. Die feinen **Mandibeln** verlaufen fast parallel zueinander, der Zwischenraum beträgt fast eine Mandibelbreite. Die Mundhaken alternieren so, daß sie alle vier auf unterschiedlicher Höhe liegen. Eines der untersuchten Individuen erlaubt Einblicke in das Innere. Der vergrößerte hintere Teil der linken Mandibel ist sichtbar. Er ist etwas nach innen gebogen und sehr dünn. Ebenso ragt die Dorsalseite der rechten Mandibel etwas nach innen. Eine Berührung ist jedoch nicht zu beobachten. Beide Mundlappen sind mit dem Innenrand der Mundöffnung verwachsen. Der linke ist wie bei *Phl. melampyga* wesentlich größer als der rechte, beide sind in getrocknetem Zustand nach außen gebogen. Das schmale Labium reicht etwa bis zur Mitte des Zwischenraums der Mandibeln, Sinnesorgane an der Basis klein. Das **Cephalopharyngealskelett** ähnelt dem von *melampyga*, so ist auch hier der untere Teil des Dorsalflügels lang. Anders als *melampyga* befindet sich in der Mitte auf dem Dorsalflügel des Basalteils eine dreieckige Rückenflosse. Der Ventralflügel hat ein offenes Fenster. Die **Vorderstigmen** beinhalten ca. sieben Knospen in einer unregelmäßigen Rosette. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen wie bei *Phl. melampyga* aus sehr großen und spitzen Denticeln. Die **Hinterstigmen** entsprechen der "*Liriomyza*"-Grundform, sie liegen am Dorsalrand des letzten Segments. Drüsenöffnungen zwischen den Filzkammer und Spirakularprozeß sind zu erkennen. **Letztes Segment:** Zwischen Hinterstigmen und Analöffnung sind je zwei Bereiche mit Muskelansatzstellen zu erkennen, auf der Höhe der unteren liegen die Subspirakularprozesse. Diese enthalten zwei Verdickungen mit je einer sehr kleinen, aber deutlich sichtbaren Sinnesgrube. **Analwölbung** unbehaart, Analorgane sehr kräftig hervortretend, Sinnesorgane nicht zu erkennen.

L1: Die **Gesichtsmaske** hat keine Mittelfurche, sondern nur einen schwachen mittleren Knick. Der Rand ist mit dem umgebenden Integument und dem Mundrand lückenlos verwachsen, Mundlappen und Protuberanzen fehlen. Die Entwicklung der Dorsal- und Terminalorgane unterscheidet sich nicht vom L3-Stadium. Marginale Sinnesorgane konnten nicht festgestellt werden. I1 ist viel kleiner als die runden Gruben von I2. Die Mandibeln haben je zwei Mundhaken und alternieren stark, der rechte obere Mundhaken ist deutlich über allen folgenden Mundhaken. Im hinteren, gerade noch äußerlich sichtbaren Bereich des Mandibularkomplexes ist der obere linke Mundhaken mit dem hinteren Teil der rechten Mandibel verwachsen.

Bionomie: Minierend in *Astragalus*-Blättern (Fabaceae). An dem einzigen Standort in Bielefeld, an dem 1998 und 1999 gesammelt wurde, waren die Pflanzen sehr stark mit *Phl. variegata* befallen. Die Art gilt als sehr häufig (Hering 1957b). Vermutlich zahlreiche Generationen im Jahr.

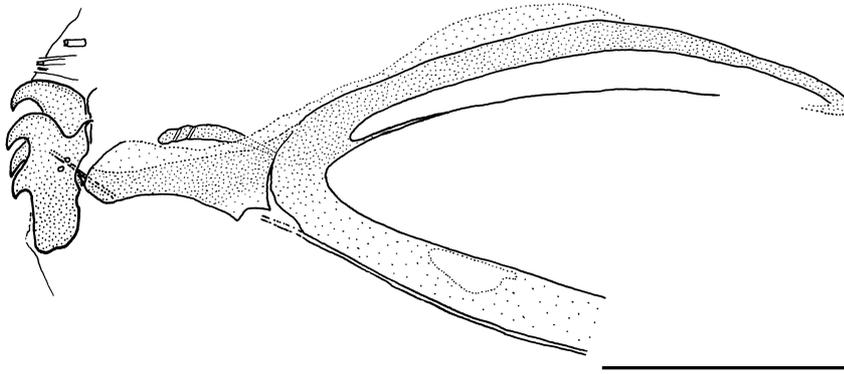


Abb. 217: *Phytoliriomyza melampyga*, drittes Larvalstadium, Cephalopharyngealskelett. Maßstrich = 0,1 mm.

Metopomyza

Zlobin (1995) nennt als Apomorphien der Gattung Hinterstigmen des dritten Larvalstadiums mit "minute spherical bulbs on long stalks"; und "2 combs of blunt spines along upper and lower margins of inner wall of epandrium". Im Falle des ersten Merkmals beruft der Autor sich auf die Abbildung der Hinterstigmen von *M. nigrohumeralis*, der auch hier untersuchten Art, in Spencer (1976 S. 283). Dieses Konzept muß jedoch erweitert werden, da die *nigrohumeralis*-Stigmenform bei einigen Arten nicht realisiert ist. Ein weiterer Typ wurde an *M. ornata* und *scutellata* (Fallén, 1823) (Material von *scutellata*: Puparium im Zoological Museum Copenhagen ZMC) gefunden. Dieser Stigmentyp ist anhand von *ornata* ausführlich beschrieben und illustriert (s. u.). Beide Typen, haben deutliche strukturelle Ähnlichkeiten und können auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen. Die Zahl der tatsächlich vorhandenen Öffnungen ist bei beiden Arten überdurchschnittlich groß. Diese sind auch in beiden Fällen kranzförmig auf einer ebenen Platte angeordnet, aber nicht in einer gleichmäßigen Reihe. Damit können beide Stigmenformen durchaus als Teile einer Transformationsreihe aufgefaßt werden. Innerhalb von *Phytoliriomyza* ist dagegen noch der ursprüngliche Zustand von drei Hinterstigmenöffnungen realisiert.

Dem zweiten Hauptmerkmal, daß Zlobin (1995) anführt (die Bedornung des Epandriums) soll hier aufgrund der großen Nähe des Merkmals zu *Phytoliriomyza* eine geringere Bedeutung zuerkannt werden. Weitere Larvalmerkmale, die an den hier untersuchten Exemplaren gefunden wurden, sind die breiten, stark abstehenden Vorderstigmen und die Form der Gesichtsmaske (s. Abb. 218, 221, 222, 223). Die Larven aller bekannten *Metopomyza*-Arten leben als Blatt- und Stengelminierer in monocotylen Pflanzen.

Metopomyza nigrohumeralis (Hendel, 1931) (Abb. 21, 218-220, 228)

Material: Bielefeld-Hoberge, Twellbachtal ex *Carex gracilis*; leg. v. Tschirnhaus VI/96 (A 792).

Beschreibung: L: 1,7 mm; B: 0,5 mm; LPh: 0,32 - 0,35 mm; LM: 0,05 - 0,06 mm; HM: 0,07 mm. Die insgesamt viereckig wirkende **Gesichtsmaske** hat eine deutliche nach unten breiter werdende Mittelfurche, deren Ränder kurz über den Dorsalorganen rechtwinklig auseinanderlaufen. Darüber liegt ein Haarfeld von der Breite der Gesichtsmaske, das bis zur Grenze des Kopfsegments reicht. Die Haare stehen dicht und sind lang und sehr fein, an der Spitze etwas

zurückgebogen, wie bei *Cerodontha*. Die Inneren Protuberanzen sind sehr deutlich ausgeprägt und asymmetrisch, die linke ragt weit über den Gesichtsunterrand hinaus. Lateral ist die Gesichtsmaske durch eine Furche vom Kopfsegment abgesetzt. Hinter dem Seitenrand der Gesichtsmaske liegt eine einzelne Lateralplatte, dagegen fehlt eine Lateralfurche.

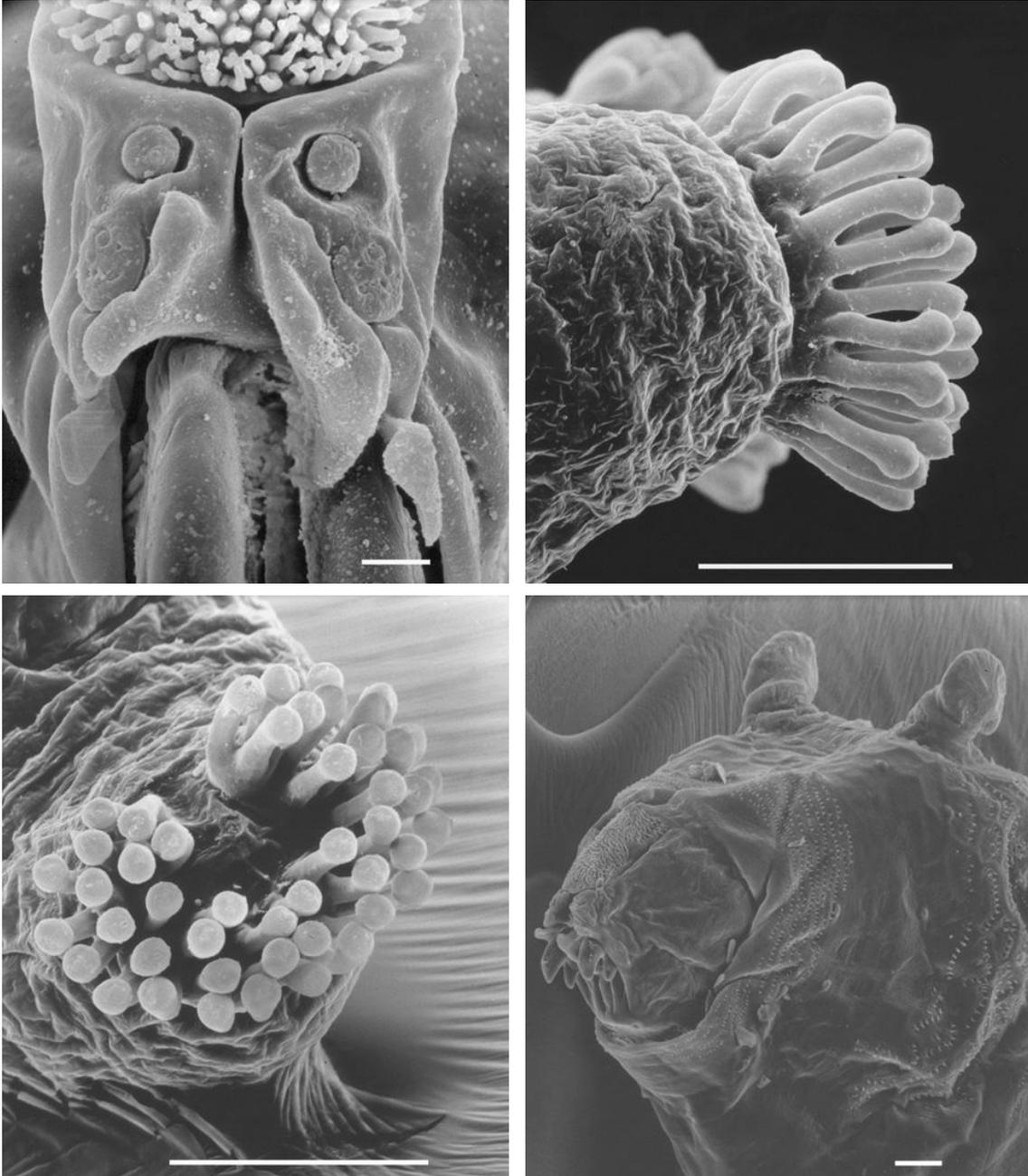


Abb. 218-221: Von l. o. nach r. u.: 218-220: *Metopomyza nigrohumeralis*, drittes Larvalstadium. 218: Gesichtsmaske; 219: Hinterstigma lateral; 220: Hinterstigma posterior. 221: *M. ornata*, drittes Larvalstadium, Vorderteil. Maßstriche: 218 = 50 μm ; 219-221 = 50 μm .

Sinnesorgane: Am Terminalkomplex sind nur die papillenförmigen T1,2 eindeutig erkennbar. T1 liegt am Oberrand des Sinnesorgans. Die übrigen Elemente sind aufgrund der Qualität des Präparats nur undeutlich wahrnehmbar, es sind aber keine Besonderheiten zu erwarten. Innere und Marginale Sinnesgruben sind nicht zu erkennen. Hinter der Gesichtsmaske befindet

sich ein Paar grubenförmiger Oberer Lateralsinnesorgane, auf der Lateralplatte ist keine Grube erkennbar. Die Labialorgane zwischen den Mandibeln umfassen vier Gruben. Auf beiden Seiten des Mundrandes befinden sich kleine laterale **Mundlappen**, die äußerlich weder mit dem Gesichts- noch mit dem Mundrand verwachsen sind. **Mandibeln:** Die vier Mundhaken sind in Lateralansicht deutlich nach ventral gerichtet, die oberen zwei sind etwas länger als die unteren. **Cephalopharyngealskelett:** Die Hinterseite des etwa so langen wie hohen Mandibularkomplexes ist rundlich. Ventral befinden sich kurze Lateralsklerite. Die Dorsalflügelbrücke wurde nicht gefunden, vermutlich liegt sie innerhalb des Mittelstücks. Der Dorsalflügel des Basalstücks ist dünn und schwach gebogen, apikal gleichmäßig schmaler werdend. Der nur wenig kürzere Ventralflügel ist fensterlos und absolut unpigmentiert, ein Merkmal, das bei keiner anderen Art bekannt geworden ist. Die stark abstehenden **Vorderstigmen** bestehen aus einer rosettenförmigen Reihe von Öffnungen. Die **Lokomotionsgürtel** sind kurz und bestehen aus kurzen und runden Dentikeln. Die terminalen Knospen der **Hinterstigmen** sind stäbchenförmig verlängert und haben an der kaum verbreiterten Spitze eine schlitzförmige Öffnung. Das linke Hinterstigma hat 47 solcher Knospen, die auf der runden Stigmenoberfläche ringförmig angeordnet sind. An der nach innen gerichteten Seite des Kreises liegt, wie üblich, eine Unterbrechung. Spirakularprozesse fehlen, Subspirakularprozesse wurden nicht festgestellt. Die kleine und schmale **Analwölbung** hat deutlich aufgewölbte Spirakularorgane.

Bionomie: Blattminierer an *Carex gracilis*. Die Minen befinden sich ausschließlich im Spitzenbereich der Pflanzen. Die Larven verlassen zur Verpuppung die Mine, bleiben aber zumindest teilweise an der Pflanze (v. Tschirnhaus unveröffentl.).

***Metopomyza ornata* (Meigen, 1830) (Abb. 221, 222-225, 229)**

Die Art wurde schon vielen Gattungen zugeordnet. Zlobin (1995) transferierte sie zuletzt von *Metopomyza* (s. Spencer 1971) nach *Phytoliriomyza*. Der Autor zählte auch die Gattungen auf, in denen diese Art schon früher gewesen war und verweist in seiner Begründung vor allem auf die fehlenden stäbchenförmigen Knospen der Hinterstigmen. Von mir wird Zlobins Sichtweise nicht geteilt, da die stäbchenförmigen Hinterstigmen auch bei mindestens einer weiteren *Metopomyza*-Art (s. S. 134) fehlen und da einige weitere Synapomorphien für *nigrohumeralis* und *ornata* gefunden wurden. Die Art wird also hier weiterhin als *Metopomyza* verstanden.

Material: Zoerner 1157

Beschreibung: L: 3,0 mm; B: 0,4 mm; LPh: 0,47 mm; LM: 0,12 mm; HM: 0,14 mm. Die breite **Gesichtsmaske** verfügt über eine sehr tiefe, sich ventral verbreiternde Mittelfurche. Oberhalb der Dorsalorgane verzweigt sie sich stumpfwinklig. Darüber beginnt wie bei *nigrohumeralis* unmittelbar ein gesichtsmaskenbreites, lateral durch eine Furche begrenztes Haarfeld, das bis zur Segmentgrenze reicht. Diese Haare sind, anders als bei *nigrohumeralis*, nicht apikal zurückgebogen. Die Gesichtsmaske zumindest des vorliegenden Individuums ist reich an Falten und Wölbungen. Einige Sinnesorgane könnten deshalb verdeckt sein. Auch der unmittelbar an das sehr große Dorsalorgan grenzende Terminalkomplex hat Falten auf der Oberfläche, so daß die meisten Elemente nicht zu identifizieren sind. Erkennbar sind in gewohnter Form T1,2,5 und T6. Während I1 nicht gefunden wurden, sind die dicht neben den Dorsal- und Terminalorganen lokalisierten I2-Gruben besonders auffällig. Sie sind röhrenförmig mit einer großen Öffnung am Ende (Abb. 222). In deutlicher Entfernung von den vorangegangenen Sinnesorganen ist noch die mutmaßliche M1-Grube zu erkennen. In der Umgebung der Gesichtsmaske befindet sich keine Lateralfurche oder -falte. Erst im hinteren Bereich des Kopfsegments beginnt eine Falte, die bis zur Segmentgrenze reicht und hinsichtlich ihrer Orientierung der Lateralfalte anderer Arten entspricht. Die **Mandibeln** haben je zwei Mundhaken, die dicht überein-

ander auf der oberen Hälfte des Mandibularkomplexes lokalisiert sind. Die oberen Mundhaken sind deutlich breiter als die unteren. Die Mandibeln alternieren nicht, sind aber dennoch geringfügig asymmetrisch. Die Mundhaken der rechten Mandibel haben einen etwas größeren Abstand zueinander als jene der linken, die auch eine geringfügig andere Orientierung

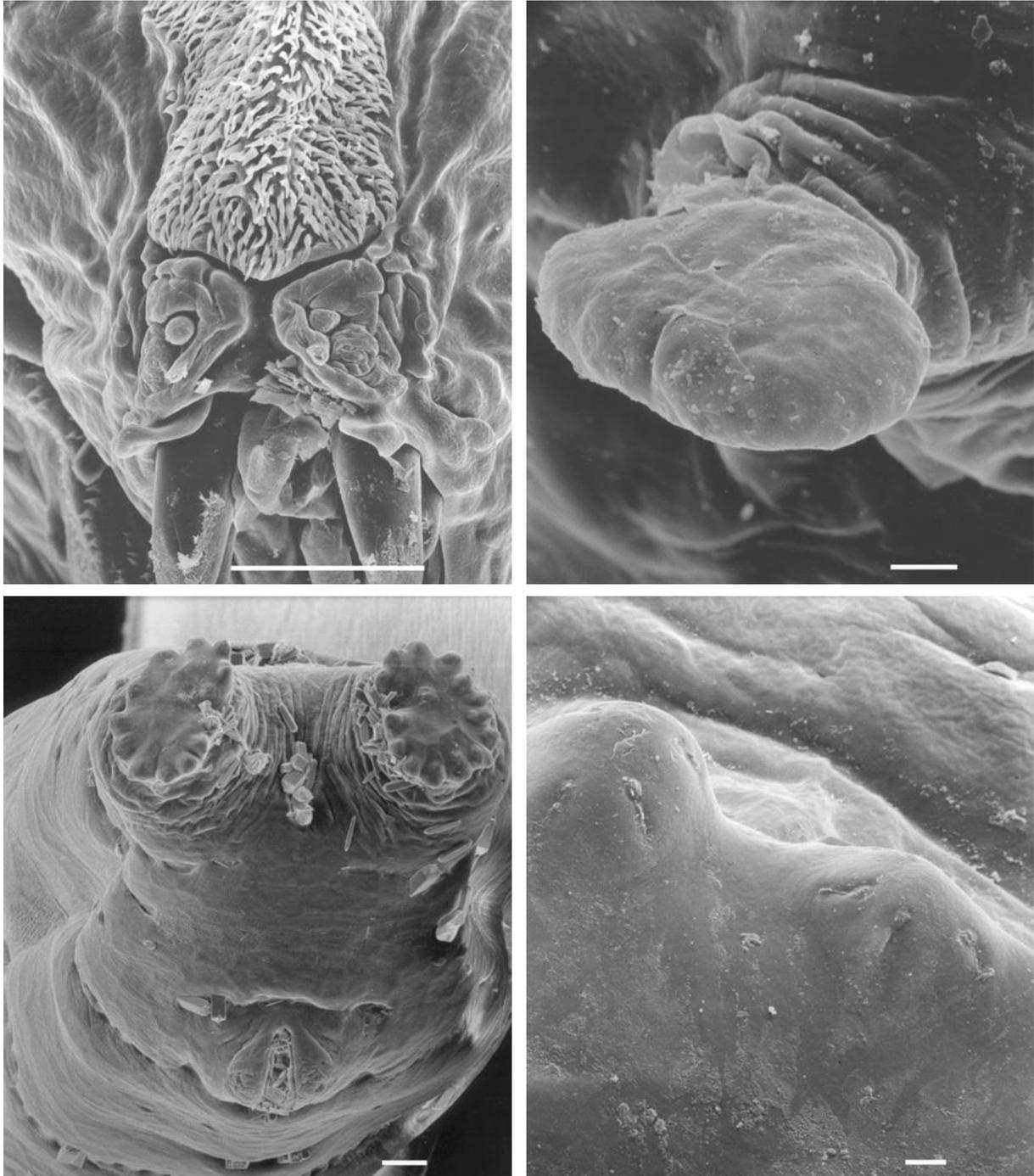


Abb. 222-225: *Metopomyza ornata*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: **222**: Gesichtsmaske; **223**: Vorderstigma; **224**: Hinterteil mit Hinterstigmen und Analwölbung; **225**: Detail der Hinterstigmen. Maßstriche: 222, 224 = 50 µm; 223, 225 = 5 µm.

aufweisen. Der Oberrand der oberen Mundhaken liegt jedoch auf gleicher Höhe. Von der Seite betrachtet liegen die unteren zwei Mundhaken deutlich hinter den oberen. **Cephalopharyngealskelett**: Der Mandibularkomplex ist etwa so lang wie hoch und hinten abgerundet. Lateral-

sklerite wurden nicht gefunden. Eine weit nach vorne reichende Dorsalflügelbrücke ist vorhanden. Basal- und Mittelstück sind vollständig miteinander verwachsen. Der Dorsalflügel ist dick und nur an der Basis stark gebogen. Statt eines unteren Teils, der an der Basis beginnt, ist eine Spalte am Hinterrand vorhanden, die etwa bis zur Mitte des Dorsalflügels reicht und diesen in gleiche Teile teilt. Der Ventralflügel mit einem länglichen geschlossenen Fenster ist nur wenig kürzer als der Dorsalflügel. Das Labium füllt den breiten Raum zwischen den Mandibeln aus und ragt oben über sie hinaus. Submandibularorgane sind weit von der Basis des Labiums entfernt. Obere Mundlappen liegen an den Seiten der Gesichtsmaske über den Mundhaken; der rechte ist etwas größer als der linke, beide haben die gleiche Löffelform. Die **Vorderstigma**n sind auf der Dorsalseite des ersten Segmentes weit voneinander entfernt und überdurchschnittlich groß. Die Rosette der stark verwachsenen Knospen steht senkrecht nach oben. Darauf sind die terminalen Knospen nicht nur in einer Reihe, sondern auch nebeneinander angeordnet. Die breiten **Lokomotionsgürtel** bestehen aus eher kleinen abgestumpften Dentikeln. Dazwischen befinden sich zwei Reihen von Muskelansatzstellen. Ähnlich wie die Vorderstigma sind auch die **Hinterstigma**n sehr groß und von ungewöhnlicher Struktur. Sie befinden sich im dorsalen Bereich des letzten Segments und bilden dort das Körperende. Die Stile sind stark konisch und breit. Die flache Oberfläche hat einen Ring von 12-14 randständigen Knospen, an denen sich jeweils mehrere kleine schlitzförmige Öffnungen befinden (Abb. 225). Vermutlich bestehen die Knospen aus mehreren zusammengewachsenen Knospen. Unterhalb der Hinterstigma liegen auf beiden Seiten je zwei nicht auf Wölbungen gelegene Campaniforme Sensillen. Die eher glatte **Analwölbung** hat auffällig große, aber verlängerte papillenförmige Analorgane.

Bionomie: Stengelminierer im Innern der Blütenstengel von *Butomus umbellatus*.

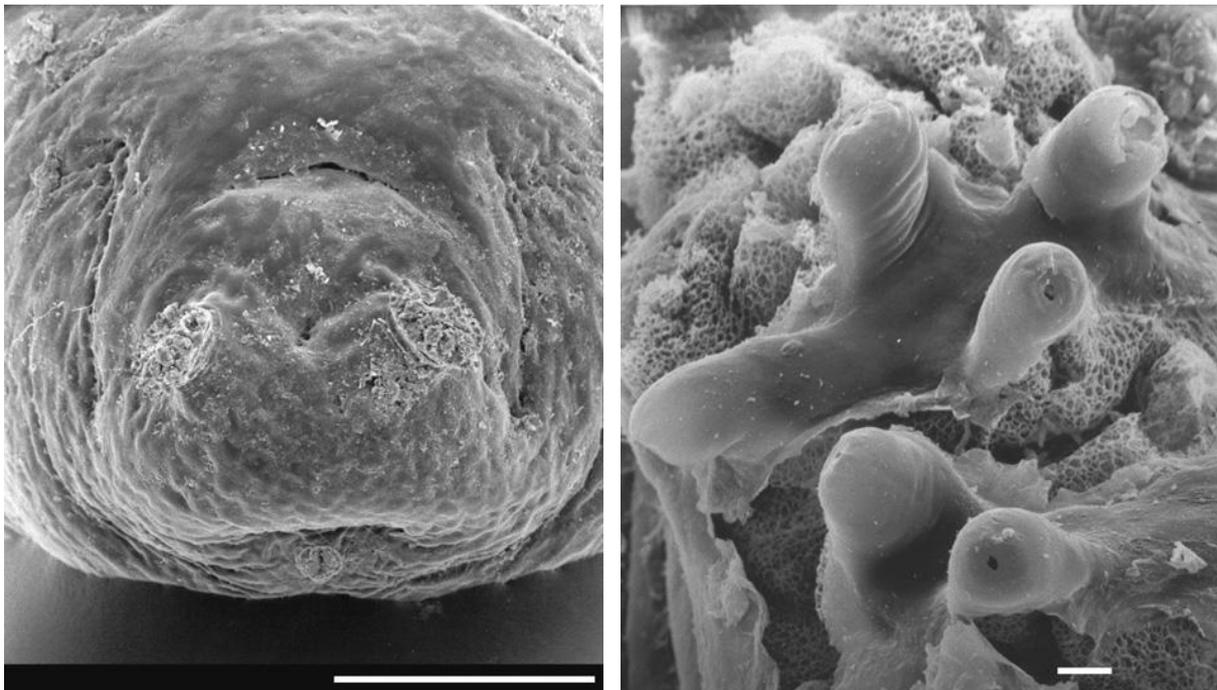


Abb. 226-227: *Selachops flavocinctus*, Puparium. Von links: 226: Hinterteil posterior; 227: Detail aus einem Hinterstigma, das einige unversehrte stäbchenförmige terminale Knospen und, aufgrund abgebrochener Knospen, das filzartige Material im Innern der Filzkammer zeigt. Maßstriche: 226 = 500 μm ; 227 = 5 μm .

***Selachops flavocinctus* Wahlberg, 1844 (Abb. 17, 226-227, 230)**

Material: (Puparien): D/Bielefeld, Hoberge, Twellbachtal, ex *Carex gracilis*, leg. v. Tschirnhaus, VI-V/1996 Zucht 1996, Imagines em. 17.IV.97 (Zuchtnummer: A 798, s. v. Tschirnhaus in Prep.).

Diese Art einer monotypischen Gattung ist eng verwandt mit *Metopomyza*. Obwohl für diese Untersuchung ausschließlich Puparien vorlagen, konnte die Gesichtsmaske unvollständig anhand der Exuvien beschrieben werden (Abb. 17). Dies war vor allem aufgrund der überdurchschnittlichen Größe dieser Art möglich.

Beschreibung: L: 6,0 mm; B: 2,3 mm (Puparium); LPh: 0,59 mm; LM: 0,08 mm; HM:0,13 mm. Die **Gesichtsmaske** ist tief und breit gefurcht, die Pigmentierung der Mittelfurche verbreitert sich dorsal so stark, daß auch I1 im pigmentierten Bereich zu liegen kommen. **Sinnesorgane:** Ein Paar Lateraler Sinnesgruben am Gesichts- und eines am Mundrand wurden gefunden. Bei letzteren kann es sich um zwei dicht beieinanderstehende Gruben handeln. **Mundlappen:** Über den Oberrändern der versetzt neben den oberen stehenden unteren Mundhaken sind so etwas wie seitliche Mundlappen zu erkennen. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist stark pigmentiert und deutlich abgerundet. Die Mittelfurche beginnt auf der Höhe der Dorsalorgane auseinanderzulaufen und ist dort nicht mehr cuticulär verstärkt. Das **Cephalopharyngealskelett** wird von der Puppe auseinandergedrückt. Die weit voneinander entfernt stehenden Mandibeln haben im oberen Drittel je zwei nicht alternierende Mundhaken, nach Art der *Agromyza*-Blattminierer etwa gleich groß. Die oberen Mundhaken beider Mandibeln sind gegenüber den unteren nach innen gerückt. Unterhalb der eigentlichen Mundhaken sind noch Vestigien eines weiteren Mundhakenpaares zu erkennen. Ventral sind die Mandibeln breit verwachsen, von da aus dorsal auseinanderlaufend. Zwischen ihnen liegen die relativ breiten Labialorgane und Labialsclerite. Das Mittelstück ist kurz und hoch, weniger als halb so lang wie der obere Ast des Basalstücks. Die Ventralbrücke ist kurz und nur schwach hinter der Einmündung der Speicheldrüse verlängert. Die breite und lange Dorsalflügelbrücke des Basalstücks liegt dorsal eng dem Mittelstück an und befindet sich größtenteils unter den verdünnten oberen Rändern des Mittelstücks. Der obere Arm des mit diesem nicht verwachsenen Basalstücks ist weniger als doppelt so lang wie der untere und sehr breit mit einer membranartig dünnen "Rückenflosse" im vorderen Teil. Erst relativ weit hinten spaltet sich der untere nadelartig dünne Teil vom oberen ab. Es entsteht ein sehr schmales, nicht geschlossenes unteres Fenster. Der untere Arm ist im Bereich des deutlich abgesetzten geschlossenen Fensters deutlich verdickt. **Vorder- und Hinterstigma**n sind sehr ähnlich: Beide bestehen aus dicht mit stäbchenförmigen terminalen Knospen gefüllten Trägern. Die Knospen sind jedoch kürzer als jene der Hinterstigma von *Metopomyza nigrohumeralis*. Die Öffnungen sowohl der Vorder- als auch Hinterstigma sind punktförmig. Die Oberfläche des vorliegenden Pupariums ist vielfach aufgerissen, so daß der filzartige Inhalt der Knospen sichtbar ist (Abb. 227). Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus relativ kleinen, zerstreut stehenden Dentikeln. Die **Hinterstigma**n (am Puparium) liegen auf einem gemeinsamem Träger und sind nach hinten gerichtet, Subspirakulorgane fehlen. Auf die Beschreibung der **Analwölbung** wird verzichtet, da es unsicher erscheint, daß sie hinsichtlich der Form der Larve entspricht.

Bionomie: Die Wirtspflanze, *Carex gracilis*, wurde durch v. Tschirnhaus (in Prep.) entdeckt. Puparien konnten im unteren Teil des Stengels gefunden werden. Die Ernährungsweise ist noch nicht vollständig geklärt. Die Größe der Larven sowie die Untersuchung von Teilen der Wirtspflanzen machen es aber wahrscheinlich, daß die Larve zumindest während des letz-

ten Stadiums im Inneren des Stengels miniert. Vorher lebt sie vermutlich minierend am Rand des Stengels oder in den Blättern.

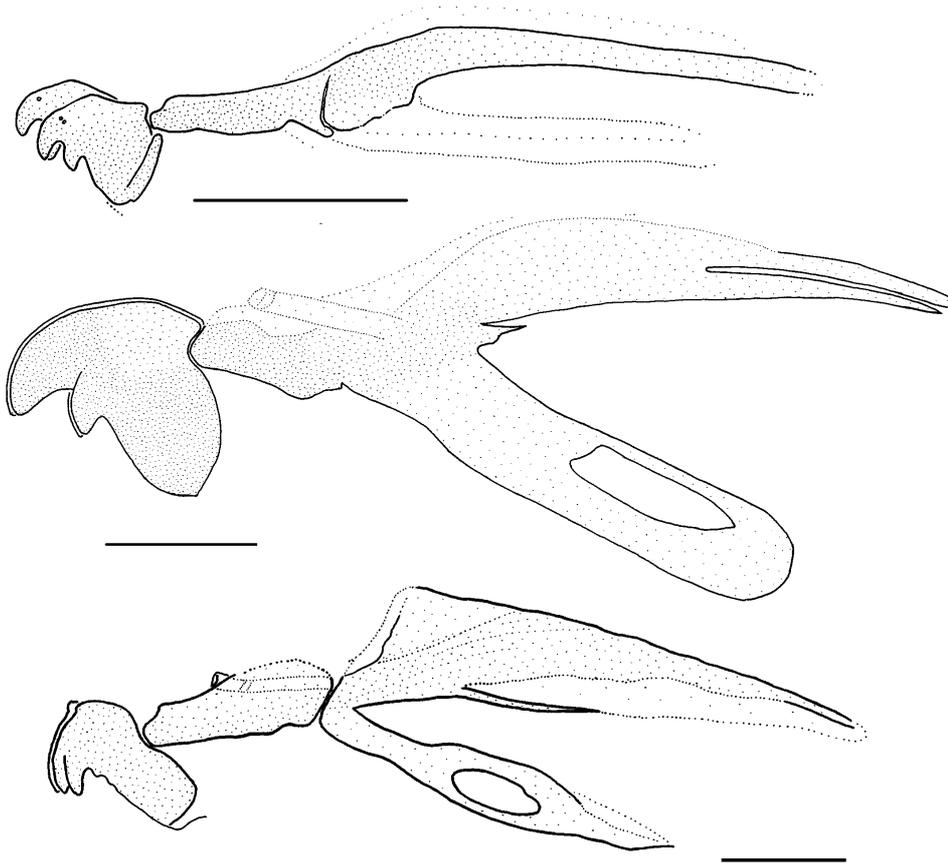


Abb. 228-230: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 228: *Metopomyza nigrohumeralis*; 229: *M. ornata*; 230: *Selachops flavocinctus*. Maßstriche = 0,1 mm.

Haplopeodes

Diese nur wenige, ausschließlich neuweltliche Arten enthaltende Gattung wurde errichtet, um einige *Liriomyza*-ähnliche Arten mit folgenden Merkmalen darin unterzubringen (Spencer & Steyskal 1986): Die äußere Querader (m-m) fehlt; eine der Frontorbitalborsten fehlt; die Acrostichalborsten bilden nur zwei Reihen; die Genitalien sind reduziert.

Haplopeodes spec. nov. (Abb. 231-232, 233)

Material: Gouadeloupe, Sainte Rose, ex *Solanum racemosum* (Solanaceae) 11.VIII. 1998, leg Jean Étienne, GR2190. (Diese Art wurde unter *Haplopeodes* n. sp. in Étienne & Martinez (1996) erwähnt.)

Beschreibung: L: - 2,5 mm; B: 0,6 mm; LPh: 0,29 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,07 mm. Die scharfe, auch lichtmikroskopisch sichtbare Mittelfurche der **Gesichtsmaske** teilt sich unmittelbar oberhalb der Dorsalorgane. Die resultierenden Furchen stehen im spitzen Winkel zueinander. Stirnbehaarung fehlt. Der Hinterrand der Gesichtsmaske hat eine deutliche Randfurche; dahinter befinden sich zwei untereinander liegende Lateralfurchen. Die untere bildet eine Fortset-

zung des Gesichtsunterrandes, die andere liegt auf Höhe der Dorsalorgane. Über der unteren Lateralfurche liegt eines der oberen Lateralsinnesorgane. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist fast gerade, innere Protuberanzen fehlen. Ventral kurz vor dem Gesichtsrand befindet sich eine kurze Vertikalfurche, die vermutlich M2 vom Terminalkomplex trennt, etwas ähnliches ist von *Amauromyza*-Arten beobachtet worden. Die Inneren Sinnesgruben liegen in vergleichsweise ventraler Position, I1 liegen auf gleicher Höhe wie die Dorsalorgane, I2 nahe dem Gesichtsunterrand. Die vier Mundhaken der eng zusammen liegenden **Mandibeln** alternieren gleichmäßig. Der Seitenrand des Mundes ist so weit vorgezogen, daß nur die Spitzen der Mundhaken zu erkennen sind. Die Mundlappen ähneln *Amauromyza*, der größere linke ist apikal zugespitzt, der rechte gleichmäßig gerundet.

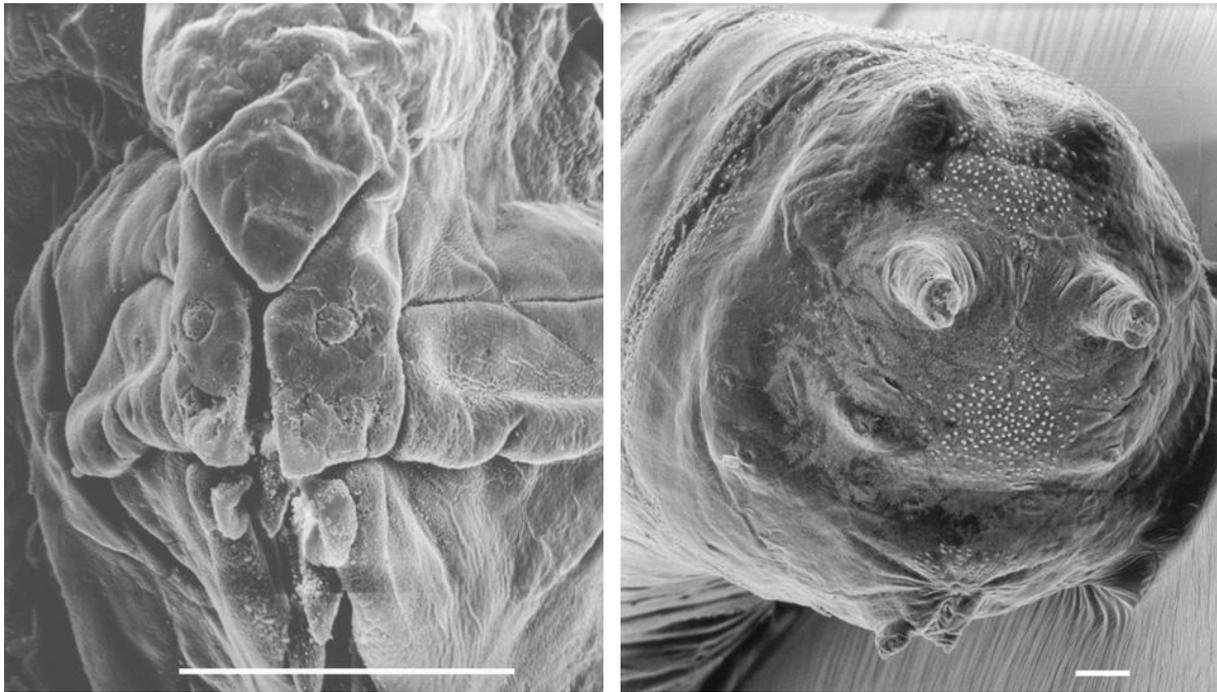


Abb. 231-232: *Haplopeodes* spec. nov, drittes Larvalstadium. Von links: 231: Gesichtsmaske; 232: Hinterteil. Maßstriche = 50 μm .

Cephalopharyngealskelett: Der Mandibularkomplex ist dorsal deutlich breiter als ventral; das Abduktorapodem der rechten Mandibel ist deutlich ausgeprägt. Mittel- und Basalstück sind miteinander verwachsen. Der Dorsalflügel ist etwa so dick wie das Mittelstück und hat etwas vor der Mitte eine charakteristische Kante. Der untere Teil des Dorsalflügels ist deutlich ausgeprägt, beginnt aber relativ weit hinten. Der Ventralflügel ist weniger als halb so lang wie der Dorsalflügel und hat ein deutlich geschlossenes Fenster. Die **Vorderstigm** weisen eine übliche rosettenförmige Anordnung von ca. sechs terminalen Knospen auf. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind von mittlerer Größe. Die **Hinterstigm** bestehen aus einem einfachen runden Kranz von ca. acht Knospen. Die Stile sind etwa genauso dick wie die Oberfläche. Sie liegen deutlich unterhalb des Dorsalrandes des **Letzten Segments** und sind nach hinten gerichtet. Dorsal, dort, wo sich bei den meisten Agromyzidenlarven die Hinterstigm befinden, liegen bei *Haplopeodes* spec. nov. zwei auffällige Papillensinnesorgane auf nebeneinander liegenden breiten Wölbungen. Unterhalb befinden sich lateral auf jeder Seite drei Sinnesorgane von etwas unauffälligerer Gestalt in einer Reihe. Die ebenfalls vorhandenen Subspirakularprozesse liegen nur wenig weiter auseinander als die Hinterstigm. Zwischen den dorsalen Wülsten sowie zwischen den Subspirakularprozessen befinden sich Dentikelfelder. Die Hälften der eher

glatten Analwölbung tragen erweiterte Analprozesse, wie auch die meisten *Liriomyza*- und *Amauromyza*-Arten.

Bionomie: Blattminierer, nur von der vorliegenden Wirtspflanze bekannt (Étienne & Martinez 1996).

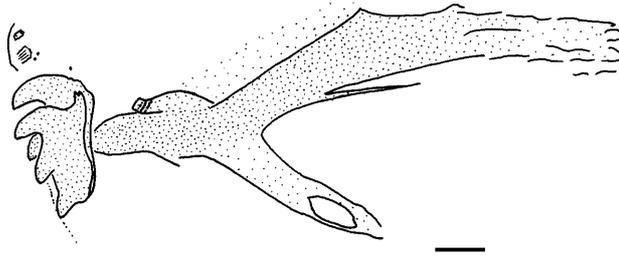


Abb. 233: *Hapopeodes* spec. nov., Cephalopharyngealskelett des dritten Larvalstadiums. Maßstrich = 25 μ m.

Galiomyza, *Liriomyza*

Die Autapomorphie von *Liriomyza* kann anhand der bei den Männchen vorhandenen Stridulationsorgane auf der Zwischenmembran zwischen Tergit und Sternit des ersten Abdominalsegments begründet werden (v. Tschirnhaus 1972). Da dieses Merkmal auch bei einzelnen *Cerodontha*-Arten gefunden wurde (v. Tschirnhaus 1972), kommt einer weiteren von Zlobin (1997) vorgeschlagenen Apomorphie vielleicht noch mehr Bedeutung zu: Abgegliederte Surstyli sind durch eine Sehne mit einer hinteren inneren Wand des Epandriums verbunden, nicht direkt mit den bacilliformen Skleriten.

Die umstrittene Gattung *Galiomyza* Spencer, 1981 wurde in diese allgemeine Beschreibung einbezogen, weil die zwei behandelten Arten hinsichtlich der Larven keine gemeinsamen Unterschiede zu *Liriomyza* aufweisen. Die Gemeinsamkeit der *Galiomyza*-Arten sind die Wirtspflanzen aus der Pflanzenfamilie der Rubiaceae. Stridulationsorgane sind bei *G. galiivora* vorhanden und fehlen bei *G. morio* (Spencer, 1990).

Diese artenreiche Gruppe weist eine große Formenvielfalt auf, es soll aber doch versucht werden, einige Gemeinsamkeiten innerhalb der hier untersuchten Arten herauszuarbeiten:

Die **Gesichtsmaske** ist in der Regel breit und lateral nicht durch eine Furche vom Kopfsegment abgesetzt. Der Unterrand ist gerade zu einer Lateralfurche verlängert. In der Mitte ist der Gesichtsunterrand oft unter der Mittelfurche eingekerbt. Diese ist bei fast allen untersuchten Arten sehr breit und kurz, oft kaum pigmentiert. Bei vielen Arten, z. B. *amoena*, sind die Inneren Sinnesgruben II nicht mehr durch die Mittelfurche getrennt. Unter den Dorsalorganen beginnen in der Regel große, apikal zugespitzte Innere Protuberanzen. Häufig ist Stirnbehaarung vorhanden, die Haare sind dicker als jene von *Cerodontha* und apikal nicht zurückgebogen. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex zeichnet sich durch eine sehr große, dorsal gelegene Papille T1 aus, im übrigen entspricht er der allgemeinen Beschreibung. Eine Lateralfurche ist in der Regel deutlich präsent. Die **Mandibeln** haben normalerweise je zwei alternierende Mundhaken. Nur bei *L. virgo* sind sehr kleine dritte Mundhaken im ventralen Bereich nachweisbar. Beide Mandibeln sind in der Regel eher hoch und kurz, sie laufen auch nicht dorsal aufeinander zu. Die hintere Kante der linken, kleineren Mandibel ist bei den untersuchten Arten nur schwach ausgeprägt.

Alle bekannten Arten haben asymmetrische Mandibeln, das gilt auch für *Liriomyza chinensis* (Kato, 1949) (Fig. 46 in Sasakawa 1961 als *Phytobia cepae*, s. Spencer 1973) und vermut-

lich auch für verwandte Arten. Die eigene Untersuchung eines Pupariums von *chinensis* aus dem BMNH zeigt, daß die Darstellung in Sasakawa (1961), die symmetrische Mandibeln zeigt, inkorrekt ist.

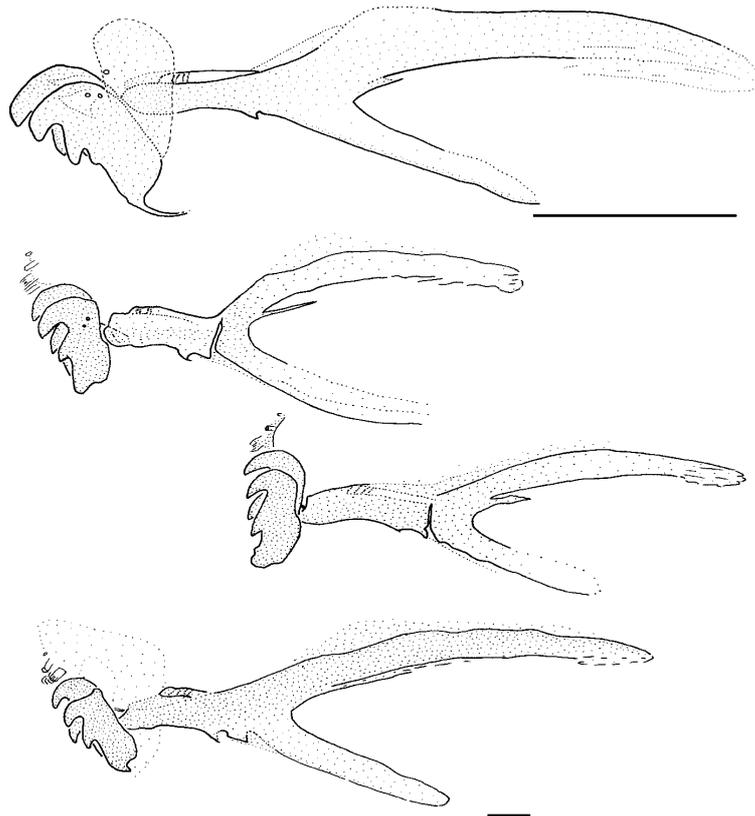


Abb. 234-237: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 234: *Liriomyza virgo*; 235: *L. strigata*; 236: *L. bryoniae*; 237: *Galiomyza morio*. Maßstriche: 234 = 0,1 mm; 235-237 = 25 μ m.

Das Mittelstück des **Cephalopharyngealskeletts** ist fast immer breit mit einem schwach pigmentierten Dorsalrand, wie es auch bei den untersuchten *Phytoliriomyza*- und - in geringem Maße - *Amauromyza*-Arten beobachtet wurde. Von den Mundlappen ist normalerweise nur einer entwickelt, nämlich der linke, der rechte ist oft winzig klein (z. B. *L. virgo*) oder fehlt ganz (z. B. *L. bryoniae*). Da einige Arten zwei gleich große Mundlappen besitzen (z. B. *G. morio*), ist die Reduktion des rechten Mundlappens vermutlich nur geeignet, um einen oder mehrere Teile zu charakterisieren. Auf den Körpersegmenten befinden sich in der Mitte bei zahlreichen Arten Gürtel von Campaniformen Sensillen. Die **Vorderstigmen** bestehen in der Regel aus miteinander verwachsenen Knospen in einer Reihe. Die **Hinterstigmen** haben beim größten Teil der Arten drei terminale Knospen, von denen die hintere etwas verlängert und die mittlere etwas verkürzt ist. An den Innenseiten, in etwas schräger Position, liegen die Häutungsnarben. Spirakulardrüsen sind an den Außenseiten ebenfalls erkennbar. Fast alle verbleibenden Arten haben eine mehr oder weniger kranzförmig gebogene Anordnung von 10-20 stark verwachsenen Knospen mit der Häutungsnarbe im Innern. An beiden Stigmenformen sind in der Regel Spirakularorgane an den Stigmenträgern entwickelt. Auch deutliche, schon bei geringen Vergrößerungen sichtbare Subspirakularprozesse fehlen nur bei wenigen Arten. Die Kombination von kranzförmigen Knospen der Hinterstigmen mit Subspirakularprozessen ist ein brauchbares diagnostisches Merkmal zur Erkennung eines Teils von *Liriomyza* und *Galiomyza*. Auf der Oberfläche der Subspirakularorgane befinden sich in der Regel zwei sehr

unauffällige Campaniforme Sensillen, umgeben von unregelmäßigen Furchen. Das letzte Segment ist stets unbehaart. Auf der Analwölbung sind in der Regel Analorgane vorhanden, oft sind sie zu großen Analprozessen erweitert.

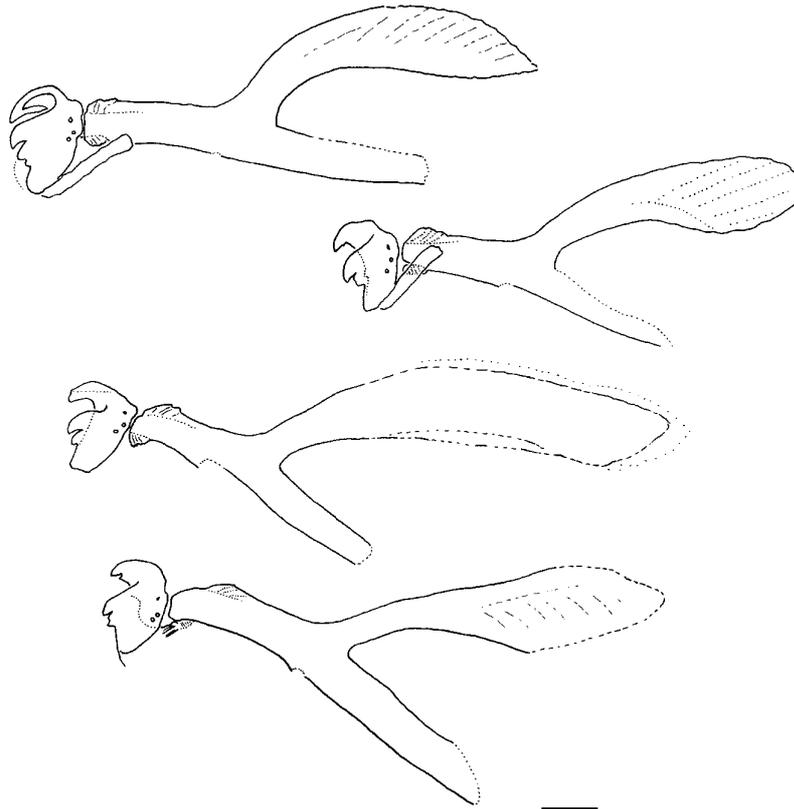


Abb. 238- 241: Cephalopharyngealskelette erster Larvalstadien. Von oben: 238: *Liriomyza virgo*; 239: *L. pusilla*; 240: *Galiomyza morio* (Lateralsklerite nicht gezeigt); 241: *Phytoliriomyza melampyga*. Maßstrich = 15 μm .

L1: Die hier untersuchten Larven des ersten Stadiums haben asymmetrische Mandibeln, die hinter den deutlich alternierenden oberen Mundhaken miteinander verwachsen sein können. Die rechte, größere Mandibel besitzt in der Regel nur einen Mundhaken oder allenfalls einen deutlich verkleinerten zweiten. Die linke Mandibel weist zwei oder drei dicht übereinander gelegene Mundhaken auf. Der Mandibularkomplex hat auf der Höhe des Mittelstücks in der Regel nur eine schwache Verdickung. Schmale Lateralsklerite sind fast immer vorhanden. Das Mittelstück bildet mit dem Ventralflügel eine gerade Linie. Die Spitze der Dorsalflügelbrücke befindet sich nahe dem Vorderrand des Mittelstücks.

Bionomie: Der größte Teil der Arten sind Blattminierer, Besonderheiten sind *L. lutea* als Samenminierer und eine Reihe von Arten, darunter auch *L. virgo*, die in den Sprossen von Schachtelhalmen minieren. Letztere zwei hier untersuchten Arten weichen auch hinsichtlich ihrer Morphologie etwas von dem soeben beschriebenen Muster ab.

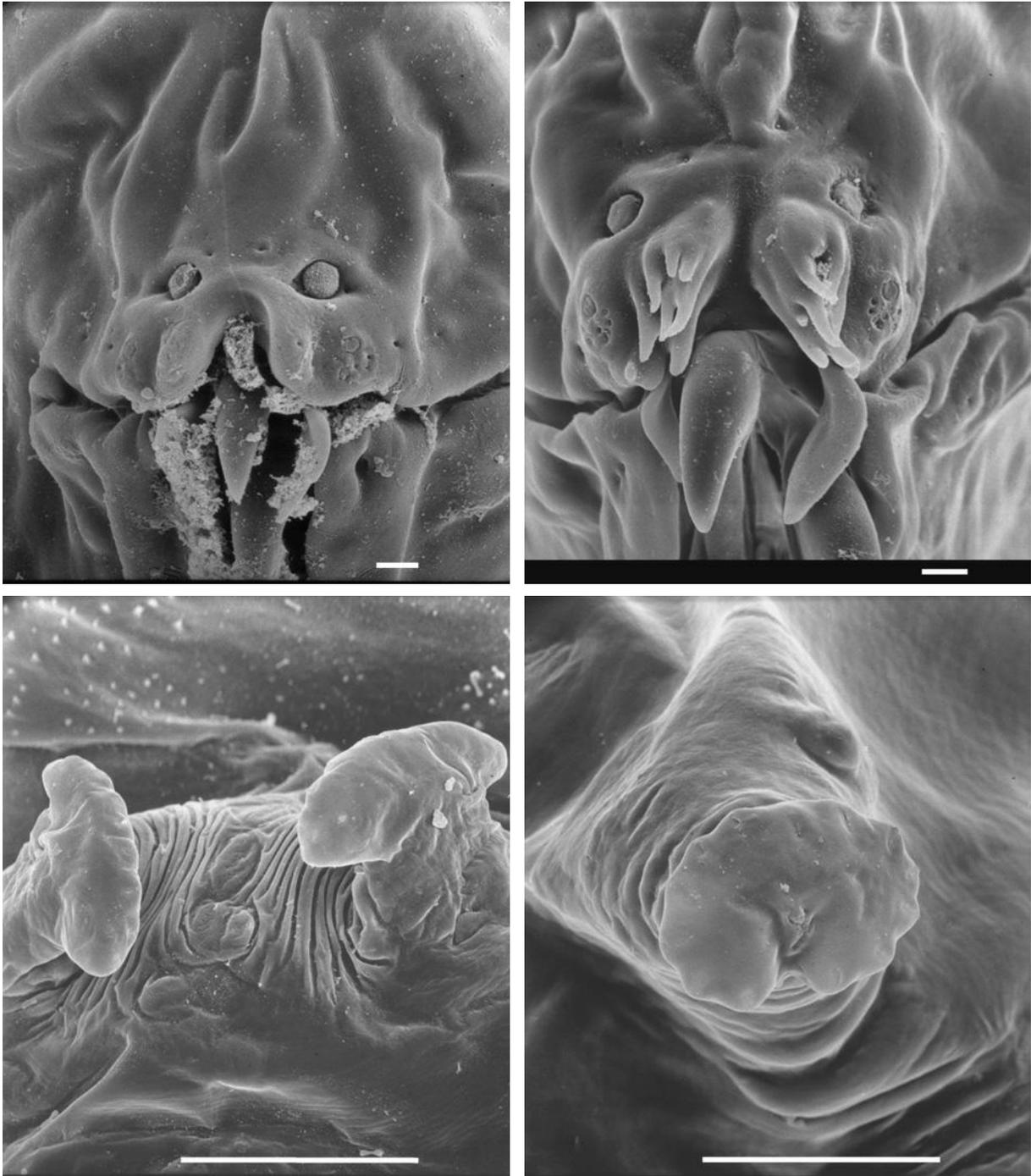


Abb. 242-245 *Galiomyza*, dritte Larvalstadien: Von l. o. nach r. u.: 242: *Galiomyza galiivora*, Gesichtsmaske; 243: *G. morio*, Gesichtsmaske; 244: *G. morio* Vorderstigma; 245: *G. morio*, Hinterstigma. Maßstriche: 242, 243 = 5 μm ; 244, 245 = 50 μm .

***Galiomyza morio* (Brischke, 1880) (Abb. 237, 240, 243-245)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Galium odoratum*, leg. Dem. (0307981, 1007992); D, NRW, Bi., ex *Galium aparine*, leg. Dem. (0307982).

Beschreibung: L: - 3,0 mm; B: 0,7 mm; LPh: 0,31 - 0,33 mm; LM: 0,03 - 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Das Integument in der Umgebung der Gesichtsmaske und der Mandibeln ist auf charakteristische Weise pigmentiert (Abb. 237). Die **Gesichtsmaske** hat keine lichtmikroskopisch

sichtbare Mittelfurche, dennoch ist das Gesicht unterhalb der Dorsalorgane zweigeteilt. An den Innenrändern liegen zwei auffällige innere Protuberanzen, auf deren Oberfläche sich fünf bis sieben unterschiedlich lange Filamente befinden. Der Stirnbereich über der Gesichtsmaske ist unbehaart. Eine Lateralfurche ist vorhanden. Die weitere Umgebung der Gesichtsmaske ist in charakteristischer Weise dunkel pigmentiert. **Sinnesorgane:** In den eher großen Gruben von I1 sind Sinnesstifte ebenso zu erkennen wie in M2. I2 sind groß und liegen oben auf den Inneren Protuberanzen. Deshalb können sie etwas durch Filamente verdeckt sein. Die Papille T1 des Terminalkomplexes ist sehr groß. Daneben sind nur eine Beule und Gruben erkennbar. Die unteren Lateralsinnesorgane liegen fast auf gleicher Höhe in der Nähe des Mundrandes. Die Labialorgane lassen zwei Gruben erkennen. Die Abstände der Mundhaken der rechten **Mandibel** sind größer als jene der linken, so daß die beiden oberen Mundhaken stärker alternieren als die unteren. **Cephalopharyngealskelett:** Das Abduktorapodem der linken Mandibel ist klein, aber deutlich ausgeprägt. Ein deutlich verlängerter Teil des Labialsklerits ragt in den Zwischenraum der Mandibeln hinein. Das mit dem Basalstück verwachsene Mittelstück ist breit und am Dorsalrand schwach pigmentiert. In der Mitte des Dorsalflügels befindet sich eine schwach pigmentierte dreieckige Rückenflosse. Ein unterer Teil des Dorsalflügels ist kaum zu erkennen. Der fensterlose Ventralflügel ist etwa halb so lang wie der Dorsalflügel. Mundlappen sind auf beiden Seiten des Mundrandes vorhanden, der kleine rechte ist nach unten gerichtet, während der linke, von länglicher Gestalt, nach innen ragt. Die etwa sechs miteinander verwachsenen Knospen der **Vorderstigmen** sind in einer rosettenförmigen Reihe angeordnet. Der **Lokomotivgürtel** besteht aus zahlreichen feinen apikal gerundeten Dentikeln. Seitlich an den hinteren Stigmentträgern befinden sich papillenartige Spirakularprozesse. Die Stigmenplatten bestehen aus 13 - 15 kreisförmig angeordneten verwachsenen Knospen. Die Häutungsnarbe ist gut zu erkennen. Aufgewölbte Subspirakularprozesse fallen auch bei schwacher Vergrößerung auf, an der Spitze befinden sich jedoch nur schwache Spuren von Sinnesorganen. Die **Analwölbung** ist schmal und wenig aufgewölbt, enthält aber deutliche Analsinnesorgane.

L1: Die größere rechte Mandibel hat nur einen hoch Mundhaken, die linke zwei; Lateralsklerite fehlen. Der Dorsalflügel ist sehr breit und mehr als doppelt so lang wie der Ventralflügel.

Bionomie: *Galiomyza morio* lebt in den Blättern von *Galium odoratum* (de Meijere 1925) und nach eigenen Beobachtungen auch in größeren, nahe der Basis gelegenen Blättern von *Galium aparine*.

***Galiomyza galiivora* (Spencer, 1969) (Abb. 242)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Galium odoratum*, leg. Dem. (0307981).

Beschreibung: L: - 2,6 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,26 - 0,28 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,04 mm. Die **Gesichtsmaske** verfügt nicht über eine eigentliche Mittelfurche, sondern über einen breiten halbkreisförmigen Einschnitt am Unterrand. Er reicht fast bis zu den Dorsalorganen. Der Rand ist in der Umgebung verdickt und deutlich vorgewölbt. Vom Unterrand der Gesichtsmaske verläuft eine kurze Lateralfurche nach hinten, ansonsten sind keine Begrenzungen seitlich oder dorsal der Gesichtsmaske vorhanden. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex läßt zehn Elemente erkennen, deren Anordnung und Form keine Besonderheiten zeigen. Beide Paare der Inneren Sinnesgruben sind deutlich ausgeprägt. I2 liegt auf der Wölbung, welche die mittlere Aussparung umgibt. Laterale Sinnesgruben: Im Bereich der Marginalen Sinnesorgane ist nur ein Paar Gruben zu erkennen. Etwas weiter hinten über der Lateralfurche liegt eine weitere Sinnesgrube. Die zwei unteren Lateralsinnesorgane liegen in einer gemeinsamen Grube. Die **Mandibeln** liegen sehr eng nebeneinander und alternieren gleichmäßig. Die gleich langen Mundlap-

pen sind schmal und einfach geformt. Das Aussehen des **Cephalopharyngealskeletts** entspricht in den Grundzügen jenem von *morio*. Die terminalen Knospen der **Vorderstigmen** bilden eine Rosette. **Lokomotionsgürtel:** Bestehen aus mittelgroßen gleichmäßigen Dentikeln. Die **Hinterstigmen** sind vom *Liriomyza*-Typ mit drei terminalen Knospen, von denen die hintere verlängert und nach hinten gerichtet ist. Die Subspirakularprozesse lassen eine eingesenkte Papille in der Mitte erkennen. Die Analöffnung ist rundlich, das **Letzte Segment** unbehaart und glatt.

Bionomie: Nach eigener Beobachtung miniert die Art in *Galium aparine*, *mollugo* und *odoratum*.

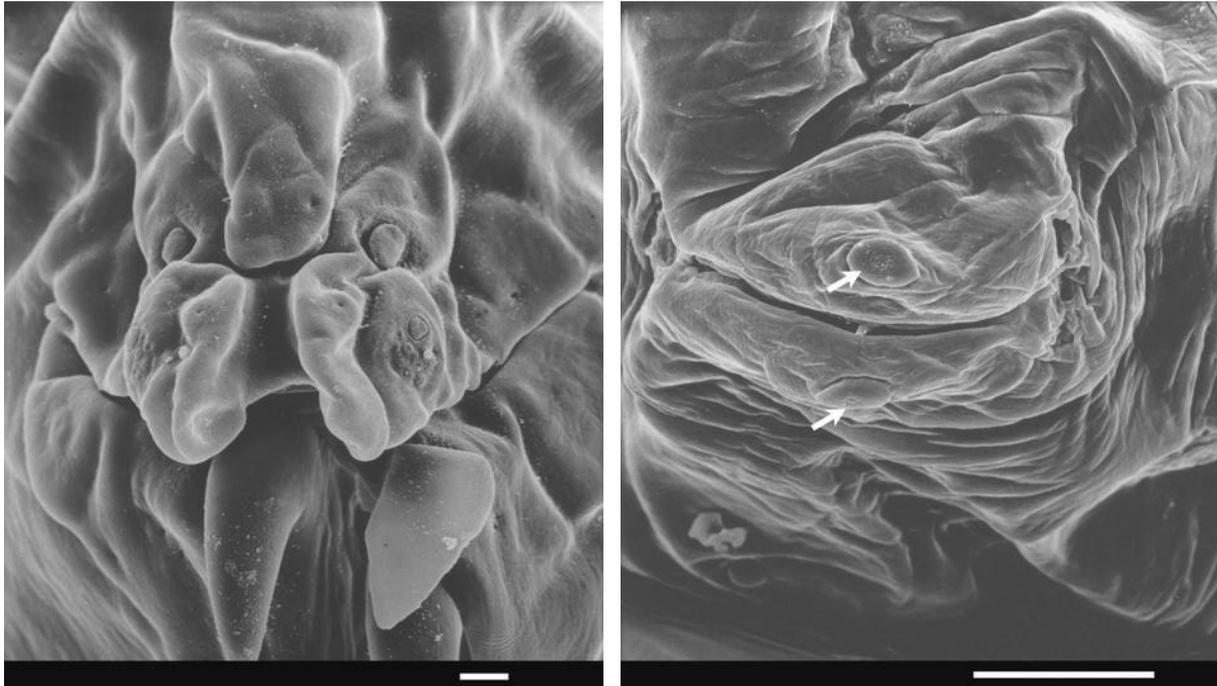


Abb. 246- 247: *Liriomyza amoena*, drittes Larvalstadium. Von links: 246: Gesichtsmaske; 247: Analwölbung (Pfeile zeigen die Analorgane). Maßstriche: 246 = 5 µm; 247: 50 µm.

***Liriomyza amoena* (Meigen, 1830) (Abb. 246-247)**

Material: D, Niedersachsen, Hannover, ex *Sambucus nigra*, leg. Dem. (1506983)

Beschreibung: L: - 2,8 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,28 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Die sehr kurze und breite Mittelfurche endet vor den Inneren Sinnesgruben II, die auf einer gemeinsamen Wölbung liegen. Die dicken inneren Protuberanzen umgeben die **Gesichtsmaske** auf ganzer Länge, sie bilden aber keinen erweiterten Gesichtsunterrand. Dieser ist hinter dem Terminalkomplex etwas gewellt und läuft dahinter in eine längere Lateralfurche aus. Es ist keine Stirnbehaarung vorhanden. **Sinnesorgane:** Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind vorhanden und entsprechen mit Ausnahme von T2 der allgemeinen Beschreibung. Dieses Element ist kleiner als gewöhnlich, beulenartig und flach. Von den Marginalen Sinnesgruben ist nur M1 vorhanden. Die rechte **Mandibel** ist nicht nur höher sondern auch etwas breiter. Die oberen Mundhaken sind etwas größer als die unteren; lichtmikroskopisch ist zu erkennen, daß alle auf der Unterseite fein gezähnt sind (Abb.). Der rechte Mundlappen fehlt ganz, der linke ist groß, dreieckig geformt und liegt auf dem oberen Mundhaken der linken Mandibel. Auf den Körpersegmenten finden sich Gürtel von Beulen. Die Spitzen der Vorderstigmen bestehen je-

weils aus ca. sieben terminalen Knospen in einer Reihe. **Cephalopharyngealskelett:** Der linken Mandibel fehlt eine hintere Kante. Das vordere Labialsklerit ragt in den Zwischenraum der Mandibeln hinein. Die Dorsalflügelbrücke liegt vorne deutlich über dem Mittelstück. Mittel- und Basalstück sind nur dorsal miteinander verwachsen. Etwa in der Mitte des Dorsalflügels befindet sich eine dreieckige verdünnte "Rückenflosse". Der Ventralflügel hat ein kleines geschlossenes Fenster. Die kurzen Dentikel der **Lokomotionsgürtel** haben eine einheitliche Größe und Entfernung zueinander. Die terminalen Knospen der **Hinterstigmen** sind in einer runden Reihe auf der Oberfläche angeordnet. Subspirakularprozesse sind groß und deutlich entwickelt. Auf der Oberfläche sind drei beulenartige Elemente zu erkennen. Die Analsinnesorgane der Analwölbung sind deutlich vergrößert.

L1: Die je zwei Mundhaken der Mandibeln sind getrennt und alternieren gleichmäßig; dünne Lateralsklerite sind vorhanden. Der hintere Teil des Cephalopharyngealskeletts entspricht *Galiomyza morio*.

Bionomie: Blattminierer an *Sambucus nigra* und in Japan *S. buergeriana* Blum (Sasakawa 1961). Die Art bildet anscheinend mindestens zwei Generationen, da sie während des Untersuchungszeitraumes sowohl im Sommer als auch im Oktober beobachtet werden konnte.

Liriomyza bryoniae (Kaltenbach, 1858) (Abb. 27, 236, 248-251)

Material: Baden-Württemberg, Degmarn, Kreis Heilbronn, ex *Lycopersicum esculentum* (Tomate) im Gewächshaus; leg Klaus Schrameyer 20.7.99.

Beschreibung: L: - 3,2 mm; B: 0,5 mm; LPh: 0,26 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,09 mm. Die **Gesichtsmaske** ist sehr breit, die Terminalorgane stehen wesentlich weiter auseinander als die Mandibeln. Die flache Mittelfurche endet unten in einer nicht sehr breiten Kerbe zwischen den Inneren Protuberanzen. Auf der Höhe der Dorsalorgane ist die Mittelfurche sehr schwach; sie vertieft sich darüber wieder etwas, so daß II noch durch die Mittelfurche getrennt sind. Über der Gesichtsmaske befindet sich ein winziger Fleck mit einer geringen Anzahl von Haaren. Daneben liegen auffällige Diagonalfalten, die bis fast zum Ende des Kopfsegments reichen. Die Anordnung der **Sinnesorgane** entspricht der generellen Beschreibung der Unterfamilie. Die vier Mundhaken der gerade nebeneinander liegenden, nicht sehr schmalen **Mandibeln** alternieren gleichmäßig. Während der linke Mundlappen normal entwickelt ist und blattartig über der linken Mandibel liegt, fehlt der rechte Mundlappen ganz. Auf den Körpersegmenten sind in der Mitte Gürtel von Campaniformen Sensillen präsent. **Cephalopharyngealskelett:** Der linken Mandibel fehlt eine hintere Kante. Neben dem hinteren Labialsklerit ist ein vorderes vorhanden, das zwischen den Mandibeln nach oben reicht. Das Mittelstück ist breit und dorsal sehr schwach pigmentiert. Ein Fenster des Ventralflügels fehlt. Die kleinen **Vorderstigmen** weisen dorsal einen deutlichen Abstand voneinander auf. Die elf ca. Knospen bilden eine Reihe. Die mittelgroßen Dentikel der breiten **Lokomotionsgürtel** sind stumpf. Hinter den Muskelansatzstellen ist der Gürtel breiter als davor. **Hinterstigmen** bestehen auch ca. elf terminalen Knospen, die auf der Außenseite in einer langen, nur schwach gebogenen Reihe angeordnet sind, so daß eine längliche Form der Hinterstigmen entsteht. An der Spitze der Subspirakularprozesse sind zwei Campaniforme Sensillen. Die nicht sehr große **Analwölbung** hat große Analpapillen, die aber nicht zipfelartig vorstehen.

L1: Das Cephalopharyngealskelett ähnelt jenem von *virgo*, die Dorsalflügelbrücke ist allerdings dünner und apikal etwas nach oben gebogen. Die rechte Mandibel hat einen Mundhaken, die linke zwei. Lateralsklerite sind vorhanden.

Bionomie: Polyphager und polyvoltiner Blattminierer, der auch an zahlreichen Kulturpflanzen Schaden anrichtet. Spencer (1990) fand Wirtsnachweise aus 16 Pflanzenfamilien (s. auch die Beschreibung von *L. strigata*).

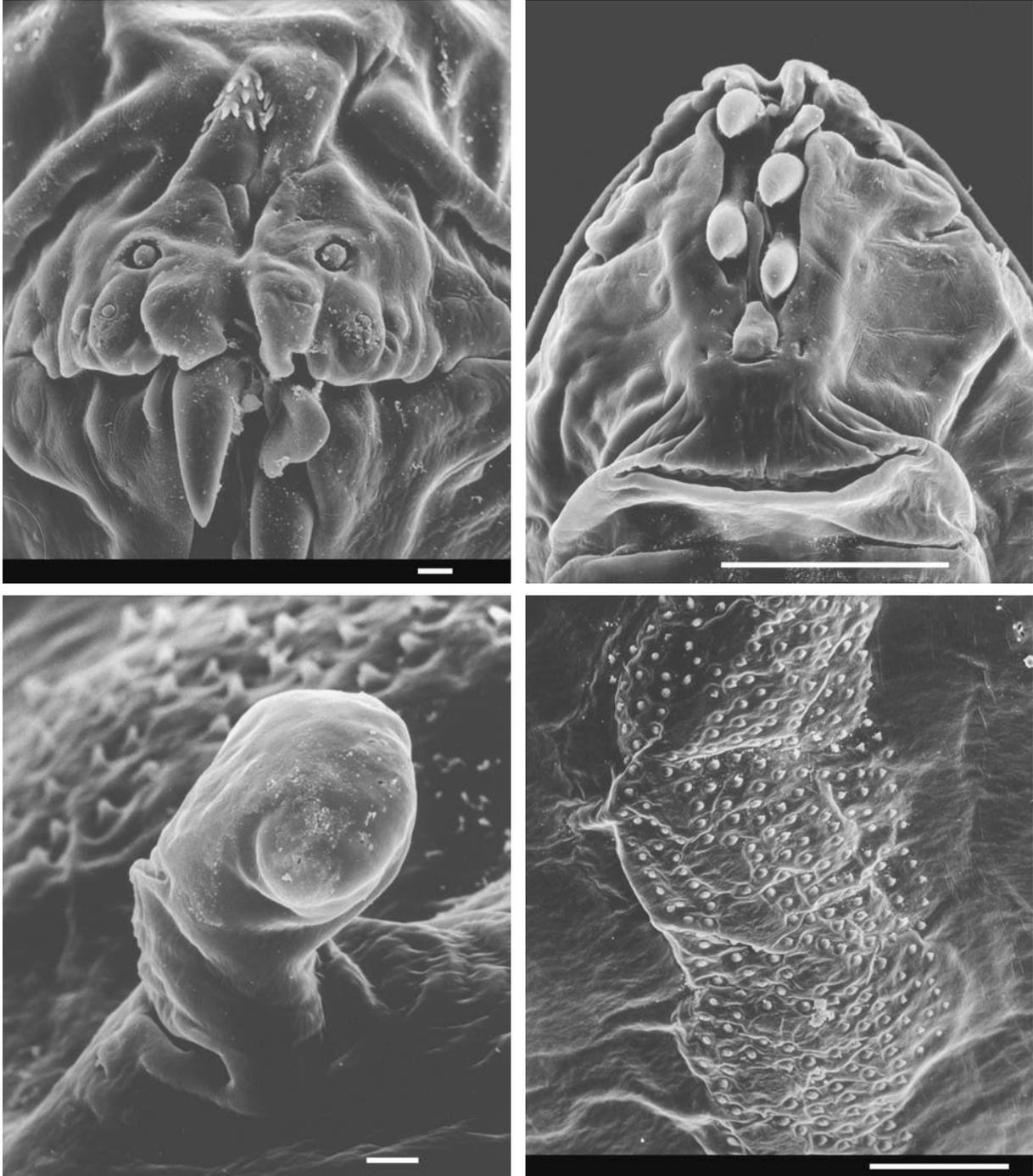


Abb. 248-251: Dritte Larvalstadien von *Liriomyza bryoniae*. Von l. o. nach r. u.: 248: Gesichtsmaske; 249: Mandibeln; 250: Vorderstigma; 251: Lokomotionsgürtel. Maßstriche: 248, 250 = 5 μm ; 249, 251 = 50 μm .

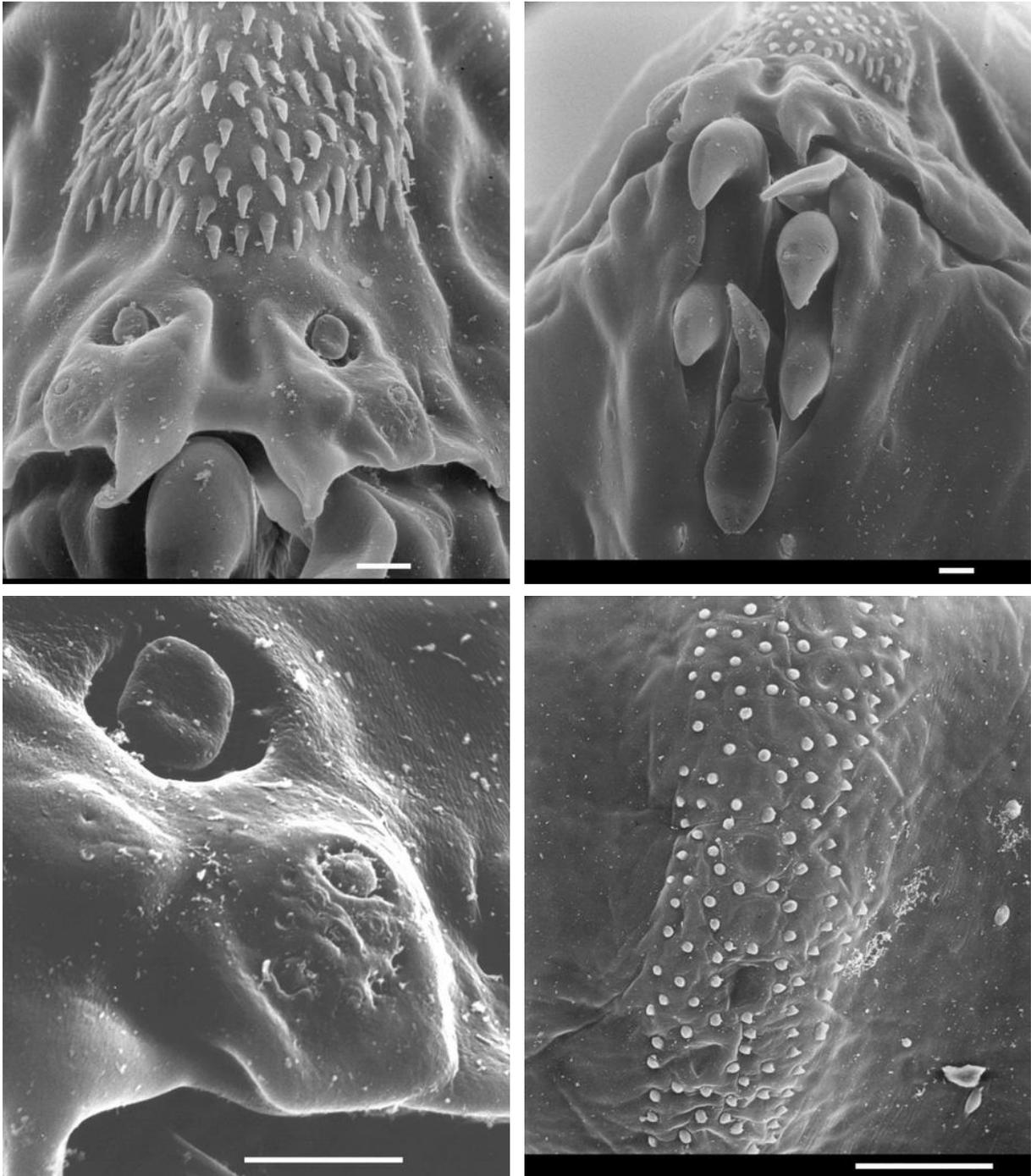


Abb. 252-255: *Liriomyza pusilla*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 252: Gesichtsmaske; 253: Mandibeln; 254: Sinnesorgane der Gesichtsmaske; 255: Lokomotionsgürtel. Maßstriche: 252-254 = 5 μm ; 255 = 50 μm .

***Liriomyza pusilla* (Meigen, 1830) (Abb. 239, 252-254, 256-259)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Bellis perennis*, leg. Dem. (17069974, 2306991).

Beschreibung: L: - 2,1 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,25 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,08 mm. Die Mittelfurche der breiten und kurzen **Gesichtsmaske** ist breit und kurz, lichtmikroskopisch nicht zu erkennen. Am Unterrand befinden sich lange und nach unten zugespitzte innere Protuberanzen. Auf der Stirn unmittelbar über dem Gesicht liegt ein größeres Haarfeld von etwa der

Breite der Gesichtsmaske. Die dort befindlichen Setulae sind deutlich länger als jene auf dem ersten Thorakalsegment. **Sinnesorgane:** Auf der Oberfläche der Dorsalorgane sind kleine Poren zu erkennen. Der Terminalkomplex läßt alle elf Grundelemente erkennen. Die rechte **Mandibel** ist etwas dicker als die linke. Die Haken der linken Mandibel sind dichter beieinander als die der rechten, so daß die vier Zähne so alternieren, daß sich die unteren zwei Mundhaken, lateral betrachtet, teilweise überdecken. Der einzige, linke Mundlappen über der linken Mandibel

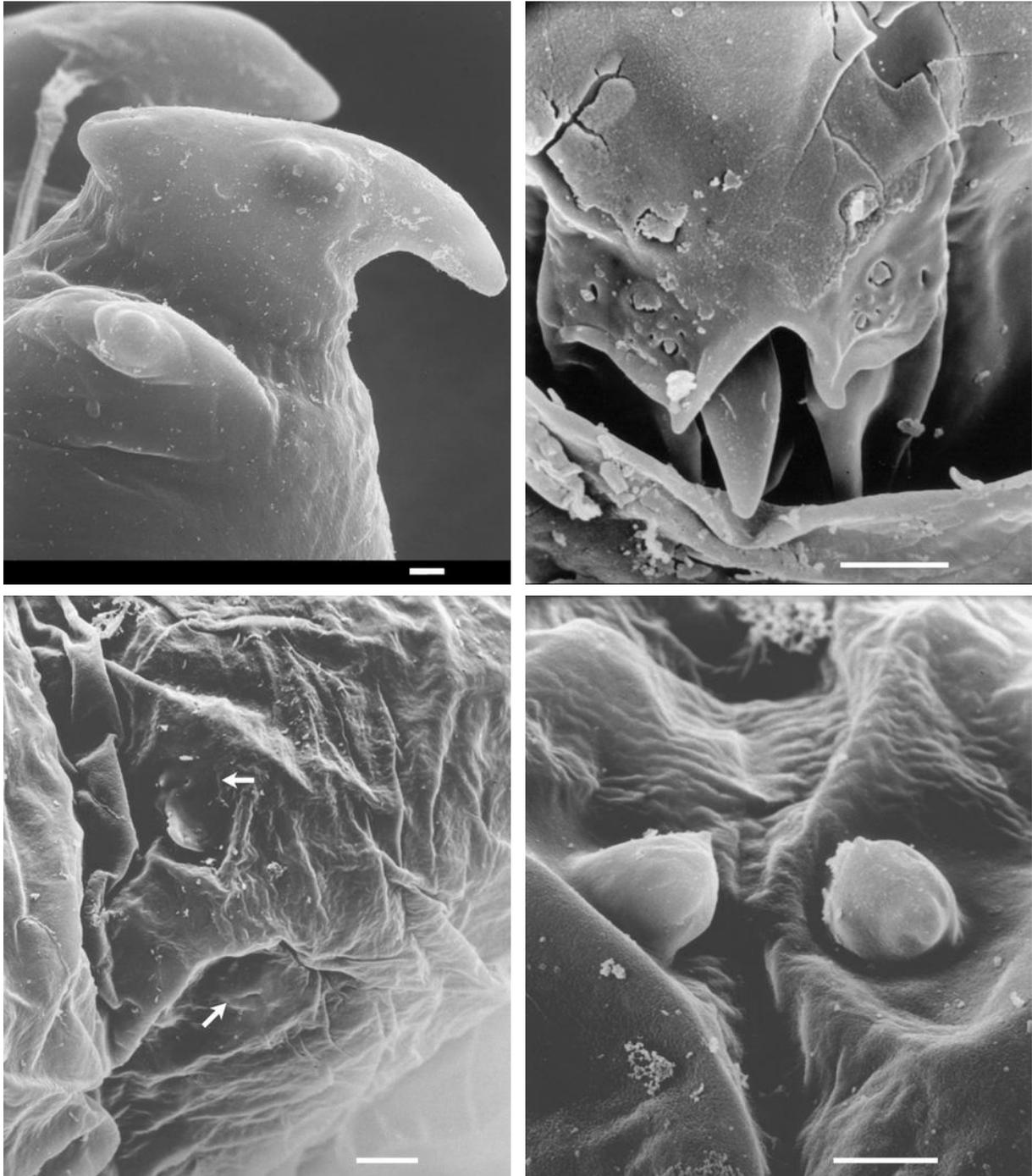


Abb. 256-259: *Liriomyza pusilla*. Von l. o. nach r. u.: 256: drittes Larvalstadium, Hinterstigma; 257: erstes Larvalstadium, Gesichtsmaske; 258: erstes Larvalstadium, Vorderstigmen (Pfeile); 259: erstes Larvalstadium, Hinterstigmen. Maßstriche = 5 μm .

ist etwa dreieckig geformt. Das Labium ist an der Basis breit und apikal zugespitzt. An der Basis sind zwei Paar sehr kleiner Mandibularsinnesorgane vorhanden. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist insgesamt eher kurz und hoch. Das breite Mittelstück ist in der dorsalen Hälfte nur schwach pigmentiert. Die Dorsalflügelbrücke ist breit und lang. Auf dem Dorsalflügel befindet sich eine eckige schwach pigmentierte "Rückenflosse". Am Ventralflügel ist ein schwach abgegrenztes geschlossenes Fenster vorhanden. **Vordere Thoraxsegmente:** Das erste Thorakalsegment ist in der Nachbarschaft des Kopfes locker und dünn mit Setulae besetzt. Die **Vorderstigmen** bestehen aus einer Reihe von ca. neun rosettenförmig angeordneten terminalen Knospen. Die **Lokomotionsgürtel** beinhalten eher kleine Dentikel. **Hinterstigmen** mit drei terminalen Knospen, von denen eine nach vorne, eine nach außen und eine auf einer etwas verlängerten Knospe nach hinten gerichtet ist. Neben den Knospen sind seitliche Drüsen erkennbar. Die Stiele sind groß und dick. Seitlich auf den Stielen sind Spirakularorgane vorhanden. Die Subspirakularprozesse sind deutlich ausgeprägt und bei schwacher Vergrößerung erkennbar; sie liegen eher im unteren Bereich. Die Analwölbung ist deutlich aufgewölbt mit großen erweiterten Analorganen auf den beiden Hälften.

L1 (Abb. 239, 257-259): Die Gesichtsmaske hat keine Mittelfurche, sondern nur eine runde mittlere Kerbe am Unterrand. Außer Dorsal- und Terminalkomplex sowie einer Marginalen Grube sind keine Sinnesorgane zu erkennen. Der Terminalkomplex weicht nicht von der Grundform ab. Am Gesichtsunterrand befindet sich eine kurze Lateralfurche. Der obere Mundhaken ist das einzige, das von den Mandibeln zu erkennen ist, er befindet sich auf der rechten Seite des Unterrands der Gesichtsmaske. Der Mundrand ist so weit vorgezogen, daß weitere Details auf den REM-Aufnahmen nicht zu erkennen sind. Lichtmikroskopisch läßt sich erkennen, daß die rechte Mandibel neben dem oberen nur einen vestigiären unteren Mundhaken und die linke Mandibel zwei Mundhaken hat. Der in der hinteren Hälfte verdickte Dorsalflügel ist deutlich gebogen und weniger als doppelt so lang wie der Ventralflügel.

Bionomie: Blattminierer an *Bellis perennis*.

Liriomyza strigata (Meigen, 1830) (Abb. 236, 260)

Material: Z 3313 *Lapsana communis*, D, NRW, Bi., ex *Campanula latifolia*, leg. Dem. (0107973).

Beschreibung: L: 1,6 mm; B: 0,4 mm; LPh: 0,25 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Die Larven sind eher langgestreckt zylindrisch und weich, der Körper erreicht seine größte Breite am dritten Segment. Die davor befindlichen Thorakalsegmente sind nur geringfügig dünner, das erste bildet unter dem Kopfsegment eine auffällige Wulst.

Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** ist zwar flach und unregelmäßig, aber auch deutlich über den I1-Gruben präsent. Zwischen den Terminalorganen liegen zwei große innere Protuberanzen, die apikal filamentartig geteilt sind. Auf diesen liegen auch die I2-Gruben. Die Stirn ist unmittelbar über dem Gesicht mit wenig Haaren besetzt. Die Lateralfurche ist deutlich ausgeprägt. Ihr oberer Rand ist etwas gewellt. **Sinnesorgane:** Dorsalpapillen mit kleinen Poren besetzt. Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind erkennbar. Die Mundhaken der gleich breiten **Mandibeln** sind sehr gleichmäßig und haben auf beiden Mandibeln etwa den gleichen Abstand zueinander. Sie sind auf der Unterseite gezähnt. Es ist nur ein breiter blattförmiger **Mundlappen** über der linken Mandibel vorhanden. Die Form des **Cephalopharyngealskeletts** weicht nur geringfügig von dem von *bryoniae* ab. Der Mandibularkomplex ist dorsal etwas breiter als ventral. Die oberen Mundhaken sind etwas länger als jene von *bryoniae*. Dorsal- und Ventralflügel bilden einen größeren Winkel zueinander. Der Ventralflügel ist deutlich länger als halb so lang wie der Dorsalflügel. Das erste Thorakalsegment ist in der Nachbarschaft des

Kopfes dorsal und lateral mit Reihen von Setulae besetzt, die aber deutlich kleiner als jene der Stirn sind. Dorsal trägt das erste Thorakalsegment noch zwei Reihen Campaniformer Sensillen. Die **Vorderstigmen** sind kurz, rosettenförmig mit kurzem Stiel; die Anzahl der Knospen beträgt ca. zehn. **Lokomotionsgürtel:** Setulae etwa dreieckig. In der Mittel auf den Segmenten befindet sich je eine Reihe Campaniformer Sensillen. Die **Hinterstigmen** haben ca. acht Öffnungen, die ringförmig angeordnet sind. Auch Spirakularorgane an den Außenseiten der Stiele sind vorhanden. **Letztes Segment:** Auf der Oberfläche der Subspirakularprozesse befinden sich zwei Campaniforme Sensillen.

Bionomie: Polyphager Minierer in den Leitbündeln von Blättern. Die Larve miniert primär in oder an den Mittelrippen des Blattes. Von dort aus zweigen einzelne Gänge auch in andere Blattnerven ab. Die bevorzugten Wirtspflanzen scheinen *Campanula*-Arten zu sein. Spencer (1990) gibt als Wirte 29 Pflanzenfamilien an.

Diskussion: Die Imagines der vorliegenden Art lassen sich kaum von dem verwandten Blattminierer *L. bryoniae* unterscheiden, während schon lange bekannt ist, daß *L. strigata* gut identifizierbare Minen in den Mittelrippen von Blättern bildet (Hering 1957b). Die REM Untersuchung der Larven hat zahlreiche Unterschiede zwischen beiden Arten ergeben (vgl. Abb. & Abb.). Bemerkenswert sind aber auch die Unterschiede in der schon bei schwacher Vergrößerung sichtbaren Gesamterscheinung des jeweiligen Körpers. Mit der runden und fast zylindrischen Form, dem eher stumpfen Vorderteil und dem weichen leicht verformbaren Körper bestehen deutliche Parallelen zu anderen Stengel- und Blattrippenminierern, wie *Phytomyza continua* und *Ph. flavicornis*. Im Gegensatz zu letzteren ist die Form der Mundhaken gegenüber *L. bryoniae* und anderen *Liriomyza*-Blattminierern nicht abgewandelt. *L. strigata* nimmt damit eine intermediäre Position zwischen Blatt- und Stengelminierern ein.

Liriomyza virgo (Zetterstedt, 1838) (Abb. 234, 238, 261-263)

Material: D, Schleswig-Holstein, Kr. Plön, Lanker See, Charlottenwerk, ex *Equisetum fluviatile*, leg. Dem. (0707971), D, Niedersachsen, Hannover, Altwarmbüchen/Wald bei Moor, ex *Equisetum fluviatile*, leg. Dem. (1506982).

Beschreibung: L: - 4,0 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,32 mm; LM: 0,05 mm; HM: 0,09 mm. Der Gesamthabitus dieser Art ist länglich und zylindrisch, vorne wenig abgeflacht. **Gesichtsmaske:** breit mit normal entwickelter pigmentierter Mittelfurche, die sich am oberen Teil des Gesichts verzweigt. Ventral laufen die Gesichtshälften in der Mitte etwas auseinander, aber es fehlen innere Protuberanzen. Die Oberflächen der Terminalorgane ist urglasartig aufgewölbt. Alle elf Elemente sind vorhanden. Der Größenunterschied zwischen T1, dem ebenfalls papillenförmig ausgebildeten Element T2 und den übrigen Elementen ist gering. Die I1-Gruben befinden sich deutlich über den Dorsalorganen oberhalb der Teilung der Mittelfurche. Die I2-Gruben sind klein und liegen auf starken Verdickungen der Gesichtsmaske. Die Lateralfurche ist undeutlich entwickelt und verläuft stärker nach oben als bei anderen *Liriomyza*-Arten (Abb. 261). Entsprechend befinden sich auch die oberen Lateralsinnesorgane weit oben, nämlich auf der Höhe der Dorsalorgane. Die oberen Mundhaken beider **Mandibeln** sind relativ lang, länger als die unteren und stärker nach vorne gerichtet. Vor allem die oberen Mundhaken nutzen sich im Laufe des Lebens der Larve ab (Vergl. Abb. 234, 262). Unter den Mundhaken der Mandibeln befindet sich noch je eine schwache Verdickung, die sich als vestigiärer Mundhaken interpretieren ließe (Abb. 262). **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist groß und dick, die langen Lateralsklerite überragen das Mittelstück. Dieses ist schmal und gleichmäßig pigmentiert. Die lange und dünne Dorsalflügelbrücke liegt dem Mittelstück eng an. Mittel- und Basalteil sind miteinander verwachsen. Am Beginn ist der Dorsalflügel mehr als doppelt so

dick wie der fensterlose Ventralflügel. Eine auffallend große "Rückenflosse" befindet sich auf dem vorderen Drittel des Dorsalflügels. Ein unterer Teil des Dorsalflügels ist kaum vorhanden. Der linke Mundlappen ist abgerundet, von vorne gesehen dreieckig, nach vorne gerichtet, der rechte sehr klein. Beide Mundlappen sind nicht äußerlich mit Gesichts- oder Mundrand verwachsen. Der untere Teil des Mundes ist verdeckt.

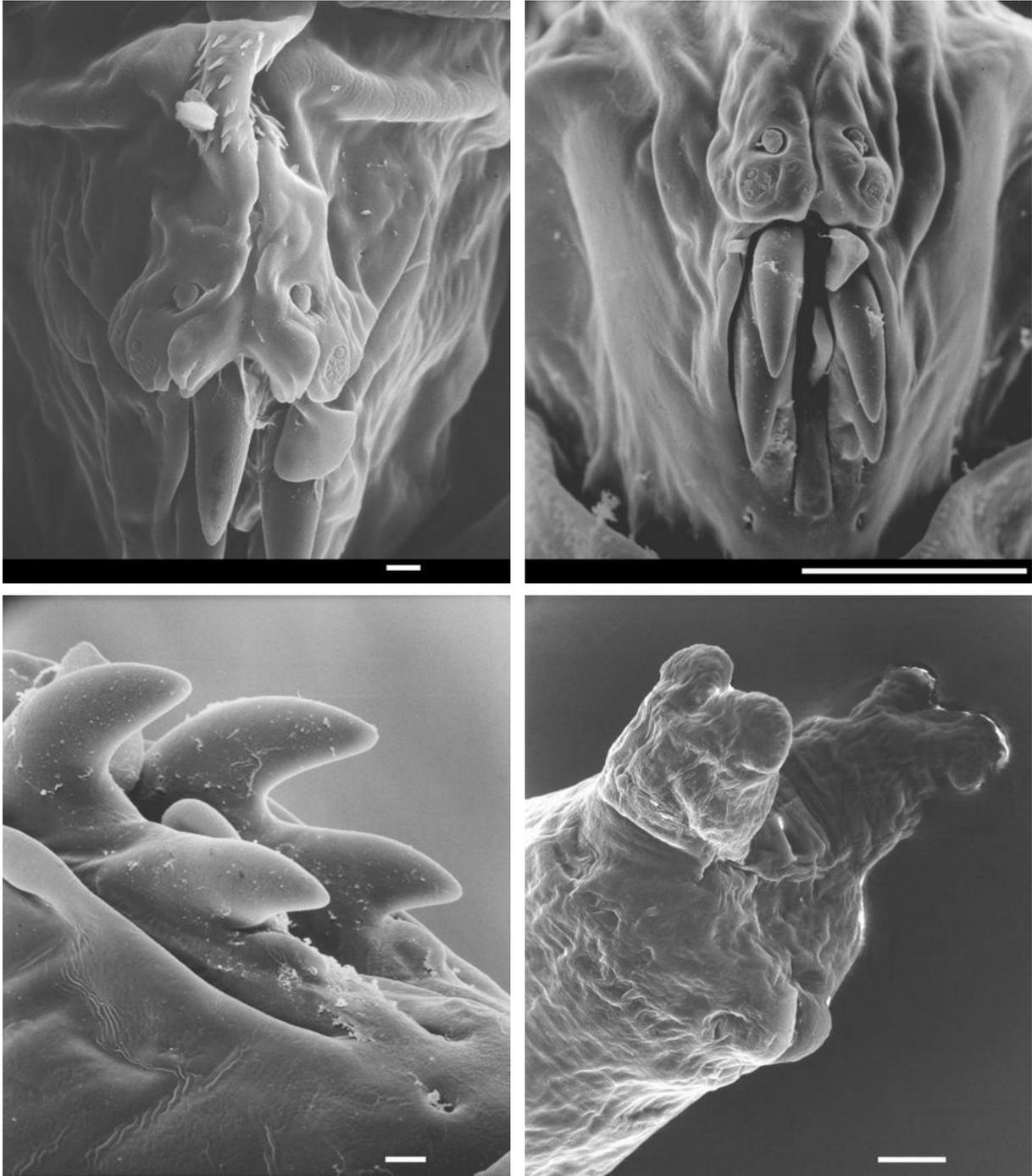


Abb. 260-263: Von l. o. nach r. u.: 260: *Liriomyza strigata*, Gesichtsmaske, Mandibeln; 261: *L. virgo*, Gesichtsmaske; 262: *L. virgo*, Mandibeln; 263: *L. virgo*, Hinterteil mit den überdurchschnittlichen Hinterstigmaen. Maßstriche: 260, 262 = 5 μm ; 261, 263 = 50 μm .

Die **Vorderstigmen** sind zweiästig, die in einer Reihe angeordneten Knospen befinden sich auf breiten Stielen. Die Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind eher klein, von einheitlicher Größe. Die sehr großen zweiästigen **Hinterstigmen** liegen in der oberen Hälfte und sind schräg nach oben gerichtet. Die sehr zahlreichen terminalen Knospen liegen dicht und unregelmäßig auf den Hälften. Die langen und zylindrischen Stigmenträger haben den gleichen Umfang wie die Äste. Am **Letzten Segment** fehlen Subspirakularorgane. Die **Analwölbung** ist rundlich aufgewölbt, auf der Oberfläche befinden sich unauffällig kleine Analorgane.

L1 (Abb. 238): Die Mandibeln sind hinter dem oberen rechten Mundhaken miteinander verwachsen. Dieser ist der einzige Mundhaken der rechten Mandibel, dem drei auf der linken gegenüberstehen. Der nicht sehr lange Dorsalflügel ist stark gebogen und hinten nur schwach verdickt.

Bionomie: Larve minierend in den Seitenästen des Teichschachtelhalms (*Equisetum fluviatile*). Das gesamte parenchymatische Gewebe zwischen der äußeren und inneren Epidermisschicht wird als Nahrung genutzt, die betroffenen Pflanzenteile sterben ab. Die Eiablage erfolgt fast immer ca. 1 - 2 cm vor der Spitze, von da aus miniert die Larve tendenziell zur Basis der Pflanze, wobei manche Individuen zwischendurch die Richtung mehrmals wechseln. Die Verpuppung erfolgt am Stengel der Wirtspflanze. Dazu bildet das Puparium eine enge Taille, mit der es sich in einer kleinen Öffnung der Mine nach außen verankert. Die sklerotisierten großen Hinterstigmen der Larve sind breiter als die Öffnung und dienen der Verankerung des Pupariums an der Pflanze. Möglicherweise trägt der sehr klebrige Kot zur Festigkeit dieser Konstruktion bei. Dies ist eine notwendige Anpassung an die Wirtspflanze, denn diese steht fast immer ganzjährig im Wasser. Die Tatsache, daß gesammelte Puparien im Labor schon nach ca. einer Woche schlüpfen, legt die Existenz zahlreicher Generationen im Jahr nahe.

Liriomyza lutea (Meigen, 1830) (Abb. 264-265, 266-268)

Material: Z 4242 *Selinum carvifolia*; Z 4514 *Angelica sylvestris*. Kann der Unterschied geklärt werden?

Beschreibung: L: 1,5 mm; B: 0,5 mm; LPh: 0,24 mm (Der Mandibularkomplex konnte aufgrund der Qualität des Präparats und des Materials nicht gemessen werden). Die beiden untersuchten Individuen aus verschiedenen Wirtspflanzen zeigen Unterschiede hinsichtlich der Form der Hinterstigmen (s. u.). Der Körper ist dick und kurz, wie bei Samenprädatoren zu erwarten. Auf jedem Segment findet sich ein Gürtel von wenigen Campaniformen Sensillen. Das Kopfsegment ist apikal wenig zugespitzt. Die Lateralfurche ist lang aber flach. Die Mittelfurche der glatt und rund wirkenden **Gesichtsmaske** wird nach oben kontinuierlich flacher und verliert sich über den II-Gruben. Auf der Höhe der Terminalorgane befinden sich zwei einteilige innere Protuberanzen, die gleichmäßig mit dem Unterrand der Gesichtsmaske abschließen. Die Stirn ist über dem Gesicht nicht behaart. Weitere **Sinnesorgane:** Neben der Kuppel der Dorsalpapillen liegen am Innen- und Außenrand drei bzw. zwei kleinere Sinnesgruben. Das Element T2 des Terminalkomplexes ist nicht größer als T3-11 und in einer Grube versenkt. Die rechte **Mandibel** ist nur wenig höher, aber wesentlich breiter als die linke; die Mundhaken alternieren kaum. Beide Mandibeln liegen in einem Abstand nebeneinander, der etwa der Breite der linken Mandibel entspricht. Dieser Bereich wird von dem sehr breiten Labium ausgefüllt. Beide oberen Mundlappen sind dick, nicht blattartig geformt, der rechte ist deutlich verkleinert. Das erste Thorakalsegment ist eher kurz und hat posterior einen deutlich kleineren Durchmesser als die folgenden Segmente. Es ist nur unmittelbar hinter dem Kopfteil und dorsal vor der Vorderstigmen mit regelmäßigen Reihen kleiner Dörnchen besetzt. Vor allem dorsal liegen zahlreiche Campaniforme Sensillen. Die kugelförmig kurzen **Vorderstigmen** liegen auf einem kurzen

Träger; einzelne Knospen sind nicht zu erkennen. Die **Lokomotionsgürtel** umrunden den Körper vollständig. Auf den Thorakalsegmenten befinden sich Dentikel ausschließlich auf dem Vorderteil, auf den folgenden Segmenten auf beiden Segmentgrenzen. Die Dentikel sind klein und apikal eher abgestumpft. **Hinterstigmen** sind nach dorsal verschoben und schräg nach hinten gerichtet. Sie weisen ringförmige terminalen Knospen auf. Die Umrisse der terminalen Knospen sind aufgrund der Verwachsungen nur schwach erkennbar. Hier zeigen sich auffällige Unterschiede zwischen den zwei untersuchten Individuen. Das Exemplar, das von *Selinum* gesammelt wurde hat zehn halbkreisförmig angeordnete Knospen. Der von den ca. 17 Knospen des anderen Exemplars aus *Angelica* gebildete Ring hat auf der Außenseite gegenüber der Häutungsnarbe eine Kante (Abb. 264). Die zwei Enden der Knospenreihe rücken näher an die Narbe heran als beim anderen Exemplar (Abb. 265). Die Stigmenträger sind kurz und breit. **Letztes Segment:** Subspirakularorgane stark ausgeprägt, auf ihnen befinden sich, wie üblich, zwei Campaniforme Sensillen. Etwas vor den Subspirakularorganen liegt ein weiteres Paar Campaniformer Sensillen. Die Analöffnung ist von einem deutlichen inneren Bereich umgeben. Die zwei Hälften der Analwölbung sind stark zugespitzt und tragen je eine Campaniforme Sensille an der Spitze.

Bionomie: Samenminierer in Apiaceen, die Verpuppung erfolgt außerhalb der Pflanze (Spencer 1959). Die breiten, kaum alternierenden Mundhaken und das Kopfsegment haben die typische Form eines Nicht-Blattminierers.

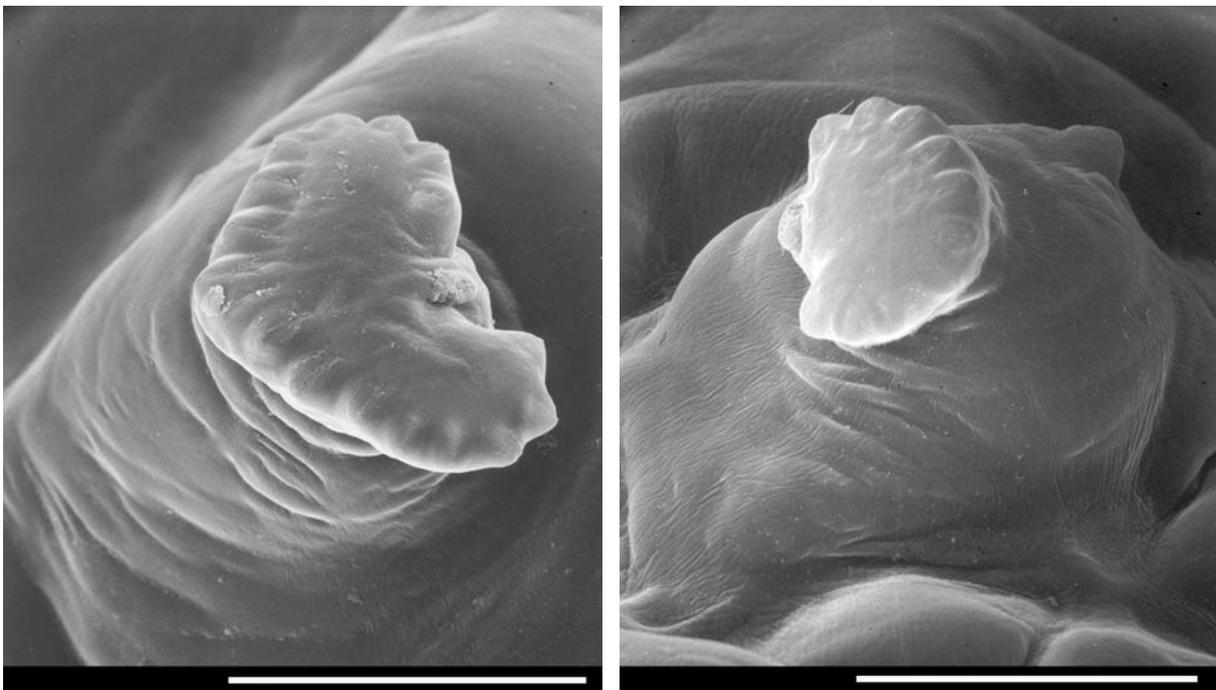


Abb. 264-265: *Liriomyza lutea*, Hinterstigmen. Von links: 264: aus *Angelica sysvestris*; 265: aus *Selinum carvifolia*. Maßstriche = 50 μ m.

***Liriomyza wachtlii* Hendel, 1920 (=veratri)**

Material: Zoerner 4437 *Veratrum album* (als *veratri*)

Beschreibung: L: 3,1 mm; B: 0,7 mm. Die Mittelfurche dieser Art ist schmal und tief; über den unauffälligen II-Gruben teilt sie sich auf der unbehaarten Stirn. Ventral erweitert sich die Mittelfurche zu einer breiten Vertiefung; es fehlen innere Protuberanzen. Die Lateralfurche ist

auffallend lang und gerade. Hinter den Marginalsinnesorganen beginnt eine kurze Gesichtsrandfalte, die auf der Höhe der Dorsalorgane endet. **Sinnesorgane:** Wie bei *L. lutea* sind zusätzliche Gruben neben den Dorsalorganen zu erkennen, hier aber in der Invagination am Rand der Kuppel. In einigen Sinnesgruben des Terminalkomplexes sind stiftartige Strukturen enthalten. Alle elf Elemente sind erkennbar. Die oberen Inneren Sinnesgruben II liegen hoch über den Dorsalorganen. Die unteren liegen neben dem Terminalkomplex auf deutlichen Wölbungen. M1,2 liegen weit hinter den Terminalorganen.

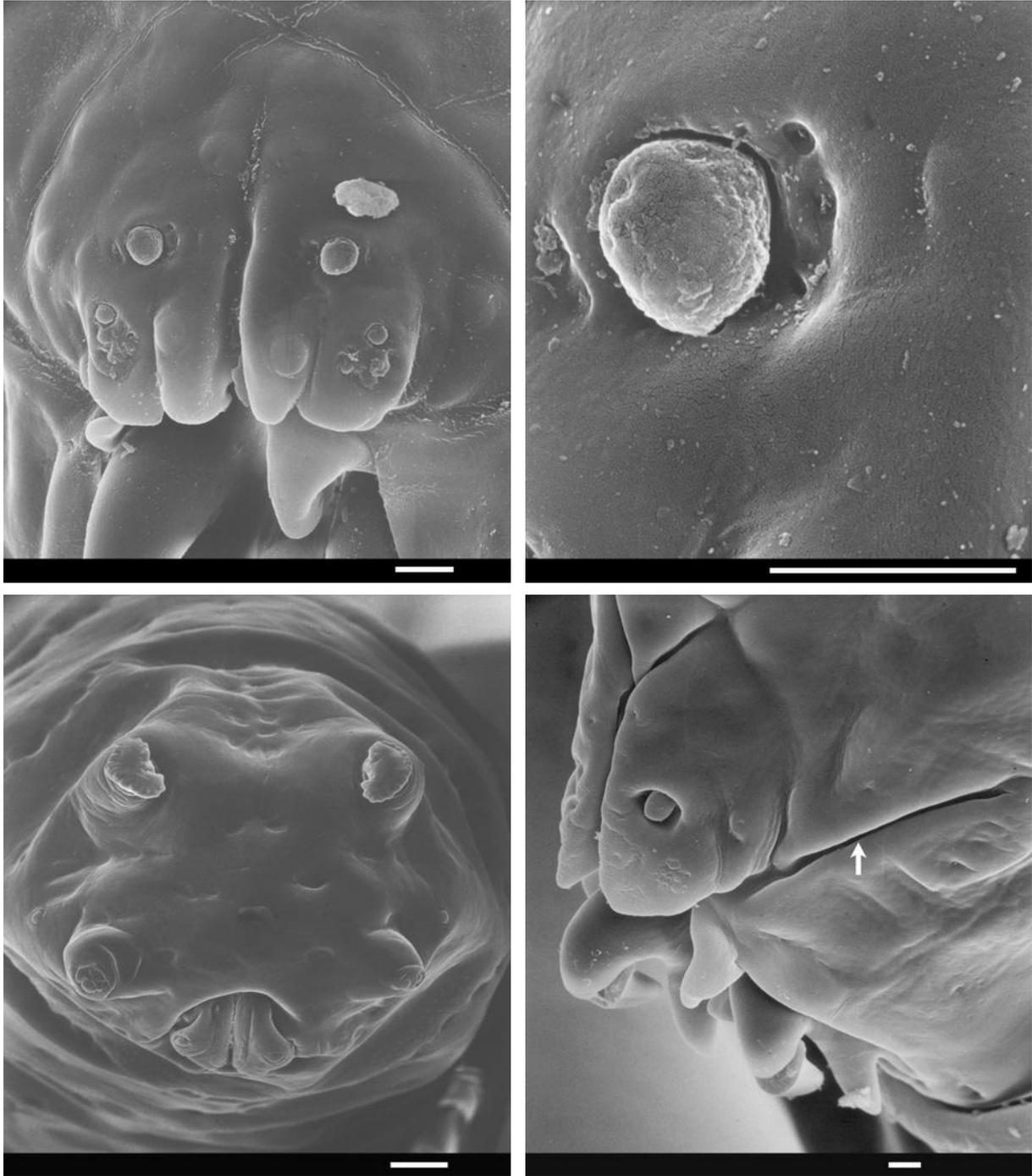


Abb. 266-269: Dritte Stadien von *Liriomyza*-Arten. Von l. o. nach r. u.: 266-268: *L. lutea* aus *Angelica sylvestris*. 266: Gesichtsmaske; 267: Dorsalkomplex; 268: Hinterteil. Maßstriche: 267, 268 = 5 μm ; 269 = 50 μm . 269: *L. wachthli*, Gesichtsmaske (Pfeil deutet auf die Lateralfurche), Maßstrich = 5 μm .

Die **Mandibeln** alternieren stark. Die rechte obere Mandibel liegt fast in der Mitte unter der Gesichtsmaske. Die oberen Mundhaken sind erheblich länger und stärker gekrümmt als die unteren. Beide Mundlappen sind präsent, der Größenunterschied ist aber geringer als bei *L. lutea*. Der linke Mundlappen liegt blattartig über dem oberen Mundhaken der rechten Mandibel. **Vorderstigmen:** Stigmenplatten seitlich abgeflacht, die terminalen Knospen sind rosettenförmig angeordnet. Die Stigmenträger stehen relativ weit voneinander entfernt. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus wenigen unregelmäßigen Reihen runder und dicker Dentikel von etwa gleicher Größe, die den Körper vollständig umrunden. Die **Hinterstigmen** umfassen ca. 20 in einem Oval angeordnete Knospen. Das Oval ist nur durch die Häutungsnarbe unterbrochen. Die Stigmenträger befinden sich am dorsalen Hinterrand des Segments und sind stark konisch. Die Subspirakularorgane liegen etwa auf halber Höhe und besitzen zwei Campaniforme Sensillen mit unbestimmtem und unregelmäßigem Rand. Die Analwölbung, ventral gelegen, ist sehr glatt, die mit einem Paar Analorgane besetzten Hälften sind nicht zugespitzt, sondern rundlich gewölbt.

Bionomie: Blatt- und Samenminierer an *Veratrum album* und *V. nigrum* (Liliaceae) (Spencer 1976). Ob das vorliegende Exemplar aus dem Samen oder aus einer Blattmine stammt, ist nicht bekannt.

***Phytomyza*-Verwandtschaft**

In dieser Gruppe werden *Phytomyza*, *Chromatomyia*, *Napomyza*, *Aulagromyza*, *Gymnophytomyza* und *Ptochomyza* zusammengefaßt. Eine mögliche Autapomorphie ist die Transformation der oberen Mundhaken der ersten Larvenstadien (s. S. 33 ff). Abgesehen von *Aulagromyza* finden sich überall proclinal ausgerichtete Frontorbitalhaare der Imagines. Dieses Merkmal teilen sie allerdings mit einzelnen Arten anderer Gattungen.

Die sehr artenreiche Gruppe umfaßt Arten mit den verschiedensten Lebensweisen (Blattminierer, Stengelminierer, Samenminierer und Gallbildner). Dies resultiert in einer entsprechend großen morphologischen Vielfalt der Larvenformen.

Die Anordnung der Mundhaken entspricht jener anderer Teilgruppen der Phytomyzinae, bei einigen Arten (*Phytomyza continua*, *Phytomyza flavicornis*, *Ptochomyza asparagivora*) ist jedoch eine stark reduzierte Asymmetrie der Mundhaken festzustellen. Mundlappen sind in fast allen Fällen vorhanden und auf beiden Seiten von ähnlicher Größe. Die deutlich ausgeprägte Mittelfurche der Gesichtsmaske verzweigt sich oft am Dorsalende. Eine Gesichtsrandfurche ist in der Regel vorhanden, auch die Stirnfurche ist weit verbreitet. Die gerade Lateralfurche am Gesichtsunterrand, welche die oberen zwei Lateralorgane trennt, fehlt dagegen. Die Lateralorgane befinden sich bei zahlreichen Arten auf breiten Wölbungen, die im Falle von *Chromatomyia horticola* und *nigra* sogar lichtmikroskopisch erkennbar sind.

Die ursprüngliche Anzahl von drei terminalen Knospen der Hinterstigmen ist innerhalb dieser Gruppe selten. Dieser Zustand kommt nur bei *Ptochomyza* und einigen *Aulagromyza*-Arten (z.B. *discrepans*) vor. Subspirakularorgane sind selten vorhanden, oft werden nur einzelne Sinnesorgane gefunden, die sich nicht auf Prozessen befinden.

***Gymnophytomyza heteroneura* (Hendel, 1932) (Abb. 170-173, 174, 278, 303)**

Diese monotypische Gattung gilt als morphologisch sehr isoliert, die Apomorphien von *Gymnophytomyza* wurden von v. Tschirnhaus (1991) und Zlobin (1999) ausführlich diskutiert. Stichhaltige Hypothesen über die systematische Position dieser Gattung existieren bisher nicht.

Material: D, Baden-Württemberg, Stuttgart-Hohenheim, ex *Galium aparine*, leg. Dem. (1207981); D, NRW, Bi., ex *Galium aparine*, leg. Dem. (2307992).

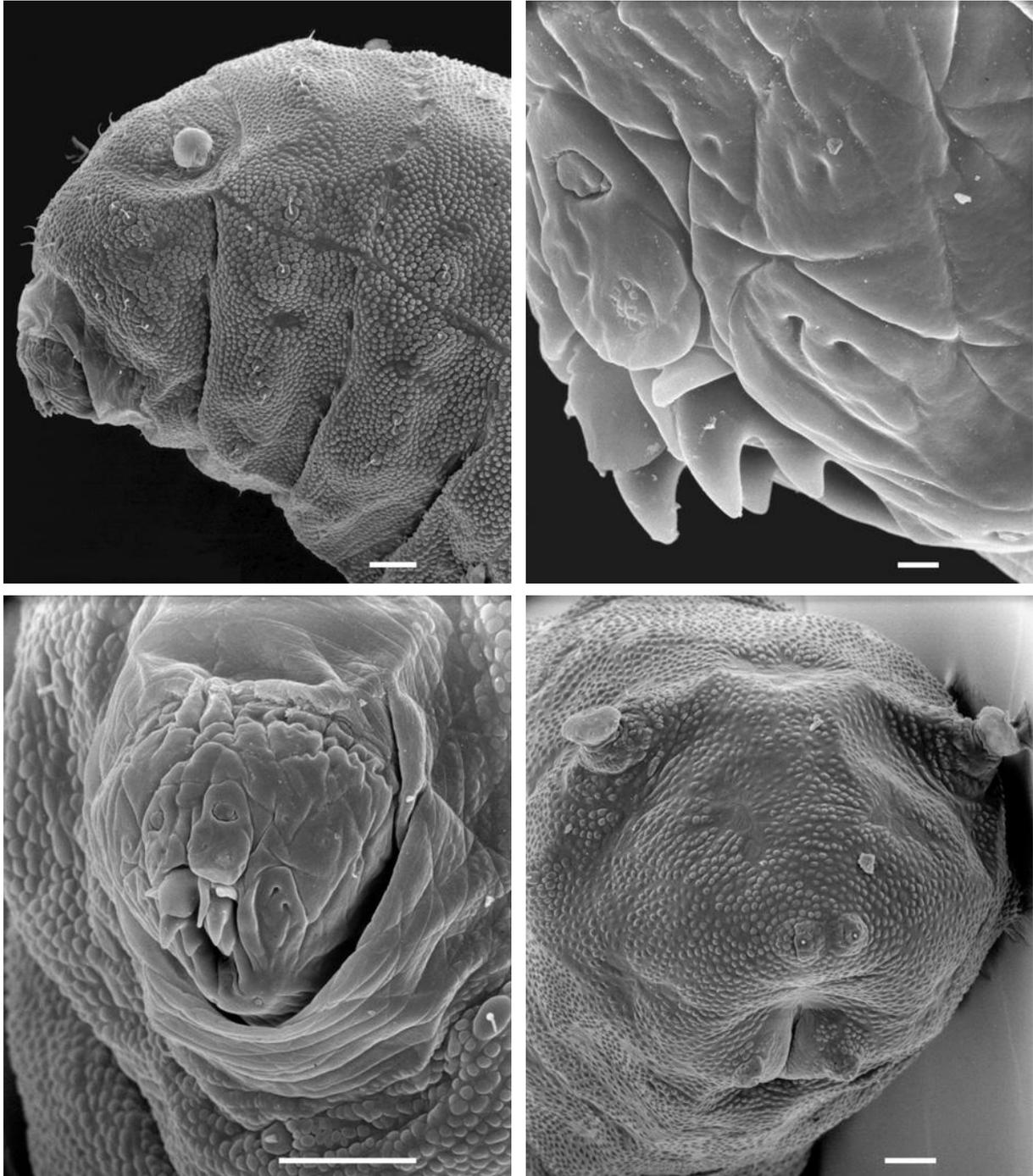


Abb. 270-273: *Gymnophytomyza heteroneura*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 270: Vorderteil lateral; 271: Kopfsegment lateral; 272: Kopfsegment; 273: Hinterteil. Maßstriche: 270, 272, 273 = 50 μm ; 271 = 5 μm .

Beschreibung: L: - 3,0 mm; B: 0,7 mm; LPh: 0,24 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,06 mm. Die **Gesichtsmaske** ist schwach zweigeteilt, die Mittelfurche verliert sich schon auf der Höhe der Dorsalorgane, in einiger Entfernung befindet sich eine sehr schwache Querfalte. **Sinnesorgane:** Die Elemente des Terminalkomplexes liegen auf einer flachen Platte ohne Einschnitte. Insgesamt sind nur zehn Sinnesorgane deutlich zu erkennen, T7-T11 sind demzufolge nicht zu-

zuordnen. T1 und T2 sind etwa gleich groß, letzteres Element weist in der Mitte eine Grube auf. T1 besitzt zwei Randgruben. Innere Sinnesgruben: I2 liegen auf der Höhe des Oberrandes des Terminalkomplexes und sind, wie die meisten anderen einzelnen Gruben, recht breit. I1 und die Marginalorgane wurden nicht gefunden; sie sind vermutlich sehr klein. Die Oberen und Mittleren Lateralorganen sind aufgrund der großen Breite der Gruben deutlich sichtbar. Die oberen Lateralorgane liegen auf flachen Wölbungen (Abb. 271). **Mandibeln:** Nur geringfügig asymmetrisch, kaum alternierend. Die zwei oberen der insgesamt vier Mundhaken sind etwas größer als die unteren. Der Abstand der Mandibeln ist relativ weit. Die Mundlappen sind sehr groß, tief zweilappig, die inneren Lappen liegen zwischen den Mandibeln, die äußeren etwa dorsolateral. **Cephalopharyngealskelett:** An beiden Mandibeln finden sich deutliche postero-dorsale Erweiterungen (Abb. 278). Mittel- und Basalteil sind verwachsen; die Dorsalflügelbrücke ist breit und ragt deutlich über den Rand des Mittelstücks hinaus. Der Dorsalflügel ist etwa in der Mitte am breitesten und verschmälert sich nach hinten stark. Der untere Teil des Dorsalflügels ist etwa halb so lang wie der obere Teil. Der Ventralflügel hat ein offenes Fenster.

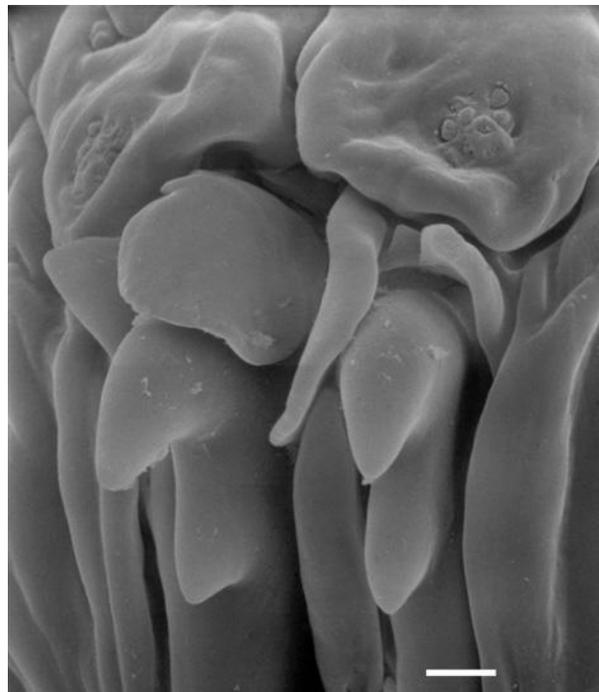


Abb. 274: *Gymnophytomyza heteroneura*, Mundbereich mit den großen geteilten Mundlappen über den Mundhaken. Maßstrich = 5 μm .

Die Kopfregion und der Vorderteil des ersten Thorakalsegments ist völlig glatt. Das Integument des übrigen Körpers hat eine auffällige körnige Oberflächenstruktur, die bei keiner anderen Agromyzidenlarve bisher gefunden wurde. Auf jedem Segment befindet sich eine Reihe von 12-20 Sinneshaaren. **Vorderstigma:** Die vollständig miteinander verschmolzenen terminalen Knospen sind herzförmig angeordnet, dazwischen befindet sich eine glatte Fläche mit der gut erkennbaren Häutungsnarbe an den Innenseiten. Die Stigmen sind etwas lateral angeordnet. **Lokomotionsgürtel:** An den Segmentgrenzen sind einfache Muskelansatzstellen zu erkennen, Dentikel fehlen jedoch völlig. **Hinterstigma:** Ähnlich wie die Vorderstigma, vermutlich mit Lokomotionsfunktion. Neben dem Stigmenträger befinden sich Spirakularorgane von der gleichen Form wie die Sinneshaare auf den Segmenten. **Letztes Segment:** An der Hinterseite sind Muskelansatzstellen zu erkennen, die nicht die sonst üblichen Warzen enthalten. Die Subspira-

kularprozesse liegen etwas unterhalb der Mitte und anders als bei anderen Phytomyzinae-Arten dicht nebeneinander. Sie bestehen nur aus je einem Stiftsinnesorgan, das kürzer ist als die übrigen Körperhaare. Ähnlich sehen auch die Analsinnesorgane aus, die deutlich von der **Analwölbung** abstehen.

L1 (Abb. 303): Die zwei etwas alternierenden oberen Mundhaken bilden wie in der *Phytomyza*-Gruppe einen inneren Hohlraum. Die linke Mandibel hat weitere zwei Mundhaken, während die rechte keinen weiteren Mundhaken hat. Der Mandibularkomplex hat dorsal am Hinterrand eine deutliche Kante. Die Spitze der Dorsalflügelbrücke befindet sich direkt am Vorderrand des geraden und kurzen Mittelstücks. Dorsal- und Ventralflügel sind etwa gleich lang und stummelartig verkürzt.

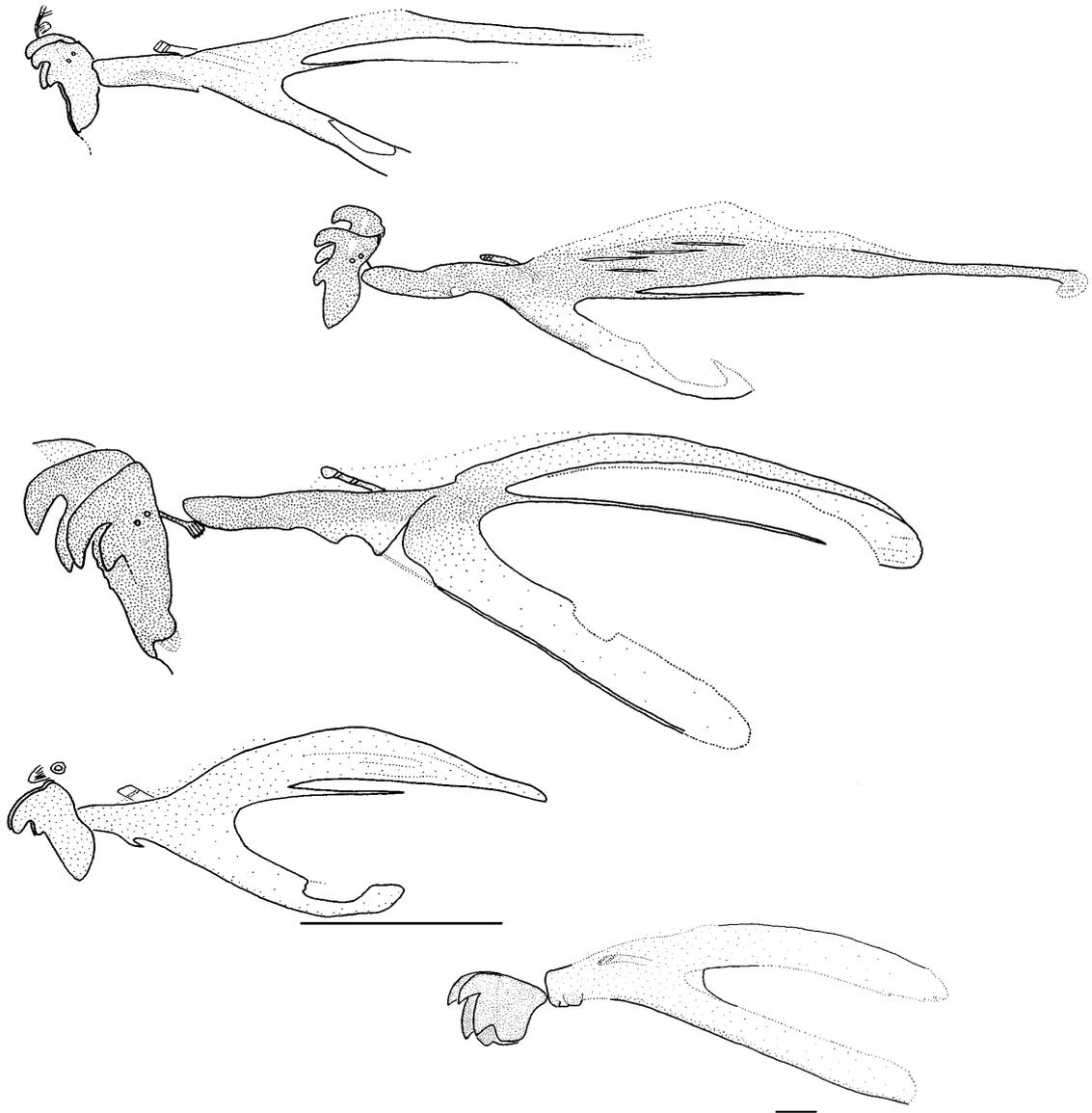


Abb. 275-279: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 275: *Aulagromyza heringi*; 276: *A. cornigera*; 277: *A. ?orphana*; 278: *Gymnophytomyza heteroneura*; 279: *Ptochomyza asparagivora*. Maßstriche: 275-278 = 0,1 mm; 279 = 15 μ m.

Bionomie: In Samen von *Galium aparine*. Die sehr kleinen Larven fressen ausschließlich das Innere einer reiferen Kapsel und bohren sich zur Verpuppung aus. Die Larven wurden in Bielefeld nicht vor Mitte Juli gefunden.

Aulagromyza

Aulagromyza Enderlein, 1936 (= *Paraphytomyza* Enderlein, 1936).

Diese Gattung enthält Blattminierer der Pflanzenfamilien Caprifoliaceae, Dipsacaceae und Salicaceae sowie Stengelminierer an Rubiaceen. Apomorphien für diese Gattungen sind nicht bekannt. Es ist schon länger bekannt, daß das Cephalopharyngealskelett der Larven generell einen langen, deutlich sichtbaren unteren Teil des Dorsalflügels aufweist (de Meijere 1925), wie bei anderen Phytomyzinae ist er aber nadelartig dünn. Eine überzeugende Apomorphie ist dieses Merkmal jedoch nicht, da es nicht auf *Aulagromyza* beschränkt ist (s. Abb. 218, 275-277) und die Polarität nicht bekannt ist. Alle mit dem REM untersuchten Arten haben wie *Phytomyza*- und *Chromatomyia*-Arten deutlich aufgewölbte obere Lateralorgane (Abb. 305). Ein weiteres Merkmal, das bei allen untersuchten Blattminierern festgestellt wurde, sind die geteilten Mundlappen; sie kommen auch bei *Ptochomyza*, *Gymnophytomyza* und *Chromatomyia* vor. Die oberen Mundhaken der L1-Larven sind auf ähnliche Weise zusammengewachsen bzw. zusammengelagert wie innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe sowie bei *Ptochomyza* und *Gymnophytomyza*.

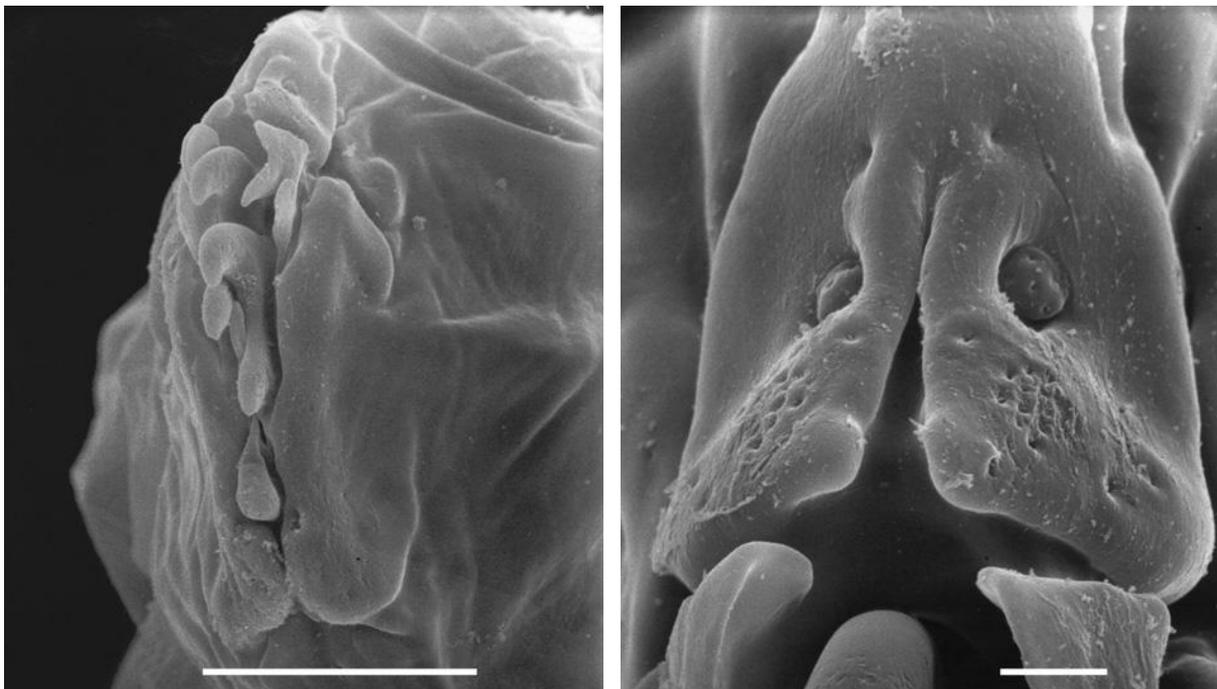


Abb. 280-281: *Aulagromyza hendeliana*, drittes Larvalstadium. Von links: 280: Kopfsegment mit Mandibeln und den geteilten Mundlappen; 281: Gesichtsmaske. Maßstriche: 280 = 50 μm ; 281 = 5 μm .

Die Gruppe von Rubiaceenminierern bilden eine geschlossene, relativ einheitliche Gruppe, da die Larven schon aufgrund ihrer stengelminierenden Lebensweise von den übrigen, blattminierenden Arten abweichen. Bei diesen sind die gleichmäßig alternierenden Mundhaken besonders lang und dick; der Dorsalflügel ist nur wenig länger als der Ventralflügel; der obere Teil des Dorsalflügels ist an der Basis etwa genauso breit wie an der Spitze. Eine weitere Besonder-

heit ist, daß hier Arten mit der ursprünglichen Anzahl von jeweils drei Knospen an den Hinterstigmaen vorkommen (z. B. *discrepans*). Neben den im folgenden beschriebenen Arten wurde das Cephalopharyngealskelett einer weiteren unbestimmten an *Galium mollugo* minierende Art untersucht, die in Bielefeld gesammelt wurde und dort vermutlich nur eine Generation im Frühjahr bildet. Bei dieser und vermutlich auch anderen Arten erfolgt die Eiablage in den Blättern. Die junge Larve wandert von dort aus in den Stengel ein. Das Cephalopharyngealskelett der Larven im dritten Stadium unterscheidet sich von den an *Galium aparine* minierenden Arten durch das Vorhandensein von Lateralskleriten.

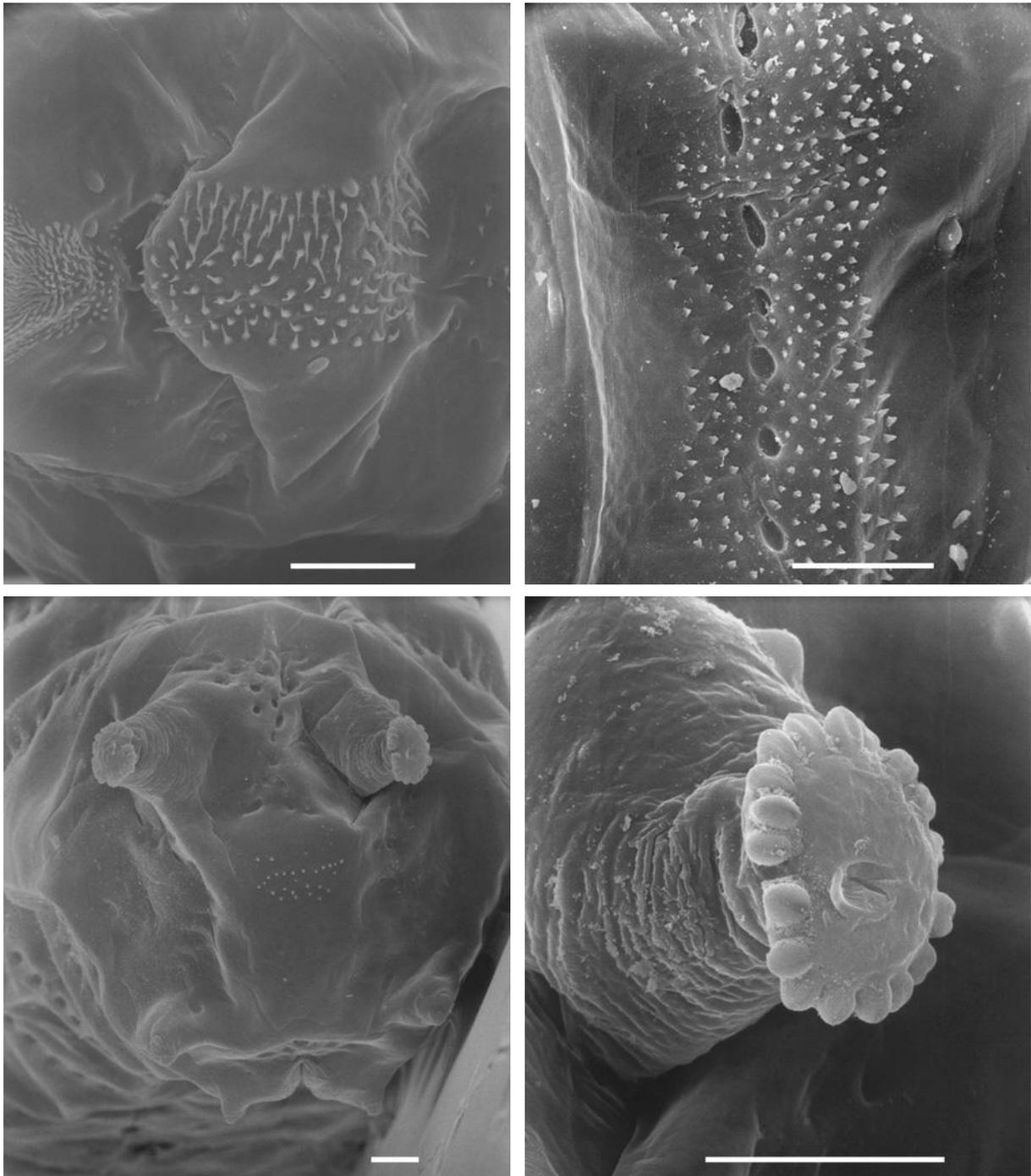


Abb. 282-285: *Aulagromyza hendeliana*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 282: ventrales Haarpolster auf den ersten zwei Segmenten; 283: Lokomotionsgürtel; 284: Hinterteil; 285: Hinterstigma mit zentraler Stigmennarbe. Maßstriche = 50 μ m.

Die Blattminierer an Caprifoliaceae, Dipsacaceae und Salicaceae haben einen Dorsalflügel, der kaum gebogen und mehr als doppelt so lang ist wie der Ventralflügel. An der Basis ist er viel breiter als an der Spitze. Mittel- und Basalstück sind in der Regel miteinander verwachsen.

Diese Merkmale treffen auch auf Salicaceen-Minierer zu, von denen die Cephalopharyngealskelette von *Aulagromyza populicola* (Walker, 1853) und eine unbestimmte an *Salix* miniierende Art (beide aus der Sammlung Zoerner) untersucht wurden.

***Aulagromyza hendeliana* (Hering, 1926) (Abb. 280-281, 282-285)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Lonicera xylosteum*, leg. Dem. (0306982), D, NRW, Bi., ex *Lonicera periclymenum*, leg. Dem. (2905972).

Beschreibung: L: - 2,5 mm; B: 0,7 mm; LPh: 0,35 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,07 mm. Das **Kopfsegment** ist insgesamt klein und bildet die Spitze eines verlängerten, sich apikal graduell verjüngenden ersten Thorakalsegments. Die Stirn weist eine deutliche Stirnfalte auf, Stirnbehaarung fehlt. Die auch lichtmikroskopisch sichtbare Mittelfurche der **Gesichtsmaske** endet schon vor den I1-Gruben. Die Mittelfurche verbreitert sich unterhalb von I2, aber der Unterrand der Gesichtsmaske ist dennoch gerade. **Sinnesorgane** der Gesichtsmaske: I1 liegen auffällig weit auseinander, etwa so weit wie die Dorsalpapillen. I2 befinden sich in der Mitte zwischen Dorsal- und Terminalkomplex auf zwei nicht sehr stark ausgeprägten Wülsten. Die Oberfläche der Dorsalorgane ist mit fünf Poren überzogen. Die Elemente des Terminalkomplexes sind nicht durch eine Furche von der Umgebung abgesetzt. Die Sinnesorgane sind stark reduziert, es sind nur noch kleine gleichförmige Gruben zu erkennen. Beide Marginalen Sinnesorgane sind deutlicher entwickelt, auch die Wölbung, auf der sich M1 oft befindet, ist vorhanden. Die Oberen Lateralorgane befinden sich auf nur schwach ausgeprägten Wölbungen. Über den mittleren Lateralorganen befindet sich wie bei *heringi* eine weitere, etwas stärkere Wölbung. Die stark alternierenden, dünnen **Mundhaken** sind von einheitlicher Größe. Die Mandibeln liegen sehr dicht nebeneinander. Die Mundlappen stehen beide sowohl mit dem Unterrand der Gesichtsmaske als auch mit dem Seitenrand des Mundes in Verbindung. Der linke Mundlappen ist geteilt, ein mittlerer Ausläufer ragt zwischen den zwei oberen Mundhaken der beiden Mandibeln nach innen. Der rechte Mundlappen ist ungeteilt. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist ventral zugespitzt; das Abduktorapodem der linken Mandibel ist nur schwach ausgeprägt. Das Mittelstück ist fast zylindrisch und schwach gebogen. Der Dorsalflügel des mit dem Mittelstück verwachsen Basalteils ist, abgesehen von der hakenförmigen Biegung am Ende, gerade. Auf den vorderen zwei Dritteln ist er breiter als das Mittelstück und wird dann allmählich schmaler. Der untere Teil des Dorsalflügels liegt dicht unter dem oberen. Der schwach pigmentierte Ventralflügel ist etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und weist ein offenes Fenster auf.

Das erste Segment besitzt unmittelbar im Anschluß an die Kopfregion dorsal und ventral zahlreiche feine Haare. Vor allem auf der Ventralseite befindet sich ein dichtes, auch bei schwacher Vergrößerung auffälliges Haarpolster. Auf den Segmenten befinden sich eine Reihen Campaniformer Sensillen. Die **Vorderstigmen** haben kurze, dicht aneinanderliegende Stiele. **Lokomotionsgürtel:** Die kleinen, gleichmäßig zugespitzten Dentikel unterscheiden sich in ihrer Größe und ihrem Abstand zueinander nur geringfügig. Sie bilden teilweise Gesamtreihen und teilweise die üblichen Diagonalreihen. Kleine, ovale Muskelansatzstellen liegen etwa in der Mitte des Lokomotionsgürtels. **Hinterstigmen:** Die 15-19 Knospen liegen am Rand eines breiten, nur innen kurz unterbrochenen Kreises. In der Mitte befindet sich eine freie Fläche ohne weitere Öffnungen mit der auffälligen Häutungsnarbe nahe dem inneren Rand. Der schräg

nach oben gerichtete Stiel ist wuchtig, aber apikal schmaler als die Spirakularplatte. An den Stigmenträgern liegen Spirakularorgane an der Außenseite nahe der Basis. **Letztes Segment:** Im unteren Drittel des Segments nahe der Analwölbung sind die Subspirakularprozesse deutlich entwickelt. Sie weisen einige Rillen auf, lassen aber keine deutlichen Sinnesorgane erkennen. In der Mitte zwischen Hinterstigmen und Subspirakularorganen befinden sich ein paar Dentikel. Die Analwölbung ist glatt und unbehaart. Analorgane sind etwa in der Mitte deutlich präsent, aber ohne Gruben oder Spuren von Sinnesorganen.

Bionomie: Blattminierer an *Lonicera* und *Symphoricarpos* (Caprifoliaceae).

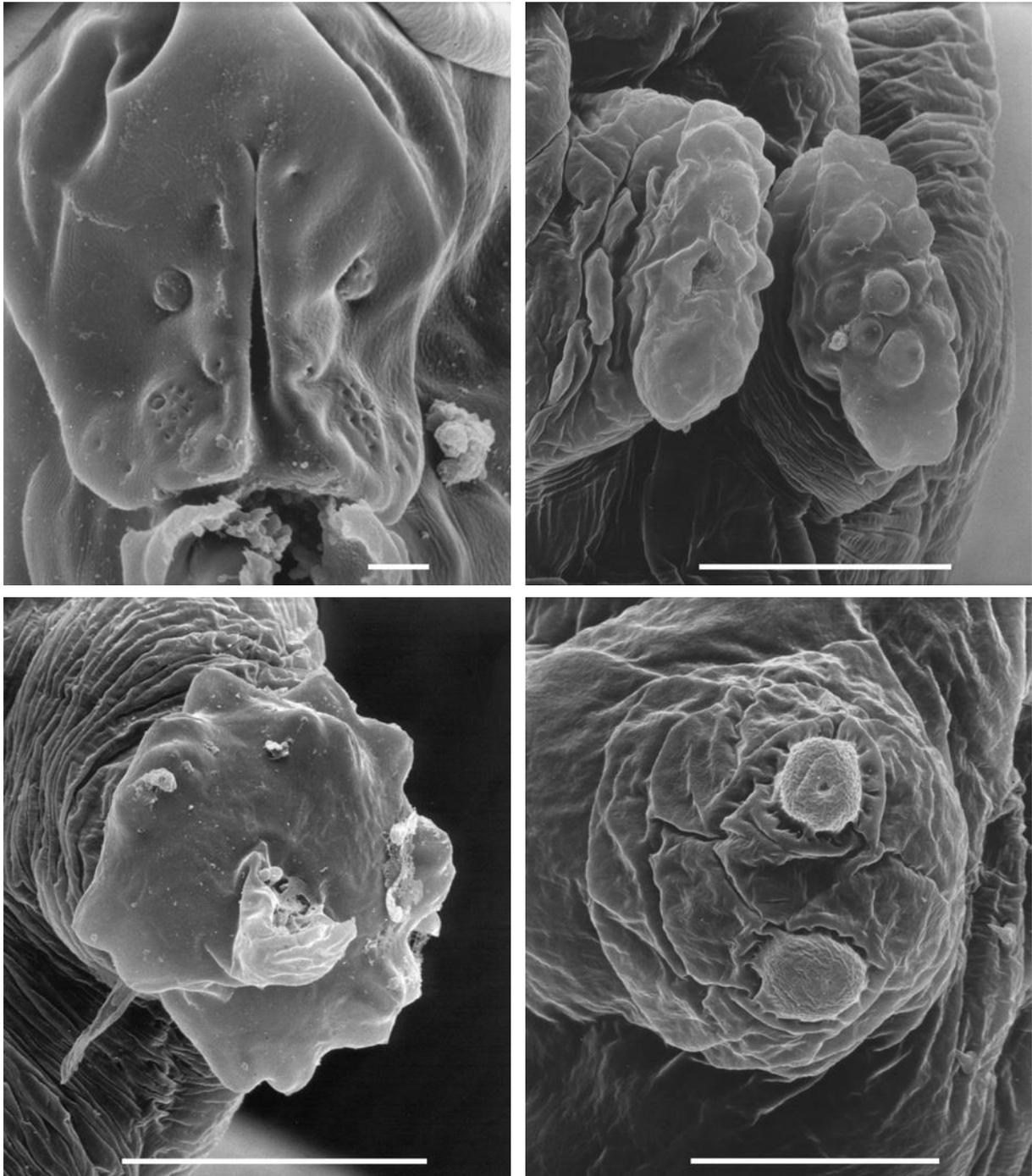


Abb. 286-289: *Aulagromyza cornigera*, drittes Larvalstadium: 286: Gesichtsmaske; 287: Vorderstigmen; 288: Hinterstigma; 289: Subspirakularprozeß mit zwei Campaniformen Sensillen. Maßstriche: 286 = 5 µm; 287-289 = 50 µm.

***Aulagromyza cornigera* Griffiths, 1973 (Abb. 276, 286-289)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Lonicera periclymenum*, leg. Dem. (0305991).

Beschreibung: L: - 3,0 mm; B: - 0,9 mm; LPh: 0,35 - 0,37 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,07 mm. Diese Art hat die gleiche Wirtspflanzen wie *hendeliana* und wird als mit dieser eng verwandt betrachtet. Eine Unterscheidungsmöglichkeit der Larven ist schon seit längerem bekannt: *Aul. cornigera* weist eine häutige Spitze im Zentrum der Hinterstigmen auf (Abb. 288), die *Aul. hendeliana* fehlt (Abb. 285; s.auch Marquardt 1983).

Die **Gesichtsmaske** unterscheidet sich von jener der vorangegangenen Art insofern, als der Terminalkomplex weniger reduziert ist. T1 ist als großes Papillensinnesorgan erkennbar, während andere Elemente als Gruben bzw. Campaniforme Sensillen ausgebildet sind. Die terminalen Knospen der **Hinterstigmen** sind nicht wie bei *Aul. hendeliana* in einem regelmäßigen Kreis, sondern quirlig in mehreren Reihen angeordnet (Abb. 288). Die Knospen sind ebenfalls weniger deutlich voneinander abgesetzt. Die häutige Spitze befindet sich unmittelbar neben der Häutungsnarbe.

LI-Stadium einer an *Lonicera* minierenden *Aulagromyza*-Art (Abb. 290-292, 301)

Material: D, NRW, Bi., ex *Lonicera periclymenum*, leg. Dem. (0305991).

Da die beiden Arten *cornigera* und *hendeliana* fast überall nebeneinander vorkommen und die ersten Larvenstadien sich nicht unterscheiden lassen, kann die folgende Beschreibung nicht einer der Arten eindeutig zugeordnet werden. Vermutlich läßt sie sich jedoch auf beide Arten anwenden, da sich, wie schon erwähnt, auch die späteren Stadien kaum unterscheiden.

Beschreibung: Die längliche **Gesichtsmaske** (Abb. 290) hat keine Mittelfurche, der Unterrand umfaßt die oberen Mundhaken der Mandibeln. Klar von der Gesichtsmaske abgesetzte Mundlappen fehlen. Die Sinnesorgane der Gesichtsmaske sind vollständig vorhanden, es sind aber nicht sämtliche Elemente des Terminalkomplexes an dem vorliegenden REM-Präparat zu erkennen, T1,3-5 sind von normaler, der allgemeinen Beschreibung entsprechender Form. Vom Unterrand des Terminalkomplexes verläuft je eine kurze Furche schräg nach unten. I2 haben eine schlitzförmige, längliche Gestalt. Die oberen Mundhaken der **Mandibeln** bilden innen eine enge, nach allen Seiten geschlossene Röhre, ob sie zusammengewachsen sind oder nur eng nebeneinander liegen, ist unbekannt. Der obere Mundhaken der rechten Mandibel ragt weiter nach vorne und bildet die Spitze. Die zweiten Mundhaken beider Mandibeln befinden sich etwa auf gleicher Höhe und lassen eine breite Öffnung zwischen sich frei. Die linke Mandibel verfügt noch über einen dritten Mundhaken dicht unter dem zweiten und von ähnlicher Größe. Das Labium ist groß und ragt im Zwischenraum der Mandibeln bis fast zum Unterrand der oberen Mundhaken. Die kleinen Hinterstigmen liegen dicht nebeneinander am letzten Segment und haben jeweils eine Öffnung. Kurz über der Analöffnung sind auch im ersten Larvenstadium schon Subspirakularprozesse vorhanden. Analprozesse fehlen. Der Mandibularkomplex ist dorsal am breitesten. Die hinteren Teile des **Cephalopharyngealskeletts** sind lang und dünn; das Mittelstück ist im hinteren Drittel unterhalb der Spitze der Dorsalflügelbrücke deutlich nach unten gebogen, während der Ventralflügel etwas nach oben gebogen ist. Der etwa doppelt so lange Dorsalflügel ist an der Basis so dünn wie das Mittelstück und ist nach hinten stark verbreitert.

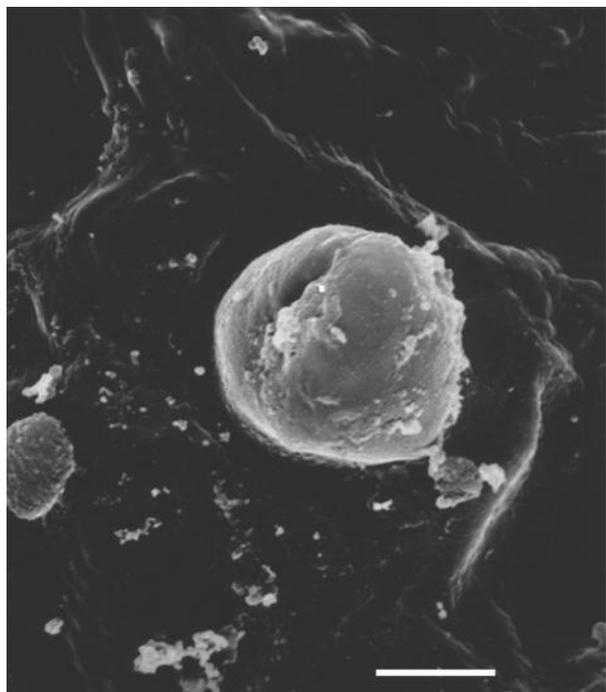


Abb. 290-292: *Aulagromyza* spec. an *Lonicera*, erstes Larvalstadium. Von oben: 290: Gesichtsmaske; 291: Subspirakularprozesse und Analwölbung; 292: Hinterstigma. Maßstriche: 290, 292 = 5 μm ; 291 = 50 μm .

***Aulagromyza heringi* (Hendel, 1920) (Abb. 275, 293-294, 302)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Fraxinus excelsior*, leg. Dem. (2010971).

Beschreibung: L: - 2,2 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,28 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,06 mm. Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** endet noch vor einer geraden und langen Stirnfalte und verbreitert sich dorsal zu einer breiten Mulde. Die Stirn selbst ist glatt und eher kurz. Die Kopf- randfalte ist dorsal reduziert. Die außen abgerundeten Gesichtshälften stehen am Innenrand etwas ab. Neben dem Gesicht liegen drei Wölbungen, auf den zwei oberen befinden sich die obo-

ren Lateralorgane. Die Sinnesorgane der Gesichtsmaske sind eher nach vorne gerichtet, der Kopfbereich ist nicht stark zugespitzt. Der Terminalkomplex ist von einem unvollständigen cuticulären Kreis vor allem nach außen hin umschlossen. Alle elf Elemente sind gut zu identifizieren. Der Größenunterschied von T2 zu den übrigen Sensillen ist gering. T5,6 sowie T9 sind als Campaniforme Sensillen entwickelt. Innere Sinnesgruben: I1 liegen in tiefen Gruben knapp über den Dorsalorganen. Von diesen Gruben verläuft eine Vertiefung zur Mittelfurche. M1,2 sind gut entwickelt, die Grube von M2 ist breiter und tiefer als die von M1, deren Wölbung ist dagegen reduziert. Beide Mundlappen sind deutlich zweigeteilt. Bei beiden ist zu erkennen, daß sie unter dem Gesichtsrand entspringen. Ein Teil des Mundlappens ist teilweise mit dem Mundrand verwachsen, der andere Abschnitt ragt nach innen und überdeckt den oberen Mundhaken der jeweiligen Mandibel. Beim linken, etwas größeren Mundlappen ragt der innere Teil bis in die Mitte der Mundöffnung, während der innere Ausläufer des rechten Mundlappens die rechte Mandibel nur knapp überdeckt. Die oberen Mundhaken beider **Mandibeln** sind einander genähert. Die Labialorgane bestehen aus zwei Sinnesgruben. **Cephalopharyngealskelett:** Mandibeln auffallend halbkreisförmig mit schwach alternierenden, gleich gestalteten Mundhaken und reduzierter hinterer Kante der linken Mandibel. Das Mittelstück und das erste Drittel des mit diesem verwachsenen Basalteils bilden eine fast gerade Linie. Der Dorsalflügel ist bis dahin von etwa konstanter Breite; dahinter wird er graduell dünner und endet zugespitzt. Der untere Teil des Dorsalflügels ist auch bei dieser Art sehr lang, mehr als halb so lang wie der obere Teil. Der schwach pigmentierte Ventralflügel ist etwas mehr als halb so lang wie der Dorsalflügel; ein Fenster ist dennoch klar zu erkennen.

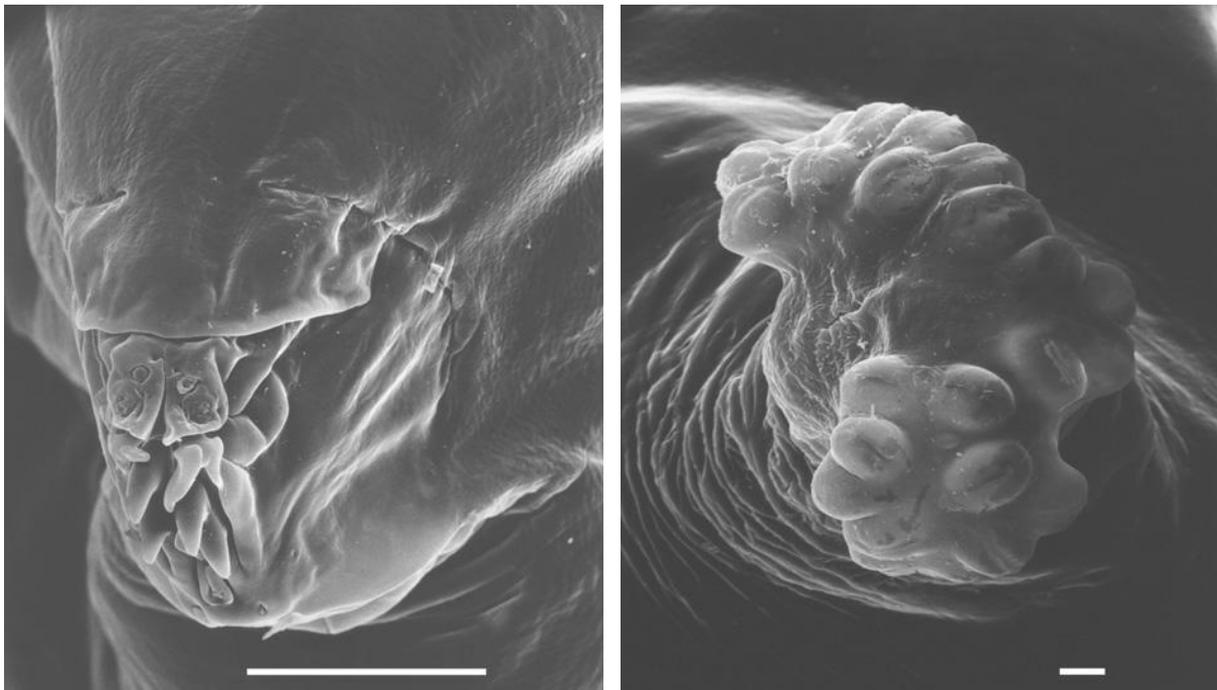


Abb. 293- 294: *Aulagromyza heringi*, drittes Larvalstadium. Von links: 293: Kopfsegment; 294: Hinterstigma. Maßstriche: 293 = 50 µm; 294 = 5 µm.

Die unmittelbar nebeneinander befindlichen **Vorderstigmen** besitzen sehr lange Stiele, an denen sich auch seitlich die Häutungsnarben befinden. Die Knospen sind in zwei unregelmäßigen Reihen angeordnet. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus kleinen in nur wenigen Reihen angeordneten Dentikeln. **Hinterstigmen** sind nach hinten gerichtet, relativ niedrig ansitzend, die ca. 20 Knospen befinden sich auf je einer länglichen unregelmäßigen Fläche, auf denen sie

mindestens zweireihig angeordnet sind. Die Häutungsnarben sind an den Innenseiten gut erkennbar. Die Analwölbung ist sehr schmal und schwach gewölbt, ohne Analorgane. Das letzte Segment ist glatt.

L1 (Abb. 302): Die eng zusammen liegenden oberen zwei Mundhaken beider Mandibeln sind lang und deutlich nach unten gebogen, darunter ist in der Zeichnung das Mandibularorgan erkennbar. Untere Mundhaken sind nicht vorhanden. Am Oberrand des Mandibularkomplexes befindet sich eine deutliche Verdickung. Das Mittelstück ist etwas nach unten, der Ventralflügel etwas nach oben gebogen. Die Dorsalflügelbrücke endet in der vorderen Hälfte des Mittelstücks. Der Ventralflügel hat ein kleines Fenster, direkt an der Basis. Der nur wenig längere Dorsalflügel ist stark gebogen.

Bionomie: Minierer an Eschenblättern (*Fraxinus*), die vermutlich nur eine Generation im Herbst (bis November) bilden. In Bielefeld waren die Minen in den Untersuchungsjahren 1997 und 1999 sehr zahlreich.

Aulagromyza ?orphana (Hendel, 1920) (Abb. 277, 295-298,)

Material: L1/L3 D, NRW, Bi., ex *Galium aparine*, leg. Dem. (1706982). Eine Auszucht von Imagines gelang nicht, die Artbestimmung erfolgte nach Hering 1957b.

Beschreibung: L: - 4,8 mm; B: 0,6 mm; LPh: mm; LM: mm; HM: mm. Es handelt sich um eine lange und dünne Larve, wie es für Stengel- und Stengelrandminierer typisch ist. Wenn die erwachsene Larve die Mine verlassen hat und sich einen Verpuppungsplatz sucht, dann verändert sie jedoch ihre Gestalt und ist danach - wie auch das folgende Puparium - kurz und dick.

Gesichtsmaske: Das Gesicht ist breit und kurz; es existiert eine kurze, unregelmäßige, nicht pigmentierte Mittelfurche, die sich schon unterhalb der Dorsalorgane verzweigt. Seitlich, etwas über den oberen hoch gelegenen II-Gruben, verläuft eine schwache Querfalte. I2 liegen auf nach vorne gerichteten inneren Protuberanzen am Rand der Mittelfurche auf gleicher Höhe wie der Terminalkomplex. Das Element T1 des Terminalorgans ist überdurchschnittlich groß. Die übrigen neun sichtbaren Sinnesorgane liegen insgesamt auf einer nur geringfügig größeren Fläche. T2, wie T1 papillenförmig, hat weniger als ein Viertel der Größe von T1. Bei den übrigen Elementen handelt es sich um Gruben und Campaniforme Sensillen, die nur schwer zu identifizieren sind. Die oberen Lateralorgane liegen auf je einer deutlichen Verdickung. Die Mundhaken der **Mandibeln** sind breit und lang. Der obere Mundhaken der rechten, größeren Mandibel liegt genau unter der Mitte der Gesichtsmaske. Die Mundhaken sind dick, die oberen liegen dichter nebeneinander als die unteren. Unter dem zweiten Mundhaken der rechten Mandibel befinden sich drei rundliche, gleichmäßig untereinander liegende Verdickungen (Abb. 195). Sie sind auch lichtmikroskopisch nachweisbar (Abb. 277). Auch beide **Mundlappen** sind auffallend dick. Nur der linke ist ventral schwach geteilt. Der rechte ist einfach und etwas kleiner. Das erste Segment ist, von lateral betrachtet, stark konisch. **Cephalopharyngealskelett:** Das vordere Labialsclerit ragt in den Zwischenraum des Mandibularkomplexes hinein. Das Mittelstück ist nur teilweise dorsal mit dem Basalteil verwachsen. Die Dorsalflügelbrücke ist dünn und lang, deutlich den Dorsalrand des Mittelstücks überragend. Der Ventralflügel des Basalteils besitzt ein schwach ausgeprägtes Fenster und ist insgesamt nur wenig kürzer als der Dorsalflügel. Dieser hat einen gebogenen, gleichmäßig breiten oberen und einen fast genauso langen, nadelartigen unteren Teil.

Hinter dem Kopfsegment befinden sich mehrere Reihen feiner Dentikel. Vor den Vorderstigmaen liegen dorsal zwei Reihen Campaniformer Sensillen und dahinter auf dem zweiten Segment, eine weitere durchgehende Reihe. Die **Vorderstigmaen** haben insgesamt eine rosettenartige Form. Die Knospen sind unregelmäßig mehrreihig angeordnet. Die **Lokomotionsgür-**

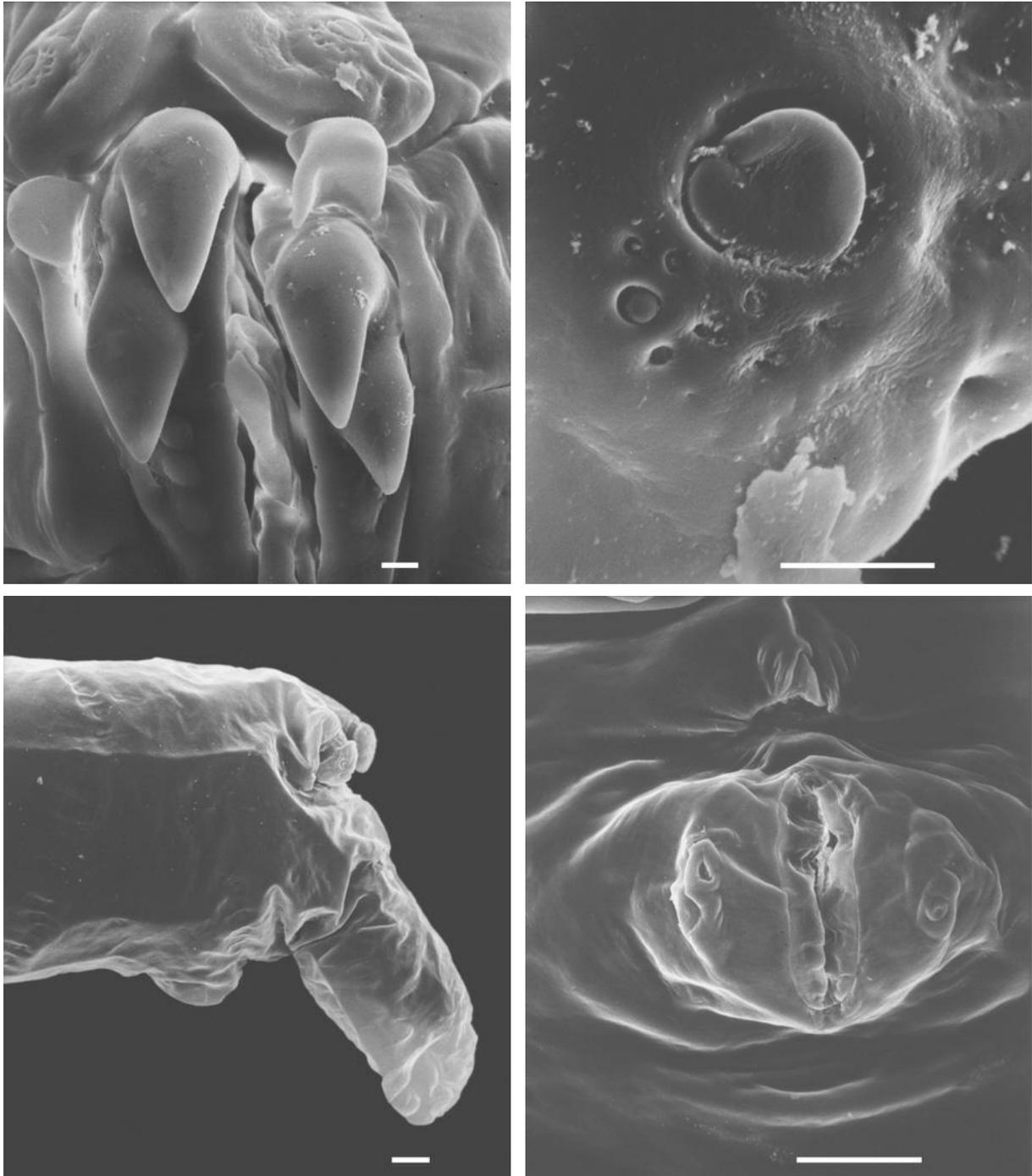


Abb. 295-298: *Aulagromyza ?orphana*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 295: Mandibeln; 296: Terminalkomplex; 297: Hinterteil mit Protuberanz; 298: Analwölbung. Maßstriche: 295, 296 = 5 μm ; 297, 298 = 50 μm .

tel bestehen aus sehr kleinen, unregelmäßigen Dentikeln von geringfügig unterschiedlicher Größe. Die Muskelansatzstellen sind klein und unauffällig. Die **Hinterstigmen** liegen am Dorsalrand des letzten Segmentes und sind nach hinten gerichtet. Die Knospen sind kreisförmig um die sehr auffällige Häutungsnahe gruppiert. Auf dem **letzten Segment** unter den Hinterstigmen befindet sich eine auffällige sackartige Protuberanz, die im Schlüssel von Hering (1957b) als Bestimmungsmerkmal verwendet wird. (Nach Spencer 1976 wurden Imagines dieser Art jedoch nicht gezogen, die Kenntnis des Zusammenhangs zwischen Imago und Larve beruht demzufolge nur auf Evidenzen aufgrund von Adultfängen in der Umgebung der Wirts-

pflanzen). Beim Rückwärtskriechen in der Mine schiebt sich diese Protuberanz nach oben und deckt damit die Stigmen ab. Obwohl noch gut erkennbar, ist die Protuberanz beim Puparium - aber auch schon bei der die Mine verlassenden Larve - deutlich kleiner als bei einer minierenden Larve im zweiten oder dritten Stadium. An der Grenze zum letzten Segment befindet sich kein Lokomotionsgürtel, auch der Bereich dahinter ist nahezu kahl; Subspirakularorgane fehlen. Auf der glatten Analwölbung befinden sich deutliche, aber flache Analorgane.

Bionomie: Lebt als Stengelrandminierer in *Galium aparine*. In Bielefeld war die Art 1998 und 1999 im Juni außerordentlich häufig, in jedem untersuchten Stengel befanden sich mehrere Larven. Junge Larven finden sich oft im Bereich eines Knotens. Die Minierbewegungen dieser und der folgenden Art sind eher langsam. Oft kann beobachtet werden, daß sie anscheinend mit ihren Mundhaken vorübergehend festhakt und die Minierbewegung unterbrechen muß.

Nach Hering (1957b) wird das Ei in einem Blatt abgelegt, das zunächst ausminiert wird, dann erfolgt die Einwanderung in den Stengel. Dies kann durch eigene Beobachtung nur für eine weitere unbestimmte *Aulagromyza*-Art an *Galium mollugo* bestätigt werden. Die Stengel dieser Pflanze sind wesentlich härter als jene von *Galium aparine*. Die weichen Stengel der vorliegenden Wirtspflanze dürften für die Eiablage ebenso gut geeignet sein wie die Blätter.

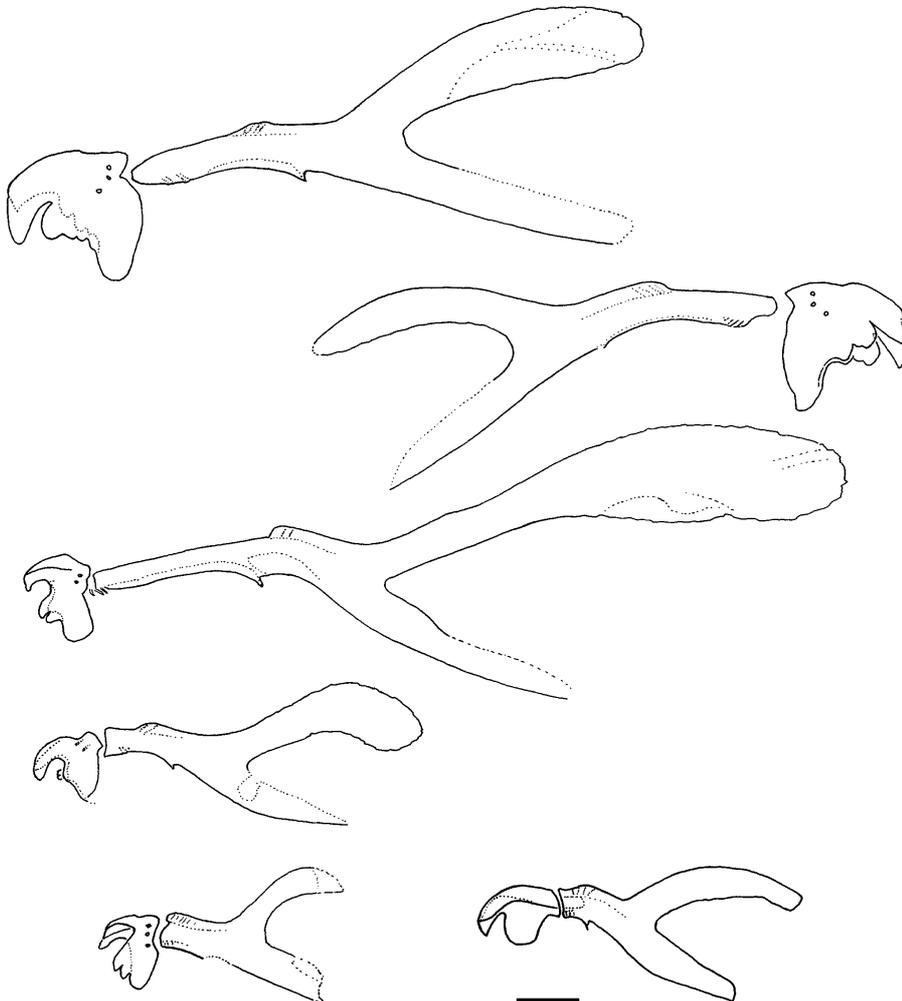


Abb. 299-304: Cephalopharyngealskelette erster Larvalstadien. 299: *Aulagromyza* spec. 1 an *Galium aparine*; 300: *A.* spec. 2 an *G. aparine*; 301: *A.* spec an *Lonicera*; 302: *A. heringi*; 303: *Gymnophytomyza heteroneura*; 304: *Ptochomyza asparagivora*. Maßstrich = 15 μ m.

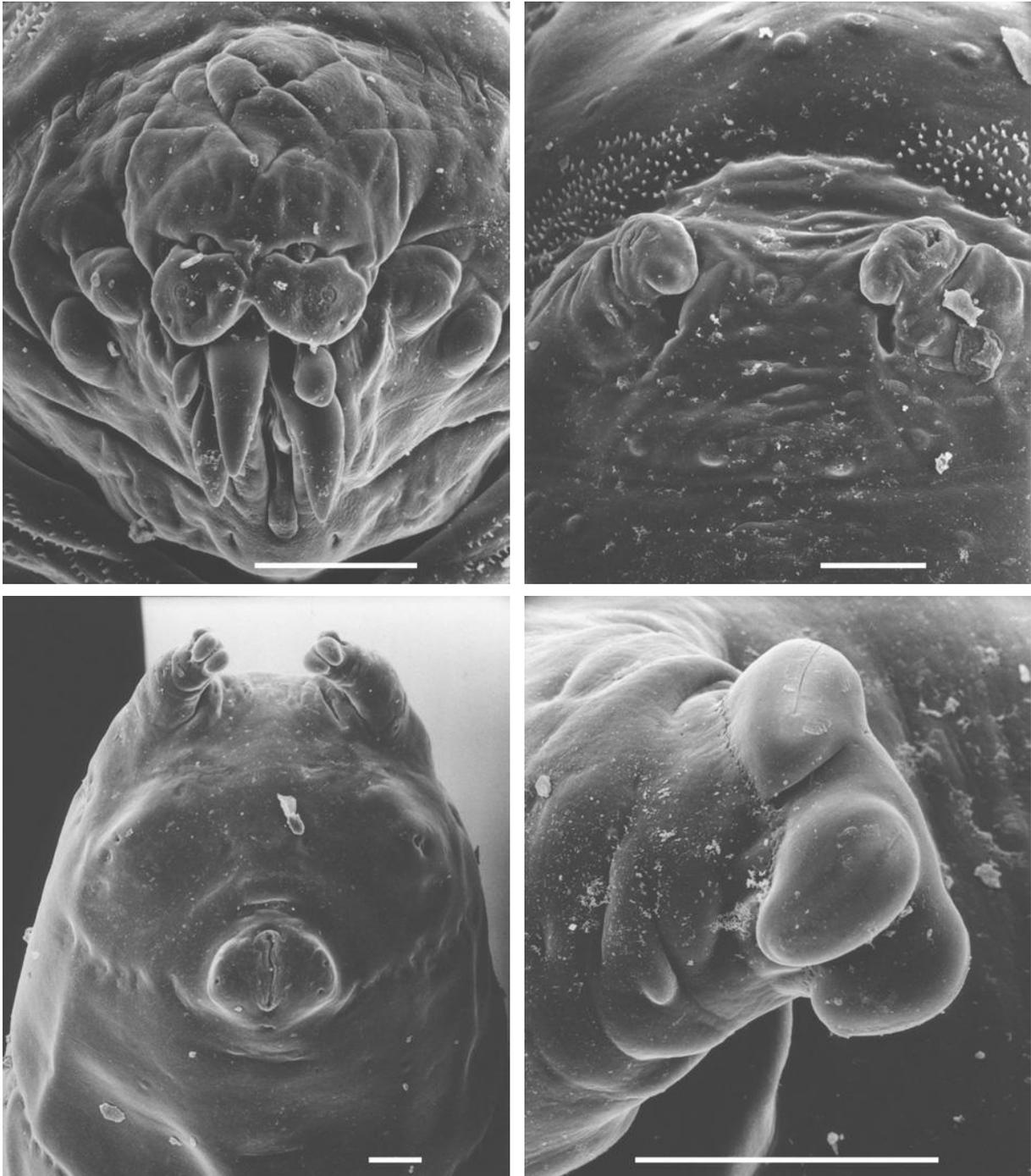


Abb. 305-308: *Aulagromyza discrepans*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 305: Gesichtsmaske; 306: Vorderstigma; 307: Hinterteil ventral; 308: Hinterstigma. Maßstriche = 50 μ m.

***Aulagromyza discrepans* (van der Wulp, 1871) (Abb. 14, 305-308)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Galium aparine*, leg. Dem. (3006982) Imago em. 29.04.1999; D, NRW, Bi., ex *Galium aparine*, leg. Dem. (1806981).

Beschreibung: L: - 4,2 mm; B: - 0,7 mm. Eine Art, die regelmäßig zusammen mit *orphana* in den Stengeln von *Galium aparine* miniert und gut von dieser zu unterscheiden ist, da sie nur drei Hinterstigmaöffnungen hat und die für *Aul. orphana* charakteristische hintere Protube-

ranz fehlt. Abgesehen von den erwähnten Unterschieden ist diese Art ebenfalls zylindrisch, langgestreckt und hat auffallend lange und kräftige Mundhaken.

Die **Gesichtsmaske** ist sehr breit und insgesamt ähnlich wie *orphana*. Sie wirkt kurz, da die Dorsalorgane sehr tief liegen. Die Mittelfurche ist flach und sehr kurz. Dorsal geht die Gesichtsmaske nahtlos in den Kopfbereich über. Vom unteren Gesichtsrand verläuft eine Lateral-falte vor den Lateralskleriten nach oben. **Sinnesorgane:** Die Dorsalpapillen liegen in einer tiefen Querfalte, die über die ganze Breite des Gesichts verläuft. Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind zu erkennen. Die Größenunterschiede zwischen den Papillensinnesorganen T1,2 und dem Rest sind groß, aber etwas geringer als bei *A. orphana*. Am Rand der Hauptpapille von T1 befindet sich eine zusätzliche Papille. Die I1-Gruben liegen deutlich über den Dorsalorganen; I2 auf der Höhe des Terminalkomplexes. Die Grube des Marginalen Sinnesorgans M2 ist größer als jene von M1. Auf den zwei Lateralplatten sind auch noch kleine Gruben ausgebildet. Die **Mandibeln** sind lang und kräftig. Der obere Mundhaken der rechten Mandibel ist etwas nach links gebogen, so daß der oberste Mundhaken eine zentrale Position erhält. Unter dem zweiten Mundhaken der rechten Mandibel sind zwei längliche, diagonal angeordnete Verdickungen zu erkennen (Abb. 14). Der linke Mundlappen ist etwas größer als der rechte, beide sind dick und nicht geteilt. Auf der Oberfläche sind sie weder mit dem Gesichtsunterrand noch mit dem Seitenrand des Mundes verwachsen. Das **Cephalopharyngealskelett** entspricht weitgehend jenem von *orphana*. **Vordere Thoraxsegmente:** Hinter dem Kopfrand folgt ein eher breiter Gürtel mit kurzen diagonalen Dentikelreihen, der nur dorsal kurz unterbrochen ist. Die **Vorderstigmen** liegen auf kurzen Trägern und haben zahlreiche nicht in Reihen angeordnete Knospen. **Lokomotionsgürtel:** breit aber aus kleinen Dentikeln bestehend. In der Mitte auf den Segmenten sind Reihen von Campaniformen Sensillen präsent. Die **Hinterstigmen** haben drei deutlich getrennte kugelige Knospen mit langen Öffnungsschlitz und einer auffälligen, auf den Innenseiten gelegenen Häutungsnarbe. In den engen Zwischenräumen der terminalen Knospen befinden sich auch Drüsenöffnungen. Die Stigmen liegen auf dicken nach hinten gerichteten Trägern. Das **letzte Segment** ist kahl, auch Campaniforme Sensillen fehlen. Subspirakularprozesse liegen knapp unter der Mitte des letzten Segments und tragen zwei Sinnesorgane, eine Grube und eine Campaniforme Sensille. Die Analwölbung ist fast kreisrund und unbehaart.

Bionomie: Stengelminierer an *Galium aparine*. Die Identität der Art konnte durch Zucht ermittelt werden. Diese Art wurde fast stets zusammen mit *orphana* (s. S. 171) an den gleichen Pflanzen gefunden, das beobachtete Verhalten entspricht dem über diese Art geschriebenen.

Zwei erste Larvenstadien aus *Galium aparine*

Die vorliegenden zwei Arten wurden gemeinsam mit den dritten Stadien von *Aulagromyza discrepans* und *orphana* gesammelt. Mit Sicherheit handelt es sich um diese beiden Arten, doch aufgrund des starken Befalls jeder untersuchten Pflanze mit beiden Arten konnte eine eindeutige Zuordnung der ersten Stadien zu einer bestimmten Art nicht vorgenommen werden.

Species 1 (Abb. 299, 309-310): Die **Gesichtsmaske** ist breit und ohne Mittelfurche. Die Dorsal- und Terminalorgane sowie die Inneren Sinnesorgane sind voll ausgeprägt, die Marginalen Sinnesorgane fehlen. Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind zu identifizieren, sie ähneln denen des dritten Stadiums. Der Seitenrand des Mundes ist etwas vorgeschoben, Mundlappen fehlen. Die **Mandibeln** sind am Dorsalrand zusammengewachsen. Der Blick von oben legt nahe, daß beide Mandibeln nicht in der Mitte zusammengewachsen sind, sondern daß der oberste Mundhaken der rechten Mandibel nach links gerückt ist und mit der Dorsalseite des darunter befindlichen oberen Mundhakens der linken Mandibel verwachsen ist. Dieser obere

Mundhaken der linken Mandibel ist wesentlich größer als alle übrigen, außerdem besitzt die linke Mandibel noch drei weitere kleinere Mundhaken, die rechte weitere vier. Letztere treten in Lateralansicht stark hinter den Mundhaken der linken Mandibel zurück.

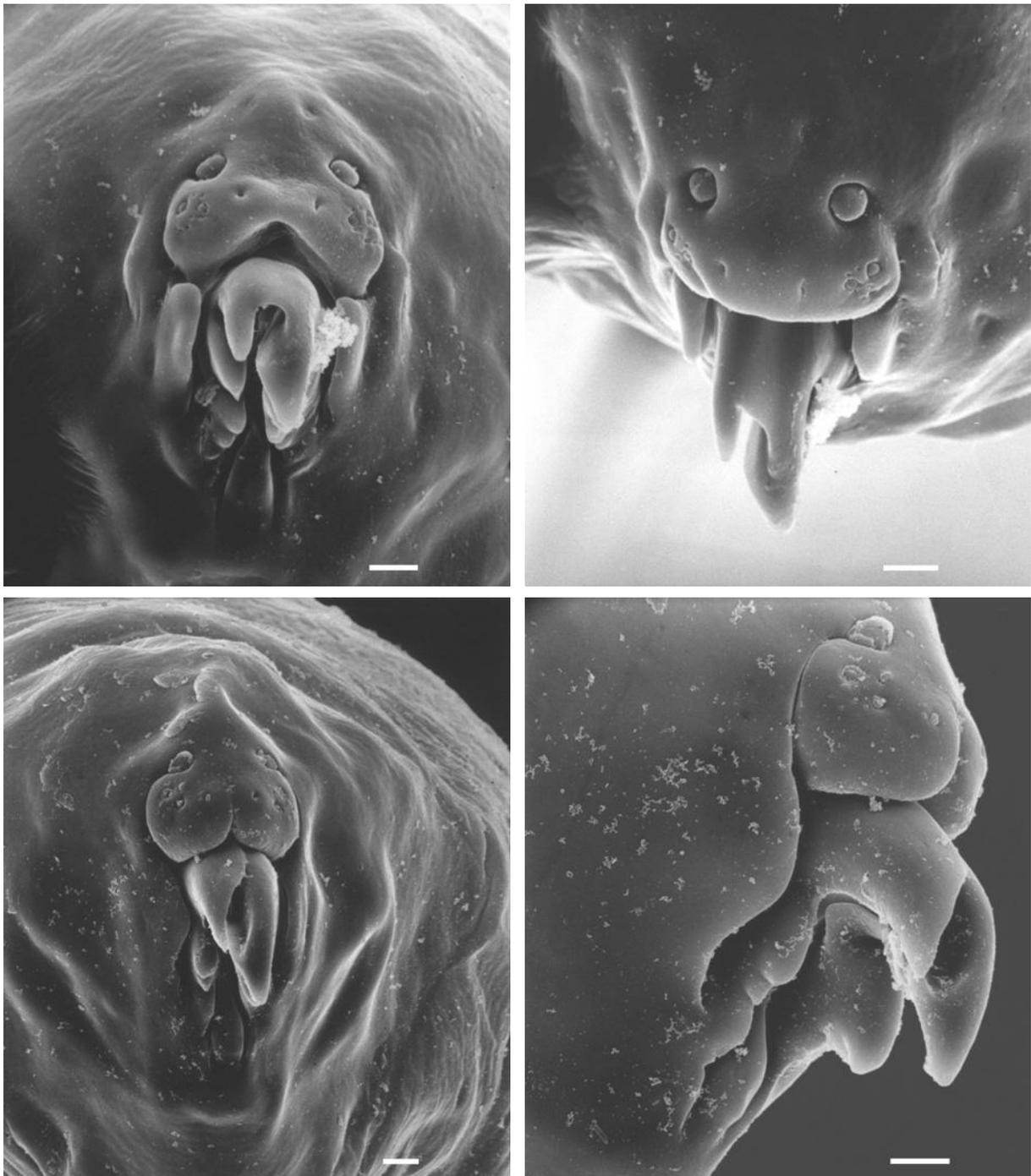


Abb. 309-312: Kopfsegmente erster Larvalstadien von *Aulagromyza*-Arten an *Galium aparine*. Von l. o. nach r. u.: 309, 310: *Aulagromyza* spec. 1; 311, 312: *A. spec.* 2. Maßstriche = 5 μ m.

Der Mandibularkomplex ist verglichen mit dem hinteren Abschnitt des **Cephalopharyngealskeletts** relativ groß und deutlich nach vorne gerichtet. Am Hinterrand befindet sich eine ausgeprägte dorsale Kante. Das Ende der Dorsalflügelbrücke endet etwa in der Mitte des schwach gebogenen Mittelstücks. Dorsal- und Ventralflügel sind etwa von gleicher Länge, ersterer ist jedoch etwa doppelt so dick wie letzterer, aber apikal kaum dicker als an der Basis.

Species 2 (Abb. 300, 311-312): Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** reicht bis zu deren Mittelpunkt. Den Seitenrand der Gesichtsmaske bildet eine Furche, die mit den Dorsalorganen zusammenläuft. Von den Elementen des Terminalkomplexes sind nur neun Elemente zu erkennen. T1,2 haben die übliche Position und Form. Die weiteren Elemente sind nicht gut identifizierbar. Die Marginalsinnesorgane fehlen, von den Inneren sind nur I2 vorhanden, und zwar etwas vor dem Ende der Mittelfurche. Die **Mandibeln** sind in dem von außen sichtbaren Bereich nicht miteinander verwachsen, die zwei oberen Mundhaken bilden aber dennoch eine Rinne, indem beide auf den Innenseiten ausgehöhlt sind und eng aneinanderliegen. Die Rinne ist somit auch nach unten geschlossen, was sie deutlich von Species 1 unterscheidet. Beide Mandibeln sind wie bei den älteren Larven asymmetrisch, der rechte obere Mundhaken liegt etwas oberhalb des linken, ist aber wesentlich kleiner. Beide Mundhaken haben vor dem Überlappungsbereich jeweils eine eigene apikale Spitze. Auf der rechten Mandibel befindet sich noch ein weiterer großer Mundhaken, während unter dem oberen Mundhaken der linken Mandibel zwei kleine und unauffällige Haken folgen.

Abgesehen von den Mundhaken ähnelt das **Cephalopharyngealskelett** stark jenem von Species 1. Es ist nur insgesamt etwas kleiner, besonders der Dorsalflügel ist dünner.

***Ptochomyza asparagivora* Spencer, 1964 (Abb. 279, 304, 313-316)**

Diese Gattung umfaßt gegenwärtig nur drei einander sehr ähnliche blattminierende Arten. Gemeinsame Merkmale der Adulten sind die geringe Größe, die starke Reduktion der Flügeladerung und der Borsten auf der Körperoberfläche sowie die helle Färbung.

Material: Gomera (Kanarische Inseln), Barranco de Santiago (ex *Asparagus* "Wilder Spargel"), leg. v. Tschirnhaus, 23. III. 1985 (A 686). Die Probe enthielt Minen mit Puparien, wenigen schlecht erhaltenen Larven im dritten Stadium und Cephalopharyngealskelette früherer Stadien. Die externe Beschreibung basiert auf schlecht erhaltenen vorderen Teil einer Larve, der aus einer alten Mine herauspräpariert werden konnte. Die Informationen über die Körpersegmente und Stigmen wurden von Puparien gewonnen.

Beschreibung: L(Puparium): - 1,7 mm; B: - 0,4 mm; LPh: 0,15 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,03 mm. Die breite **Gesichtsmaske** hat eine tiefe, pigmentierte Mittelfurche und einen ebenfalls pigmentierten, gut abgesetzten Unter- und Seitenrand, der sich als Lateralfurche nach hinten fortsetzt. Über der Gesichtsmaske liegen drei Reihen von breiten, nach vorne anliegenden Dentikeln. Die oberste Reihe reicht bis zu den Lateralfalten, während die unteren kürzer und auf den Bereich zwischen den Dorsalorganen beschränkt sind. Der Gesichtsbereich zwischen den Terminalorganen ist zwar vorgewölbt, aber nicht nach unten verlängert. Der ungesockelte Terminalkomplex umfaßt neun erkennbare Elemente, von denen nur die Papille T1 identifizierbar ist. Weitere Sinnesorgane konnten nicht erkannt werden. Es ist ausschließlich anhand der REM-Aufnahmen zu erkennen, daß die rechte **Mandibel** geringfügig größer ist als die linke. Die Mundlappen sind sehr unterschiedlich: Während der rechte klein und von einfacher Form ist, ist der linke tief zweigeteilt. Der größere Abschnitt liegt auf dem oberen Mundhaken, der kleinere Abschnitt am Mundrand. Beide Mundlappen entspringen einem relativ breiten Zwischenraum zwischen Mundrand und Gesichtsunterrand. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist etwa so lang wie breit, hinten auf Höhe des Mittelstücks verschmälert. Die oberen zwei Mundhaken ragen deutlich weiter vor als die eher nach unten gerichteten unteren. Die zwei hinteren Teile des Cephalopharyngealskeletts sind vollständig miteinander verschmolzen; Ventral- und Dorsalflügel sind etwa gleich lang. Der Dorsalflügel besteht nur aus einem Teil.

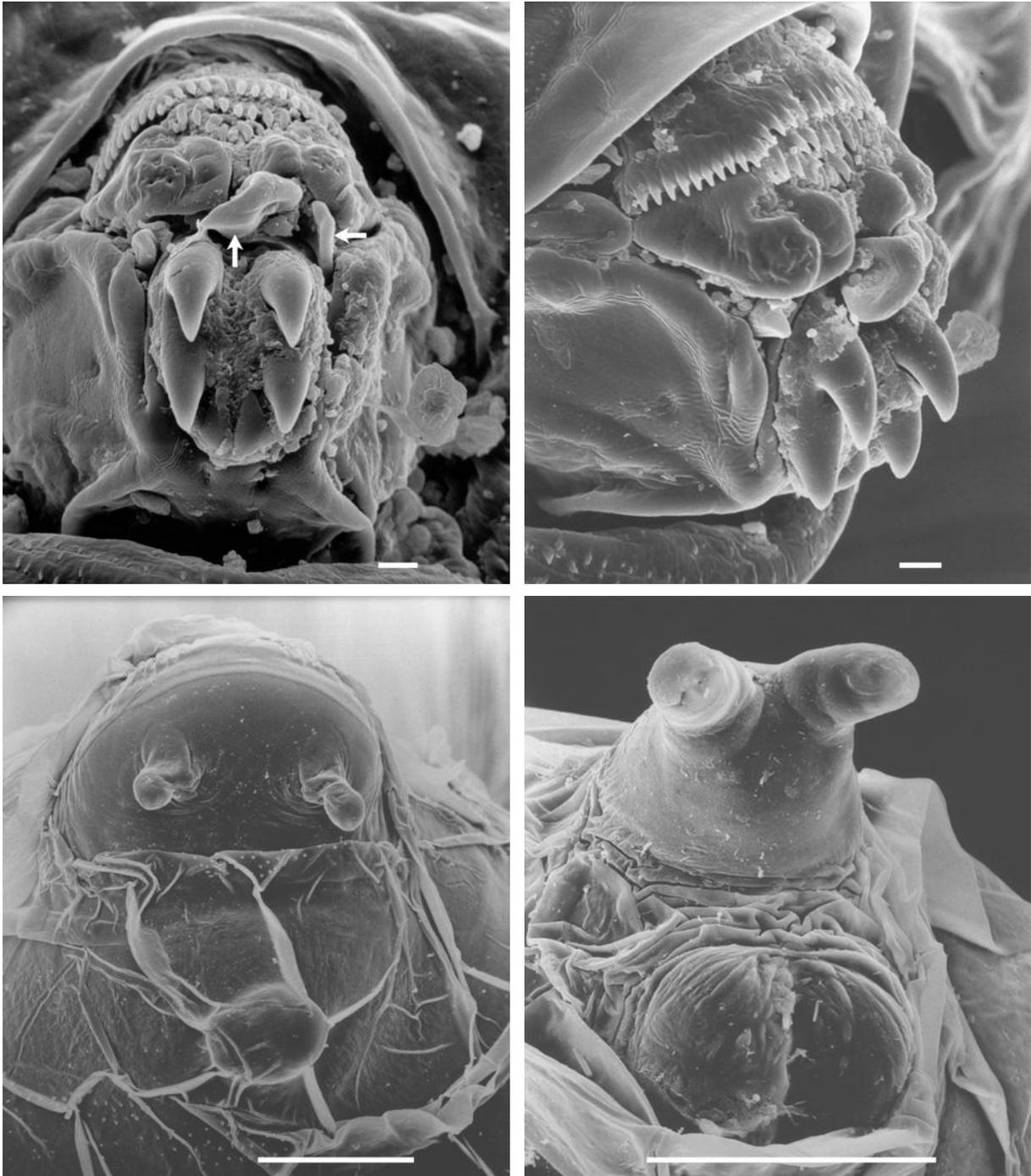


Abb. 313-316: *Ptochomyza asparagivora*. Von l. o. nach r. u.: 313-314: drittes Larvalstadium, Gesichtsmaske (Die Pfeile zeigen den geteilten linken Mundlappen); 315: Puparium, Vorderteil dorsal; 316: Hinterteil, mit Hinterstigmen und Analwölbung. Maßstriche: 313, 314 = 5 μm ; 315, 316 = 50 μm .

Die **Vorderstigmen** enthalten nur vier bis fünf Öffnungen und liegen in deutlichem Abstand voneinander auf der Dorsalseite. Auf dem zweiten Thorakalsegment befindet sich eine dorsale Protuberanz. Die schmalen Lokomotionsgürtel bestehen aus winzigen Dentikeln. Die **Hinterstigmen** liegen auf einem "Stigmensegment", das über die Analwölbung hinausragt. Die länglichen, leicht konischen Stigmenträger sind nach hinten gerichtet. Die zwei bis drei Öffnungen liegen nicht auf je einer terminalen Knospe, sondern bilden eine gleichmäßig halbkugelige Fläche. Die genaue Anzahl der Knospen ist nicht erkennbar, wahrscheinlich ist, daß es drei sind. Diese Eigenschaft ist auch von *Ptochomyza mayeri* (Spencer, 1966) bekannt (Spencer 1990).

L1 (Cephalopharyngealskelett): Die zwei langen und gebogenen Mundhaken alternieren schwach und bilden einen inneren Hohlraum. Der Mandibularkomplex ist lang und hat an der Grenze zum Mittelstück eine breite Verdickung. Die Dorsalflügelbrücke erreicht fast den Vorderrand des Mittelstücks, das schwach nach unten gebogen ist. Der schwach nach innen gebogene Ventralflügel ist wenig kürzer als der apikal nicht verdickte Dorsalflügel.

Bionomie: Die Larve miniert in jeweils einem nadelartigen Blatt von wildem Spargel und Zuchtspargel (Liliaceae). Die Verpuppung erfolgt in der Mine; im Verlauf eines Sommers werden vermutlich zahlreiche Generationen gebildet.

Napomyza

In diesem Taxon befindet sich eine Gruppe von sehr *Phytomyza*-ähnlichen Blattminierern, wie vermutlich *N. yasumatsui* Sasakawa, 1955 und *N. eximia* aus Afrika neben eine Gruppe von recht einheitlichen Nicht-Blattminierern, zu der *N. lateralis* gehört. Der typische, sehr kleine Distiphallus der Männchen kann als Apomorphie der Gattung interpretiert werden. Dieser kann sowohl zwei ursprüngliche terminale Tubuli aufweisen als auch nur einen. Der kleine Distiphallus steht in starkem Kontrast zu den langen, weit auseinanderliegenden Seitenteilen des Basiphallus.

Das neue, von Zlobin (1994) vorgestellte engere Konzept der Gattung trifft auf die eine hier beschriebene Art, *N. eximia*, nicht zu. Aufgrund einer klaren Alternative für die Einordnung von *eximia* wird hier deshalb die ältere Sichtweise von Spencer (1990) vorläufig beibehalten.

Napomyza ?eximia Spencer, 1964 (Abb. 317-318)

Material (L3-Larven und ein L1-Cephalopharyngealskelett): Tansania, Berg Kilimanjaro, Bismarckhütte ex *Ranunculus* spec. (die Pflanze wuchs im Wasser), leg. v. Tschirnhaus 3.III.1971 (A414a). Es wurden keine Imagines gezogen.

Beschreibung: L: 2,7 mm; B: 0,5 mm; LPh: 0,41 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,08 mm. Die Körperform der Larve ist stumpf, schon das erste Thorakalsegment ist nur wenig dünner als die folgenden Segmente. Auf den vorderen Segmenten befinden sich undeutliche Reihen von Campaniformen Sensillen. Das **Kopfsegment** ist ventral in das erste Segment zurückgezogen, so daß der ventrale Bereich der Mandibeln und die Mundöffnung nicht zu erkennen sind. Die **Gesichtsmaske** hat eine tiefe, gleichmäßige und pigmentierte Mittelfurche, die sich ventral kaum verbreitert und sich auf der Stirn in zwei bis zum Hinterrand des Kopfsegments reichende nicht pigmentierte obere Lateralfurchen verzweigt. Die Gesichtsmaske ist ventral und lateral durch Furchen vom übrigen Kopfsegment abgesetzt. Die weiteren **Sinnesorgane** der Gesichtsmaske entsprechen dem allgemeinen Muster. Die Oberen Lateralorgane befinden sich auf zwei schwachen Wölbungen. Der Terminalkomplex weist alle elf Elemente in typischer Form auf. Die kurzen und breiten Mundlappen bilden eine Verlängerung sowohl des Gesichtsunterrandes als auch des Mundrandes. Die deutlich alternierenden vier Mundhaken der **Mandibeln** sind stärker nach unten gerichtet als bei Blattminierern. Der rechte obere Mundhaken ist länger und breiter als der linke. **Cephalopharyngealskelett:** Von lateraler Perspektive alternieren die Mundhaken nur schwach. Der Mandibularkomplex ist rundlich geformt, Lateralsklerite fehlen bei dieser Art. Das Mittelstück ist kurz, weniger als halb so lang wie der Basalteil. Die Dorsalflügelbrücke ist lang und erhebt sich deutlich über das Mittelstück. Der Ventralflügel des Basalteils ist mehr als halb so lang wie der Dorsalflügel und weist ein geschlossenes Fenster auf. Der obere Teil des Dorsalflügels ist stark gebogen und dick, der dicht darunter befindliche untere Teil

dünn und kurz. In der Mitte des ersten Thorakalsegments liegen die **Vorderstigmen** dicht nebeneinander. Sie haben eine ähnliche Form wie *Aulagomyza heringi* und viele *Chromatomyia*-Arten. Die Stigmenträger sind lang, darauf befinden sich zwei Reihen rosettenförmig angeordneter terminaler Knospen. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus kleinen Dentikeln von einheitlicher Größe. Die größte Breite erreichen die Gürtel auf der Dorsalseite und sie werden zur Seite hin allmählich schmaler. Unmittelbar auf der Ventralseite sind keine Dentikel. Die **Hinterstigmen** befinden sich am Dorsalrand des **letzten Segments** und sind nach hinten gerichtet. Die ca. zehn Knospen sind unregelmäßig um die Häutungsnarbe gruppiert. Subspirakularorgane sind vorhanden, sie sind aber nicht aufgewölbt und bestehen nur aus je einem beulenartigen Sinnesorgan, das von zwei Rillen umgeben ist. Auf gleicher Höhe etwas seitlicher befindet sich eine einzelne Campaniforme Sensille, die auf dem letzten Segment zu erkennen ist. An den Rändern des äußeren, leicht verdickten Bereichs der Analwölbung liegen zwei Papillen.

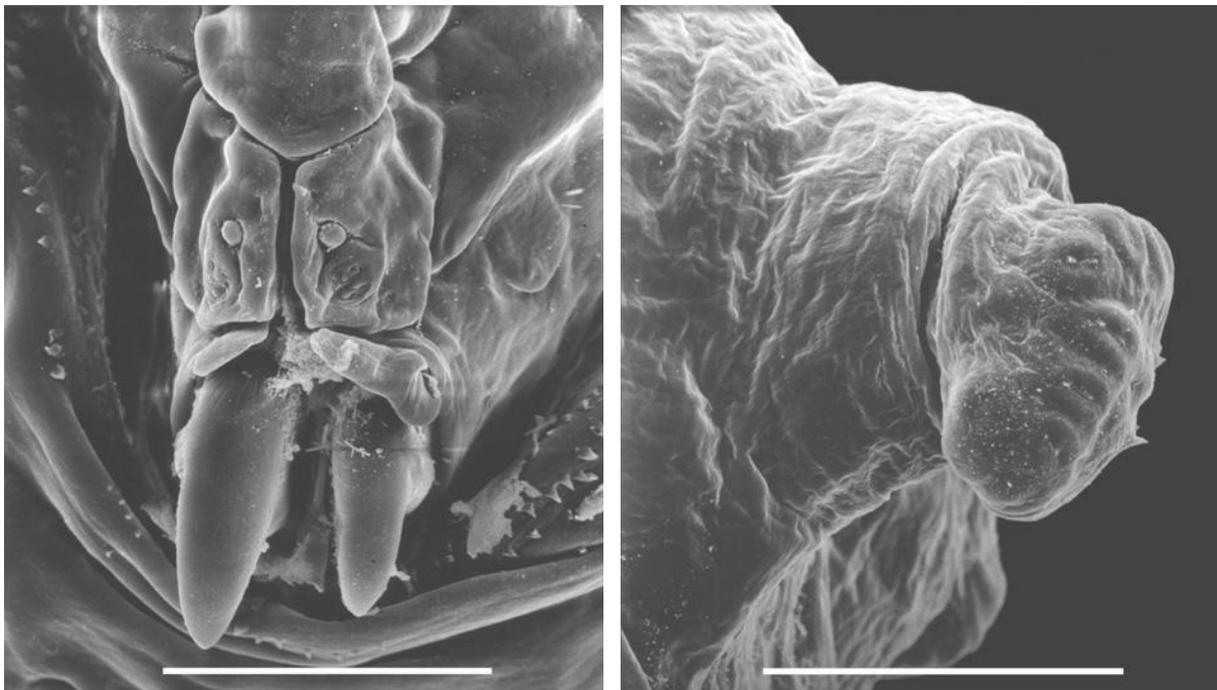


Abb. 317-318: *Napomyza ?eximia*, drittes Larvalstadium. Von links: 317: Kopfsegment; 318: Hinterstigma. Maßstriche = 50 μm .

L1: Der Gesamthabitus des Cephalopharyngealskeletts ähnelt dem von *Aulagomyza discrepans*. Der Mandibularkomplex ist im Vergleich zu den hinteren Teilen groß. Jede Mandibel hat zwei Mundhaken, die oberen zwei sind von ähnlicher Größe und bilden eine funktionelle Einheit, sind jedoch nicht miteinander verwachsen. Die zwei unteren, wesentlich kleineren Mundhaken alternieren stark. Die Lateralsklerite sind deutlich ausgeprägt und verdecken den vorderen Teil des Mittelstücks. Die Dorsalflügelbrücke reicht weit nach vorne bis kurz vor dem Vorderrand des Mittelstücks. Dieses ist etwas kürzer als der gleichmäßig gebogene Dorsalflügel des Basalteils. Der Ventralflügel ist nur wenig kürzer als der Dorsalflügel und wesentlich schwächer pigmentiert.

Bionomie: Die Larven minieren im Samen, Blütenboden und zumindest auch im oberen Bereich des Blütenstengels, sie sind in der Lage, die Samen zu wechseln. Die Verpuppung findet vermutlich in der Mine statt (v. Tschirnhaus unveröffentl.).

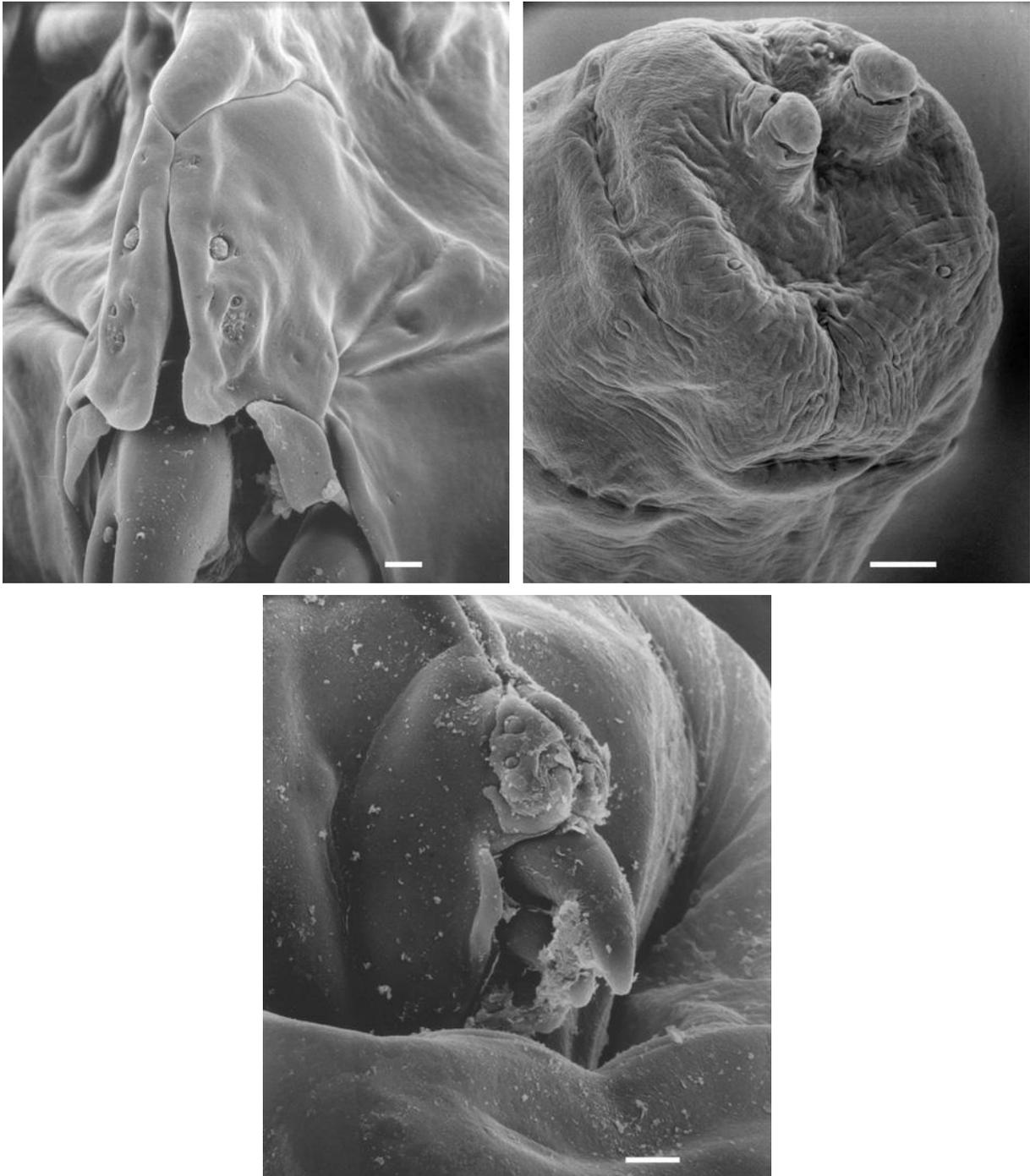


Abb. 319-321: *Napomyza lateralis*. Von o. l. 319: Gesichtsmaske des dritten Larvalstadiums; 320: Hinterteil; 321 (unten): Kopfsegment des ersten Larvalstadiums. Maßstriche: 319, 321 = 5 μm ; 320 = 50 μm .

***Napomyza lateralis* (Fallén, 1823) (Abb. 319-321, 322, 350)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Matricaria maritima*, leg. Dem. (1507971).

Beschreibung: L: - 3,4 mm; B: - 0,7; LPh: 0,4 mm; LM: 0,11 mm; HM: 0,11 mm. Das **Kopfsegment** ist in Ruhestellung sowohl beim lebenden als auch fixierten Tier in das erste Thorakalsegment zurückgezogen, so daß der untere Teil des Mandibularkomplexes nicht erkennbar ist. Die **Gesichtsmaske** weist eine lange und sehr tiefe sich unten verbreiternde Mittelfurche auf, die auch lichtmikroskopisch zu erkennen ist. Der Gesichtsunterrand ragt in der

Mitte an den Rändern der Mittelfurche am weitesten vor. Über den I1-Gruben verzweigt sich die Mittelfurche. Eine eher dünne Lateralfurche verläuft nicht bis zum Hinterrand des Kopfsegments und bildet keine einheitliche Linie mit dem Gesichtsunterrand. **Sinnesorgane:** Auf der Oberfläche des Dorsalorgans sind einige kleinere Gruben zu erkennen. Außerhalb, neben dem Rand, liegen zwei oberflächlich schlitzförmige Gruben. I1 liegen hoch über den Dorsalorganen, der Abstand ist doppelt so groß wie jener zwischen Dorsalorganen und Terminalkomplex. I2 sind deutlich schlitzförmig. Der Terminalkomplex befindet sich auf einer größeren schwachen Wölbung, seine elf gut sichtbaren Elemente liegen dicht zusammen in der Mitte und bilden eine ovale Fläche, an deren Oberrand T1 liegt. Der Größenunterschied zwischen T1 und den kleineren Elementen ist gering. Die Mundlappen liegen seitlich des oberen Zahnes der rechten Mandibel. Beide füllen den Zwischenraum zwischen dem Gesichtsunterrand und dem Seitenrand der Mundöffnung aus. Der linke Mundlappen, der über der kleineren linken Mandibel etwas mehr Platz hat, ist entsprechend etwas größer als der rechte. Der sehr dicke und lange obere Mundhaken der rechten **Mandibel** liegt ziemlich genau in der Mitte unter dem Gesicht, während die kleinere einzählige linke Mandibel zur Seite versetzt ist. Der untere Mundhaken der rechten Mandibel ist etwas nach außen versetzt und befindet sich etwa auf gleicher Höhe wie der einzige Mundhaken der linken Mandibel. **Cephalopharyngealskelett:** Die Mundhaken sind dick und stark verlängert, der Mandibularkomplex insgesamt ist länger als hoch. Hinter dem vorderen Haken sind lateral noch die zwei kleineren sichtbar. Die schmalen, aber langen und distinkten Lateralsklerite überragen den Dorsalrand des Mittelstücks deutlich. Am Vorderrand der Lateralsklerite befindet sich ein unpigmentierter Fleck. Das sehr kurze Mittelstück ist mit dem Basalstück verwachsen; die Seitenteile sind breit und bilden einen dorsal und ventral fast geschlossenen Kanal. Die auffällige und lange Dorsalflügelbrücke reicht bis kurz vor den Vorderrand des Mittelstücks. Die dorsalen und ventralen Arme des Basalabschnitts verzweigen sich relativ weit hinten. Der Dorsalflügel hat keine oberen und unteren Teile; der Ventralflügel kein Fenster.

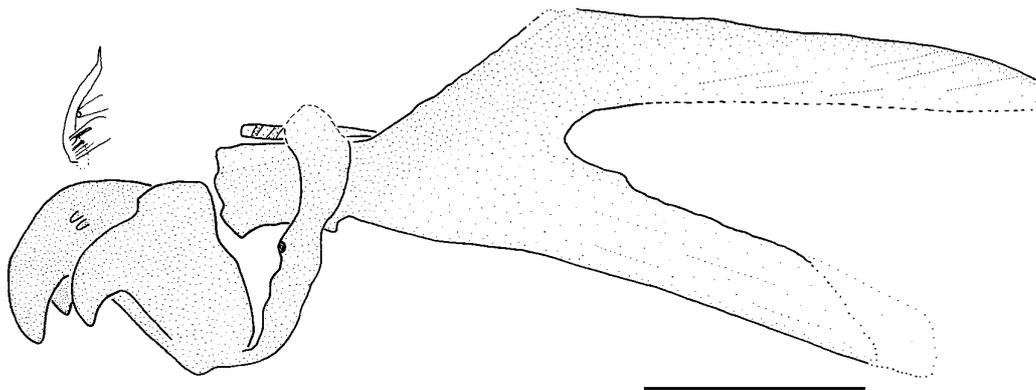


Abb. 322: *Napomyza lateralis*, Cephalopharyngealskelett des dritten Larvalstadiums. Maßstrich = 0,1 mm.

Über dem Kopf wird der Körper abrupt breiter. Die direkt hinter dem Kopfsegment befindlichen Dentikelreihen entsprechen großemäßig jenen der hinteren Lokomotionsgürtel. Die **Vorderstigmien** haben eine einfach kugelige Form mit kurzen, dicht aneinander stehenden Stielen. Die ca. sechs Knospen liegen in einer Reihe. Die **Lokomotionsgürtel** sind breit und bestehen aus sehr kleinen, teilweise deutlich zugespitzten Dentikeln. Die **Hinterstigmien** liegen unterhalb des Oberrandes des Segments und sind nach hinten gerichtet. Die zahlreichen Knospen sind in einer dicken Rosette zweireihig angeordnet. Die Stiele sind breiter als die Rosette und besitzen Spirakularorgane. Das **letzte Segment** hat ventral vor der Analwölbung eine Anzahl

von schwach ausgeprägten Campaniformen Sensillen im hinteren Drittel. Zwei weitere direkt auf der Hinterseite gelegenen Campaniforme Sensillen sind vermutlich Elemente der Subspirakularorgane. Analwölbung liegt direkt am Hinterrand, ist etwa nach unten gerichtet und hat um die Öffnung starke konzentrische Falten; Analorgane sind unauffällig.

L1 (Abb. 322, 350): Die Gesichtsmaske hat wie in späteren Stadien eine Mittelfurche, Dorsal- und Terminalkomplex sind ebenfalls vorhanden; die Mundlappen fehlen. REM-Aufnahmen zeigen nur eine Reihe von drei exakt untereinander befindlichen Mundhaken, die von oben nach unten an Größe abnehmen. Lichtmikroskopische Befunde legen nahe, daß der obere Mundhaken auf die rechte Mandibel zurückgeht. Auf der linken Seite ist diese mit dem Oberrand der linken Mandibel, welche die zwei unteren Mundhaken bildet, verwachsen. Der hintere Teil der Mandibeln ist dagegen getrennt. Die Nahrungsaufnahme könnte durch den Spalt zwischen Gesichtunterrand und oberem Mundhaken oder auch seitlich der Mundhakenreihe erfolgen. Der Mandibularkomplex ist relativ zum hinteren Bereich des Cephalopharyngealskeletts groß. Der Hinterrand ist fast gerade; die Lateralsklerite sind sehr scharf von der Umgebung abgesetzt. Es sind klar zweiteilige Labialsklerite vorhanden, deren vorderer Teil in den Zwischenraum der Mandibeln ragt. Die Spitze der Dorsalflügelbrücke befindet sich in der vorderen Hälfte des Mittelstücks, deutlich vom Vorderrand entfernt. Der Unterrand des Mittelstücks und des Ventralflügels ist eine fast gerade Linie. Der Dorsalflügel ist nur wenig länger als der Ventralflügel und stark nach unten gebogen.

Bionomie: Blütenkopf und -stielminierer an zahlreichen Asteraceen (Spencer 1976).

Phytomyza

Für eine Monophylie dieses Taxons existieren keine Hinweise (s. Überblick über die *Phytomyza*-Gruppe). Eine Besonderheit ist das Auftreten eines fadenartig langen, fingerartigen Frontalprozesses (Abb. 13, 335) bei einer Anzahl von Arten. Hier ein paar Grundcharakteristika: Die Gesichtsmaske hat eine deutliche Mittelfurche und Gesichtsrandfurchen. Mundlappen sind in allen Arten deutlich präsent. Die oberen Lateralorgane liegen häufig auf gelegentlich auch lichtmikroskopisch erkennbaren Lateralplatten. Über den Mandibeln sind bei einigen Arten Dorsalsklerite erkennbar. Die Knospen der Hinterstigmen sind immer zahlreicher als drei. Es ist auch aus der Literatur keine Art bekannt, deren Hinterstigmen noch die ursprüngliche Anzahl von drei Öffnungen hat. Bis auf *continua* haben die ersten Larvenstadien aller untersuchten Arten dorsal zu einer funktionellen Einheit verwachsene obere Mundhaken. Sie sind in der Regel auch gegenüber den unteren Mundhaken stark vergrößert. Die meisten Arten sind Blattminierer, aber es kommen auch Blattrippen-, Stengel- und Samenminierer sowie Gallbildner (Hering 1957b) vor.

Phytomyza brunnipes Brischke, 1880 (Abb. 323, 324)

Material: D, NRW, Bi., ex *Sanicula europea*, leg. Dem. (2605975, 2805971, 0106981).

Beschreibung: L: - 2,3 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,36 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,06 mm. Die **Gesichtsmaske** hat auffällige Seitenränder, die dorsal aufeinander zulaufen und erst kurz von der hinteren Grenze des Kopfsegments zusammentreffen. Die Mittelfurche reicht bis knapp über die Dorsalorgane und ist sehr breit und tief, darüber liegen die II-Sinnesorgane auf zwei charakteristischen Protuberanzen, welche die Furche plötzlich verengen (Abb. 223). Die Dorsalpapillen liegen seitlich neben den Protuberanzen. Auf dem stark vorgestreckten Rand der

Mittelfurche befinden sich die schlitzförmigen I2-Sinnesorgane. Der Terminalkomplex läßt nur sieben Elemente erkennen, T1 und eine Reihe von Gruben. T2 ist nicht papillenförmig. Die Marginalen Sinnesorgane liegen dicht neben dem Terminalkomplex, M2 ist schlitzförmig. Die oberen Lateralsinnesorgane befinden sich auf schwach ausgeprägten Lateralplatten dicht hinter dem Terminalkomplex. Auch die übrigen Lateralsinnesorgane sind deutlich zu erkennen. Die je zwei Mundhaken der eng nebeneinander liegenden und stark asymmetrischen **Mandibeln** haben einen deutlich unterschiedlichen Abstand zueinander. Jene der rechten Mandibel liegen weiter auseinander als die Mundhaken der linken, kleineren Mandibel. Die Mundlappen sind vom Mundrand und dem Gesichtsunterrand deutlich abgesetzt, der linke ist deutlich größer als der rechte. Die Mandibularsinnesorgane liegen auf einer vergleichsweise großen Wölbung. Das Labium ist sehr dünn und kurz, er reicht nur etwa bis zum unteren Mundhaken der linken Mandibel. Der Vorderrand des ersten Thorakalsegments ist nur dorsal und ventral mit einigen Reihen feiner Haare besetzt, die laterale Bedornung beginnt erst etwa auf der Mitte des Segments.

Cephalopharyngealskelett: Die Mundhaken sind in Seitenansicht sehr lang und dünn, die oberen Mundhaken beider Mandibeln sind etwas länger als die unteren. Das Mittelstück ist vorne etwas zugespitzt; etwa in der Mitte endet die schwach pigmentierte Dorsalflügelbrücke. Das Mittelstück ist vom Basalteil deutlich getrennt. Der obere Teil des Dorsalflügels ist von konstanter Dicke und schwach und gleichmäßig gebogen. Die zwei Teile des Dorsalflügels liegen sehr dicht übereinander, die Verzweigung dieser beiden Teile liegt deutlich vor der Abzweigung des Ventralflügels. Dieser ist etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und hat ein geschlossenes Fenster. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus sehr kleinen Dentikeln von einheitlicher Größe. Vor der Segmentgrenze befinden sich weniger Dentikel als dahinter. Die Muskelansatzstellen sind länglich. **Vorder- und Hinterstigma**n zweiteilig mit schlanken, langen Ausläufern und zahlreichen Öffnungen. Die Knospen sind bei den eher nach hinten gerichteten Hinterstigma gut voneinander getrennt. **Letztes Segment** ist nackt, ohne Papillen und Muskelansatzstellen; **Analöffnung** einfach glatt, leicht aufgewölbt.

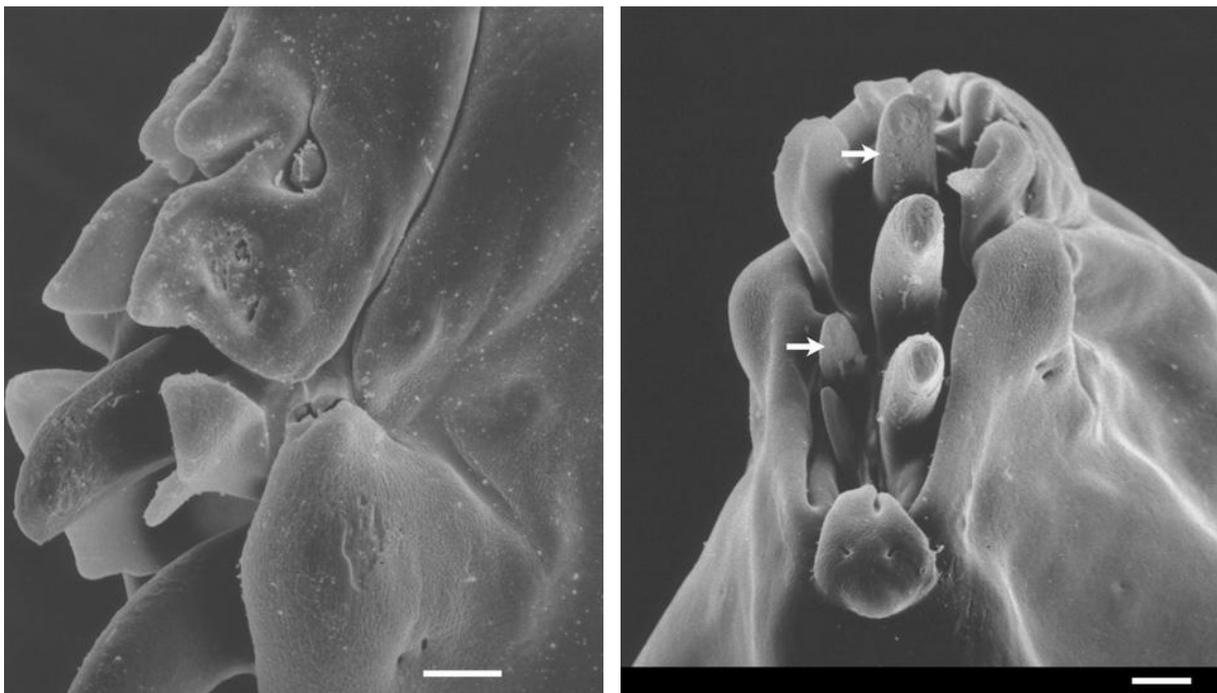


Abb. 323-324: *Phytomyza brunnipis*, drittes Larvalstadium. Von links: 323: Gesichtsmaske; 324: Mandibeln und Labrum (Pfeile zeigen die Mundhaken der rechten Mandibel). Maßstriche = 5 μm .

L1: Die zwei oberen Mundhaken bilden eine Einheit, sie sind deutlich kürzer als jene von *ilicis* und *lappae*. Außer den zwei oberen ist nur ein weiterer Mundhaken festgestellt worden, von dem unklar ist, zu welcher Mandibel er gehört. Das Mittelstück ist länger als bei den anderen hier untersuchten blattminierenden *Phytomyza*-Arten und leicht nach unten gebogen; die Dorsalflügelbrücke reicht etwa bis zur Mitte. Der Ventralflügel des Basalteils hat ein Fenster von ähnlicher Form wie *lappae*.

Bionomie: Blattminierer an *Sanicula* (Apiaceae), vermutlich nur eine Generation im Jahr.

Phytomyza continua Hendel, 1920 (Abb. 325-326, 327-328, 331, 344-345, 351)

Material: D, NRW, Bi., ex *Arctium minus*, leg. Dem. (2906971, 2407971, L1: 0906996).

Beschreibung: L: - 4,1 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,42 mm; LM: 0,06 mm; HM: 0,11 mm. Der Körper ist weiß, langgestreckt und fast ohne Lokomotionsgürtel. Das Hydroskelett ist schwach; die lebende Larve wirkt sehr weich, ihre Bewegungen sind langsam. Der Kopf ist stark in den Thorax eingesenkt. Erstes Segment mit zahlreichen Reihen blattartiger kleiner Setulae besetzt.

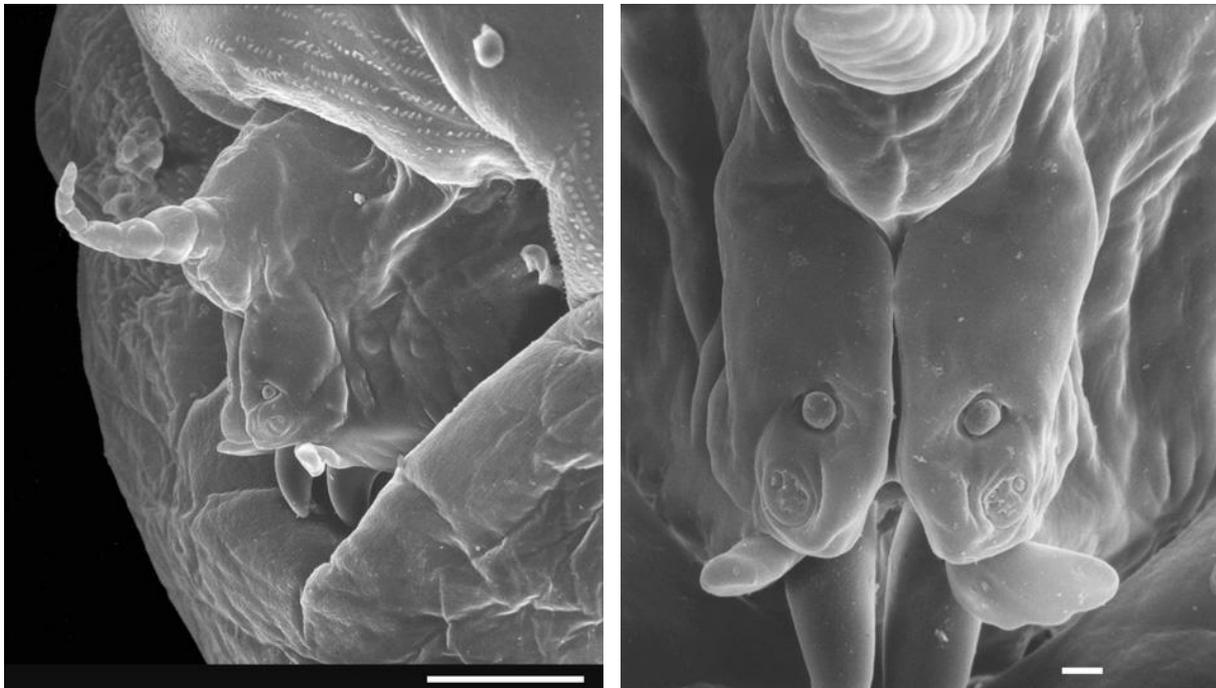


Abb. 325-326: *Phytomyza continua*, drittes Larvalstadium. Von links: 325: Kopfsegment lateral; 326: Gesichtsmaske. Maßstriche: 325 = 50 μm ; 326 = 5 μm .

Die **Gesichtsmaske** hat eine dorsal verzweigte Mittelfurche. Ein langer, stark konischer Frontalprozeß beginnt unmittelbar über dem Gesicht und scheint aus mehreren Segmenten zu bestehen. Ventral sind die Gesichtshälften gleichmäßig abgerundet. Dorsalorgane liegen etwa auf der Hälfte des Gesichtes. Die Elemente des Terminalkomplexes liegen auf einer rundlichen, innen durch eine Rille abgesetzten Platte. Außer T1 sind die elf Elemente nicht sicher identifizierbar. Die Oberen Lateralorgane liegen nur auf schwach ausgeprägten Wölbungen, nicht auf Lateralplatten. Die **Mandibeln** haben je zwei fast gleich große, schwach alternierende, etwas hintereinander liegende Mundhaken. Die Mundwerkzeuge sind insgesamt gegenüber dem Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts etwas nach vorne geneigt. Mundlappen sind asymme-

trisch, der linke ist mehr als doppelt so groß wie der rechte und auf der Vorderseite etwa gewellt, beide stehen auffällig nach außen.

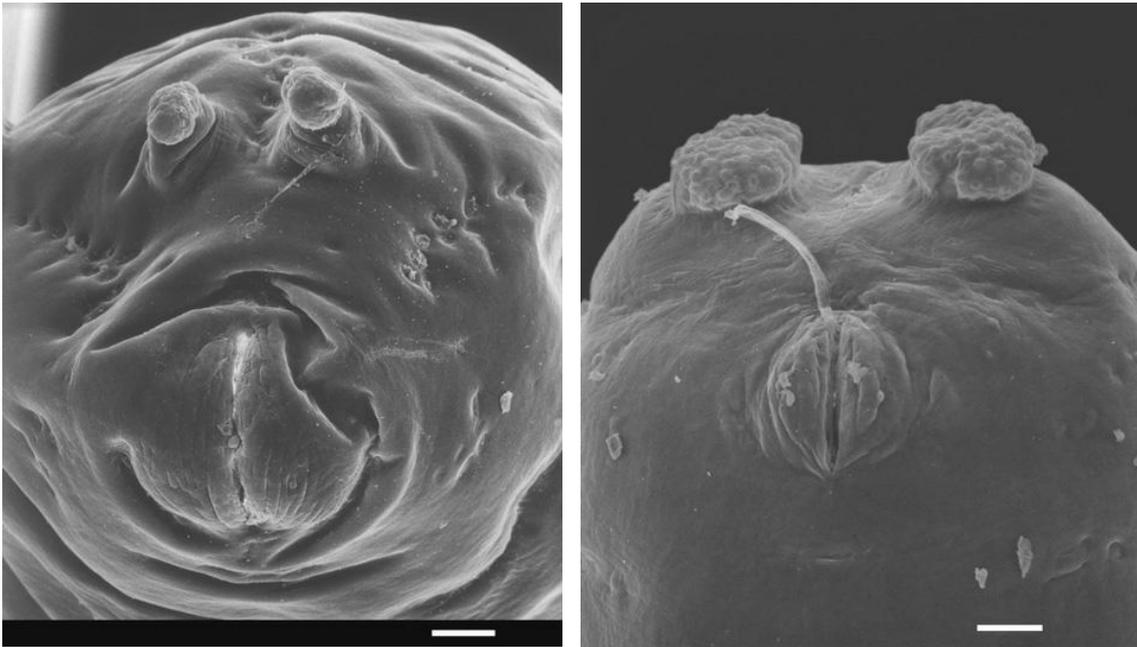


Abb. 327-328: Dritte Larvalstadien. Von links: 327: *Phytomyza continua*, Hinterteil; 328: *Phytomyza flavicornis*, Hinterteil. Maßstriche = 50 μm .

Mandibularkomplex und **Cephalopharyngealskelett** sind insgesamt dick und stark pigmentiert. Die Dorsalflügelbrücke ist sehr lang und liegt dicht über dem Dorsalrand des Mittelstücks. Der Dorsalflügel des Basalteils ist ein Drittel länger als der Ventralflügel und dicker als der Mittelteil. Es ist kein unterer Teil des Dorsalflügels ausgebildet, sondern auf der Unterseite befindet sich auf ganzer Länge eine netzartige Sklerotisierung. Der untere Arm besitzt ein großes verschwommen wirkendes Fenster. Auf der Oberfläche der **Vorderstigmen** befinden sich ca. 25 Knospen in einer unregelmäßigen Doppelreihe. Der Stigmenkomplex ist einteilig, lang und etwas nach hinten gebogen. **Lokomotionsgürtel**: Auf beiden Seiten der Segmentgrenzen befinden sich sehr kleine stumpfe, unregelmäßig angeordnete Dentikel, sie umgeben dicht aneinanderliegende Muskelansatzstellen. **Hinterstigmen** kugelförmig, mit zahlreichen Knospen. Die kurzen und dicken Stiele liegen eng nebeneinander und sind schräg nach hinten gerichtet. Das **Letztes Segment** weist keine Setulae und Campaniforme Sensillen auf, wohl aber zahlreiche Muskelansatzstellen. Die **Analwölbung** ist nach hinten gerichtet und bildet das Ende der Larve. Sie ist in getrocknetem Zustand mit konzentrischen Längsrillen überzogen. Zwei Campaniforme Sensillen sind eher unauffällig und nehmen genau die Breite zwischen zwei Rillen ein.

L1 (Abb. 344-345, 351): Die Gesichtsmaske weist noch eine Spur einer Mittelfurche auf, innen sind deutliche Protuberanzen vorhanden. Dorsal- und Terminalorgane weichen nicht von späteren Stadien ab. I1,2 und M fehlen ebenso wie der bei späteren Stadien vorhandene Frontalprozeß. Der Mundrand ist stark vorgezogen und nicht mit dem Gesichtsunterrand verwachsen. Mundlappen sind nicht vorhanden. Die drei vorhandenen Mundhaken sind von annähernd gleicher Größe und liegen in absolut gerader Linie untereinander. Die Interpretation der REM-Aufnahmen sowie der lichtmikroskopischen Präparate zeigt, daß der oberste Mundhaken zur rechten und die zwei unteren zur linken Mandibel gehören. Darauf deutet vor allem die Position des zwischen beiden Mandibeln lokalisierten Labiums mit den sichtbaren Labialorganen hin

(Abb. 345). Beide Mandibeln sind nicht miteinander verwachsen, insgesamt haben sie also eine durchaus ähnliche, asymmetrische Gestalt wie die meisten übrigen Phytomyzinae. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist insgesamt rundlich geformt, die Lateralsklerite sind schmal und reichen nicht bis zum Oberrand des Mittelstücks. Die Spitze der Dorsalflügelbrücke reicht fast bis an den Vorderrand des Mittelstücks. Dieses bildet mit dem Ventralflügel eine nahezu gerade Linie. Der deutlich gebogene Dorsalflügel ist etwas länger und deutlich dicker als der Ventralflügel.

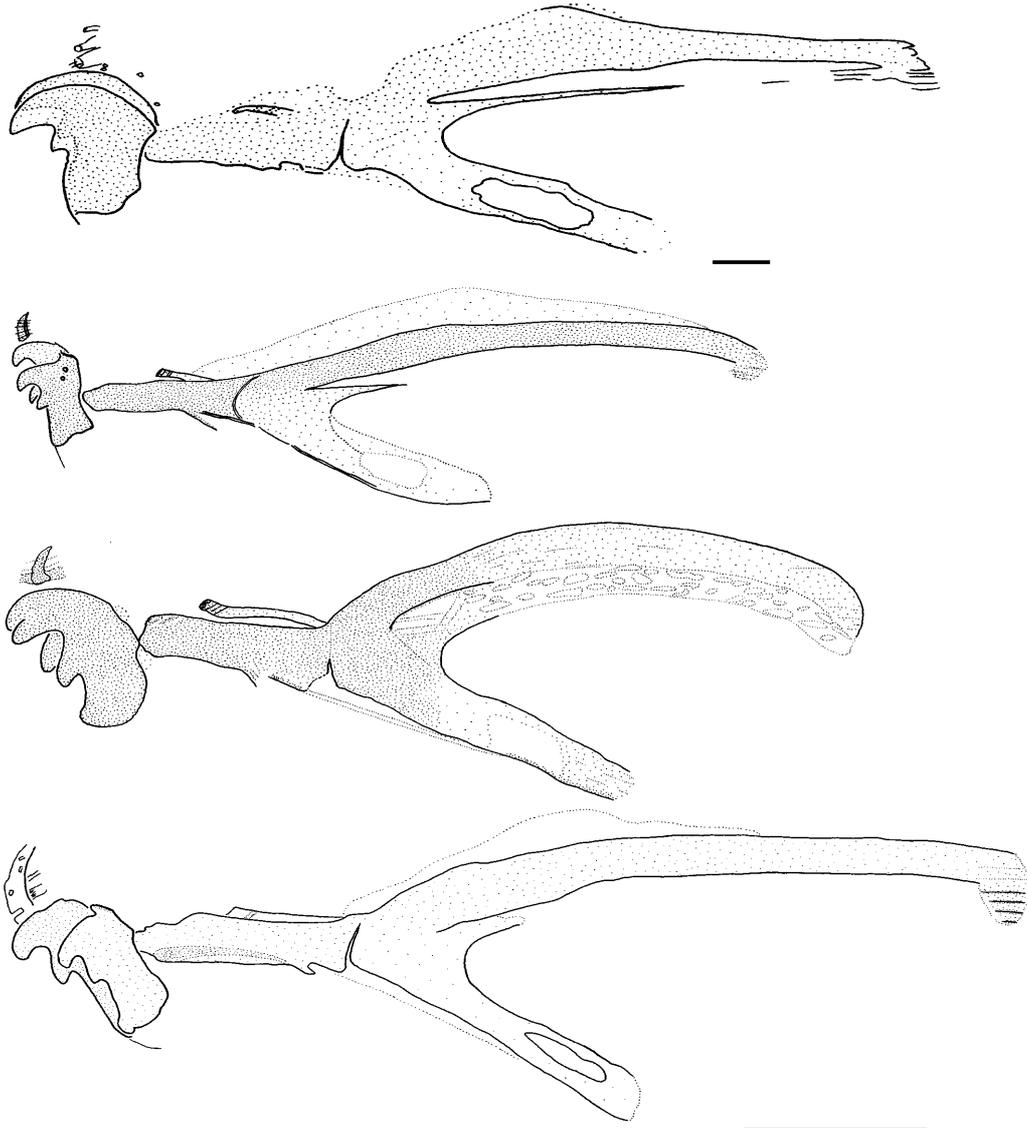


Abb. 329-332: Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. Von oben: 329: *Phytomyza krygeri*; 330: *Ph. lappae*; 331: *Ph. continua*; 332: *Ph. ilicis*. Maßstriche: 329 = 25 μm ; 330-332 = 0,1 mm.

Bionomie: Die Wirtspflanze *Arctium minus* wurde im Verlauf der vorliegenden Untersuchung als neue Wirtspflanze entdeckt (Dempewolf 2000). Die Larven minieren oft sehr zahlreich in den dicken Blattstielen der Pflanze und dringen im Verlauf des letzten Larvenstadiums in den Außenbereich des Stengels ein, wo sie sich direkt unter der Oberfläche verpuppen. Aufgrund dieser Orientierung zum Stengel ist bei älteren Blättern der basale Teil des Stiels völlig zerfressen. Dennoch minieren die Larven nicht nur von der Spitze zur Basis, sondern wechseln gelegentlich die Richtung. Die Längen der Minen, die von den Larven im Stengel angelegt

werden, ist sehr unterschiedlich und hängt vermutlich von dem Nahrungsangebot im Blattstiel ab. Offensichtlich werden mehrere Generationen während einer Vegetationsperiode gebildet. In Bielefeld waren die Larven an allen untersuchten Pflanzen sehr zahlreich. Weitere Wirte: Spencer (1976) gibt als Wirte *Cirsium* und *Carduus* spp. an. Auch hier leben die Larven in den Mittelrippen und verpuppen sich im Unterschied zu den eigenen Beobachtungen an *Arctium minus* auch in der Mittelrippe an der Basis.

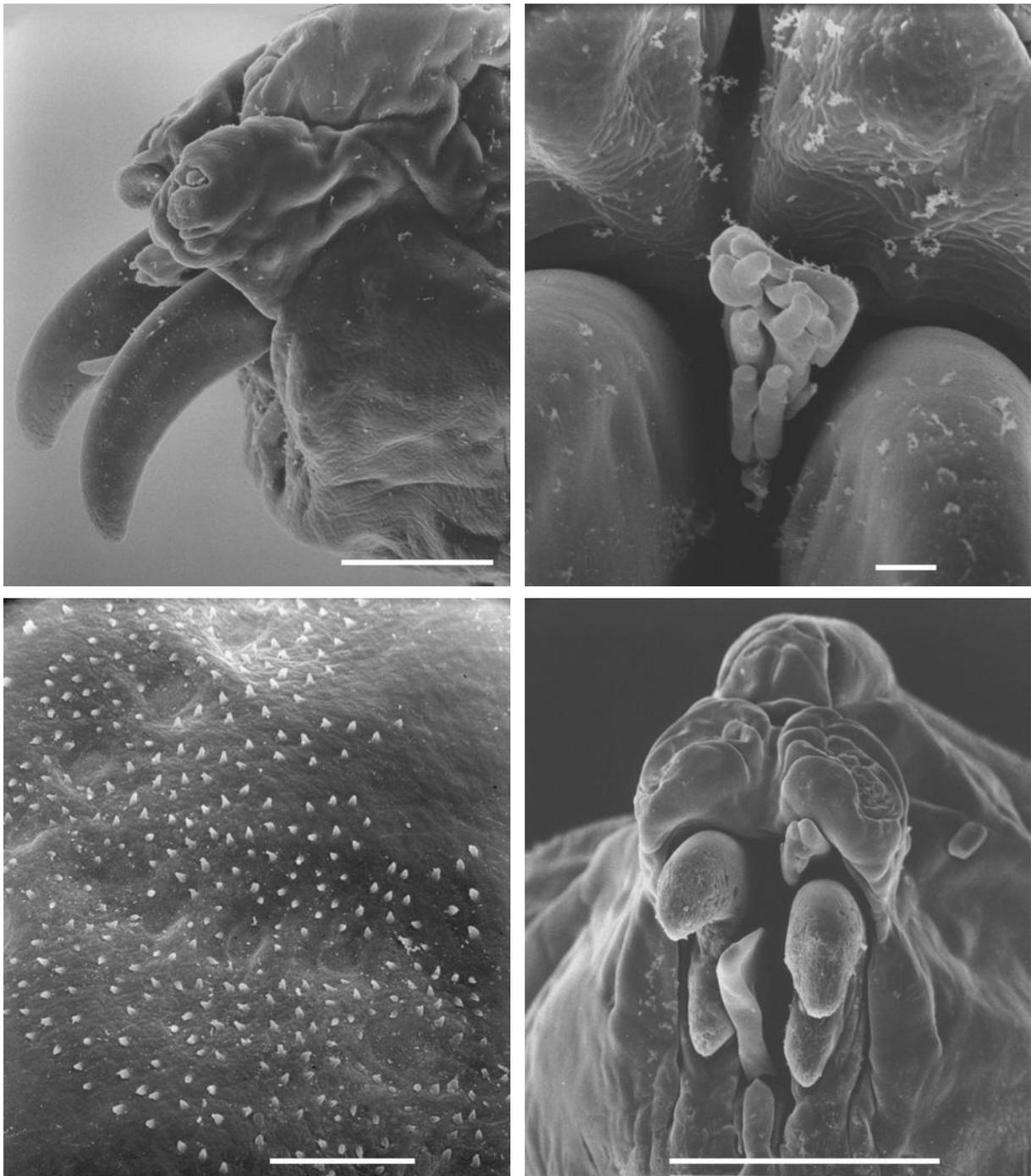


Abb. 333-336: *Phytomyza flavicornis*. Von l. o. nach r. u.: 333: drittes Larvalstadium, Kopfsegment lateral; 334; drittes Larvalstadium, Mundlappen; 335: drittes Larvalstadium, Lokomotionsgürtel; 336: zweites Larvalstadium, Kopfsegment. Maßstriche: 333, 335, 336 = 50 μm ; 334 = 5 μm .

***Phytomyza flavicornis* Fallén, 1823 (Abb. 333-336, 337-339)**

Material: D, Niedersachsen, Hannover, ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (0706981); D, NRW, Bi., ex *Urtica dioica*, leg. Dem. (2805993).

Beschreibung: L: - 5,3 mm; B: - 0,8 mm; LPh: 0,37 mm; LM: 0,13 mm; HM: 0,11 mm. **Gesichtsmaske** breit mit runzeliger Oberfläche und tiefer Mittelfurche. Diese verzweigt sich am oberen Ende des Gesichts und verbreitert sich zum unteren Ende hin. Die Dorsalorgane liegen etwa in der Mitte zwischen der Gabelung und dem wulstigem Unterrand. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex läßt insgesamt zehn Elemente erkennen, darunter sind die Elemente T1, 2, 5 und T6 identifizierbar. Innere Sinnesorgane und Marginalorgane sind vorhanden. Die **Mandibeln** haben nur je einen einzelnen, sehr langen und gebogenen Mundhaken, der weit über den Mundrand hinausragt (Abb. 333). Der linke ist etwas kleiner und etwas stärker gebogen als der rechte. Die Mundlappen sind ähnlich wie bei einigen *Agromyza*-Arten teilweise miteinander verwachsen und bilden apikal einige kurze Filamente. Sie nicht mit dem Mund- oder Gesichtsrand verwachsen und befinden sich über der linken Mandibel nahe der Mitte (Abb. 334). Dieser Mundlappen ist die Spitze eines schwach pigmentierten, aber dennoch lichtmikroskopisch erkennbaren Dorsalsklerits über den Mundhaken. Das lange und dünne Labium ragt deutlich nach vorne. **Cephalopharyngealskelett:** Trotz der ungewöhnlichen Form der Mundhaken ist die Form des Mandibularkomplexes und auch der Rest des Cephalopharyngealskeletts agromyzidentypisch. Der untere Teil der Mandibeln ist etwa so lang wie die Mundhaken und ventral abgerundet. Am Hinterrand finden sich an beiden Mandibeln deutliche hintere Kanten. Das Mittelstück ist graduell nach hinten verbreitert und nicht mit dem Basalteil verwachsen. Die Dorsalflügelbrücke ist schwach pigmentiert, aber lang; sie ragt über die hinteren zwei Drittel des Mittelstücks hinaus. Der Dorsalflügel des Basalteils ist nur wenig länger als der Ventralflügel und deutlich in einen oberen und einen unteren Teil verzweigt. Der breite Ventralflügel hat ein geschlossenes Fenster. Die ca. 15 - 17 terminalen Knospen der **Vorderstigmen** sind in einer Doppelreihe angeordnet. **Lokomotionsgürtel:** Dentikel einheitlich sehr klein, in annähernd gleichem Abstand zueinander angeordnet. Die **Hinterstigmen** sind deutlich voneinander getrennt und nach hinten gerichtet. Die kurzen breiten Stigmenträger tragen je ca. 40 kleine, flächig angeordnete terminale Knospen. Nur lichtmikroskopisch ist zu erkennen, daß sie einer komplexen, sich baumartig verzweigenden Struktur der Filzkammer ansitzen. Die Häutungsnarben sind erkennbar. **Letztes Segment:** Subspirakularorgane sind vorhanden, aber schwach ausgeprägt. Sonst ist das letzte Segment fast nackt. Die **Analwölbung** ist schmal mit papillenförmigen Analprozessen.

L2 (Abb. 338): Das zweite Larvenstadium unterscheidet sich vom dritten hauptsächlich hinsichtlich der Mandibeln, die nicht je einen, sondern je zwei Mundhaken aufweisen (30067). Darüber hinaus ist die Asymmetrie der Mandibeln größer als im dritten Larvenstadium. Die unteren Mundhaken haben etwa den gleichen Abstand zu den jeweiligen oberen und sind wesentlich kleiner als die oberen. (Abb. 338) An den Seiten des Mandibularkomplexes befinden sich Lateralsklerite. Mittel- und Basalstück sind miteinander verwachsen; ansonsten unterscheidet sich das Cephalopharyngealskelett kaum von jenem des dritten Stadiums. Der Mundlappen tritt wie beim dritten Larvenstadium aus einem Zwischenraum über der linken Mandibel hervor und besteht aus zusammengewachsenen Filamenten.

L1 (Abb. 337): Da bei den späteren Stadien dieser Art Abnutzungserscheinungen an den Mundhaken beobachtet wurden, ist es wichtig zu erwähnen, daß für die folgende Beschreibung keine jungen L1-Larven zur Verfügung standen, sondern ausschließlich Exuvien.

Unter den schwach alternierenden, einen Hohlraum einschließenden oberen Mundhaken folgen an beiden Mandibeln unregelmäßige Spuren von je zwei weiteren Mundhaken. Die Lateralsklerite sind vorhanden aber schmaler als bei *continua*. Das Mittelstück ist nur am Vorderende schwach nach unten gebogen. Die Dorsalflügelbrücke endet in der vorderen Hälfte des Mittelstücks deutlich vor dem Vorderrand. Der schwach gebogene Dorsalflügel ist nur geringfügig länger als der Ventralflügel und nicht apikal verbreitert.



Abb. 337-339: *Phytomyza flavicornis*, Cephalopharyngealskelette. Von oben: 337: erstes Stadium, 338: zweites Stadium; 339: drittes Stadium. Maßstriche: 337 = 15 μ m; 338, 339 = 0,1 mm.

Bionomie: Stengel- und Hauptwurzelminierer an *Urtica*. Sie halten sich eher im unteren Teil des Stengels auf. Die dünnen und unauffälligen Minen liegen bevorzugt im grünen, äußeren Bereich des Stengels an der Grenze zum schwammigen Inneren. Bis zu drei Larven wurden in einem Stengel beobachtet; die Verpuppung erfolgt nach Ausbohrung der Larve aus dem Stengel im Boden. Das Ausbohren wird überwiegend, aber nicht ausschließlich im Wurzelbereich vollzogen. An den Mundhaken der letzten zwei Stadien, besonders aber des dritten, können deutliche Abnutzungserscheinungen beobachtet werden. In Analogie zu *Agromyza filipendulae* sind die Mundhaken zur Verpuppungszeit deutlich kürzer als bei der jungen Larve des gleichen Stadiums. Dieses Phänomen erklärt die außergewöhnliche Länge der Mundhaken des dritten Larvenstadiums beider Arten.

***Phytomyza ilicis* Curtis, 1846 (Abb. 11, 332, 340-341, 342)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Ilex aquifolium*, leg. Dem. (1402981, L1: 2610981).

Über die Larve dieser Art wurde eine der frühesten gründlichen morphologischen Arbeiten publiziert, in welcher die erste (und lange einzige) Darstellung der Gesichtsmaske enthalten war (Miall & Taylor 1907).

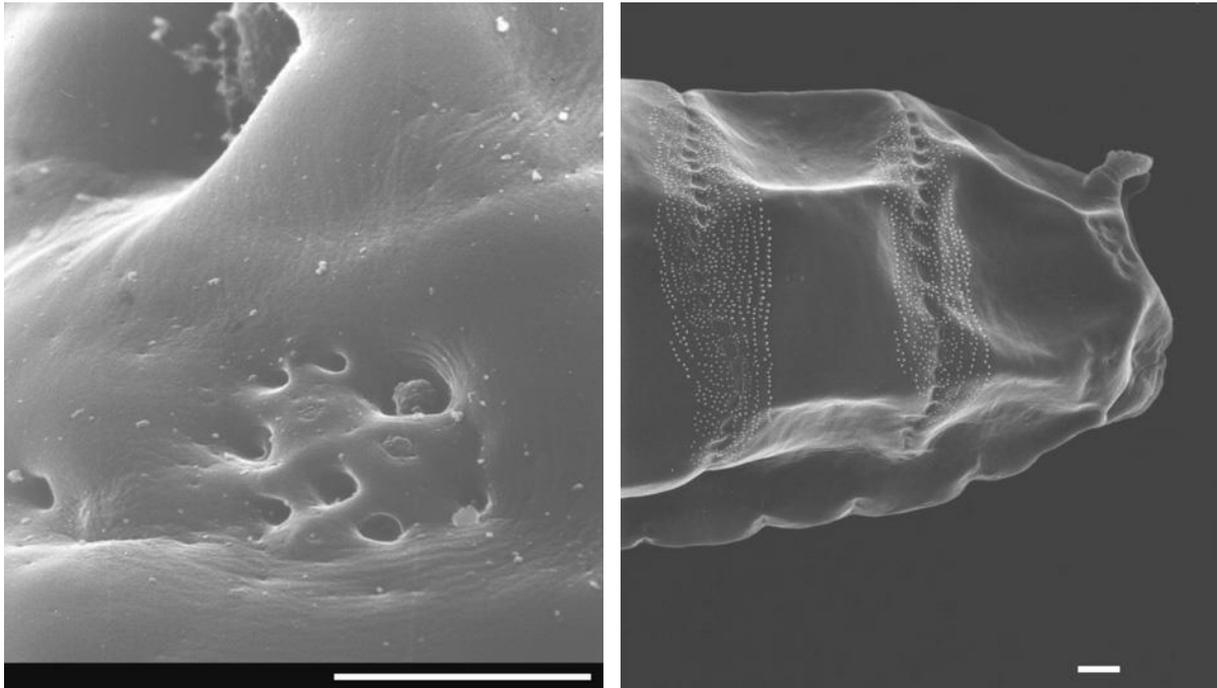


Abb. 340-341: *Phytomyza ilicis*, drittes Larvalstadium. Von links: 340: Terminalkomplex; 341: Hinterteil. Maßstriche: 340 = 5 μm ; 341 = 50 μm .

Beschreibung: L: - 3,8 mm; B: - 1,0 mm; LPh: 0,47 mm; LM: 0,06 mm; HM: 0,1 mm. Die schmale, schwach pigmentierte Mittelfurche der **Gesichtsmaske** ist dorsal nicht verzweigt, sondern läuft auf die horizontale Stirnfalte zu. Der kurze Frontalprozeß beginnt erst deutlich über der Falte. Die Gesichtshälften sind dorsal deutlich zugespitzt, so daß sich eine auffallend dreieckige Form der Gesichtsmaske ergibt. **Sinnesorgane:** Mit Ausnahme der Campaniformen Sensillen T5 und T6 sind alle Elemente als sehr tiefe und breite Gruben, in denen sich weitere Gruben, befinden können, ausgeprägt. Alle elf Sinnesorgane sind präsent, T11 wesentlich kleiner als die übrigen. T1 und T2 sind relativ zu den übrigen nicht so groß wie bei den meisten anderen Arten. T5 und T6 sind flächenmäßig innerhalb des Komplexes durchschnittlich groß, aber extrem zurückgebildet. Die oberen Lateralorgane liegen auf schwach ausgeprägten Lateralplatten. **Mandibeln** Die größere rechte Mandibel befindet sich im Zentrum des Gesichts; die zur Seite verdrängte linke Mandibel ist deutlich kleiner. Sie beginnt erst etwa auf der Höhe des zweiten Hakens der rechten Mandibel. Die Mundlappen sind seitlich der ausgezogenen Spitzen der Gesichtshälften lokalisiert und sind etwa gleichartig gestaltet, wobei die linke etwas größer ist. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist dick und kaum transparent. Die kleinere linke Mandibel tritt auf den meisten Präparaten nicht aus der Silhouette der rechten hervor und kann deshalb bei oberflächlicher Betrachtung übersehen werden (Abb. 332). Die hintere Kante der linken Mandibel ist klein. Das Mittelstück ist mit dem Basalteil auf der Dorsalseite verwachsen; die Dorsalflügelbrücke liegt apikal eng neben dem Dorsalrand des Mittel-

stücks und ist schwach pigmentiert. Der Dorsalflügel ist insgesamt relativ gerade, erst am Ende scharf nach unten gebogen; der untere Teil des Dorsalflügels ist sehr kurz. Der etwa halb so lange Ventralflügel hat ein geschlossenes Fenster. Die Stiele der dicht nebeneinander liegenden **Vorderstigma**n sind auffallend lang und schmal. Oberhalb der Körperoberfläche an den Stie-

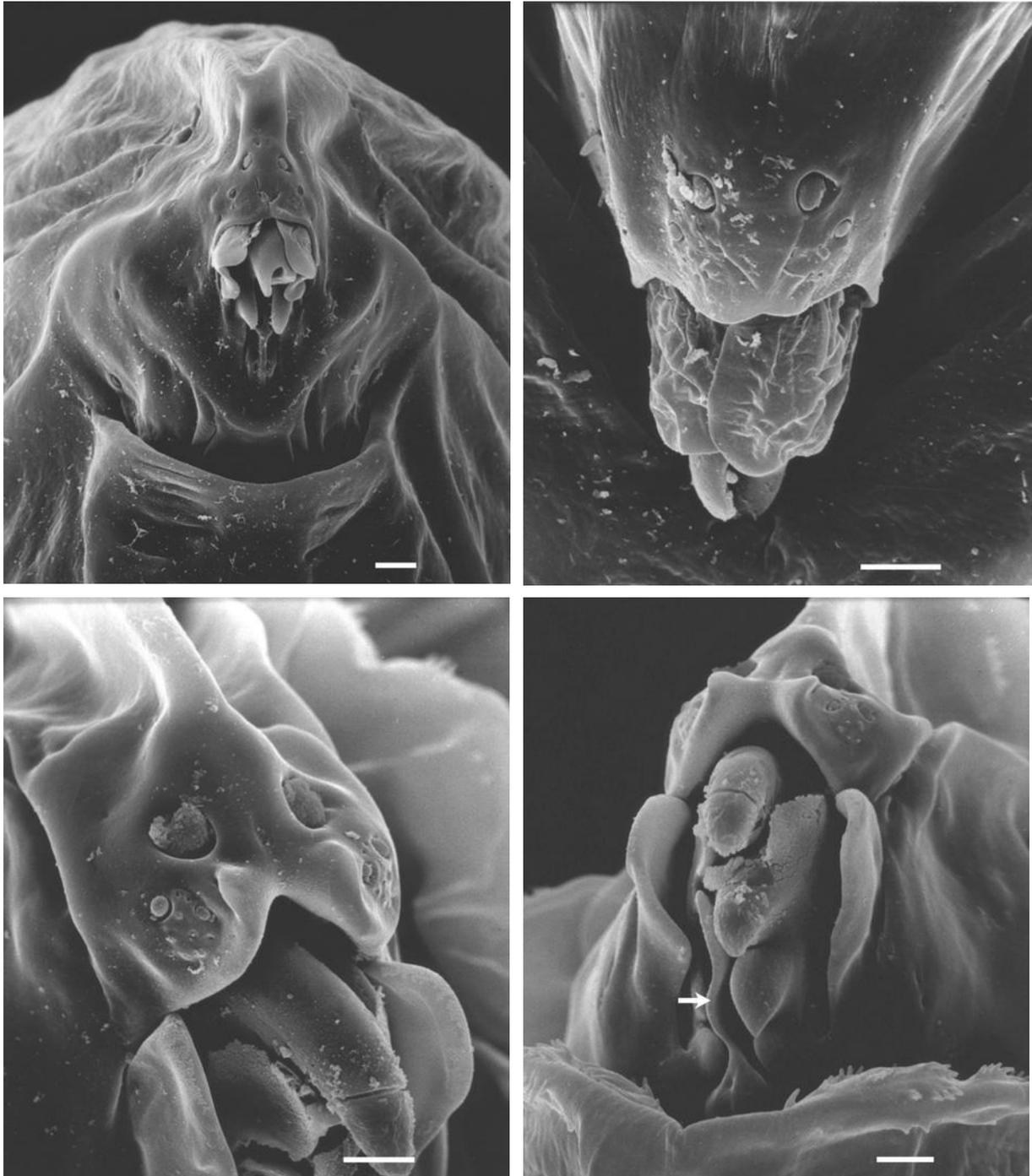


Abb. 342-345: *Phytomyza*-Arten im ersten Larvalstadium. Von o. l. nach r. u.: 342: *Ph. ilicis*, Kopfsegment; 343: *Ph. ranunculi*, Gesichtsmaske; 344: *Ph. continua*, Gesichtsmaske; 345: *Ph. continua*, Mandibeln (Pfeil zeigt das Labium). Maßstriche = 5 μ m.

len liegen die Häutungsnarben. Die Stigmaenplatte ist nicht viel breiter als der Träger und ist einfach abgerundet. Die Formen der ca. sechs unregelmäßig auf einem Haufen liegenden Knos-

pen sind nicht im Rasterbild zu erkennen. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus zugespitzten, in recht gleichmäßig unterbrochenen, teilweise auch gebogenen Reihen angeordneten Dentikeln von mittleren Größen. Der gesamte Bereich der Lokomotionsgürtel ist recht breit und kann mehr als ein Viertel des Segments einnehmen. **Hinterstigma** am dorsalen Ende des Segmentes lokalisiert, die Stigmenträger sind kurz und schmal, die Platte hat eine gerade, etwas schräg zum Träger stehende Oberfläche. **Letztes Segment** konisch geformt, am Ende deutlich schmaler als die Segmentgrenze zwischen Segment 10 und Segment 11. Analwölbung: eher klein, ganz an das Körperende gerückt und schräg nach hinten gerichtet.

L1 (Abb. 342-343): Die Zweiteilung der Gesichtsmaske ist reduziert, die kurze Mittelfurche teilt sich schon kurz nach dem Unterrand des Terminalkomplexes und endet unterhalb der Dorsalorgane. Ein Frontalprozeß fehlt. Dorsalorgane sind normal entwickelt, dem Terminalkomplex fehlen einige Elemente, T1 ist gut identifizierbar. I1 und M2 sind ebenfalls vorhanden. Unter dem Gesichtsunterrand entspringen sehr große, stark gebogene Mundlappen. Die zwei Mandibeln sind vermutlich am Dorsalrand zusammengewachsen, so daß die ehemaligen oberen Mundhaken eine Kapillare bilden, mit der austretender Zellsaft schnell aufgenommen werden kann. Die großen Mundlappen deuten allerdings darauf hin, daß der Nahrungsbrei auch seitlich der Mandibeln in den Pharynx gelangt. Die zwei unteren Mundhaken sind getrennt und liegen fast genau nebeneinander. Von der Seite betrachtet, ragen sie weniger weit vor als der obere Fusionsmundhaken. Das Labium ist präsent. Die Form des Cephalopharyngealskeletts gleicht denen von *lappae* und *virgaureae*.

Bionomie: An *Ilex*-Blättern im Winter. Die breiten Mandibeln passen zu den zähen, ebenfalls dicken Blättern. Die Verpuppung erfolgt im Blatt und zwar vornehmlich auf der Unterseite der Blätter. Mehr über die Bionomie dieser Art enthält Ellis (2000).

***Phytomyza krygeri* Hering, 1949 (Abb. 329, 346-348, 353)**

Material: D, Niedersachsen, Hannover, ex *Aquilegia vulgaris*, leg. Dem. (0906972).

Bei dieser Art hat eine deutliche Anpassung an das Leben in Samenkapseln stattgefunden, der Körper ist dicker und runder als bei Blattminierern, die Mundhaken sind eher nach unten als nach vorne gerichtet.

Beschreibung: L: - 2,9 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,32 mm; LM: 0,07 mm; HM: 0,08 mm. Der Körper dieses Nicht-Blattminierers ist eher kurz und dick. Das Kopfsegment wird in Ruhestellung ventral eingezogen. Die tiefe, pigmentierte Mittelfurche der **Gesichtsmaske** ist dorsal verzweigt. **Sinnesorgane:** Die Dorsalorgane liegen eher im unteren Teil der Gesichtsmaske dicht über den Terminalorganen. Auf den Kuppeln der Dorsalorgane sind deutliche Poren zu erkennen. Abweichend von den großen und auffälligen, weit über den Dorsalorganen gelegenen I1-Gruben, sind die genau zwischen Dorsal- und Terminalorganen befindlichen I2 klein. Die elf Elemente des Terminalkomplexes sind außer der Papille T1 kaum unterscheidbar. Die Marginalorgane sind klein und unauffällig. Hinter der Gesichtsmaske befinden sich zwei deutlich abgesetzte Lateralplatten, auf denen die oberen Lateralorgane nicht gefunden wurden. Der untere Teil des Kopfsegments ist bei allen vorliegenden Präparaten durch das erste Thorakalsegment verdeckt. Die **Mandibeln** alternieren nur schwach und unterscheiden sich auch hinsichtlich der Größen der je zwei Mundhaken kaum voneinander. Von diesen sind die oberen deutlich größer und weiter hervortretend als die unteren. Der Abstand der Mandibeln voneinander ist größer als jener zwischen den Haken auf einer Mandibel. Der linke Mundlappen, der über der tieferliegenden Mandibel liegt, ist deutlich größer als der rechte. Die Hauptteile beider Mundlappen liegen nicht an der Seite, sondern eher in mittlerer Position über den Mandibeln. Die Stirn hat im hinteren Teil Haare, die, wie alle bei dieser Art, auffallend lang und dünn sind.

Cephalopharyngealskelett: Der Mandibularkomplex ist wie bei vielen Nicht-Blattminierern dick und durch die verlängerten und verstärkten oberen Mundhaken halbkugelig geformt. Die unteren Mundhaken treten hinter den vorderen deutlich zurück. Der Mittelteil ist kurz, sehr breit, stark pigmentiert und nach hinten konisch verbreitert. Die Ventralbrücke liegt im hinteren Teil des Mittelstücks. Über dem Mittelstück und dem Basalabschnitt liegt ein membranartiger, schwach pigmentierter Bereich. Die Dorsalflügelbrücke ragt nicht über diesen Bereich hinaus. Der vom Mittelstück deutlich getrennte Dorsalflügel des Basalteils ist dick und etwa doppelt so

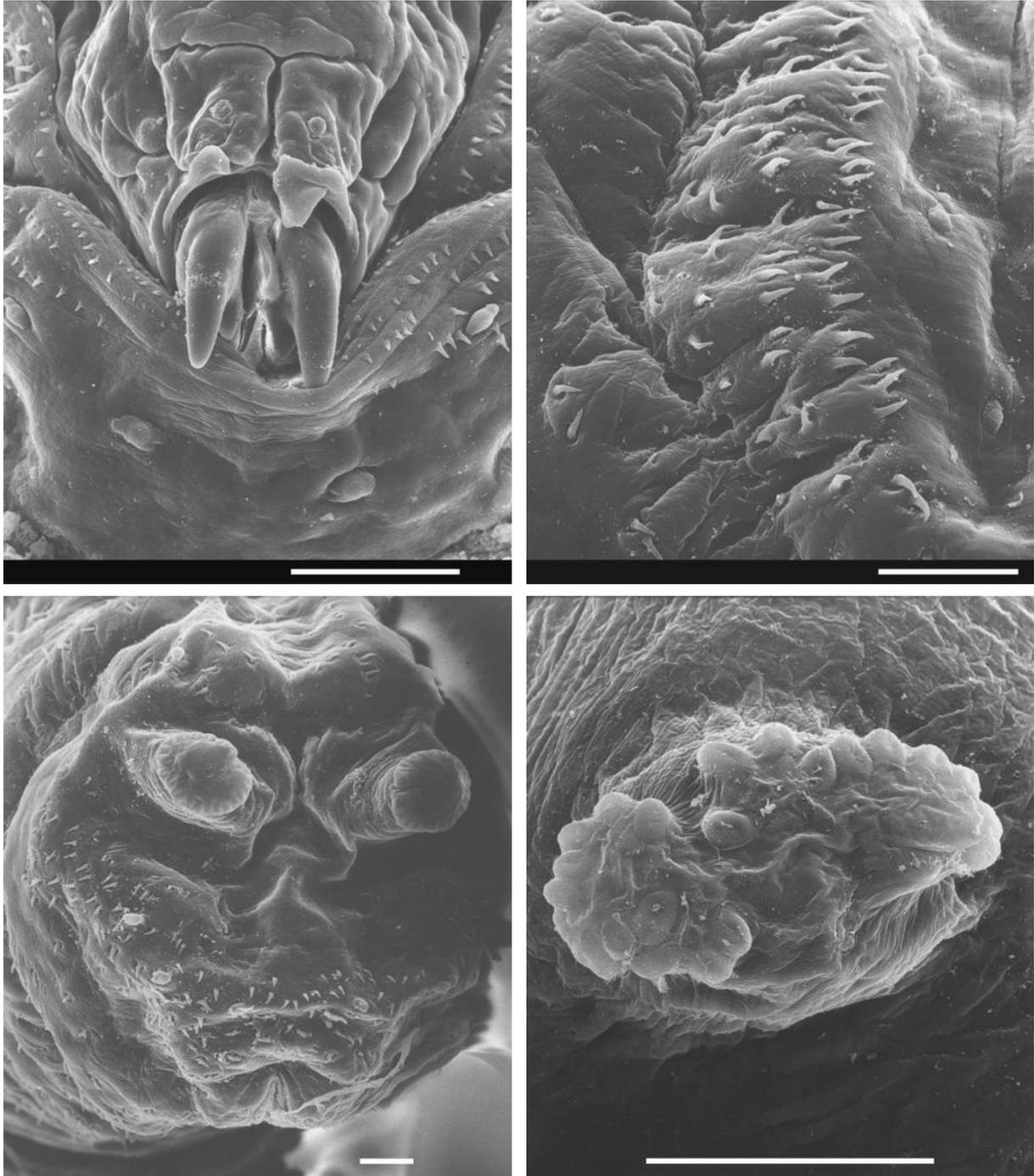


Abb. 346-349: Dritte Larvalstadien. Von l. o. nach r. u.: 346: *Phytomyza krygeri*, Kopfsegment; 347: *Ph. krygeri*, Lokomotionsgürtel; 348: *Ph. krygeri*, Hinterteil; 349: *Ph. lappae*, Hinterstigma. Maßstriche = 50 μm .

lang wie der Ventralflügel. Der Unterrand des oberen Teils des Dorsalflügels bildet eine fast gerade Linie. Der nadelartig dünne untere Teil des Dorsalflügels ist deutlich ausgeprägt. Der Ventralflügel ist schwächer pigmentiert als der dorsale und hat ein klar abgesetztes geschlossenes Fenster.

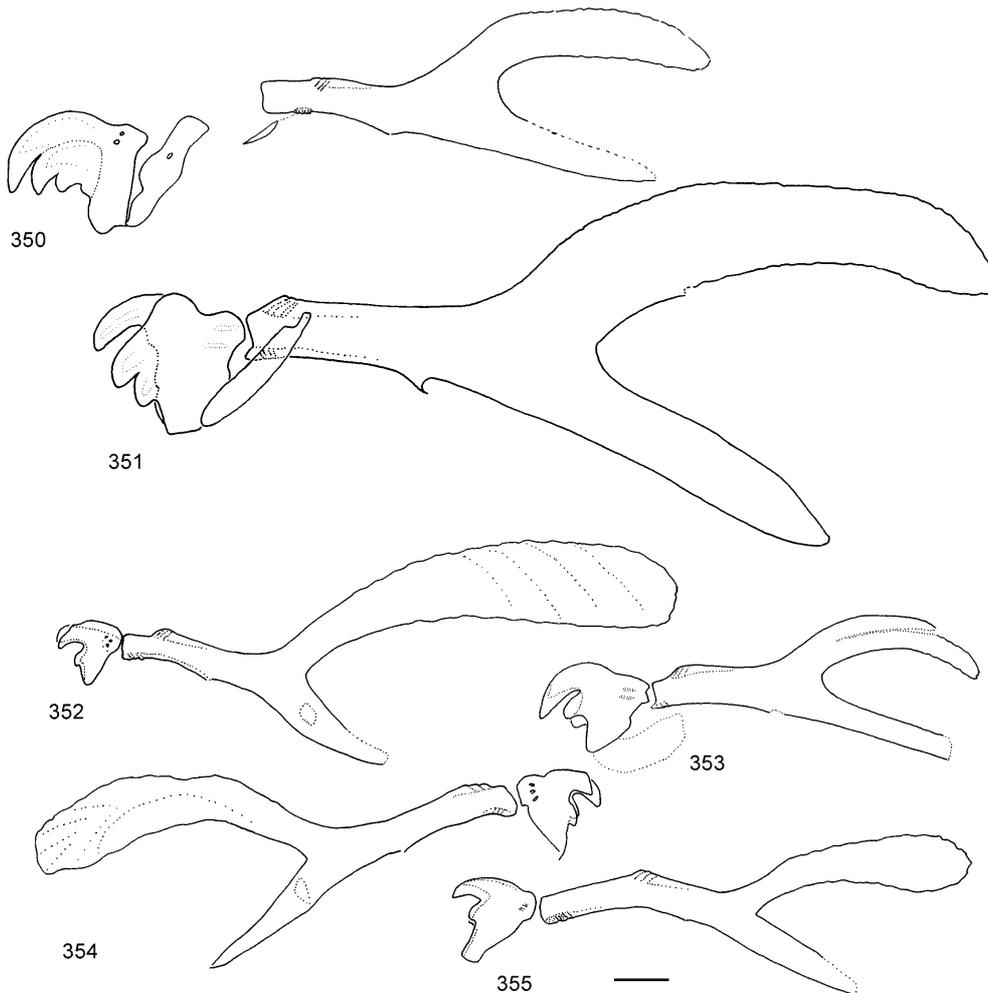


Abb. 350-355: Cephalopharyngealskelette erster Larvalstadien. 350: *Napomyza lateralis* (Mandibularkomplex vom Mittelstück getrennt.); 351: *Phytomyza continua*; 352: *Phytomyza lappae*; 353: *Ph. krygeri*; 354: *Chromatomyia nigra*; 355: *Chr. milii*. Maßstrich = 15 μ m.

Die Körpersegmente haben eine oder zwei Reihen Campaniformer Sensillen. Die **Vorderstigmen** sind rosettenförmig, kurz, mit einer etwas gebogenen, einteiligen Oberfläche; beide Stigmen stehen relativ weit voneinander entfernt. Die ca. 14 terminalen Knospen bilden zwei unregelmäßige Reihen. Die in Reihen angeordneten Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind lang und haarartig, genau wie andere Haare auf der Körperoberfläche. Sie befinden sich hauptsächlich am Vorderrand der Segmente. Die **Hinterstigmen** inserieren in deutlichem Abstand voneinander erheblich unter dem Oberrand des Segmentes und sind deutlich nach hinten gerichtet und fast so dick wie der Stigmenkranz. Die terminalen Knospen eines Stigmas bilden einen breiten Kranz, der nur an den Innenseiten unterbrochen ist. Das Innere des Kranzes stellt eine glatte gewölbte Fläche dar, in deren Inneren die Häutungsnarbe liegt. Die einzelnen Knospen sind gut zu erkennen. Das **Letzte Segment** ist wie die übrigen Segmente mit Campaniformen Sensillen bedeckt. Setulae von der für diese Spezies charakteristischen Form sind auf dem letzten Segment vor allem auf der unteren Hälfte locker verteilt. Auf der Dorsalseite über den Hin-

terstigma befinden sich auf dem Segment zwei nebeneinander liegende Höcker. Auf der eher flachen **Analwölbung** liegen zwei papillenförmige Analorgane.

L1 (Abb. 353): Das Gesicht hat keine Mittelfurche; der Unterrand der Gesichtsmaske umschließt die beiden oberen Mundhaken. Seitliche Mundlappen befinden sich zwischen den oberen und den unteren Mundhaken und bilden laterale Begrenzungen der Mundöffnung. Sinnesorgane der Gesichtsmaske sind auf dem Präparat nicht zu erkennen. Die Mandibeln haben eine ähnliche Form wie *Ph. ilicis* und *ranunculi*, die oberen Mundhaken sind größer und dicker als die unteren. Die oberen Mundhaken unterscheiden sich von anderen *Phytomyza* und *Chromatomyia*-Arten durch die starke hakenartige Abwärtsbiegung (Abb. 353). Der linke obere Mundhaken ist zwar länger und breiter, steht aber etwas tiefer als der rechte. Beide bilden zusammen eine dorsal und ventral geschlossene Röhre, das zeigen hier nicht gezeigte REM-Aufnahmen. Die unteren Mundhaken befinden sich etwa auf gleicher Höhe in deutlichem Abstand voneinander, dieser wird teilweise von einem breiten Labium ausgefüllt. Die Dorsalflügelbrücke endet vor dem Vorderrand des völlig geraden, mit dem Ventralflügel eine Linie bildenden Mittelstücks. Der stark gebogene Dorsalflügel ist wenig länger als der Ventralflügel und weist eine auffällige Längsverdünnung auf.

Bionomie: Samenminierer in den Samenanlagen von *Aquilegia vulgaris*. Die Larven fressen in der Regel sämtliche Samen in einer Schote auf und wechseln sogar, wenn die Kapsel zu wenig Nahrung liefert, in eine benachbarte. Darüber hinaus können sie auch in der Umhüllung der Schote minieren. Die Verpuppung erfolgt in der Kapsel, wobei das Puparium mit seiner dunkelbraunen Färbung kaum von den reifen Samen zu unterscheiden ist. Die breite Form der Hinterstigma wird im allgemeinen Teil über Stigma diskutiert (s. Anfangsteil S. 28 ff.).

Phytomyza lappae Goureau, 1851 (Abb. 349, 352, 330, 356-357)

Material: D, NRW, Bi., ex *Arctium minus*, leg. Dem. (0306981, 2006976)

Beschreibung: L: - 2,3 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,4 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,07 mm. Die **Gesichtsmaske** hat eine tiefe, an der Spitze stark verbreiterte Mittelfurche. Der Terminalkomplex besteht aus zehn sichtbaren Sinnesorganen insgesamt, unter diesen sind T1,4,5 klar identifizierbar. Die übrigen Sinnesorgane der Gesichtsmaske haben die übliche Anordnung. Die oberen Lateralorgane befinden sich auf großen Lateralplatten. Die Stirn besitzt zwei gemeinsam über dem Gesicht beginnende, jeweils außen um den Frontalprozeß herumlaufende Haarreihen. Ein Frontalprozeß liegt im oberen Drittel der Stirn und erscheint ein- oder zweigliedrig, apikal verbreitert. Etwas tiefer verläuft eine tiefe Stirnfurche bis zum Ende des Kopfsegments. Die insgesamt vier Mundhaken der **Mandibeln** alternieren gleichmäßig, wobei die oberen Mundhaken länger, spitzer und stärker als die unteren gebogen sind. Der rechte Mundhaken liegt dabei näher am Gesicht. Über den Mundhaken liegen zwei etwa gleichgroße **Mundlappen**, die parallel zu den Gesichtshälften ausgerichtet sind und eine Lücke zwischen Mund und Gesichtsrand ausfüllen (Abb. 357). **Cephalopharyngealskelett:** Über dem Mandibularkomplex befinden sich kleine Dorsalsklerite. Die linke Mandibel hat dorsal eine deutlich entwickelte hintere Kante. Das Mittelstück ist etwas kürzer als der untere Arm des Basalstücks. Das Basalstück ist sehr flach, Mittel- und Basalstück bilden dorsal eine fast gerade Linie; darüber, vom apikalen Ende der Dorsalflügelbrücke bis zum Hinterrand, befindet sich eine lange membranöse "Rückenflosse". Oberer und unterer Teil des Dorsalflügels teilen sich noch vor der Verzweigung von Dorsal- und Ventralflügel. Der Ventralflügel ist halb so lang wie der Dorsalflügel, schwach sklerotisiert und mit erkennbarem Fenster. **Vorderstigma:** Die einzelnen Knospen sind von einer Membran überdeckt, so daß eine einfache, etwas gebogene äußere Form entsteht. Die ca. zwölf Knospen bilden einen nicht geschlossenen Kreis. **Lokomotionsgürtel** mit

sehr kleinen Dentikeln. Die **Hinterstigmen** befinden sich in der dorsalen Hälfte des letzten Segments und sind nach hinten gerichtet. Die breite Stigmenplatte liegt auf einem kurzen, breiten Stigmenträger und hat über 20 schlitzförmige Öffnungen, die unregelmäßig mit deutlichen Lücken in einem nicht geschlossenen Kreis angeordnet sind. Die einzelnen Knospen sind auf der REM-Aufnahme zu erkennen. Die **Analwölbung** besitzt papilliforme Analorgane.

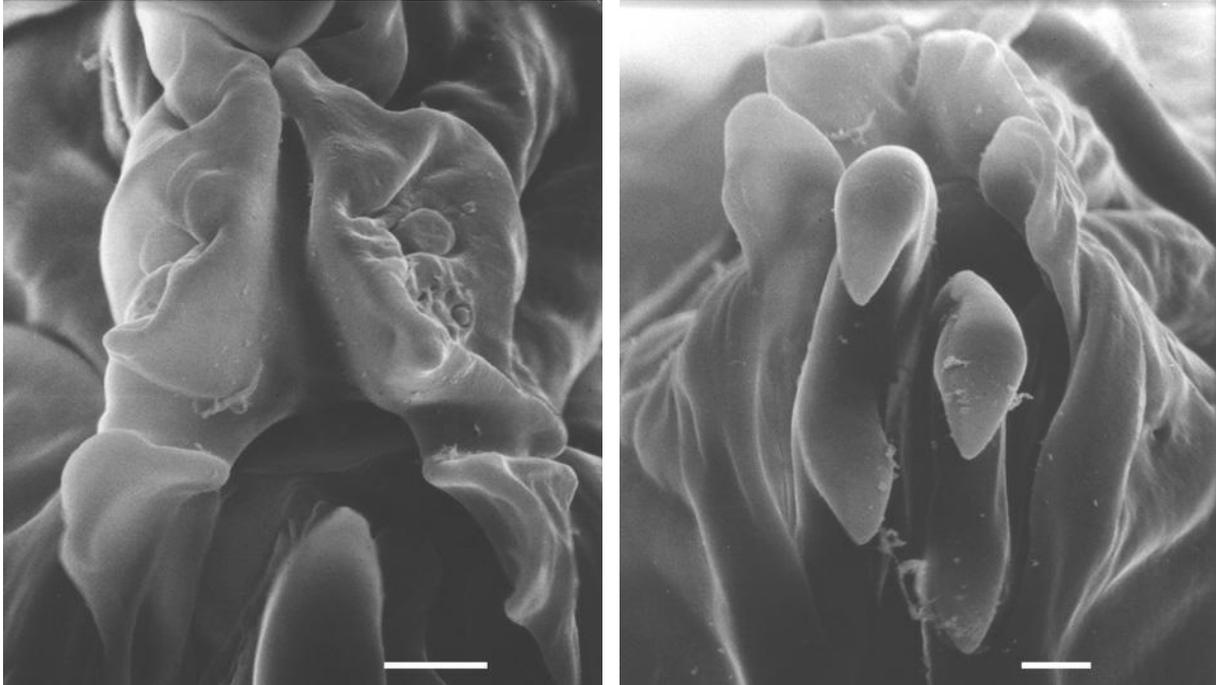


Abb. 356-357: *Phytomyza lappae*, drittes Larvalstadium. 356: Gesichtsmaske; 357: Mandibeln. Maßstriche = 5 μm .

L1: Die zwei oberen, eher geraden Mundhaken alternieren schwach und bilden einen inneren Hohlraum. Darunter befindet sich an jeder Mandibel ein weiterer, erheblich kleinerer Mundhaken. Das Mittelstück ist schwach gebogen; die Spitze der Dorsalflügelbrücke befindet sich in der vorderen Hälfte des Mittelstücks. An der Basis des sehr kurzen, nach innen gebogenen Ventralflügels liegt ein kleines rundes Fenster. Der Dorsalflügel ist mehr als dreimal so lang wie der Ventralflügel und apikal stark verbreitert.

Bionomie: Blattminierer an *Arctium*. Die Larven weichen auf charakteristische Weise dickeren Blattnerven aus, indem sie eine Weile seitlich an ihnen entlang minieren, bis der Nerv im distalen Bereich des Blattes dünn genug ist, um ihn leicht zu überqueren.

***Phytomyza ranunculi* (Schrank, 1803) (Abb. 25, 343, 358-360)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Ranunculus repens*, leg. Dem. (0705992).

Beschreibung: L: - 3,3 mm; B: - 0,8 mm. Die schmale und tiefe Mittelfurche der Gesichtsmaske verbreitert sich ventral. Dort sind die inneren Bereiche der Gesichtshälften deutlich vorgewölbt. Dorsal teilt sich die Mittelfurche in zwei dünnere Diagonalfurchen, welche bis zum Hinterrand des Kopfsegments reichen und den dreigliedrig erscheinenden Frontalprozeß einschließen. Auf der dorsalen Hälfte des Kopfsegments befindet sich eine obere Lateralfurche.

Sinnesorgane: Die Oberen Lateralsinnesorgane liegen auf Lateralplatten. I1 liegen auf stark hervortretenden Wülsten neben den Dorsalorganen; I2 sind schlitzförmig verlängert. Am vorliegenden Präparat sind folgende Elemente des Terminalkomplexes identifizierbar: Die Papil-

len T1,2 sowie die Campaniformen Sensillen T3,4,8 sind erkennbar. Seitlich der Terminalorgane befindet sich eine dünne Furche. **Mandibeln:** Mundhaken von einheitlicher Form, gleichmäßig aber schwach alternierend, die oberen Mundhaken sind deutlich länger und stärker nach unten gebogen. **Mundlappen** befindet sich nur auf der linken Seite des Kopfsegments. Die breiten Träger der **Vorderstigma** sitzen nicht unmittelbar nebeneinander; die mindestens zehn

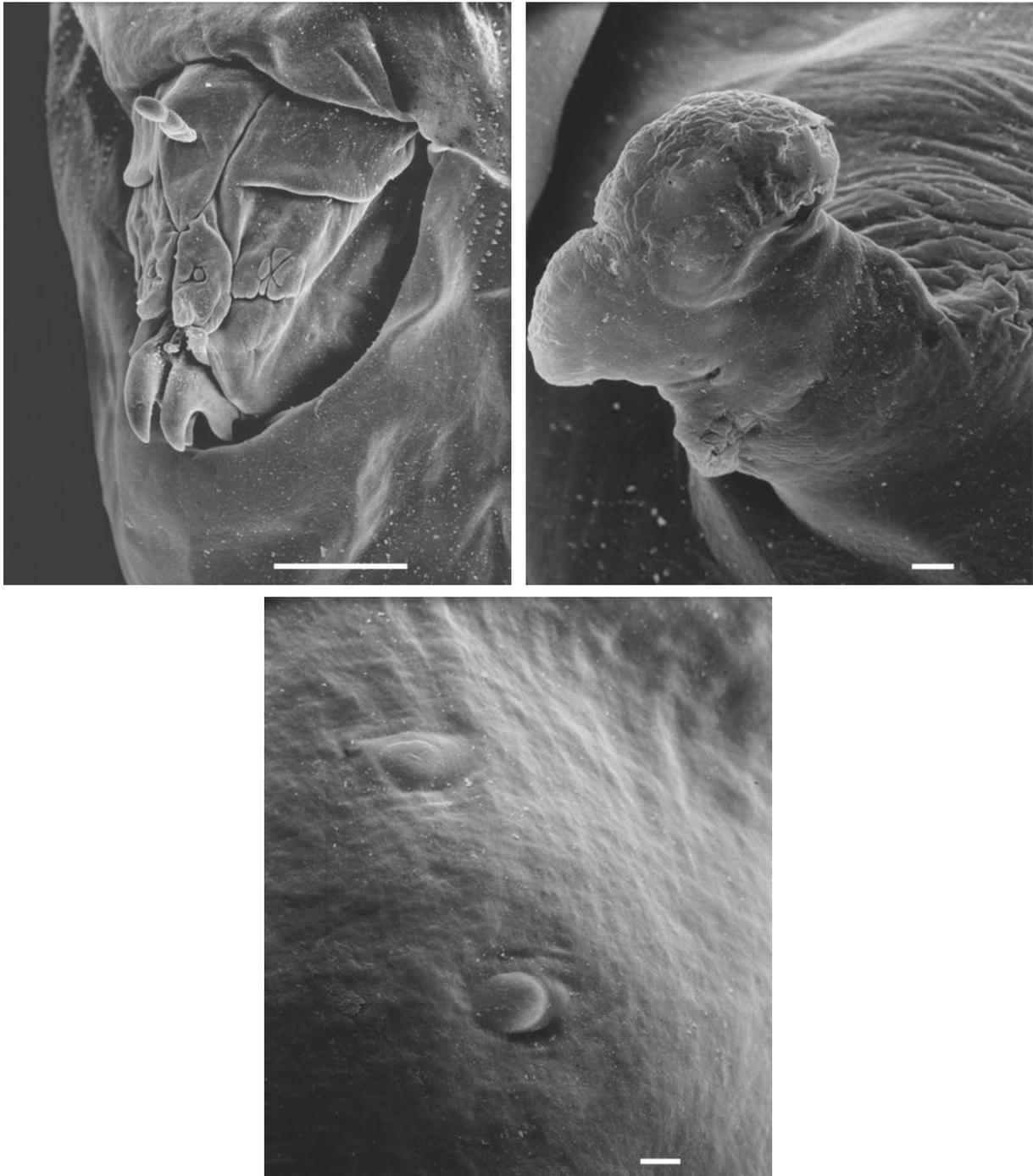


Abb. 358-360: *Phytomyza ranunculi*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach u.: 358: Kopfsegment; 359: Vorderstigma; 360 (unten): Subspirakularorgan. Maßstriche: 358 = 50 μm ; 359; 360 = 5 μm .

Knospen befinden sich mehrreihig auf einer schmalen, zu einer Seite gebogenen Stigmenoberfläche. Die kleinen und wenig zugespitzten Dentikel der **Lokomotionsgürtel** sind klein und von einheitlicher Größe. Auf der Oberfläche der **Hinterstigmen** ist etwa in der Mitte die Häutungsnahe gut zu erkennen. Die ca. 20 terminalen Knospen mit den Atemöffnungen bilden einen innen offenen, seitlich flachgedrückten Kreis. Apikal nur wenig schmaler als die größte Breite der Stigmenplatte sind die dicken, konisch geformten Stigmenträger. Am **letzten Segment** sind zwei Paare nebeneinander befindlicher flacher Papillen zu erkennen, die vermutlich Elemente der Subspirakularprozesse darstellen. Sie liegen nicht auf einer Wölbung. Die glatte **Analwölbung** ist lateral und caudal von einer halbkreisförmigen Furche umgeben.

L1 (Abb. 343): Die Gesichtsmaske hat keine Mittelfurche, dafür bilden die schlitzförmigen unteren Inneren Sinnesorgane schräge Furchen, die nach unten zur Mitte des Gesichtsunterrand verlaufen. Der Terminalkomplex enthält zahlreiche Elemente, die etwa die gleiche Form und Anordnung aufwiesen wie die älteren Larven. I1, M1,2 und der Dorsalkomplex sind ebenfalls vorhanden. Die oberen Mundhaken der Mandibeln werden von außergewöhnlich großen seitlichen Mundlappen von allen Seiten umschlossen. Im Bereich der sichtbaren Spitze der Mundhaken, die unter den Mundlappen hervorragen, sind diese nicht miteinander verwachsen, der rechte ist etwas höher. Vermutlich sind hier anders als bei anderen *Phytomyza*-Arten, die Mundlappen wesentlich beteiligt, eine geschlossenen Röhre zu formen. Die unteren Bereiche der Mandibeln sind aufgrund der Stellung des Kopfsegments nicht zu erkennen.

Bionomie: Blattminierer an *Ranunculus* spp. Die meisten Erzeuger von Gangminen liegen minieren in einer wellenförmigen Bewegungsweise und produzieren dabei eine Mine, die deutlich die Breite ihres Körpers übersteigt. Das ist bei der vorliegenden Art anders: Die Larven bilden eine gerade Mine, die etwa genau so breit sind wie die minierende Larve.



Abb. 361-362: Von links: 361: *Phytomyza tussilaginis*, Kopfsegment; 362: *Ph. virgaureae*, Kopfsegment. Maßstriche = 50 μm .

***Phytomyza tussilaginis* Hendel, 1925 (Abb. 361)**

Material: Zoerner 4168 ex *Tussilago farfara*.

Beschreibung der Art mit Puparien in Griffiths 1972a (Senecioneae).

Beschreibung: L: 3,4 mm; B: 0,9 mm. Das **Kopfsegment** ist insgesamt relativ kurz und breit. Die Stirn läuft bogenförmig auf die Mittelspalte der Gesichtsmaske zu, darüber ist sie mit kleinen Setulae besetzt. **Gesichtsmaske** ist zweigeteilt und fast doppelt so breit wie lang. Der Unterrand des Gesichts unter der Mittelfurche ist stark konkav; die unteren Gesichtsränder weisen Innere Protuberanzen auf. **Sinnesorgane:** Dorsalpapillen befinden sich ziemlich genau in der Mitte der jeweiligen Gesichtshälfte. An der Außenseite der Papillen ist je eine kleinere Grube zu erkennen. Der Terminalkomplex läßt zehn Elemente erkennen, die Zusammensetzung der Elemente entspricht dem für *Phytomyza* üblichen Muster. Die Oberen Inneren Sinnesgruben I1 liegen auf einer auffälligen, halbkugeligen Wulst. Die Oberen Lateralorgane liegen auf breiten Lateralplatten. Die Mundlappen sind eher groß, sie erweitern den Mundrand und füllen die Lücke zwischen der weiter vorstehenden Gesichtsmaske und dem oberen Mundrand. Die **Mandibeln** haben etwa mittlere Breite und Stärke, beide haben zwei alternierende Mundhaken, die so angeordnet sind, wie es für *Phytomyza*-Blattminierer typisch ist. Die kurzen und kugelförmigen **Vorderstigma** liegen eng nebeneinander, der Abstand entspricht etwa einer Stigmenträgerbreite. **Lokomotionsgürtel** bestehen aus kleinen stumpfen Dentikeln, hauptsächlich rechts von deutlichen mittelgroßen Muskelansatzstellen. Die **Hinterstigma** bestehen aus über 30 einzelnen Knospen, die auf zwei gegenüberliegenden Zweigen und einer kleineren Mittelgruppe eher regellos angeordnet sind. Die schlitzförmigen Öffnungen sind deutlich zu erkennen. Die Stigma liegen gegenüber der Analöffnung etwas zurückgesetzt und sind eher nach hinten als nach oben orientiert. Eine lange Reihe von Muskelansatzstellen beginnt zwischen den Hinterstigma und reicht nach vorne, etwa bis zur Mitte des Segments. Zwei Flächen liegen auf der Hinterseite zwischen Hinterstigma und Analwölbung. Die **Analöffnung** ist lang mit glatter Oberfläche und kaum sichtbaren Analorganen.

Bionomie: Blattminierer an *Tussilago farfara* und *Petasites* spp. (Asteraceae) (Spencer 1976).

***Phytomyza virgaureae* Hering, 1926 (Abb. 362, 363-366, 367)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Bellis perennis*, leg. Dem. (1607971, 1706974, 2306991).

Beschreibung: L: - 2,6 mm; B: - 0,9 mm; LPh: 0,36 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,08 mm. Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** ist auch lichtmikroskopisch gut zu erkennen; sie ist am Unterrand verbreitert und verzweigt sich über der Stirn. Die Ränder der Mittelfurche sind zu Inneren Protuberanzen erweitert und nach vorne vorgewölbt. Über dem Gesicht befindet sich eine kleine, mit kurzen und dünnen Setulae besetzte Fläche. Von dort aus verläuft eine Stirnfurche nach hinten.

Sinnesorgane: Der Terminalkomplex läßt zehn Elemente erkennen, T1,2 sind papilliform, T5,6 Campaniforme Sensillen, die übrigen Elemente sind Gruben. I1 liegt auf einer auffälligen Wölbung, deren Unterrand mit Filamenten besetzt ist (Abb. 362). I2, eher groß, liegt am Oberrand der inneren Protuberanz der Gesichtsmaske. Die Oberen Lateralorgane befinden sich, wie bei den meisten anderen *Phytomyza*-Arten, auf deutlich von der Umgebung abgesetzten Platten. Das Mandibularorgan besitzt zwei Gruben. Die **Mandibeln** sind relativ kurz und haben einen deutlichen Abstand zueinander. Die rechte obere Mandibel liegt fast im Zentrum der Gesichtsmaske. Zwar sind die **Mundlappen** etwa gleich groß, doch von unterschiedlicher Form. Der

rechte ist ganz nach außen gerichtet, während der linke den Bereich über der kleineren linken Mandibel bedeckt und nur wenig nach außen gerichtet ist. Beide Mundlappen sind sowohl mit dem gut sichtbaren Oberrand als auch dem Seitenrand der Mundöffnung verwachsen.

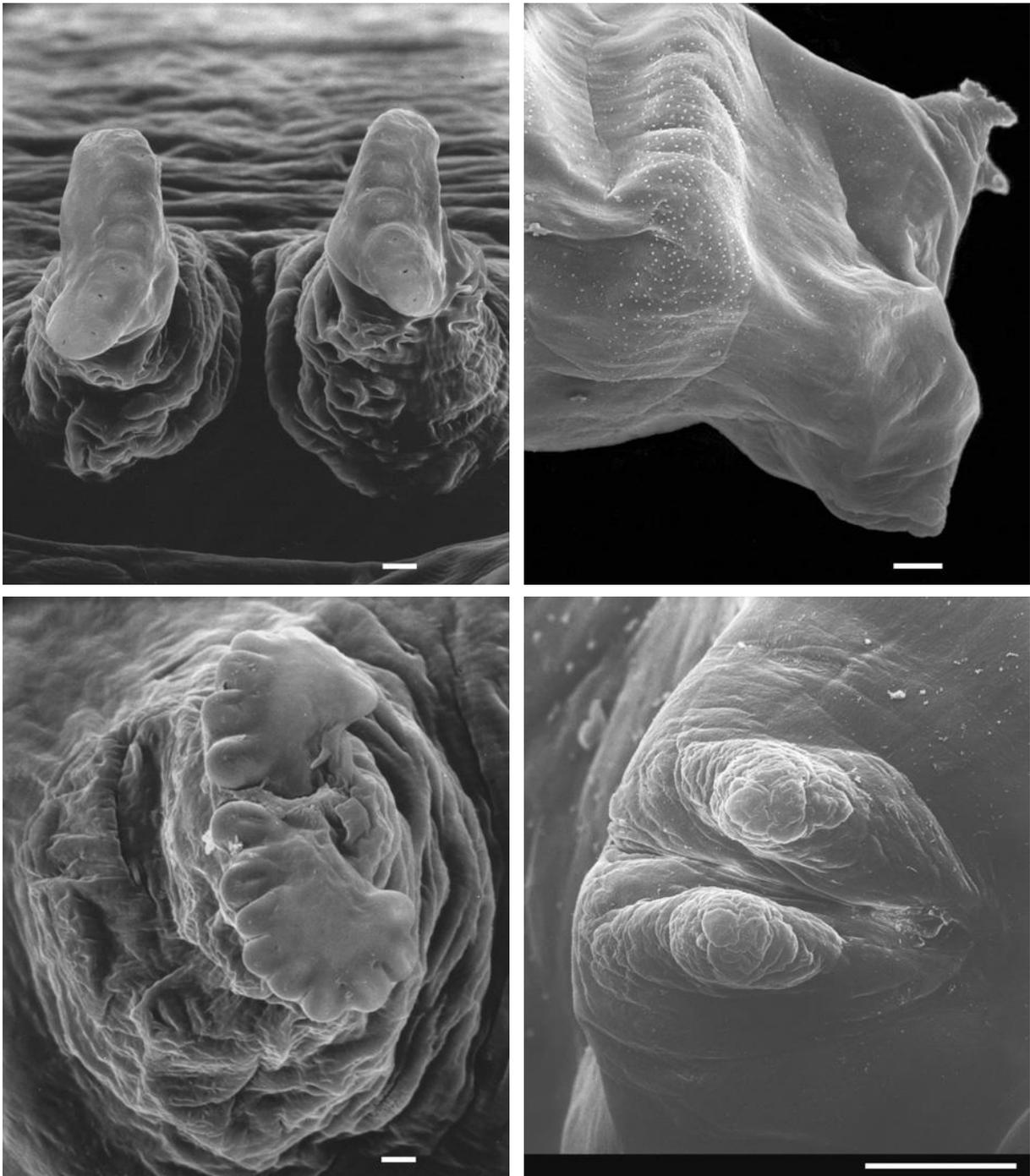


Abb. 363-366: *Phytomyza virgaureae*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 363: Vorderstigmen; 364: Hinterteil; 365: Hinterstigma; 366: Analwölbung. Maßstriche: 363, 365 = 5 μm ; 364, 366 = 50 μm .

Cephalopharyngealskelett: Über den Mandibeln sind kleine Dorsalsklerite vorhanden. Das Mittelstück ist am Vorderrand dünn und verbreitert sich graduell nach hinten. Der Dorsalflügel des Basalstückes hat einen deutlich entwickelten unteren Teil; der obere Teil wird hinter dem vorderen Drittel graduell schmaler, aber weniger stark als bei *krygeri*. Der Ventralflügel weist ein geschlossenes Fenster auf. Die **Vorderstigmen** liegen dicht nebeneinander auf kurzen, dik-

ken Stigmenträgern; die ca. elf Knospen liegen in einer an beiden Enden zurückgebogenen Reihe. **Lokomotionsgürtel** bestehen aus breiten nicht sehr spitzen Dentikeln unterschiedlicher Größe; die Muskelansatzstellen innerhalb der Lokomotionsgürtel sind klein und unscheinbar. **Hinterstigmen:** Die terminalen Knospen der Hinterstigmen sind in einer nach innen gebogenen Reihe angeordnet. Die an der dorsalen Hinterkante schräg nach oben gerichteten Stigmenträger sind dick und leicht konisch geformt. Der ventrale Teil des letzten Segments ist gegenüber dem dorsalen etwas nach hinten verlängert. Die **Analöffnung** besitzt auffallend stark hervortretende Analprozesse, wie sie sonst nur von *Liriomyza* und verwandten Gruppen bekannt sind, auf denen aber keine Sinnesorgane zu erkennen sind.



Abb. 367: *Phytomyza virgaureae*, erstes Larvalstadium, Kopfsegment. Maßstrich = 5 μm .

L1: Die Gesichtsmaske hat keine Mittelfurche und einen geraden Unterrand, der mit dem Mundrand verwachsen ist. Bestimmend sind die schlitzförmigen unteren Inneren Sinnesorgane I2, die wie bei *ranunculi* nach unten aufeinander zulaufen. Die Mandibeln weisen je zwei Mundhaken auf, von denen die zwei oberen eine asymmetrische Röhre bilden, wobei der rechte obere Mundhaken etwas über dem linken liegt. Die zwei unteren Mundhaken sind wesentlich kürzer und liegen fast auf gleicher Höhe. Zwischen ihnen liegt der eher breite untere Mundlappen, an dessen Basis zwei Gruben der Labialorgane zu erkennen sind. Unter dem Mundrand ragen zwei große obere Mundlappen hervor, die die oberen Mundhaken dorsal und lateral weiträumig umhüllen. Das Cephalopharyngealskelett ähnelt auch hinsichtlich des Fensters im Ventralflügel dem von *lappae*. Der Dorsalflügel ist etwas kürzer.

Bionomie: Blattminierer an *Bellis perennis* und *Solidago virgaurea* (Asteraceae) (Griffiths 1976). Das vorliegende Material stammt ausnahmslos aus den Blätter des Gänseblümchens (*Bellis perennis*), wo die Larven häufig neben denen von *Liriomyza pusilla* gefunden wurden. Im untersuchten Gebiet wurde die Art von Juni bis November häufig gefunden.

Chromatomyia

Gemeinsamkeit dieser vermutlichen Teilgruppe von *Phytomyza* ist das Verpuppen in der Mine und das Herunterbiegen der Thoraxsegmente während der Bildung des Pupariums, so daß die Vorderstigma nach ventral gerichtet sind ("slipper shaped") und sich in der Mine festhalten (Abb. 28-29). Letzteres Merkmal kann als überzeugende Autapomorphie gelten. Die heutige "Definition" der Gattung wurde von Griffiths (1974) formuliert. Ein früherer Name war "*Phytomyza-syngenesiae*-group" (Griffiths 1967). Die in der Kurzcharakteristik der *Phytomyza*-Arten erwähnten Merkmale lassen sich ausnahmslos auch zur Beschreibung der *Chromatomyia*-Arten anwenden. Auch die Form der ersten Larvenstadien stimmt überein. Hinzufügen ließe sich noch, daß bei *horticola* auch geteilte Mundlappen gefunden wurden, die denen von *Aulagromyza hendeliana*, *cornigera* und *heringi* entsprechen.

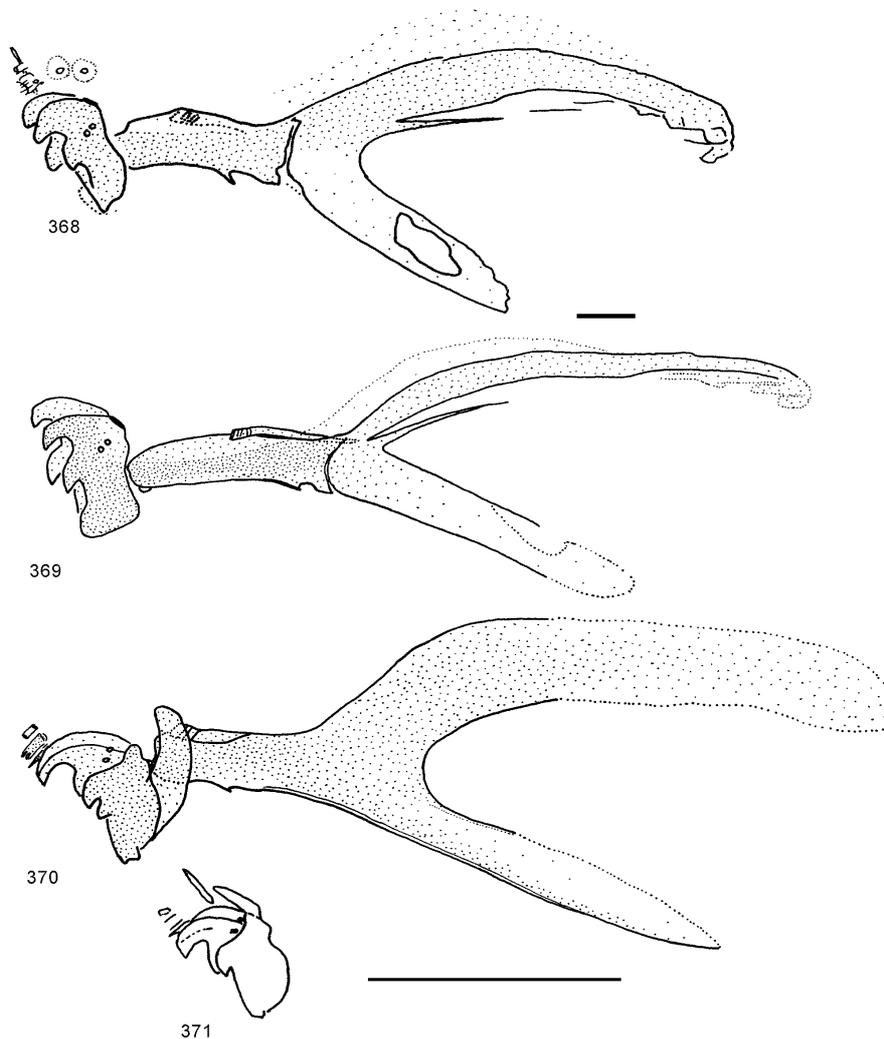


Abb. 368-371: *Chromatomyia*, Cephalopharyngealskelette dritter Larvalstadien. 368: *Chr. horticola*; 369: *Chr. milii*; 370: *Chr. scolopendri*; 371: Mandibularkomplex eines Individuums von *Chr. scolopendri* mit weniger Mundhaken. Maßstriche: 368 = 25 μ m; 369-371 = 0,1 mm.

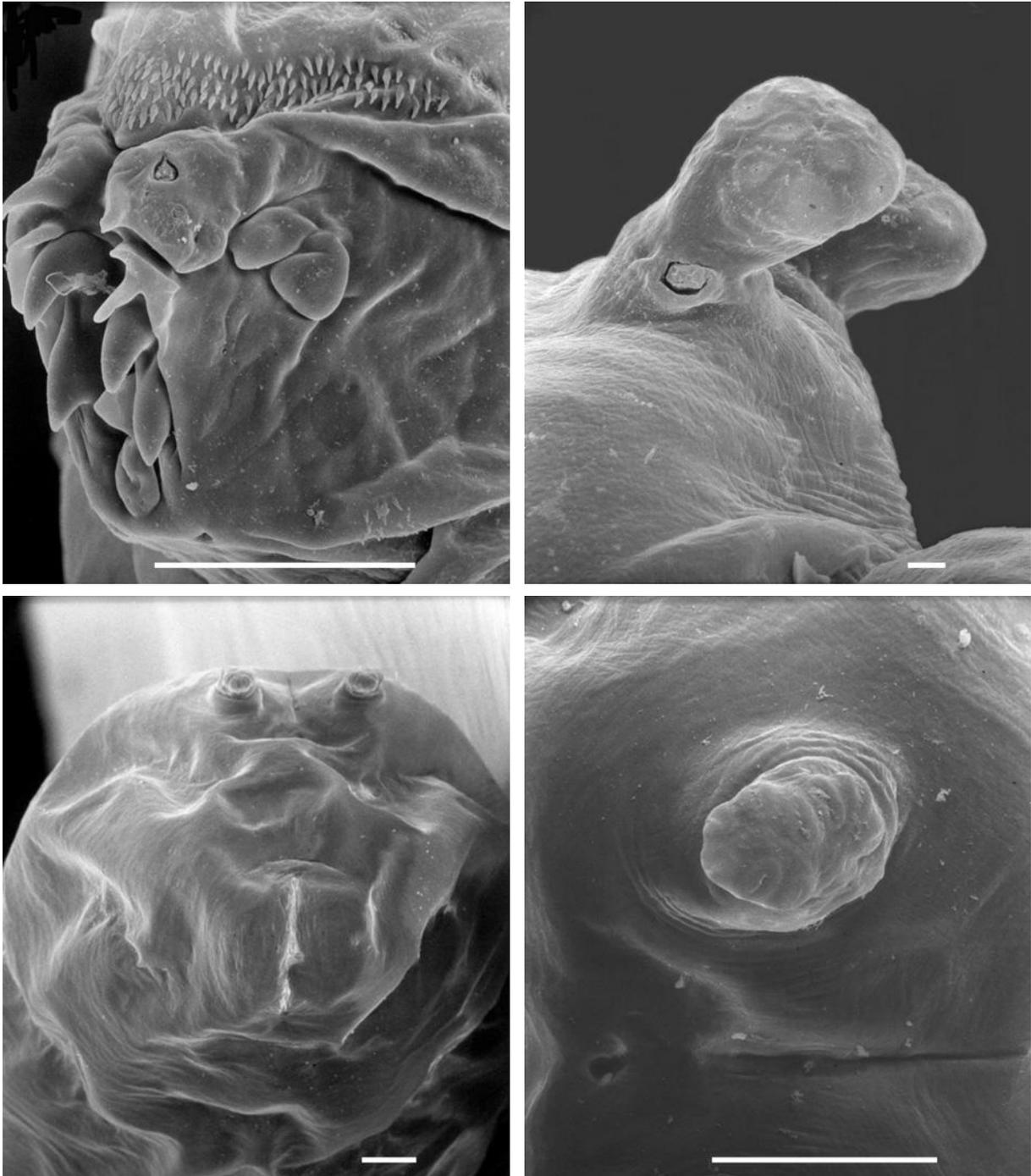


Abb. 372-375: *Chromatomyia horticola*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 372: Kopfsegment; 373: Vorderstigma; 374: Hinterteil; 375: Hinterstigma. Maßstriche: 372, 374, 375 = 50 μm ; 373 = 5 μm .

***Chromatomyia horticola* (Goureau, 1851) (Abb. 368, 372-375)**

Material: D, Niedersachsen, Hannover, Wirt: Zierpflanze, Asteraceae, leg. Dem. (0308982).

Beschreibung: L: - 2,5 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,27 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,06 mm. Die Mittelfurche der **Gesichtsmaske** ist sehr breit und tief, sie spaltet sich auf Höhe der Dorsalorgane. Sie ist insgesamt breiter als hoch. Am Unterrand befinden sich zwei Innere Protuberanzen, wie sie oft bei *Liriomyza*-Arten, aber seltener bei *Phytomyza* vorkommen. Die **Sinnes-**

organe des Kopfsegments sind vollständig vorhanden, I2 ist etwas länglich, M2 befindet sich auf einer Wölbung. Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind sichtbar und haben die übliche Gestalt. Die oberen Lateralorgane, auf großen Platten gelegen, sind auch lichtmikroskopisch sichtbar (Abb. 368). Die **Mandibeln** mit ihren je zwei Mundhaken sind eher breit und haben einen deutlichen Abstand zueinander. Die größere rechte Mandibel ist auch deutlich breiter. Beide **Mundlappen** sind etwa von gleicher Gesamtgröße, aber von unterschiedlicher Form. Der linke umgibt die Außenseite des oberen linken Mundhakens und ist entsprechend mit dem Unterrand der Gesichtsmaske und dem oberen Mundrand verwachsen. Der rechte weist die gleichen Verwachsungen auf, in der Mitte der Grundfläche ragt ein senkrechter Fortsatz nach innen und überdeckt den oberen Mundhaken der rechten Mandibel. **Cephalopharyngealskelett:** Alle vier Mundhaken sind von recht einheitlicher Größe, wobei die unteren etwas stumpfer sind als die oberen. Die linke Mandibel besitzt keine hintere Kante. Die Dorsalflügelbrücke liegt eng über dem Mittelstück. Der Dorsalflügel ist dick, etwa so dick wie das Mittelstück. Ein unterer Teil ist wohl entwickelt. Der halb so lange Ventralflügel weist ein geschlossenes Fenster auf. Die **Vorderstigmen** sind kurz und kugelig geformt mit auf der ganzen Oberfläche unregelmäßig verteilten Stigmenöffnungen. Lichtmikroskopisch ist erkennbar, daß die Oberflächen der Stigmen länglich und nach hinten gebogen sind. Die **Lokomotionsgürtel** bestehen aus kleinen, annähernd gleich großen Dentikeln. Die **Hinterstigmen** sind unauffällig mit ca. neun Öffnungen, die in einem unregelmäßigen Kranz angeordnet sind. Auf dem **Letzten Segment** fehlen Subspirakularprozesse, Dentikel und Muskelansatzstellen. Die **Analwölbung** ist groß und glatt, es sind keine Analsinnesorgane zu erkennen.

Bionomie: Polyphager Blattminierer an zahlreichen Pflanzenfamilien, Spencer (1990) listet 35 auf. Die Art ist in der Paläarktis und Orientalis verbreitet und richtet an zahlreichen Kulturpflanzen Schäden an (Spencer 1973).

Chromatomyia nigra (Meigen, 1830) (Abb. 354, 376-377)

Material: D, NRW, Bi., ex *Holcus mollis*, leg. Dem. (0705993); D, NRW, Bi., ex *Festuca longifolia*, leg. Dem. (1805991).

Beschreibung: L: - 2,8 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,31 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,07 mm. Die **Gesichtsmaske** hat eine auch lichtmikroskopisch gut sichtbare Mittelfurche; darüber befindet sich ein breiterer Haarkranz. Zwei Lateralplatten sind deutlich ausgeprägt. **Sinnesorgane:** Außen, direkt neben den Dorsalpapillen, liegt je eine Grube, die bei anderen Arten nicht festgestellt wurde. Alle elf Elemente des Terminalkomplexes sind vorhanden, T8 ist als Beule entwickelt. Innere Sinnesgrube II sind klein und liegen auf flachen Beulen, I2 wurden nicht gefunden. M1 liegen nur auf flachen Beulen. Die oberen Laterale Sinnesgruben sind sehr klein, während eine der unteren auffällig groß ist, eine zweite konnte nicht eindeutig identifiziert werden. **Mandibeln:** Wie bei *Chr. horticola* ist die rechte Mandibel nicht nur höher, sondern auch breiter. Zwischen den Mandibeln befindet sich ein deutlicher Zwischenraum. **Mundlappen** sind etwas kleiner als bei *Chr. horticola*, aber von ähnlicher Form. Auch das **Cephalopharyngealskelett** entspricht weitgehend jenem dieser Art (Abb. 368). Die **Vorderstigmen** haben deutlich längere Stiele als *Chr. horticola*. Die zahlreichen Knospen sind unregelmäßig in einem Haufen angeordnet.

L1 (Abb. 354): Die beiden oberen Mundhaken sind wesentlich größer als die unteren und an der Basis miteinander verwachsen. Apikal sind die Mundhaken vermutlich getrennt. Das zeigt das einzige vorhandene Exemplar einer L1-Larve, obwohl die Spitzen der oberen Mundhaken abgebrochen sind. Die unteren Mundhaken zeigen eine Abweichung von dem üblichen Schema, wonach die Mundhaken der rechten Mandibel stets über den entsprechenden der linken liegen. Hier liegt der linke untere Mundhaken über dem rechten. Da beide stark nach innen gerichtet sind, kommen sie fast genau übereinander zu liegen. Das Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts unterscheidet sich von *milii*, indem es wie *horticola* eindeutig gerade ist. Der dünne Ventralflügel ist weniger als halb so lang wie der apikal verbreiterte Dorsalflügel und hat ein basales Fenster.

Bionomie: Minierer an zahlreichen unterschiedlichen Gräsern, mehrere Generationen im Jahr. Die Art kann gelegentlich an Getreide und Futtergras Schäden anrichten (Spencer 1973).

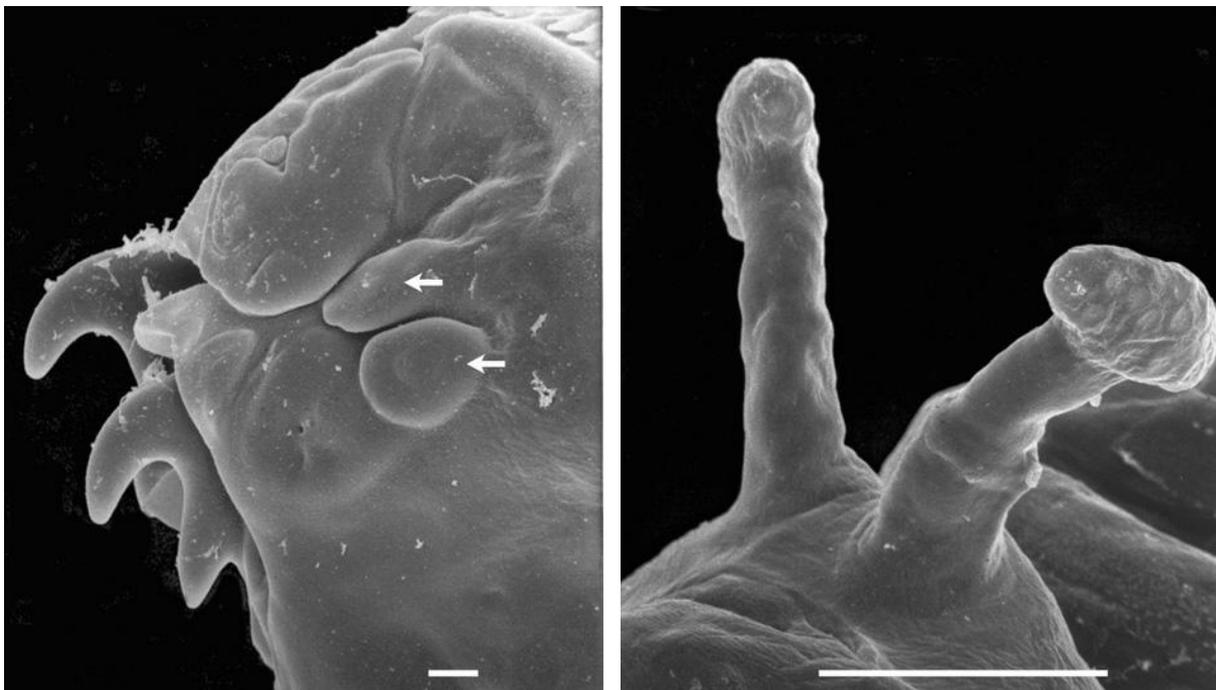


Abb. 376-377: *Chromatomyia nigra*, drittes Larvalstadium. Von links: 376: Kopfsegment (Pfeile zeigen verdickte obere Lateralorgane); 377: Vorderstigmien. Maßstriche: 376 = 5 μm ; 377 = 50 μm .

***Chromatomyia milii* (Kaltenbach, 1864) (Abb. 355, 369, 378-381)**

Material: Laborzucht, J. Scheirs (Antwerpen) (0001981).

Beschreibung: L: - 2,5 mm; B: 0,7 mm; LPh: 0,26 - 0,28 mm; LM: 0,03 mm; HM: 0,07 mm. Die breite **Gesichtsmaske** hat nur eine schwach angedeutete, nicht pigmentierte Mittelfurche, die von unterhalb der Dorsalorgane nach oben reicht. Der Unterrand der Gesichtsmaske ist in der Mitte, etwa über der rechten Mandibel wenig hochgebogen. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex zeigt alle elf Elemente. T1 liegt höher als T4 und ist sehr groß. I1 sind eher klein, liegen aber auf zwei deutlichen Beulen genau zwischen den Dorsalorganen; I2 sind groß und weiter voneinander entfernt. Nur ein Paar Marginalorgane konnte gefunden werden. Die oberen Lateralorgane befinden sich bei dieser Art auf einer gemeinsamen Lateralplatte. Die gleichmäßig alternierenden Mundhaken der **Mandibeln** sind lang und deutlich gebogen, die Mandibeln haben einen deutlichen Abstand voneinander. Mundlappen sind groß, apikal abge-

rundet, beide etwa von gleicher Größe. Sie sind nach oben über den Unterrand der Gesichtsmaske gewölbt. Die linke hat an der Basis direkt über der linken Mandibel zwei bis drei filamentartige Fortsätze (Abb.). **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex ist eher gedrungen und eckig; die linke Mandibel hat keine hintere Kante. Das Mittelstück ist nur dorsal mit dem Basalteil verwachsen. Der Dorsalflügel ist etwa um ein Drittel länger als der Ventralflügel; ein schmaler unterer Arm ist vorhanden. Der Ventralflügel weist ein offenes Fenster auf.

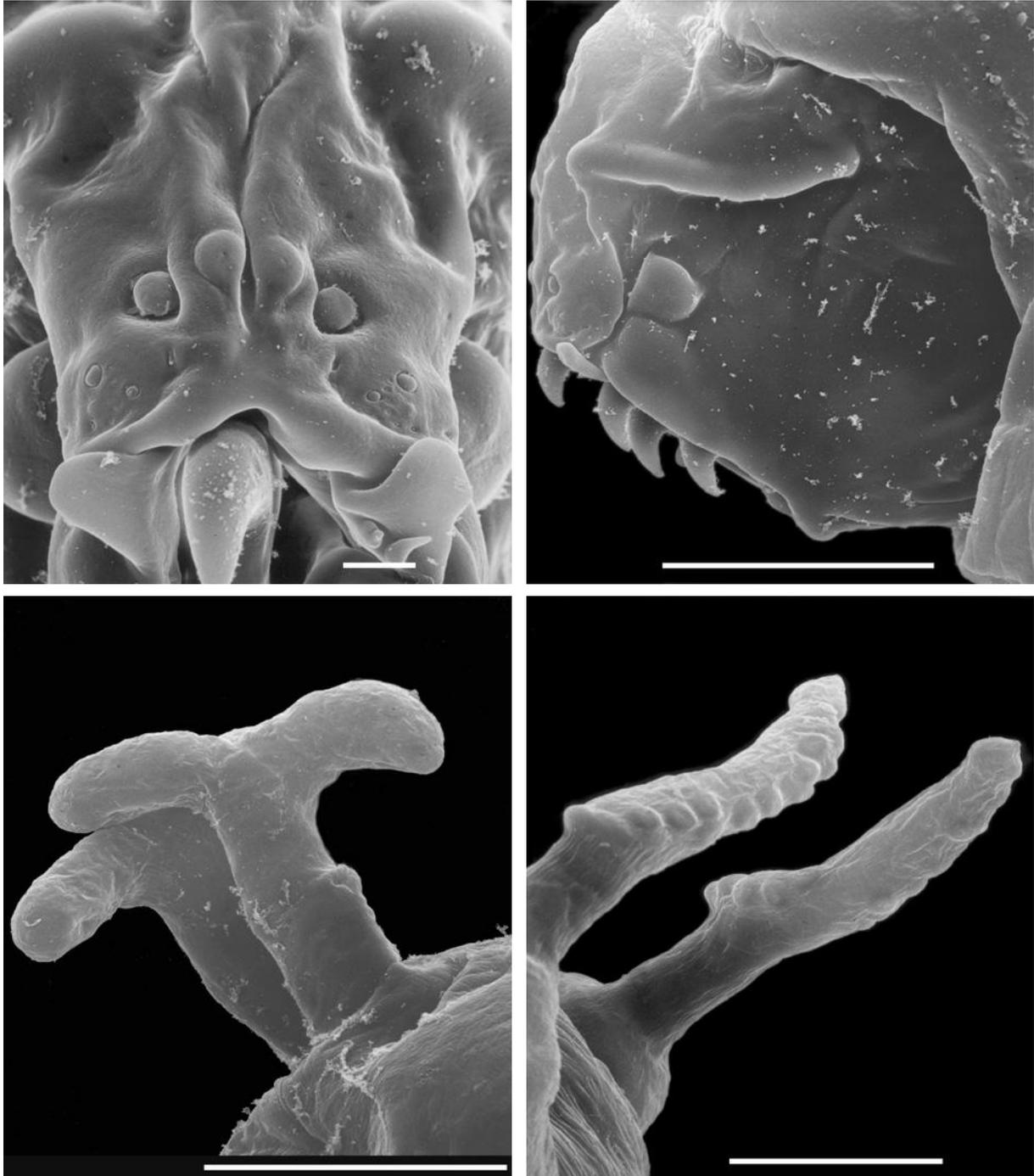


Abb. 378-381: *Chromytomyia milii*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 378: Gesichtsmaske; 379: Kopfsegment lateral; 380: Vorderstigmen; 381: Hinterstigmen. Maßstriche: 378 = 5 μm ; 379-381 = 50 μm .

Vorderstigmen: Groß mit langen und dünnen Stigmenträgern, auf deren Mitte jeweils die Häutungsnarbe zu erkennen ist. Die Stigmenplatte besteht aus zwei langen Zweigen, auf denen die einzelnen Knospen stark miteinander verwachsen sind. **Lokomotionsgürtel** sind unregelmäßig, aus kleinen Dentikeln bestehend. Die großen, dorsal auf dem Hinterrand des Segments lokalisierten **Hinterstigmen** haben lange und schmale Oberflächen; die zahlreichen Knospen sind dort in einer apikal geknickten Reihe angeordnet. Das kahle **Letzte Segment** ist langgestreckt, etwa so lang wie das vorletzte. Die **Analwölbung** ist stark ausgeprägt und liegt am Hinterrand des Segments.

L1 (Abb. 355): Der Mandibularkomplex ist ähnlich wie jener von *Phytomyza lappae*. Das lange Mittelstück ist in der Mitte deutlich nach unten gebogen; die Dorsalflügelbrücke endet etwa in der Mitte des Mittelstücks. Der Ventralflügel ist gut halb so lang wie der apikal deutlich verbreiterte Dorsalflügel und weist kein Fenster auf.

Bionomie: Oligophager Grasminierer. Das Puparium bleibt in der Mine und wird mit Hilfe der aufgerichteten Vorder- und Hinterstigmen festgehalten.

Chromatomyia primulae (Robineau-Desvoidy, 1851) (Abb. 382-385)

Material: D, Niedersachsen, Hannover, ex *Primula* cult., leg. Dem. (0308981).

Beschreibung: L: - 2, 4 mm; B: - 0,6 mm; LPh: 0,35 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,08 mm. Die **Gesichtsmaske** verfügt über eine sich nach unten erweiternde Mittelfurche, die kurz über dem Gesicht sich verliert. Am unteren Bereich der Mittelfurche befinden sich kleine innere Protuberanzen. **Sinnesorgane:** Der Terminalkomplex läßt zehn Elemente erkennen, nur T5,6 sind als Campaniforme Sensillen entwickelt. I1 liegen auf einer Beule, I2 sind schlitzförmig verlängert. Neben dem Seitenrand der Gesichtsmaske sind zwei Lateralplatten stark reduziert. Die oberen und unteren Lateralen Sinnesgruben sind weitgehend reduziert. Die **Mandibeln** sind schmal und alternieren sehr regelmäßig, die vier Mundhaken sind dünn und spitz. Obwohl die rechte Mandibel apikal nicht nach innen gerichtet ist, liegt der obere Mundhaken fast in der Mitte der Gesichtsmaske. Die Mandibeln scheinen insgesamt gegenüber der Gesichtsmaske versetzt zu sein. **Mundlappen** sind hauptsächlich mit den Seitenteilen des Kopfsegments verwachsen und beide nach außen gerichtet. **Cephalopharyngealskelett:** Die Dorsalflügelbrücke reicht etwa bis zur Mitte des Mittelstücks. Die zwei hinteren Teile, Mittelstück und Basalteil, sind nicht verwachsen. Der obere Teil des Dorsalflügels ist eher gerade und in der Mitte am breitesten. Die Verzweigung von oberem und unterem Teil des Dorsalflügels liegt vor der Abzweigung des Ventralflügels. Dieser ist nur etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und hat ein etwas verschwommenes Fenster. Die **Vorderstigmen** bestehen aus zwei etwa gleich großen, langen Verzweigungen, auf denen zahlreiche Öffnungen in Doppelreihe liegen. Auf den sehr langen Stigmenträgern liegen die Häutungsnarben in mittlerer Höhe. Vermutlich beginnt die Filzkammer erst im Bereich des außen befindlichen Stigmenträgers. **Lokomotionsgürtel** bestehen aus unregelmäßigen Reihen kleiner Dentikel von einheitlicher Größe. Bei der vorliegenden Art dienen nicht nur die Vorderstigmen, sondern auch die **Hinterstigmen** als Verankerungsorgan für das in der Mine verbleibende Puparium. Sie bestehen aus zwei Flügeln, die unregelmäßig mit im wesentlichen einer Reihe von Öffnungen besetzt sind. Der hintere ist doppelt so lang wie der vordere und wird zur Verpuppung nach oben gestreckt. Das **letzte Segment** ist unbehaart und glatt. Das gilt auch für die **Analwölbung**.

L1: Das erste Larvenstadium hat wie *milii* ein in der Mitte gebogenes Mittelstück des Cephalopharyngealskeletts und kein Fenster im Ventralflügel. Auch hinsichtlich der übrigen Charakteristika unterscheidet sich das Cephalopharyngealskelett nicht von dem *miliis*.

Bionomie: Minierer an *Primula*-Arten, sowohl an wilden Schlüsselblumen als auch an Gartenpflanzen, tritt eher spät im Jahr nach der Blütezeit der Wirtspflanzen auf.

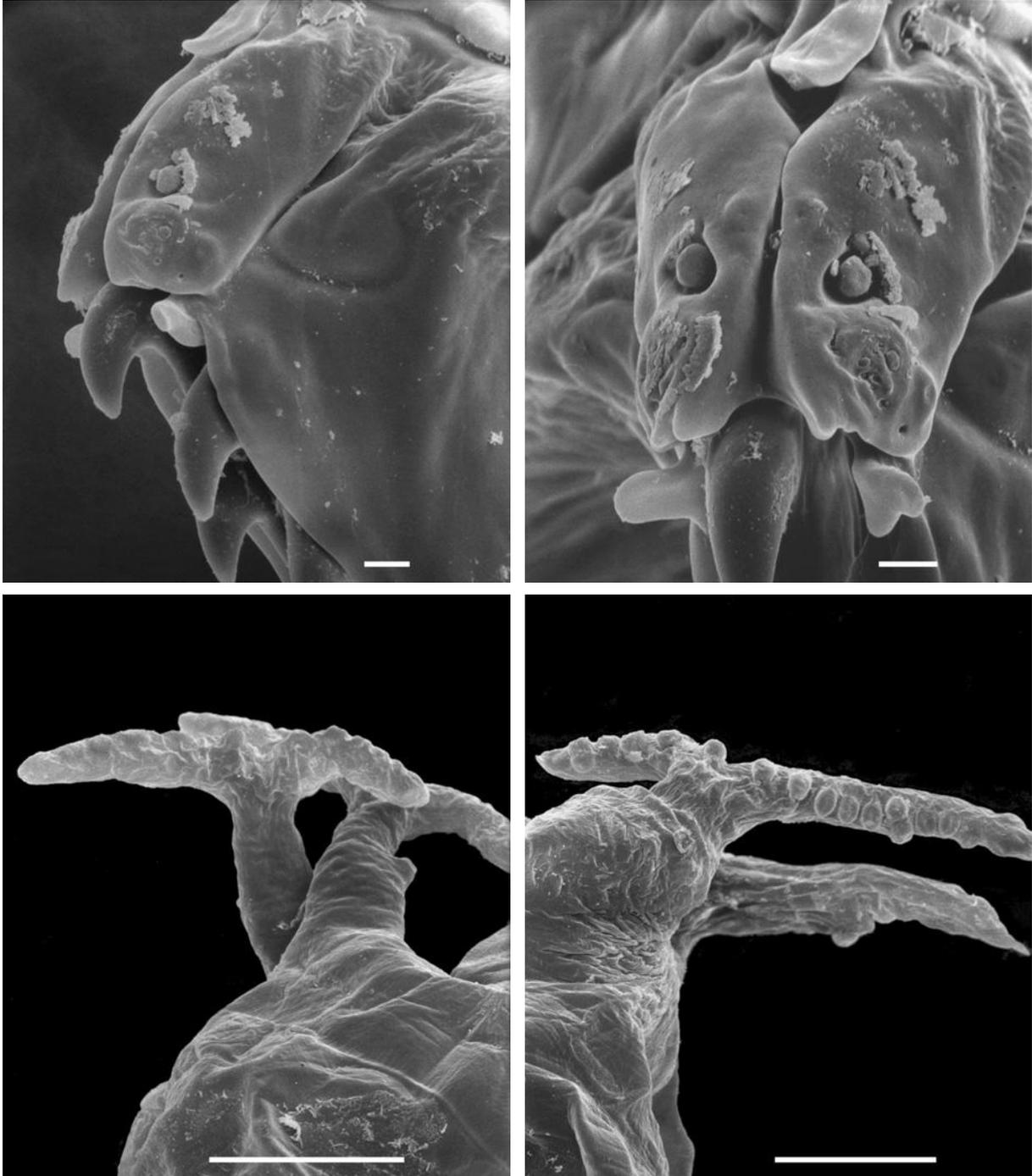


Abb. 382-385: *Chromatomyia primulae*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 382: Kopfsegment; 383: Gesichtsmaske; 384: Vorderstigmen; 385: Hinterstigmen. Maßstriche: 382, 383 = 5 μm ; 384, 385 = 50 μm .

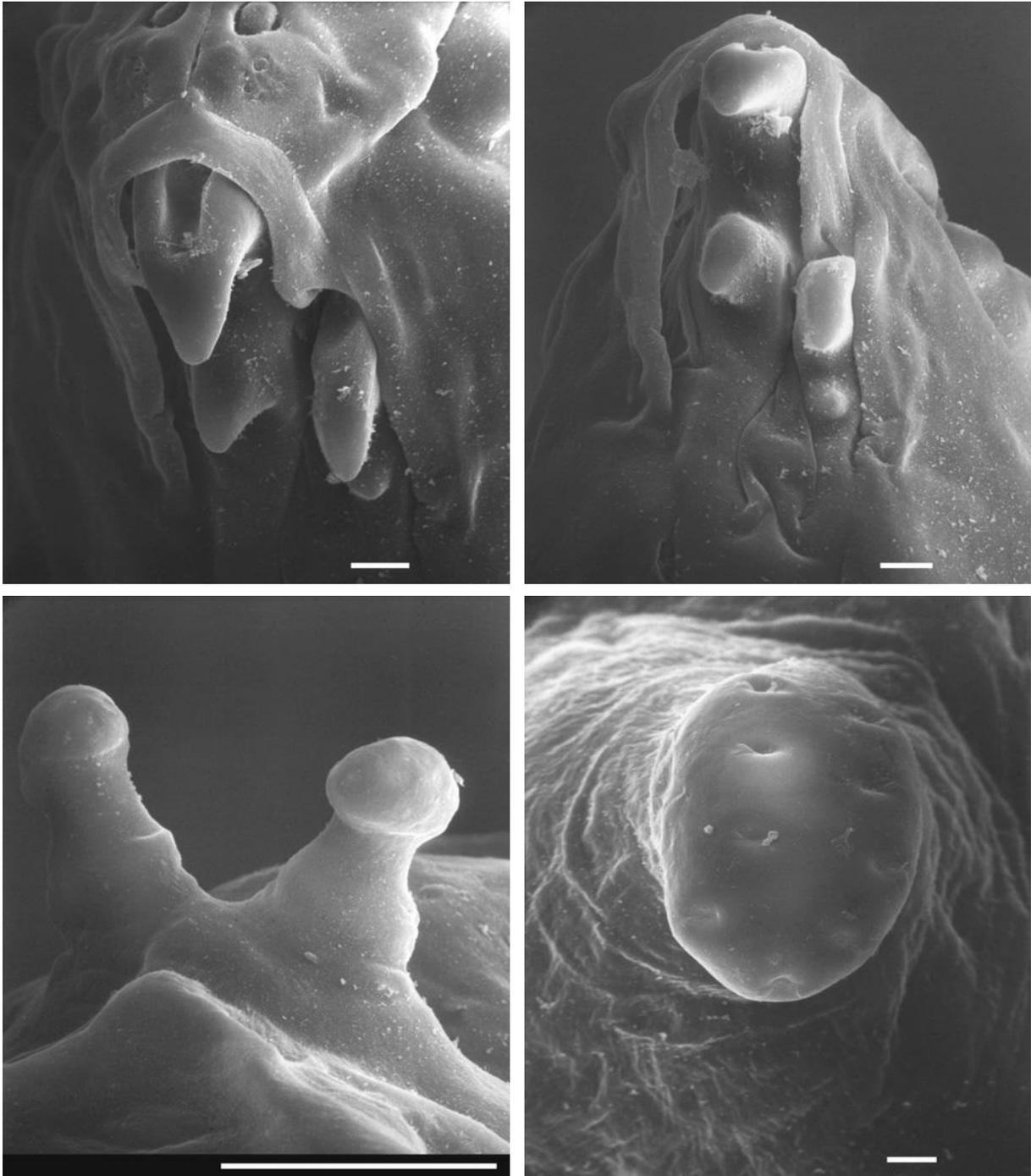


Abb. 386-389: *Chromatomyia scolopendri*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 386: Mandibeln, unterer Teil der Gesichtsmaske; 387: Mandibeln; 388: Vorderstigmen; 389: Hinterstigma. Maßstriche: 386, 387, 389 = 5 μm ; 388 = 50 μm .

***Chromatomyia scolopendri* (Robineau-Desvoidy, 1851) (Abb. 370-371, 386-389, 390)**

Material: D, NRW, Bi., ex *Asplenium ruta-muraria*, leg. Dem. (1207971, 0906995).

Beschreibung: L: - 2,9 mm; B: - 0,7 mm; LPh: 0,26 - 0,31 mm; LM: 0,04 mm; HM: 0,06 mm. Die **Gesichtsmaske** ist langgestreckt, nach unten verjüngt; die extrem dünne Mittelfurche endet vor dem Gesichtsunterrand. Dorsal läuft sie auf eine schmale vorgewölbte Stirnwölbung zu. Die Gesichtsmaske ist vollständig mit dem Mundrand und dem hinteren Teil des Kopfseg-

ments verwachsen. **Sinnesorgane:** Dorsalorgane befinden sich in der unteren Gesichtshälfte und liegen infolge der starken Näherung der Gesichtshälften nahe beieinander; sie sind nach vorne gerichtet. Der Terminalkomplex liegt direkt unter dem jeweiligen Dorsalorgan. Es sind insgesamt neun Elemente zu erkennen. Unter diesen sind nur T1 und T2 identifizierbar. An den Innenseiten der beiden Teile des Terminalkomplexes befinden sich zwei Wölbungen, auf denen sich vermutlich die I2-Sinnesorgane befinden. Die entsprechenden Gruben wurden jedoch nicht gefunden. Der gegenüber den übrigen stark vergrößerte obere Mundhaken der rechten **Mandibel** sitzt mittig unter dem Gesicht; die linke Mandibel, die erst unterhalb der Höhe des zweiten Mundhakens der rechten beginnt, ist an die Seite gedrängt. Eine Besonderheit ist, daß der vordere Zahn der rechten Mandibel dorsal eine tiefe Spalte aufweist (Abb. 386), der, wie lichtmikroskopisch sichtbar ist, bis zum Hinterrand der Mandibeln reicht.

Eine Erklärung für diese morphologische Besonderheit wäre, daß diese Spalte zur Nahrungsaufnahme genutzt wird. Gestützt wird diese Vermutung durch die Tatsache, daß kaum eine andere Mundöffnung vorstellbar ist. Die Mandibeln liegen dicht nebeneinander, der Mundrand umschließt die Mandibeln eng. Die einzige mögliche Öffnung entsteht durch den seitlich etwas abgeplatteten oberen Mundhaken der linken Mandibel. An der Stelle ist eine winzige Lücke zwischen Mundrand und Mandibel zu erkennen.

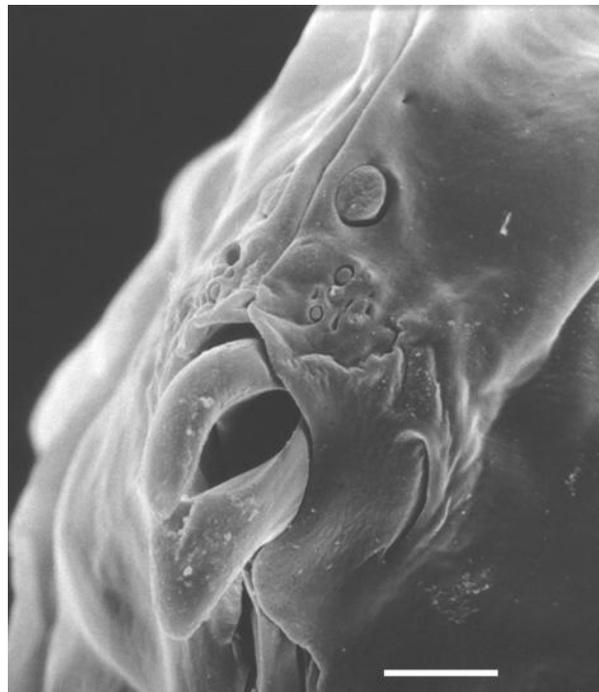


Abb. 390: *Chromytomyia scolopendri*, erstes Larvalstadium, Kopfsegment. Maßstrich = 5 μm .

Unter dem untersuchten Material wurden zwei Formen gefunden, die sich hinsichtlich der Anzahl der Mundhaken unterscheiden. Eine Form hat an der linken Mandibel die verbreitete Anzahl von zwei Mundhaken, die andere nur einen (Abb. 370-371). Mundlappen sind nicht vorhanden. **Cephalopharyngealskelett:** Der Mandibularkomplex sitzt unten am sehr kurzen Mittelstück an, das mit dem Basalteil vollständig verwachsen ist. Die Verbindungsstelle wird von den langen Lateralskleriten verdeckt. Die Spitze der Dorsalflügelbrücke reicht fast bis zum Vorderrand des Mittelstücks. Der Dorsalflügel des Basalteils ist stark nach oben gebogen und sehr breit; ein unterer Teil fehlt. Der nur geringfügig kürzere, fensterlose Ventralflügel bildet mit dem Mittelstück eine gerade Linie. Die langen Träger der **Vorderstigmen** sind rund und liegen auf einem gemeinsamen Hügel unmittelbar nebeneinander; auf der Oberfläche befinden

sich ca. zehn Knospen in Doppelreihe. Die **Lokomotionsgürtel** enthalten variable Dentikel von mittlerer Größe. Die **Hinterstigmen** sitzen oben an und sind eher nach hinten gerichtet. Sie sitzen auf sehr dicken Stielen. Die Stigmenoberfläche ist rundlich, einteilig und etwas nach hinten gerichtet; neun bis zehn Öffnungen liegen in zwei Reihen. Die Analwölbung ist eher schmal und ragt wenig heraus.

L1: Die Gesichtsmaske hat eine lange und ununterbrochene Mittelfurche. Von den Sinnesorganen sind I1 hoch über den Dorsalorganen, I2 sehr schwach als undeutliche Wölbung (30026) und - ebenfalls undeutlich - M1,2 zu erkennen. Der Terminalkomplex besteht aus einem recht vollständigen Satz von Elementen der üblichen Form. Der Gesichtsunterrand ist mit dem Mundrand verwachsen, beidem umschließen die zwei Mundhaken der Mandibeln. Diese sind relativ lang und liegen leicht schräg übereinander. Der auf seiner Oberseite ausgehöhlte linke Mundhaken liegt unter dem unterwärts etwas ausgehöhlten rechten, ist aber länger und breiter. Zwischen sich bilden sie einen seitlich offenen Hohlraum, der vermutlich dem Nahrungseinstrom dient. Lichtmikroskopische Präparate zeigen, daß sich unterhalb der oberen Mundhaken nur bei einem Teil der untersuchten Exemplare weitere Mundhaken befinden. Der Mandibularkomplex weist wie die späteren Stadien deutliche Lateralsklerite auf. Auch die bis zum Vorderrand des Mittelstücks reichende Dorsalflügelbrücke entspricht dem Muster der späteren Stadien. Der Dorsalflügel des Basalteils ist stark gebogen, während der nur wenig kürzere Ventralflügel einen geraden Unterrand hat. Ein Fenster im Ventralflügel fehlt.

Bionomie: Minierer in Mauerfarn-Wedeln (Aspleniaceae). Die Larve ernährt sich hauptsächlich vom Assimilationsgewebe der einzelnen Blättchen und wandert über die Blättchensiele von einem Blättchen zum nächsten. Obwohl bei diesem Farn die charakteristische Differenzierung des Blattgewebes höherer Pflanzen kaum ausgeprägt ist, miniert die Larve nur auf der Oberseite des Blattes und läßt unter sich ein Großteil des Gewebes unangetastet. Das Puparium bleibt im Blatt.

5.2. Weitere Agromyzidengattungen

Pseudoliriomyza Spencer, 1966

Monotypische Gattung mit Typusart *Pseudoliriomyza cordiae* (Spencer, 1959). Die Art ist Blattminierer und nach Spencer (1990) mit *Phytoliriomyza* verwandt. Da Spencer keine Gründe dafür nannte, kann die systematische Stellung dieser Gruppe nur als ungeklärt angesehen werden.

Pseudoliriomyza cordiae

Die folgende Kurzbeschreibung basiert auf einem Puparium aus der Sammlung Spencer, das im BMNH aufbewahrt wird.

Puparium: Farbe: hell- bis mittelbraun. Hinterstigmen mit drei Knospen von einheitlicher Größe, Subspirakularprozesse wurden nicht gefunden. **Cephalopharyngealskelett:** Mandibeln vom Phytomyzinae-Typ mit je zwei gleichgroßen alternierenden Mundhaken. Das Labialsklerit ist nicht in den Bereich zwischen den Mandibeln verlängert. Das Mittelstück ist mit dem Basalteil verwachsen. Die Dorsalflügelbrücke ist sehr lang und reicht bis zum Vorderrand des Mittelstücks. Der Dorsalflügel des Basalteils ist eher lang und gerade und auf ganzer Länge von etwa gleicher Dicke. Ein unterer Teil des Dorsalflügels ist anscheinend nicht vorhanden. Der Ventralflügel ist etwa halb so lang wie der Dorsalflügel und besitzt ein geschlossenes Fenster.

Xeniomyza Hering, 1936

Zwei Arten bekannt, von einer ist die Wirtspflanze bekannt, sie ist Blattminierer an *Suada fruticosa* und *Salicornia*. Die Gattung wurde aufgrund fehlender Borsten errichtet und gilt als mit *Liriomyza* verwandt (Spencer 1990).

Kleinschmidtimyia Spencer, 1986

Diese Gattung wurde von ihrem Autor aufgrund von Imaginalmerkmalen von *Melanagromyza/Ophiomyia* abgetrennt. Bisher sind neun Arten bekannt (v. Tschirnhaus & Henshaw in Vorb.). Die Arten, deren Bionomie bekannt ist, leben möglicherweise ähnlich wie *Tropicomyia*-Arten von den oberen Zellschichten von Blättern (Kleinschmidt 1970: "Mining occurs usually in the upper parenchyma, .."). Kleinschmidt (1970) illustrierte das Cephalopharyngealskelett und das Puparium der Art *Kleinschmidtimyia dianellae* (Kleinschmidt, 1961). Demnach ist diese Art eine typische Vertreterin der *Ophiomyia*-Gruppe. Die zwei Teile des Dorsalflügels verzweigen vor der Abzweigung des Ventralflügels; eine Dorsalflügelbrücke fehlt; das Mittelstück ist länger als der Basalteil. Der obere Pupariumsdeckel hat einen Längspalt. Über die Gesichtsmaske liegen keine Informationen vor.

Pseudonapomyza Hendel, 1920

Diese Gattung enthält eine Gruppe von grasminierenden Arten und Blattminierern an Acanthaceae und Asteraceae (Spencer 1990). An Abbildungen in der Literatur fällt auf, daß sich auf der Oberfläche des Pupariums der zwei Grasminierer *P. atra* (Meigen, 1830) (z. B. Hering 1957b) und *P. spicata* (Malloch, 1914) (Singh & Ipe 1973 Pl. CLIV) sich auf jedem Segment eine Querreihe von längeren Haaren bzw. Dornen befindet. Vermutlich handelt es sich um Sinneshaare, die mit den an der gleichen Position befindlichen Campaniformen Sensillen anderer Larven homolog sind. Die einzigen weitere Arten anderer Gattungen, bei der bisher solche Haare gefunden wurden, sind *Gymnophytomyza heteroneura* (s. S. ..) und einige *Calycomyza*-Arten (z. B. Spencer & Steyskal 1986). Die Dornen sind nicht bei allen *Pseudonapomyza*-Grasminierern gleichermaßen ausgeprägt. Sie sind bei *spinosa* Spencer, 1973 und *spicata* wesentlich unauffälliger als bei *atra* und fehlen bei *Ps. asiatica* Spencer, 1961 ganz (Spencer 1973, eigene Beobachtung, NHM).

Abbildungen von *P. spicata* in Singh & Ipe (1973, P. CLIV) zeigen weitere Einzelheiten der Larve: Die Mundhaken der Mandibeln alternieren demnach wie bei anderen Phytomyzinae. Über der Gesichtsmaske befindet sich ein auffälliges Dorsalsklerit mit zwei Sinnesorganen darüber (vermutlich die oberen Lateralorgane). Über der Gesichtsmaske befindet sich eine breite Haarfläche. Der Basalteil ist vermutlich mit dem Mittelstück verwachsen; der obere Teil des Dorsalflügels ist überdurchschnittlich breit, der untere nadelartig. Der Ventralflügel ist weniger als halb so breit wie der Dorsalflügel und hat ein kleines Fenster. Die Vorderstigmen haben 7 Knospen in einer Reihe; die Hinterstigmen haben die gleiche Anzahl von Knospen, die aber in einem Halbkreis angeordnet sind.

Während die bekannten Puparien aller bekannten Grasminierer mehr als drei Knospen an den Hinterstigmen aufweisen, ist bei den Minierern an Acanthaceen der ursprünglichere Zustand von drei Knospen häufig (s. Spencer 1965). Oft ist eine Knospe gegenüber den übrigen zwei vergrößert oder steht von diesen etwas entfernt. Die Anordnung der Knospen unterscheidet sich aber deutlich von jener, die bei *Phytoliriomyza* anzutreffen ist.

5.3. Außengruppen

Fergusoninidae

Die Familie Fergusoninidae enthält ausschließlich die Gattung *Fergusonina*, die 1924 von Malloch als Gattung der Agromyziden errichtet wurde. Bisher sind ca. 20 Arten aus Australien und in späterer Zeit auch Indien (Harris & Joshi 1980, Harris 1982) beschrieben, alle bekannten Larven bilden Knospengallen an Myrtaceen. Nachdem schon Tonnoir (1937) auf die wenigen Gemeinsamkeiten von *Fergusonina* mit den übrigen Agromyziden hingewiesen hatte, wurde die Gattung 1958 von Hennig in eine eigene Familie gestellt. Die anscheinend sehr einheitliche Lebensweise und Morphologie einiger Larven wurde von Currie (1937) untersucht. Weitere Beschreibungen von Larven stammen von Hennig (1958) und Harris (1982).

Die meisten bisher bekannten Arten stammen aus Australien und sind Gallbildner an Eukalyptusbäumen (Currie 1937). Sie leben dort in enger Assoziation mit Nematoden der Gattung *Fergusobia* (Currie 1937, Fisher & Nickle 1968, Davies & Lloyd 1996). Die kürzlich in Indien entdeckte Art *Fergusonina syzygii* Harris, 1982 lebt an *Syzygium cumini*, wo sie ähnliche Gallen bildet wie die australischen Arten (Harris 1982). Nematoden sind von dort bisher nicht bekannt.

Die folgende Kurzbeschreibung des Lebenszyklus der Fergusoniniden ist eng an Currie (1937) angelehnt: Die Weibchen der Fergusoniniden werden stets von einem parasitischen Stadium der Nematoden besiedelt, deren Junglarven bei der Eiablage zusammen mit dem Ei in die Pflanze gelangen. Dort bilden sie zunächst parthenogenetische, freilebende Stadien, die sich von lebenden Pflanzenzellen ernähren. Die dabei frei werdende Flüssigkeit dient zunächst der jungen Fliegenlarve als Nahrung. Erst die Larve des dritten und letzten Stadiums ernährt sie sich aktiv, indem sie von der Wand der von ihr bewohnten Kammer Pflanzenmaterial losreißt. Erst in dieser Phase beginnen befruchtete weibliche Nematoden in die Larve einzudringen. In einer nußgroßen Galle können sich bis zu 70 Fliegenlarven befinden. Jede bewohnt eine relativ kleine Kammer.

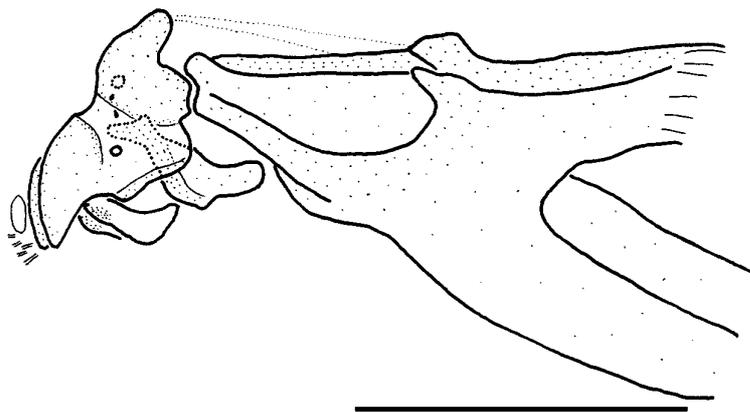


Abb. 391: *Fergusonina flavicornis*, Cephalopharyngealskelett des dritten Larvalstadiums. Maßstrich = 0,1 mm.

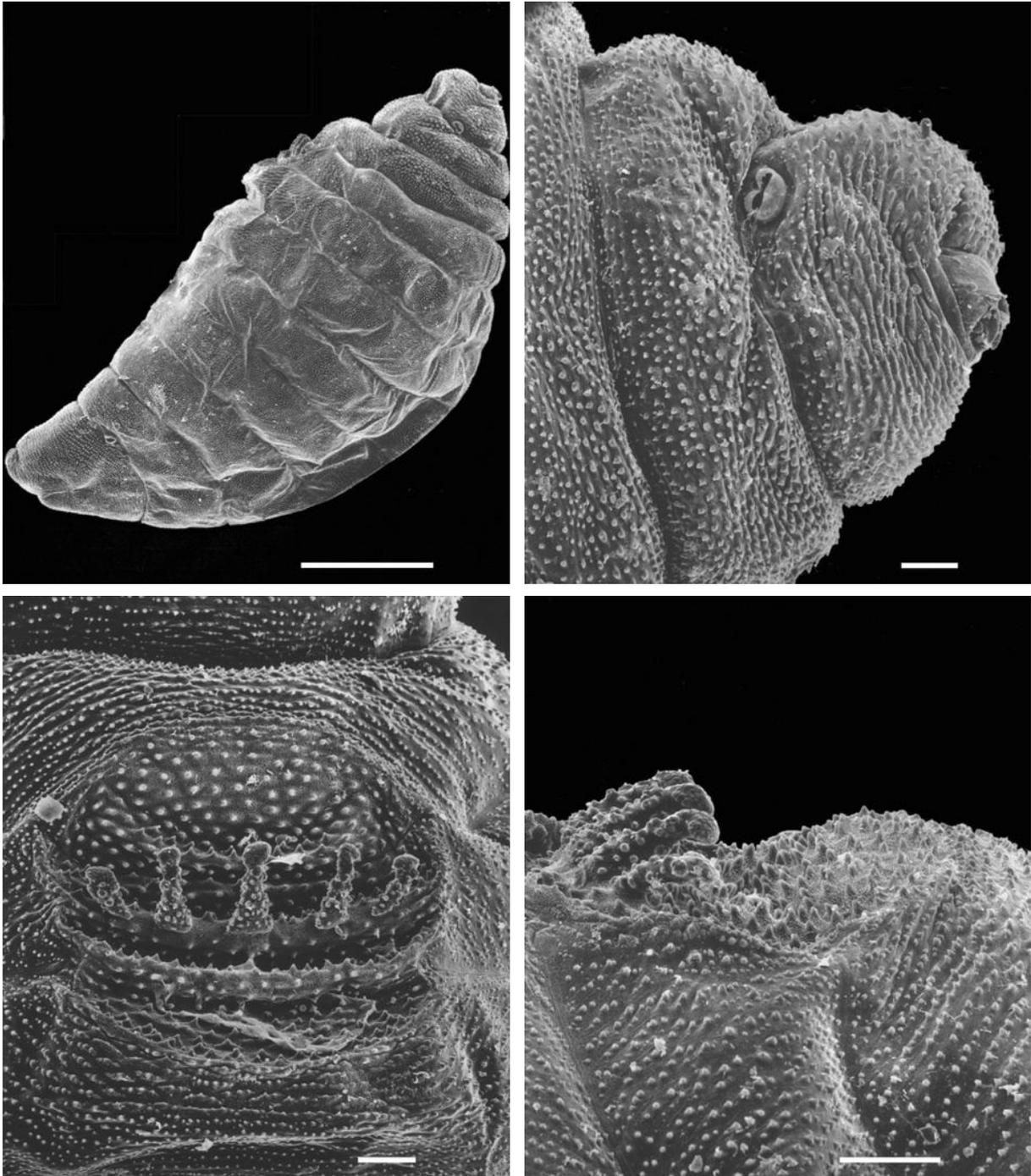


Abb. 392-395: *Fergusonina flavicornis*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 392: Totalansicht, das Kopfsegment befindet sich oben rechts, links befindet sich die Dorsalseite; 393: Vorderteil lateral; 394, 395: dorsal shield (s. Text). Maßstriche: 392 = 500 μm ; 393-395 = 50 μm .

***Fergusonina flavicornis* Malloch, 1925 (Abb. 391, 392-395, 396-399, 400)**

Material: Australia, South Australia; Goolwa; GS Taylor & KA Davies, 29. V. 1998 on *Eucalyptus camaldulensis*.

Beschreibung: L: - 2,2 mm; B: - 1,1 mm; LPh: 0,21 (andere Maße des Cephalopharyngealskeletts sind kaum übertragbar). Von lateral betrachtet, fällt an der kurzen und dicken Larve die fast gerade Dorsallinie ab dem vierten Segment auf. Die Ventralseite sowie der vordere Teil

der Dorsalseite ist demgegenüber stark konvex geformt. Das vierte und fünfte Segment ist Sitz einer unterschiedlich stark entwickelten dorsal gelegenen sklerotisierten Platte ("dorsal shield"), auf der sich einige kräftige und lange, nach vorne gerichtete Dornen befinden können (Currie 1937). Dies ist auch bei der vorliegenden Art der Fall (Abb. 394-395). Die Funktion ist noch nicht eindeutig geklärt. *Fergusonina flavicornis* hat fünf Dornen, die an der Spitze deutlich abgerundet sind. Der ganze Körper, auch Analwölbung und die Dorsal shield, ist gleichmäßig mit Reihen von kurzen stumpfen Dentikeln bedeckt.

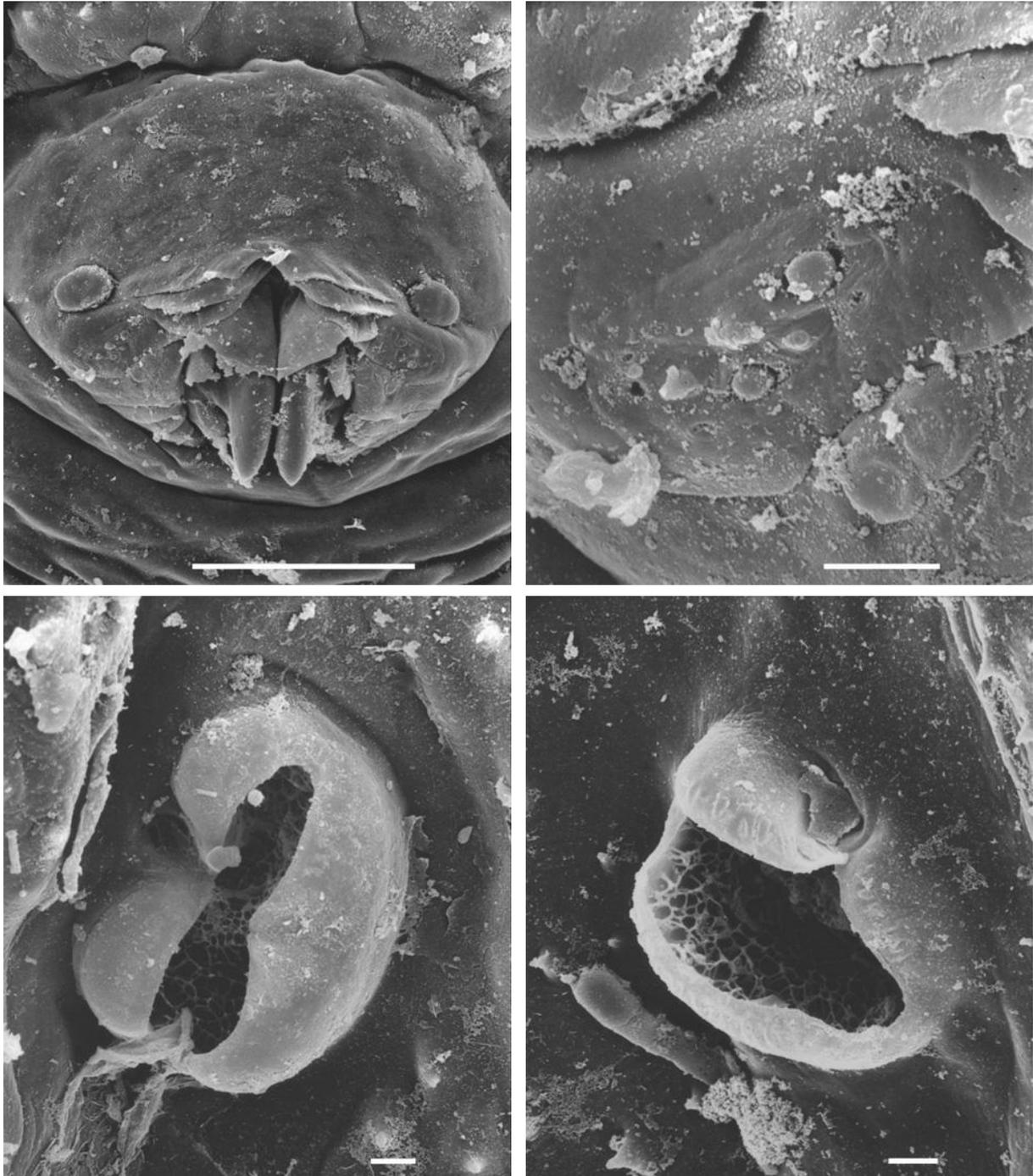


Abb. 396-399: *Fergusonina flavicornis*, drittes Larvalstadium. Von l. o. nach r. u.: 396: Gesichtsmaske; 397: Terminalkomplex; 398: Vorderstigma; 399: Hinterstigma. Maßstriche: 396 = 50 µm; 397-399 = 5 µm.

Die **Gesichtsmaske** hat keine Mittelfurche, sondern nur drei horizontale Rillen, die paarig zwischen den weit auseinanderstehenden Dorsalorganen liegen. Unter diesen, etwas weiter innen, liegt der Terminalkomplex. Das untere Viertel des Mundrands ist mit je vier Rillen auf jeder Seite flankiert. Alle **Sinnesorgane** der Gesichtsmaske befinden sich neben dem Mundrand, nicht darüber. Die **Dorsalorgane** bilden mit der obersten horizontalen Rille eine Linie, die direkt den Oberrand des sichtbaren Bereichs der Mandibeln darstellt. Etwa in der Mitte über der obersten Horizontalrille liegt ein Paar von Sinnesgruben, das mit den II-Gruben homologisiert werden kann. Auch der **Terminalkomplex** liegt klar seitlich der Mandibeln, die Elemente befinden sich nicht auf einer von der übrigen Cuticula abgesetzten Platte. Er ähnelt dem der Agromyziden auch insofern, als er keine gesockelten Sinnesorgane beinhaltet. Es sind ca. zehn Elemente erkennbar, unter ihnen zwei größere Papillen, deren eine den Oberrand des Komplexes bildet. Im Gegensatz zu den Agromyziden liegt sie nicht außen, sondern den Mandibeln näher als fast alle anderen Elemente. Am Unterrand, den Mandibeln näher, befindet sich ein Paar von direkt nebeneinander liegenden Sinnesgruben, die auf flachen Hügeln liegen. Sie könnten den Marginalorganen der Agromyziden entsprechen. Die **Mandibeln** sind gleich groß, apikal etwas aufeinander zulaufend. Neben der langen, nach unten gekrümmten Spitze befindet sich dahinter scheinbar noch ein zweiter stumpfer und kurzer Mundhaken. Diese erweist sich bei lichtmikroskopischer Betrachtung als Bestandteil eines Sklerits, auf die der Begriff "Mundwinkelstück" (s. Ziegler 1998) oder "dental sclerite" (Ferrar 1987) angewandt werden kann. Diese Mundwinkelstücke liegen also paarig den Mandibeln an und haben am vorderen Rand eine sklerotisierte Spitze; hinten sind sie häutig und durchsichtig. Die Austrittsstelle der Mandibeln liegt direkt unter dem Oberrand des Gesichts. Von dort bis etwa zur Mitte des Gesichts ist jede einzeln mit einem Integument umhüllt.

Cephalopharyngealskelett: Der Mandibularkomplex ist gegenüber den übrigen Bestandteilen des Cephalopharyngealskeletts stark nach ventral geklappt; die Mandibeln laufen apikal zu je einem Mundhaken aus. Ein rechtwinklig zu den Mundhaken stehender ventraler Bereich der Mandibeln fehlt. Abduktorapodeme auf der Dorsalseite sind vorhanden. Hinter den bereits erwähnten Mundwinkelstücken folgen die zwei paarigen apikal miteinander verbundenen Labialsclerite, deren vordere Hälfte sich zwischen den Mandibeln befindet. Sowohl die Ventralbrücke des Mittelstücks als auch die Dorsalflügelbrücke des Basalstücks fehlen. Mittelstück und Basalteil sind vollständig miteinander verschmolzen und bilden zwei dicke, nebeneinander liegende, grob dreieckige Sklerite. Am Hinterrand sind auch kurze Dorsal- und Ventralflügel ausgebildet. Letzterer ist etwas länger als der Dorsalflügel. Längsrillen, die auf einen Filterapparat hindeuten, fehlen.

Die **Vorder- und Hinterstigmen** sind etwa gleich gestaltet, die Filzkammer jeder Stigmenöffnung weist keine terminalen Knospen auf. Die einzelne Öffnung ist so groß und weit, daß sie einen direkten Blick in das Innere der Filzkammer zuläßt (Abb. 388). Die Vorderstigmen liegen deutlich lateral am Hinterrand des ersten Segments. Die Hinterstigmen sind am Vorderrand des letzten sichtbaren Segments ebenfalls lateral lokalisiert. Sowohl vorne als auch hinten sind die Häutungsnarben gut sichtbar. Das letzte Segment ist länger als die übrigen und nach hinten stark verschmälert. Die **Analwölbung** befindet sich am zugespitzten Hinterende der Larve. Die Analwölbung ist, wie erwähnt, mit Dentikeln besetzt, während Sinnesorgane fehlen.

Oдиниidae

Auch die Oдиниidae sind früher als eine Unterfamilie der Agromyzidae betrachtet worden. Heute gelten sie noch immer als eine von deren möglichen Adelphotaxa (Mc Alpine 1987).

Das Cephalopharyngealskelett der Larven entspricht der generellen Form anderer acalypraten Dipteren z. B. den Drosophiliden (Shewell, 1960, Mc Alpine 1987). Die Larven wurden größtenteils in krankem Holz in den Gängen von Coleopteren und Lepidopteren gefunden (Krivosheina 1979). Die Ernährung ist größtenteils saprophag, von wenigen Arten ist eine parasitoid Lebensweise bekannt (Krivosheina 1979).

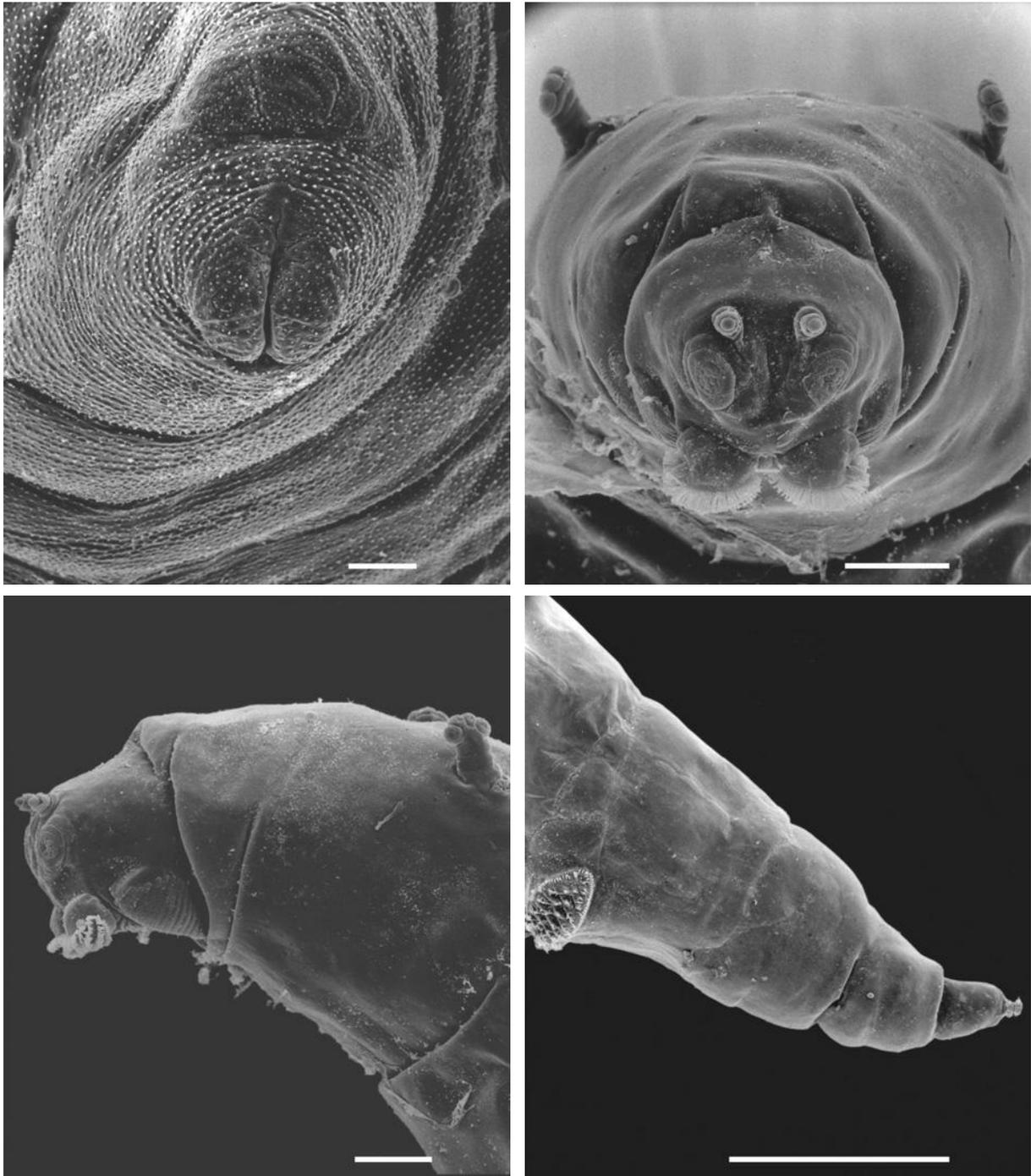


Abb. 400-402: Von l. o. nach r. u.: 400: *Fergusonina flavicornis*, Hinterteil; 401: *Odinia* spec. Kopfsegment; 402: *O.* spec. Vorderteil lateral; 403: *O.* spec. Hinterteil. Maßstriche: 400-402 = 50 µm; 403 = 500 µm.

***Odinia spec.* (Abb. 401-403)**

Material: Etikett, wörtlich: *Odinia ?boletaria*; Marokko, 50 km S' Marakech, Asni, 100 m, *Populus*-Wunde; 6.3.1995 leg. Ch. Kassebeer.

Beschreibung: L: 4,4 mm; B: 0,6 mm. Der runde Körper dieser Larve ist vom ersten Abdominalsegment bis zum Kopf stark konisch, so daß das **Kopfsegment** eine halbkugelige Spitze bildet. Der gesamte Vorderteil des Kopfes wird von den Bestandteilen der **Gesichtsmaske** besetzt, die keine ausgeprägte Mittelfurche oder Längsteilung aufweist. Die **Sinnesorgane** der Gesichtsmaske sind nach vorne und oben gerichtet, eine Zweilappigkeit ist nur schwach zu erkennen. Die Dorsalorgane sind wie bei fast allen Dipterenlarven deutlich zweiteilig. Die zwölf Elemente des Terminalkomplexes liegen auf einem breiten Sockel. Es sind ausschließlich gesockelte und ungesockelte Papillen-Sinnesorgane von außen erkennbar. Die Inneren Sinnesgruben I1 liegen zwischen den Dorsalorganen, I2 befinden sich unterhalb des Terminalkomplexes. Laterale Sinnesgruben und Marginale Sinnesorgane sind nicht zu erkennen. Unter der Gesichtsmaske befinden sich zwei Protuberanzen, die je vier dichte horizontale Reihen von längeren Haaren aufweisen. Diese Struktur ist schon von Shewell (1960) und Papp (1995) beobachtet worden. Die Spitzen der von außen unsichtbaren **Mandibeln** ragen nach den Darstellungen der Autoren in die Protuberanzen hinein und stabilisieren sie. Darunter befindet sich die Mundöffnung, die direkt unter den Protuberanzen von einigen kurzen Reihen von Kämmen eingefasst wird. An den Seiten befindet sich je eine weitere größere Fläche mit feinen Kämmen, die im Gegensatz zu denen unter den Protuberanzen bis zum Unterrand der Mundöffnung reicht. **Thoraxsegmente:** Das erste Segment trägt am Vorderrand im unteren Teil feine Setulae, die am vorliegenden Präparat aufgrund von Deformationen nur schwer erkennbar sind. Ansonsten sind die Thoraxsegmente nackt. **Vorderstigmen:** liegen auf der Dorsalhälfte des Segments, sie sind aber nicht deutlich dorsal zusammengedrückt. Die je vier Knospen sind sehr deutlich abgesetzt und haben schlitzförmige Öffnungen. Die Häutungsnarbe befindet sich auf der Außenseite. Die **Lokomotionsfelder** sind auf die zweiten bis siebten Abdominalsegmente beschränkt und liegen klar auf den Ventralseiten dieser Segmente. Sie bestehen aus breiten, klar abgesetzten Dornenfeldern. Es existieren zwei Größenklassen, sehr kräftige Dornen im Inneren und ein bis zwei Reihen dünner, länglicher Dornen, die den Rand bilden. Auf jedem Feld befinden sich sowohl nach vorne als auch nach hinten gerichtete Dornen, wodurch das Vor- und Rückwärtskriechen gleich gut möglich ist. Dies ist auch an *Neoalticomerus seamansi* Shewell, 1960 vom Beschreiber beobachtet worden. An dieser Art ist auch erkennbar, daß ein Lokomotionsfeld nur auf dem vorderen Teil eines Segments liegt und nicht wie bei den Agromyziden auf beiden Segmenträndern. Dies ist auch bei der vorliegenden Art nicht anders. Die **Letzten Segmente** ab dem Segment acht sind glatt, Sinnesorgane und Prozesse fehlen. Mit drei Knospen, die eine Platte bilden, und vier Spirakularhaaren entsprechen die **Hinterstigmen** dem üblichen Muster der höheren Fliegen. Die Häutungsnarbe liegt etwas unterhalb der Stigmenplatte. Eine Analwölbung war an der üblichen Stelle nicht zu finden. Stattdessen befindet sich eine Struktur, die der Analwölbung anderer Dipterenlarven gleicht, auf dem fünften Abdominalsegment. Da aber eine deutliche Öffnung fehlt, ist es zweifelhaft, daß es sich wirklich um die Afteröffnung handelt.

6. PHYLOGENIE

Nachdem am Anfang dieser Arbeit bereits "präkladistische" Systeme der Agromyziden vorgestellt wurden (s. 1.3), wird in diesem Teil eine neue Phylogeniehypothese entwickelt. Zur Rekonstruktion der Phylogenie wurden kladistische Methoden angewendet, die auf der Grundlage des Parsimonieprinzips die vorhandenen Merkmale zu einem System zusammenfassen. Der Computer wurde nicht eingesetzt, um die "richtige" Phylogenie zu errechnen, sondern um eine phylogenetische Hypothese zu erstellen, die die vorhandenen Daten möglichst objektiv und vollständig repräsentiert (s. Platnick 1980, Kitching et al. 1998, Schuh 2000).

Ursprünglich wurde das Parsimonieprinzip nur auf Datensätze mit ungewichteten Merkmalen angewandt. Da die A-priori-Annahme, daß alle Merkmale das gleiche Gewicht haben, nicht unbedingt gerechtfertigt erschien, wurde schon früh ein Gewichtungsschema für die Merkmale eines Datensatzes vorgeschlagen ('Successive-Weighting', Farris 1969). Das Bewertungskriterium ist das Ausmaß der Homoplasie aller Merkmale einer ersten Serie von Kladogrammen. Die ermittelten Gewichtungen werden einer zweiten Parsimonie-Rekonstruktion zugrunde gelegt. Die Prozedur wird danach so lange wiederholt bis ein stabiles Ergebnis erreicht ist.

Eine andere Methode, das 'Implied-Weighting', die ebenfalls auf der Homoplasie von Merkmalen beruht, wurde von Goloboff (1993) entwickelt. Hier wurde - anstatt der Länge der Gesamtschritte aller Merkmale - die Summe aller gewichteten Merkmale in jedem möglichen Kladogramm als Suchkriterium verwendet. Die Gewichtung und die Ermittlung der optimalen Kladogramme erfolgen hier in einem Schritt, was als ein Vorteil gegenüber dem Successive-Weighting angesehen werden kann. Eine Folge dieser Methode ist aber auch, daß als Ergebnis eines Datensatzes gleichwertige Kladogramme herauskommen, deren Merkmalsgewichtungen unabhängig voneinander entstanden sind. Ein Merkmal kann damit in einer Serie von favorisierten Kladogrammen verschieden gewichtet sein. Insgesamt funktionieren aber beide Methoden nach dem gleichen Prinzip. Homoplastische Merkmale, also solche, die auf einem Kladogramm Extraschritte versuchen, werden niedriger gewichtet als homologe Merkmale.

Der meiner Ansicht nach wichtigste Einwand gegen diese weitverbreiteten Methoden wurde von Kluge (1997) vorgebracht. Er argumentierte, daß ein homoplastisches Merkmal als in mehrere unabhängige Apomorphien aufgeteilt verstanden werden müsse. Diese dürften sich demnach nicht gegenseitig beeinflussen, wie es beim Gewichten auf der Basis der Merkmalskonsistenz der Fall ist.

Dieser Standpunkt wird von mir aus folgendem Gründen nicht geteilt: Rekonstruierte Apomorphien homoplastischer Merkmale basieren auf ungenaueren Beobachtungen als durch kongruente Merkmale begründete Apomorphien. Eine beobachtete Ähnlichkeit wird ad hoc als nicht homolog interpretiert. Von dieser Perspektive aus betrachtet, werden nicht die Apomorphien, also angenommene Evolutionsereignisse, sondern Beobachtungen gewichtet. Die Anwendung des gleichgewichteten Parsimonieprinzips hat darüber hinaus die Folge, daß nahezu alle Merkmale, auch die inkongruenten, zu einer Theorie (dem Kladogramm) vereint werden. Die homoplastischen Merkmale haben bei anfänglicher Gleichgewichtung der Merkmale einen relativ höheren Anteil an der Topologie des Kladogramms, da sie für mehr Schritte pro Beobachtung verantwortlich sind. Deshalb führt die Gleichgewichtung der Beobachtungen am Beginn der Untersuchung zu einer Ungleichgewichtung derselben auf dem Kladogramm. Dieser Effekt ist natürlich umso stärker, je mehr widersprüchliche Merkmale vorhanden sind. Die beschriebenen a-posteriori-Gewichtungsmethoden gleichen diesen Effekt aus. Deshalb werden sie

hier eingesetzt, auch wenn sie noch nicht als die optimalen Rekonstruktionsmethoden angesehen werden können.

6.1. Rekonstruktionsmethoden

Zur Rekonstruktion der Phylogenie wurde das Programm PAUP* (Swofford 1999, Macintosh Version 4.0b3a beta) verwendet. Die kürzesten Kladogramme wurden mit heuristischen Methoden ermittelt: 200 Wiederholungen 'Stepwise Addition' (Option: "Random") mit folgendem 'Branch-and-Bound-Search'. Hierfür wurde der TBR-Algorithmus (Tree bisection and reconnection) verwendet. Successive Weighting wurde abweichend von der Grundeinstellung von PAUP* auf der Basis des Consistency Index (ci) durchgeführt. Für die Gewichtung der Merkmale aller Kladogramme eines Suchlaufs wurden die höchsten Consistency Indices eines Merkmals auf allen kürzesten Kladogrammen verwendet.

Die Methode des Implied Weighting nach Goloboff (1993) wurde ebenfalls mit PAUP* durchgeführt. Dabei wurden die gleichen Suchalgorithmen verwendet wie bei der ungewichteten Suche.

Zur Optimierung von Merkmalen auf den gefundenen Kladogrammen wurde MacClade 3.04 (Maddison & Maddison 1992) eingesetzt. Zur Erstellung der Datenmatrix leistete das Programm NDE gute Dienste (Page 2001).

Für die Darstellungen der phylogenetischen Rekonstruktionen wurden ausnahmelos strikte Konsensus-Kladogramme verwendet. Auf diesen wurden nur eindeutig optimierbare Merkmale dargestellt, die sowohl mit DELTRAN als auch mit ACCTRAN die gleiche Optimierung ergeben (s. z. B. Kitching et al. 1998).

Polytomien werden grundsätzlich als unaufgelöste Dichotomien verstanden. Wenn Polytomien gegenüber höheren Auflösungen bevorzugt werden, wie innerhalb der *Selachops*-Gruppe (Abb. 411), dann deshalb, weil letztere als schlecht unterstützt gewertet werden.

6.2. Zur Auswahl der Außengruppen

Zur Polarisierung von Merkmalen wurde der Außengruppenvergleich angewendet, d. h. es wurden nur Charakterzustände, die in individuellen Außengruppentaxa vorkommen, polarisiert (Nixon & Carpenter 1993). Die Lesrichtung von Merkmalen, die nur auf die Innengruppe anwendbar sind, werden a posteriori aus dem Kladogramm abgeleitet. Der Vorteil dieser Methode liegt darin, daß ausschließlich empirische Daten verwendet werden.

Als Außengruppen wurden je ein Vertreter der Odiniidae und der Fergusoninidae als potentielle Schwestergruppen sowie als weiter entfernte Gruppen je eine Art der Drosophilidae und Tephritidae verwendet. Als Grundlage der Beschreibung von *Drosophila melanogaster* dienten Bodenstern (1965) und Ashburner & Wright (1980). Zusätzlich wurde diese Art auch selbst untersucht. Als Vertreter der Tephritiden wurde *Anastrepha ludens* nach der Beschreibung von Carroll & Wharton (1989) verwendet. Es handelt sich um eine vermutlich microphage Fruchtfresserin. Diese Art stimmt hinsichtlich der hier betrachteten Merkmale mit den zahlreichen anderen verfügbaren Beschreibungen von Tephritidenlarven überein (z. B. Goeden & Headrick 1992, White & Elson-Harris 1992). Vertreter der Odiniidae und Fergusoninidae wurden selbst untersucht (s. Beschreibungen). Larven der Clusiidae, der Familie, die von Griffiths (1972b) als Schwestergruppe vorgeschlagen wurde, standen nicht zur Verfügung.

Männliche Genitalien der oben genannten Taxa wurden ebenfalls untersucht. Für die Tephritiden wurden drei von Dr. Ian White (London) zur Verfügung gestellte *Anastrepha*-Arten untersucht (*A. fraterculus* (Wiedemann, 1830), *A. serpeatiae* (Wiedemann, 1830), *A. spatulata* Stone, 1942). Untersuchte Exemplare von *Drosophila melanogaster* und *Fergusonina flavicornis* und *Odinia* spec. entstammen den gleichen Serien wie die untersuchten Larven. Zusätzlich wurden die Odiniiden *Odinia boletina* (Zetterstedt, 1848) und *Neoalticomerus formosus* (Loew, 1844) sowie die Clusiide *Alloclusia limbipennis* (Rondani, 1863) aus den Beständen des BMNH (London) untersucht.

6.3. Terminale Taxa der Innengruppe

Die hier präsentierte Phylogenie beruht im wesentlichen auf den im zweiten Teil beschriebenen 80 Larven (78 Agromyziden und zwei Außengruppen) sowie zwei weiteren Außengruppen nach Beschreibungen aus der Literatur (s. o.). Sie wurden so ausgewählt, daß von möglichst allen verbreiteten supraspezifischen Taxa, also den Untergattungen und Gattungen, eine oder mehrere Arten vertreten waren. Je nach Verfügbarkeit des Materials wurden in Zusammenarbeit mit Dr. Michael von Tschirnhaus (Bielefeld) auch Vertreter von Artengruppen (z. B. *Agromyza filipendulae* als Vertreter der Rosaceenminierer) und Exemplare besonders wenig verstandener Arten (wie *Phytomyza flavicornis*) herangezogen. Literaturangaben konnten mit Ausnahme von Süss (1971) nicht direkt verwendet werden, da die Beschreibungen zu unvollständig waren. Sie eignen sich jedoch verschiedentlich zur Suche nach weiteren interessanten Arten. Trotz der mehr als 2800 validen Arten erscheint der Versuch, eine phylogenetische Hypothese auf der Basis von nur 80 Arten aufzustellen, deshalb vertretbar, weil die Anzahl der gängigen supraspezifischen Taxa sehr überschaubar ist. So werden derzeit nur noch 27 Gattungen anerkannt. Dennoch wurden hier bis auf wenige Ausnahmen Arten als terminale Taxa verwendet, da die Kenntnis der Variabilität von Merkmalen innerhalb von Gattungen lückenhaft ist. Zudem kann auf diese Weise die Paraphylie von Gattungen erkannt werden.

Nur in wenigen Fällen (*Calycomyza*, *Japanagromyza*, *Melanagromyza*, *Ophiomyia* + *Hexomyza*, *Phytobia*, *Tropicomyia*) wurden Arten zu Gruppen zusammengefaßt, da sich die untersuchten Arten hinsichtlich der betrachteten Merkmale höchstens in einem Merkmal unterscheiden und sich jeweils durch einzigartige Merkmale als Monophylum begründen lassen. Die entsprechenden Apomorphien werden im Beschreibungsteil genannt; in der Matrix befinden sie sich nicht, da sie für die Topologie der möglichen Kladogramme uninformativ sind. Grundlage dieser Zusammenfassungen sind die untersuchten Arten und die in den Beschreibungen zitierte Literatur. Im Falle von *Japanagromyza* wurden einige aus der Literatur bekannte Arten ausdrücklich nicht berücksichtigt, da sie als überprüfungsbedürftig einzuschätzen sind (s. Beschreibung von *Japanagromyza*). Wenn Daten von einzelnen Arten fehlten, wurden sie von den Arten übernommen, von denen sie verfügbar waren. So ist das erste Larvenstadium nur für *Phytobia cerasiferae* verfügbar und nicht für *Phytobia cambii*. Die Information für die Gattung stammt also hier nur von einer Art. Mit *Tropicomyia* sind nur die bekannten Epidermisminierer gemeint. Die Daten für dieses Taxon basieren zwar auf der einzigen hier untersuchten Art *theae*, stimmen aber auch mit Darstellungen anderer Epidermisminierer in der Literatur überein. Weitere von Spencer (1973) ebenfalls in diese Gattung gestellte Arten (s. Spencer 1990) mit einer anderen Lebensweise werden hier nicht berücksichtigt.

Speziell innerhalb der Gattungen *Phytomyza* und *Liriomyza* wurden Arten aus der Datenmatrix gestrichen, wenn sich Gruppen von Arten fanden, die sich nicht oder nur durch individuelle

Apomorphien unterschieden, oder für die zuwenig Informationen vorliegen. So enthält die Datenmatrix insgesamt 52 terminale Taxa.

6.4. Merkmale

Die vorliegende Matrix enthält insgesamt 83 Merkmale. Der größte Teil stammt von Präimaginalstadien. Einige Imaginalmerkmale wurden teilweise aus der Literatur hinzugefügt, einige beruhen auch auf eigenen Untersuchungen. Wenn die Verteilung und Häufigkeit von Merkmalen sowie die Kenntnis der Zustände bisher unzureichend sind, wurden diese nicht berücksichtigt. Sie werden deshalb jedoch nicht als unbrauchbar gewertet. So wurden Merkmale des weiblichen Postabdomens (s. Sasakawa 1958) noch nicht berücksichtigt. Auch zwei von Nowakowski (1973) veröffentlichte larvale Merkmale für *Cerodontha* erfordern weitere Untersuchungen (siehe dazu S. 109). Zukünftig könnten auch Merkmale des Distiphallus für die Phylogenie einzelner Gruppen innerhalb der Agromyzidae zu größerer Bedeutung gelangen als es bisher der Fall ist.

Merkmale, die nur ein terminales Taxon charakterisieren, wurden als uninformativ aus der Datenmatrix gestrichen.

Die verfügbaren Merkmale wurden so weit wie möglich als binäre Merkmale kodiert, um eine dem jeweiligen Merkmalszustand entsprechende Gewichtung beim Successive Weighting und Implied Weighting zu erreichen. Bei mehrwertigen Merkmalen erhalten die Merkmalszustände ein Gewicht, das aus allen Zuständen ermittelt wurde. Diese Gewichtung ist somit ungenauer und kann die Rekonstruktion verändern (Carpenter 1988). Mehrwertige Merkmale, die als "ungeordnet" codiert werden sollen, lassen sich jedoch nicht in Binärmerkmale zerlegen, sie blieben in dem Datensatz somit erhalten. Das bedeutet also, daß alle vorliegenden Merkmale mit mehr als zwei Zuständen als ungeordnet kodiert wurden.

Merkmalszustände, die bei einigen Taxa nicht erkennbar sind, weil die gesamte Struktur oder das Organ, an dem sie beobachtet wurden, fehlt, wurden in diesen Fällen als "nicht anwendbar" (-) kodiert; es wurde dafür kein eigener Merkmalszustand definiert (Strong & Lipscomb 1999). Für weitere Diskussionen verschiedener Methoden der Merkmalskodierung sei auf Lee & Bryant (1999) und Forey & Kitching (2000) verwiesen. Im Falle von fehlenden Daten wurde ein Fragezeichen (?) gesetzt. Für die Computeranalyse ist diese Unterscheidung bekanntlich ohne Belang.

Merkmale zur Begründung der Monophylie der Agromyziden sowie zur Unterscheidung der Außengruppen wurden in den Datensatz eingefügt. Eine a-priori-Bestimmung bzw. Erzwingung der Lesrichtung von Merkmalen (z. B. durch hypothetische Vorfahren) fand nicht statt. Dennoch wurden im Interesse der Übersichtlichkeit die hauptsächlich in den Außengruppen vorkommenden Merkmalszustände mit 0 codiert.

Zum besseren Überblick wurden in Klammern die Taxa aufgeführt, bei denen der jeweilige Merkmalszustand gefunden wurde. Die Angaben von Gattungen und anderen supraspezifischen Taxa beziehen sich jedoch nur auf den vorliegenden Datensatz und in der vorliegenden Arbeit berücksichtigte Arten, nicht für sämtliche Arten.

Gesichtsmaske und Form der Larven des dritten Stadiums

1. Form der Lokomotionsgürtel: Ein breiter Gürtel von Dentikeln erstreckt sich auf beide Segmentgrenzen (0); je ein Gürtel an jedem Segmentrand (1). Der Zustand (1) kommt nur innerhalb von *Cerodontha* vor. *Gymnophytomyza heteroneura* und *Amauromyza luteiceps* verfügen nicht über Dentikelgürtel, so daß hier das Merkmal nicht anwendbar war.

2. Zwei Ventralwülste an den ersten Segmenten fehlen (0); sind vorhanden (1, einige *Cerodontha*).

3. Erstes Segment dorsal: Ohne Wölbung (0); mit Wölbung (1, *Cerodontha (Butomyza) angulata* und *Cerodontha (Icteromyza) spec. nov.*).

4. Haarartiger Frontalprozess fehlt (0); ist vorhanden (1, einige *Phytomyza*).

5. Stirnbehaarung vorhanden (0); fehlt (1). Beide Zustände sind in verschiedenen Gattungen unregelmäßig verteilt.

6. Stirnbehaarung: Einfache Haare (0); feine, an der Spitze zurückgebogene Haare (1, alle *Cerodontha* mit Stirnbehaarung, *Metopomyza*). Das Merkmal ist auf alle terminalen Taxa ohne Stirnbehaarung nicht anwendbar.

7. Mundlappen befinden sich in der Mitte zwischen den oberen Mundhaken (0, Außengruppen, *Agromyza*, *Nemorimyza*); an den Seiten des Mundrandes (1, alle anderen Agromyziden mit Mundlappen). Wo Mundlappen fehlen, wurde ein Strich (-) gesetzt.

8. Mundlappen (Labrum) vorhanden (0); fehlen (1). Innerhalb der Agromyziden unregelmäßig verteilt. In den Außengruppen vorhanden, da die Mundlappen als homolog mit den „braces“ sensu Meier (1996) interpretiert wurden.

9. Form des linken Mundlappens einteilig (0); mehrteilig (1, einige *Aulagromyza* und *Chromatomyia* sowie *Ptochomyza asparagivora* und *Gymnophytomyza heteroneura*). Aufgrund der gänzlich anderen Form und Anordnung wurden für die Außengruppen und *Agromyza* keine Werte eingesetzt (-).

10. Rechter Mundlappen so groß oder nur etwas kleiner als der linke (0); winzig oder fehlend (1, einige *Liriomyza*).

11. Gesichtsmaske mit scharfer Mittelfurche (0); Mittelfurche verschwommen, undeutlich (1); Mittelfurche fehlend (2). Die Zustände sind unregelmäßig verteilt, in den meisten Gattungen sind Arten mit Mittelfurche vorhanden. Letztere fehlt aber innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe und nahezu in *Cerodontha*.

12. Querverzweigung über der Mittelfurche vorhanden (0); fehlend (1). Das Merkmal wurde nur codiert, wenn eine Mittelfurche vorhanden ist. Es ist unregelmäßig verteilt.

13. Protuberanzen am Unterrand der Gesichtsmaske fehlen (0); vorhanden (1). Vorhanden bei *Agromyza johannae*, *Nemorimyza posticata*, *Galiomyza morio* und *Liriomyza*.

14. Innere Sinnesgruben: zwei Paare (0); nur ein Paar an der Spitze der Gesichtsmaske (1, *Cerodontha*).

15. II (S. Abb. 15-17) voneinander getrennt (0); miteinander verwachsen (1, *Ophiomyia*-Gruppe).

16. Terminalkomplex und Innere Sinnesorgane I2 getrennt (0); die entsprechenden Organe beider Gesichtshälften bilden eine Einheit an der Spitze der Gesichtsmaske (1, *Ophiomyia*-Gruppe).

17. Lateralfurche am Gesichtsunterrand im Bereich der oberen Lateralorgane vorhanden (1); Lateralfurche fehlt (0). Die Zustände sind unregelmäßig innerhalb der höheren Taxa verteilt. Die Lateralfurche fehlt vor allem bei *Aulagromyza*, *Chromatomyia*, *Napomyza* und *Phytomyza*.

18. Lateralfalte in der Umgebung der mittleren Lateralorgane (0, *Agromyza*); Lateralfalte fehlt (1).

19. Obere Lateralorgane liegen beide auf der Höhe der Gesichtsmaske und befinden sich auf einer oder zwei Wölbungen (1, *Agromyza johannae*, *Aulagromyza*, *Chromatomyia*, *Napomyza* und viele *Phytomyza*); Beide nicht auf Wölbungen (0).

20. Lichtmikroskopisch sichtbare Facialsclerite vorhanden (1, *Ophiomyia*-Gruppe); fehlen (0).

21. Umgebung der Marginalorgane unpigmentiert (0); pigmentiert (1, *Tropicomyia*, *Ophiomyia*, *Hexomyza*).

Cephalopharyngealskelett des dritten Larvalstadiums

22. Größenverhältnisse der Mandibeln: Von gleicher Größe, Mundhaken alternieren nicht (0, Außengruppen, *Agromyza*, *Nemorimyza*, *Selachops flavocinctus*); rechte Mandibel größer, Mundhaken alternieren (1, Phytomyzinae ohne *Nemorimyza*); linke Mandibel größer, Mundhaken alternieren (2, *Japanagromyza*, *Ophiomyia*-Gruppe).

23. Oberer Mundhaken der rechten Mandibel 'normal', etwa so groß wie die übrigen Mundhaken (0); stark vergrößert und verdickt (1, *Amauromyza luteiceps*, *Cerodontha hennigi*, *C. venturii*, *Napomyza lateralis*, *Phytobia*).

24. Mandibularkomplex ohne Verdickung an der Grenze zum Mittelstück (0); mit Verdickung (1, viele *Cerodontha*, *Metopomyza*, *Phytobia*, *Phytomyza flavicornis*, *Ptochomyza asparagivora*, *Ophiomyia*, *Tropicomyia*). Bei allen Taxa mit langem und dickem Mandibularkomplex wurde ein Strich (-) gesetzt, weil das Merkmal an einer solchen Mandibel nicht eindeutig mit der Ausprägung an einer dünnen Mandibel vergleichbar ist. Natürlich ist das Merkmal auch nicht auf die völlig anders gestalteten Mandibeln der Außengruppen anwendbar.

25. Lateralsklerite fehlend (0); vorhanden (1). Lateralsklerite sind in zahlreichen Agromyziengattungen anzutreffen.

26. Labialsklerite: Breit, unter dem Mandibularkomplex (0, Außengruppen); in den Bereich zwischen den Mandibeln verlängert (1); vorderer Teil der Labialsklerite fehlend (2). Der Zustand (1) ist innerhalb der Agromyziden seltener und kommt hauptsächlich bei einigen *Agromyza*, *Aulagromyza discrepans*, *Phytoliriomyza*, den meisten *Liriomyza* und *Selachops flavocinctus* vor.

27. Ventralbrücke einfach (0, Außengruppen außer Fergusoninidae); hinter dem Speichelkanal erweitert (1, Agromyziden außer *Japanagromyza* und der *Ophiomyia*-Gruppe); vorderer und hinterer Teil der Ventralbrücke überlappen sich und bilden eine Rinne für den Speichelkanal (2, *Japanagromyza*, *Ophiomyia*-Gruppe). Ein vierter Merkmalszustand, nämlich das völlige Fehlen der Ventralbrücke tritt nur bei Fergusoniniden auf und ist im vorliegenden Datensatz Parsimonie-uninformativ.

28. Dorsalflügelbrücke vorhanden (0); stark reduziert, nur schwach sichtbar (1, *Ophiomyia*-Gruppe). Bei *Metopomyza* wurde kein Wert eingesetzt, weil die Dorsalflügelbrücke nicht gefunden werden konnte. Wenn sie vorhanden ist, dann ist sie klein und befindet sich innerhalb des Mittelstücks. Es stand nicht genug Material für zahlreiche Präparationen zur Verfügung (s. auch Merkmal 29).

Der Zustand des völligen Fehlens ausschließlich bei Fergusoniniden ist Parsimonie-uninformativ. Deshalb wurde hier anstelle eines weiteren Zustandes ein Strich (-) eingesetzt.

29. Dorsalflügelbrücke breit, hoch ansitzend (0, Außengruppen außer *Fergusonina*); schmal (1). Letzterer Zustand wurde allen Agromyziden mit deutlicher Dorsalflügelbrücke zugeschrieben. Aus dem gleichen Grund wie bei Merkmal 28 wurde bei *Metopomyza nigrohumeralis* kein Wert eingesetzt.

30. Verschmelzung von Basalteil und Mittelstück: Beide Teile zumindest in der unteren Hälfte getrennt (0); vollständig verschmolzen (1). Auf *Fergusonina flavicornis* nicht anwendbar, da nicht klar ist, ob ein Mittelstück überhaupt noch vorhanden ist. Innerhalb der Agromyziden ist das Merkmal unregelmäßig verteilt.

31. Teile des Dorsalflügels teilen sich vor der Abzweigung des Ventralflügels (0, *Agromyza*); hinter dieser Abzweigung (1, *Japanagromyza*, *Ophiomyia*-Gruppe). Aufgrund der

andersartigen Gestalt des Basalstücks der Unterfamilie Phytomyzinae wurde dieses Merkmal nur auf die Agromyzinae angewandt.

32. Dorsalflügel hat kein Fenster (0, Außengruppen, einige Gattungen der Agromyzidae); ein großes offenes oder geschlossenes Fenster (1, die meisten Agromyziden). Das hier so bezeichnete Fenster kann, wenn es hinten offen ist, so aussehen, als hätte der Basalteil des Cephalopharyngealskeletts einen zusätzlichen Flügel. So wird es oft in der Literatur interpretiert.

33. Dorsalflügel, Position des Fensters. Es entstehen gleich breite und etwa gleich lange untere und obere Teile (0, Agromyzinae); ein sehr dünner unterer Teil und ein breiter oberer Teil (1, Phytomyzinae). Wo keine oberen und unteren Teile sichtbar waren, wurden Fragezeichen gesetzt. Auch dieses Merkmal ist nur auf die Innengruppe anwendbar.

34. Dorsalflügel: Unterer dünner Teil lang (0); unterer Teil ist weniger als ein Drittel so lang wie der obere (1). Dieses Merkmal wurde nur auf die Agromyziden mit dünnem unterem Teil angewandt. Die Zustände sind innerhalb dieser Gruppe unregelmäßig verteilt.

35. Basalteil des Cephalopharyngealskeletts auf der Dorsalseite konvex (0); im hinteren Bereich dorsal konkav (1, *Aulagromyza cornigera* und *heringi*).

36. Form der terminalen Knospen der Hinterstigmen: Rundlich (0); an den Hinterstigmen stäbchenförmig abstehend (1, *Metopomyza nigrohumeralis*, *Selachops flavocinctus*).

Stigmen des dritten Larvalstadiums

37. Vorderstigmen eng dem Körper ansitzend (0); Knospen befinden sich auf einem Stiel, der schmaler ist als die Stigmenoberfläche (1, *Aulagromyza heringi*, *Chromatomyia*, *Nemorimyza*, einige *Phytomyza*). Dieses Merkmal ist bei *Ophiomyia* variabel. Für *Tropicomyia* gilt der Zustand (1) nicht, da der dortige "Stiel" so dick ist wie die Stigmenoberfläche.

38. Vorderstigmen sind sehr dicke, weit abstehende Fächer (1, *Metopomyza*); nicht so (0).

39. Filzkammern der Vorderstigmen von außen sichtbar baumartig verzweigt (1, Untergattung *Cerodontha*); Filzkammer nicht baumartig verzweigt (0).

40. Anordnung der Hinterstigmenknospen kugelförmig (1, *Cerodontha hennigi*, *C. venturii*); nicht kugelförmig (0).

41. Knospen der Hinterstigmen gleichartig (0); hintere deutlich länger, die Stigmen erhalten damit eine nach hinten gebogene Form (1, *Amauromyza verbasci*, einige *Cerodontha*, *Phytoliriomyza*, *Calycomyza*, einige *Liriomyza*). Das Merkmal ist nur auf die Arten mit wenigen relativ großen Öffnungen anwendbar, da ansonsten eine einzelne Filzkammer nicht mehr formbestimmend oder die hintere nicht mehr eindeutig erkennbar ist. In solchen Fällen wurde ein Strich (-) eingesetzt.

42. Knospen der Hinterstigmen: Mit zahlreichen Knospen, die in einem mehrreihigen Ring angeordnet sind (1, *Metopomyza*, *Selachops*); mit weniger Knospen nicht in mehrreihigem Ring (0).

43. Drüsenöffnungen der Hinterstigmen vorhanden (0, Außengruppen ohne Fergusoninidae, *Agromyza*, *Melanagromyza*, *Japanagromyza*, einige Phytomyzinae); fehlen (1, Fergusoninidae, die meisten Agromyzidae).

44. Spirakularhaare vorhanden (0, Außengruppen ohne Fergusoninidae, einige *Agromyza*); fehlen (1).

45. Zahl der Hinterstigmenknospen: Drei (0, Außengruppen ohne Fergusoniniden, die meisten *Agromyza*, *Tropicomyia*, zahlreiche Phytomyzinae); mehr als drei (1, zahlreiche Agromyziden). Für *Japanagromyza* und *Fergusonina* nicht anwendbar, da eine Knospenstruktur nicht mehr vorhanden ist.

46. Hinterstigmen nicht verlängert (0); stark verlängert, dienen dem Puparium zur Verankerung (1, *Chromatomyia*). Der Mechanismus kommt auch bei *Cerodontha* vor, doch sind hier die Stigmen völlig anders.

Letztes Segment des dritten Larvalstadiums

47. Dentikel am letzten Segment vorhanden (0, *Drosophila*, *Anastrepha*, *Agromyza* sowie einige weitere Agromyzidae); Dentikel fehlen (1).

48. Analplatte bedornt (0); nicht bedornt (1, *Agromyza*, *Japanagromyza*, *Calycomyza*, *Phytoliriomyza melampyga*). Außengruppen wurden nicht kodiert, weil Zweifel daran bestehen, daß das Umfeld der Analöffnung bei den Agromyziden jenem anderer Dipterenlarven entspricht (s. Meier 1996).

49. Letztes Segment der Larve etwa so dick wie die vorderen (0); stark verschmälert (1, *Cerodontha angulata* und *C. (Icteromyza) spec. nov.*).

50. Subspirakularorgane: Subspirakularprozesse mit Sinnesorganen vorhanden (0, *Anastrepha*, *Drosophila*); unter den Hinterstigmen sind nur nicht auf Prozessen befindliche Sinnesorgane vorhanden (1); keine Sinnesorgane (2, *Fergusonina*, Odiniidae).

51. An der Seite der Stigmen befinden sich Sinnesorgane (Spirakularorgane) (0, Odiniidae, *Drosophila*, zahlreiche Agromyzidae); an den Seiten befinden sich große Wölbungen ("Raspelwarzen") (1, einige *Cerodontha*); Spirakularorgane fehlen (2, *Fergusonina*, zahlreiche Agromyzidae). Innerhalb der Agromyziden ist das Merkmal unregelmäßig verteilt.

Erstes Larvalstadium (L1)

52. Obere Mundhaken beider Mandibeln getrennt (0); bilden eine funktionelle Einheit, sind aber nicht unbedingt dorsal verwachsen (1, innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe ausgeprägt).

53. Mandibeln gleich (0, einige *Agromyza*, *Nemorimyza*); rechte Mandibel ist höher (*Agromyza filipendulae* und *johannae*, zahlreiche Phytomyzinae); linke Mandibel höher (2, *Japanagromyza*). Bei den Larven mit ganz oder teilweise verwachsenen Mundhaken ist das Merkmal nicht zu erkennen. Es wurde ein Strich hierfür verwendet um die betreffenden Taxa von denen abzugrenzen, deren erste Larvalstadien gänzlich unbekannt sind.

54. Lateralsklerite der Mandibeln vorhanden (0); fehlen (1). Das Merkmal ist innerhalb der Gattungen unregelmäßig verteilt, besonders häufig sind Lateralsklerite aber innerhalb von *Liriomyza* und *Cerodontha*.

Puparium und Puppe

55. Larve verläßt zur Verpuppung die Nahrungspflanze (0); bleibt nahe dem Ort der Nahrungsaufnahme in der Mine (1, *Ophiomyia*-Gruppe, *Cerodontha*, *Chromatomyia*, *Liriomyza virgo*, *Ptochomyza asparagivora*, einige *Phytomyza*). Auf die saprophagen Außengruppenvertreter, die teilweise an verfallenden Früchten leben, wurde das Merkmal nicht angewendet.

56. Form des Pupariums: Vordere Segmente gerade, Vorderstigmen nach vorne gerichtet (0); Vordere Segmente "pantoffelförmig" nach ventral gebogen (1, *Chromatomyia*).

57. Prothorakalhörner vorhanden (0, Odiniidae, *Agromyza*, *Amauromyza verbasci*, *Calycomyza*, manche *Cerodontha*, *Japanagromyza*, *Nemorimyza*, *Phytobia*); fehlend (1). Die Information über die Odiniiden stammt aus Ferrar (1987).

58. Oberer Pupariumdeckel mit einer zusätzlichen längs verlaufenden Bruchlinie (1, *Ophiomyia*-Gruppe Abb.); ohne weitere Bruchlinie (0).

Imagines

59. Cuticula eher weich (0); Cuticula auffällig hart, Abdomen ist sehr hart und in der Regel dorsoventral abgeflacht (1, *Japanagromyza*, *Ophiomyia*-Gruppe).

60. Frontorbitalsetulae reclinat (0); proclinat (1, *Chromatomyia*, *Napomyza*, alle hier untersuchten *Phytomyza*, *Ptochomyza*). Der Zustand (1) der nach vorne gerichteten Frontorbitalsetulae kommt bei einigen *Ophiomyia*-Arten und anderen, nicht untersuchten Arten ebenfalls vor.

61. Flügelader R1 nicht zum Costalbruch gebogen (0); R1 verdickt und zum Costalbruch hin gebogen und bildet mit der Subcosta eine gemeinsame Falte. Das Merkmal ist auf *Fergusonina* nicht anwendbar, da hier der Costalbruch fehlt. Eine subapikale Verdickung der R1-Ader ist auch bei einigen *Phytobia*-Arten beobachtet worden (von Tschirnhaus 1972).

62. Mehr als zwei Paar Dorsozentralborsten auf dem Mesonotum vorhanden (0); nur höchstens zwei Paar vorhanden (1, Außengruppen außer Odiniidae, *Japanagromyza*, *Ophiomyia*). Anmerkung: Zustand 1 gilt auch für Clusiidae.

63. Präscutellarborsten vorhanden (0, Odiniidae, *Agromyza*, *Japanagromyza*, *Nemorimyza*, *Phytobia*); fehlen (1). Die Außengruppen außer den Odiniiden haben generell nur wenige Borsten und Haare auf dem Mesonotum. Deshalb ist es hier problematisch, zu entscheiden, ob das letzte Paar Borsten zu den Dorsozentralborsten gehört oder ob es sich bei ihnen um Präscutellarborsten handelt. Es wurden deshalb keine Werte eingesetzt.

64. Zwei Paar Scutellarborsten (0); ein Paar (1, *Cerodontha*: Untergattungen *Cerodontha*, *Xenophytomyza*).

65. Am Unterrand der ersten zwei Tergite beider Geschlechter Stridulationsorgane (von Tschirnhaus 1972) (1, *Agromyza*); keine Stridulationsorgane von diesem Typ (0).

66. Stridulationsorgane der Männchen unterhalb der ersten Tergite des Abdomens (von Tschirnhaus 1972) (1, *Liriomyza*, *Galiomyza galiivora*); keine Stridulationsorgan von diesem Typ (0).

Weibliches Postabdomen

67. Siebtes Segment bildet ein Syntergosternit (Oviscap) (1, *Anastrepha*, *Fergusonina*, Agromyzidae); kein Oviscap (0).

68. Oviscap ohne dorsalen Fortsatz (0, *Anastrepha*, *Fergusonina*); mit dorsalem Fortsatz (1, Agromyzidae).

69. Spitze des Ovipositors ist nicht als Stechorgan entwickelt (Drosophilidae, Odiniidae, Agromyzidae); bildet eine harte Spitze (Aculeus) (1, *Anastrepha*, *Fergusonina*).

Männliches Postabdomen

70. Innere Wände des Epandriums sind schmal oder fehlen (0); stark verbreitert, bilden einen hinten geschlossenen Ring (1, *Japanagromyza*, *Ophiomyia*-Gruppe). Ein Teil dieser Wand besteht vermutlich aus den mit dem Epandrium verschmolzenen Surstyli.

71. Epandrium mit einer deutlichen Kante oberhalb der Position der Surstyli. (1, *Cerodontha*, *Amauromyza*, *Calycomyza*, *Liriomyza*, *Phytoliriomyza*, *Metopomyza*, *Selachops*); ohne eine solche Kante (0). Surstyli sind in der Regel unter dieser Kante vorhanden, sie können aber auch verwachsen sein oder fehlen.

72 Spitze des Epandriums über den Surstyli mit Borstenfeldern (1); ohne Borstenfelder, nur mit Haaren besetzt, die nicht von der sonstigen Behaarung des Epandriums abweichen (0, *Cerodontha*, *Amauromyza*) (Griffiths 1993, unveröffentlicht). Nicht anwendbar auf Arten mit an der Spitze befindlichen Surstyli (s. Merkmal 71).

73. Epandrium mit Langfortsätzen (1, *Cerodontha*); ohne oder mit kleinen Langfortsätzen (0). Das Merkmal wurde zuerst von Nowakowski (1973) erwähnt.

74. Abgegliederte Surstyli sind vorhanden (0, Außengruppen außer *Fergusonina*, sowie zahlreiche Phytomyzinae); verwachsen oder fehlen (1).

75. Surstyli am Unterrand des Epandriums verwachsen (1, *Amauromyza*, *Cerodontha*); Surstyli vom Epandrium getrennt oder woanders verwachsen (0).

76. Abgegliederte Surstyli sind durch eine Sehne mit einer hinteren inneren Wand des Epandriums verbunden (1, *Liriomyza*, *Galiomyza*) (Zlobin 1997); Surstyli sind direkt mit den Bacilliformen Skleriten verbunden (0).

77. Gonite (= Prä- + Postgonite) fest mit dem Phallapodem verbunden (0, Außengruppen außer *Anastrepha*, *Agromyza*); nur durch ein dünnes, unsichtbares Band verbunden (1, alle übrigen Agromyzidae). Anmerkung: Zustand 0 gilt auch für Clusiidae.

78. Spitzen der Gonite befinden sich unterhalb des Epandriums (0); Spitzen bilden zusätzliche vertikale Seitenwände innerhalb des Epandriums (1, *Ophiomyia*-Gruppe).

79. Spitzen der Gonite eher blatt- oder fadenartig (0); auffällig stäbchenförmig verlängert bzw. verdickt (1, Phytomyzinae).

80. Phallapodem eher kurz (0, Außengruppen außer Odiniidae); Phallapodem lang, zu weiter, vom Hyandrium unabhängiger Bewegung befähigt. (1, Odiniidae, Agromyzidae). Anmerkung: Zustand 0 gilt auch für Clusiidae.

Anmerkungen zu den Merkmalen 77-80

Das Merkmal der außergewöhnlichen Verlängerung des Phallapodems (80) wurde bereits von McAlpine (1989) zur Begründung der Monophylie seiner Suprafamilie Agromyzoinea = (Agromyzidae + Fergusoninidae) + Odiniidae verwendet. Das Merkmal ist allerdings nicht immer klar abgrenzbar und nicht auf die letztgenannte Gruppe beschränkt. Hier wird es dennoch wiederbelebt, denn innerhalb der untersuchten Außengruppen ist es klar abgrenzbar.

Nur bei Agromyziden und Odiniiden ist das Phallapodem dazu in der Lage, den Aedeagus zur Kopulation weit vorzuschieben. Dabei wird es unabhängig von Hyandrium bewegt. Die langen, bandartigen Gonite sind sowohl mit dem apikalen Teil des Phallapodems als auch mit dem Hyandrium verbunden. Beim Ausstrecken des Phallapodems kommt es zu einer charakteristischen Schlaufenbildung der dann angespannten Gonite, die nur bei Odiniiden und Clusiiden beobachtet wurde.

Innerhalb der Agromyziden tritt das Merkmal nur bei *Agromyza* auf. Die Gonite sitzen subapikal am Phallapodem und sind nach vorne gerichtet. Im ausgestreckten Zustand biegen sie sich um nahezu 180° zurück zum hinten verbliebenen, nicht mit ausgestreckten Hyandrium. Der apikale mit dem Hyandrium verbundene Teil ist in unterschiedlichem Maße blattartig verbreitert. In den übrigen Gruppen wird die Verbindung der Gonite mit dem Phallapodem schwächer, wodurch die Anspannung der Gonite während der Kopulation verringert wird (Merkmal 77). Bei Phytomyzinae wird der mit dem Hyandrium verbundene distale Teil größer und erhält eine stiftartige Form (Merkmal 79). Innerhalb der *Ophiomyia*-Gruppe befindet sich der apikale Teil der Gonite als blattartige zusätzliche Innenwand innerhalb des Epandriums (Merkmal 78). Die Verbindung zum Hyandrium ist aufgegeben. Am ähnlichsten mit *Agromyza* sind die Gonite von *Japanagromyza*, auch bei ihnen ist aber die steife Verbindung zum Phallapodem reduziert. Außerdem sind die Gonite insgesamt sehr klein und häutig. Dieses wäre eine Apomorphie für *Japanagromyza*, das Merkmal wäre in der Datenmatrix uninformativ, da die Gattung als terminales Taxon verwendet wurde.

81. Basis des ejakulatorischen Apodems normal (0); vergrößert und sklerotisiert (1, *Amauromyza*). Das Merkmal wurde zuerst von Spencer (1990) zur Begründung der Gattung *Amauromyza* verwendet.

82. Distiphallus dünn, die Spitze punktförmig, Basiphallus breit (1, *Napomyza*); Distiphallus nicht so (0). Die hier nur unvollkommen beschriebene Eigenart des Aedeagus von *Napomyza*-Arten wird hier als Apomorphie dieser Gattung anerkannt. Einige Illustrationen enthält Spencer (1990), der anscheinend sein Konzept der Gattung *Napomyza* auf dieses Merkmal gründete. Einige Arten haben noch zwei terminale Tubuli, während vor allem europäische Arten diese nicht mehr erkennen lassen. Vermutlich handelt es sich um eine Reduktion innerhalb der Gruppe.

83. Terminale Tubuli des Distiphallus von "normaler" Länge (0); stark verlängert (1, *Cerodontha*, *Metopomyza*, *Phytoliriomyza*, *Selachops*). Das Merkmal wurde von Griffiths (1993) vorgeschlagen.

Tabelle 2: Datenmatrix.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	123
<i>Drosophila</i>	?0001?00--	---?00---0	000-000000	-0---00000	0000000-00	000?-0100?	01?0000-00	0-000000?0	---
<i>Anstrepha</i>	00001?00--	---?00---0	000-000000	-0---00000	0000000-00	?00?-0??0?	01?0001010	0-0000?0-0	---
<i>Ferg. flavicornis</i>	?0001?00--	---?00---0	000-00?--?	-0---00000	-011-01-02	2????10100?	-1?000101?	0-010000-0	---
<i>Oдиниidae</i>	?0001?00--	---?00---0	000-0?0000	-0---00000	0000001-02	0????-0000?	0000000-00	0-00000001	---
<i>Agr. albipennis</i>	00001-00--	0100000100	0000011010	110-000000	0000000000	0001000000	1000101100	0-01000001	000
<i>Agr. johannae</i>	00001-00--	0110001110	0000011010	110-000000	0011000000	0011001000	1000101100	0-01000001	000
<i>Agr. filipendulae</i>	00000000--	0100001100	0000021010	110-000000	0011000000	0011000000	1000101100	0-01000001	000
<i>Agr. pseudoreptans</i>	00000000--	0100001100	0000011010	110-000000	0000000000	0001000000	1000101100	0-01000001	000
<i>Am. luteiceps</i>	-000?-?0?0	000000?000	011-121011	-111000000	0001001100	0010001000	0010001100	1000101011	100
<i>Am. verbasci</i>	00001-1000	0000001000	0100021011	-111000000	1001001100	0011000000	0010001100	1000101011	100
<i>Aul. cornigera</i>	00001-1010	0100000010	0100021011	-110100000	-011100100	21-1001000	0010001100	0-00001011	000
<i>Aul. discrepans</i>	00001-1000	1100000010	0100011010	-110000000	0001001100	01-?001000	0010001100	0-00001011	000
<i>Aul. heringi</i>	00001-1010	0100000010	0100021011	-110101000	-011101102	21-1001000	0010001100	0-01001011	000
<i>Calycomyza</i>	00001--1--	1100001000	0100021010	-1??000000	1001000001	0010100000	0010001100	1100001011	000
<i>C. (B.) angulata</i>	0110011000	2-01000000	0101021010	-111000000	1001?01112	1010100000	0010001100	1010101011	001
<i>C. (C.) denticornis</i>	110001-1--	1101001000	0101121011	-111000010	-011101102	0010101000	0011001100	1010101011	001
<i>C. (C.) hennigi</i>	10001--1--	2-01001000	011-121011	-0??000011	-01110110?	?010101000	0011001100	1010101011	001
<i>C. (P.) incisa</i>	1100011000	2-01001000	0101021010	-0??000000	1011001101	?010101000	00100?1100	1010101011	001
<i>C. (D.) ireos</i>	0100011000	2-01000000	0101021010	-111000000	1001001101	0010100000	0010001100	1010101011	001
<i>C. (B.) scirpi</i>	010001-1--	2-01000000	0101021010	-111000000	10?100110?	0010100000	0010001100	1010101011	001
<i>C. (X.) venturii</i>	?0001--1--	2-01001000	011-121011	-0?-000001	-011101100	1010101000	0011001100	1010101011	001
<i>C. (I.) spec. nov.</i>	001001-1--	2-01000000	0101121010	-0--000000	10?1001112	10101??000	0010001100	1010101011	001
<i>Chr. horticola</i>	0000001010	0100000010	0100021010	-111001000	-011101102	21-1111001	0010001100	0-00001011	000
<i>Chr. milii</i>	00001-1010	1100000010	0100021010	-111001000	-011111102	21-1111001	0010001100	0-01001011	000
<i>Chr. nigra</i>	0000001000	0100000010	0100021010	-111001000	-011101102	21-1111001	0010001100	0-00001011	000
<i>Chr. primulae</i>	00001-1000	0100000010	0100021010	-111001000	-011111102	21-1111001	0010001100	0-0?001011	000
<i>Chr. scolopendri</i>	00001-10-0	1100000010	0100121011	-0?-001000	-011101102	21-0111001	0010001100	0-01001011	000
<i>Gal. morio</i>	00001-1000	1110001000	0100011011	-111000000	-011101100	001000100?	0010001100	1100011011	000
<i>Gal. galiivora</i>	00001-1000	2-00001000	0100011011	-111000000	1001001100	0010001000	0010011100	1100011011	000
<i>Gym. heteroneura</i>	-0001-1010	1100000010	0100011011	-110000000	-01110-100	01-1001000	0010001100	0-01001011	000
<i>Japanagromyza</i>	00001--1--	1100000001	0200022010	010-0-0000	-001-00000	0021000010	1100001101	?-01001001	000

Tabelle 2 (Fortsetzung).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	123
<i>L. amoena</i>	00001-1001	1110001000	0100011010	-111000000	-011101100	0010001000	0010011100	1100011011	000
<i>L. bryoniae</i>	0000001001	1110001000	0100011010	-111000000	-011101100	0010001000	0010011100	1100011011	000
<i>L. lutea</i>	00001-1001	0110001000	01000?1011	-111000000	-011101100	0???001000	0010011100	1100011011	000
<i>L. pusilla</i>	0000001001	1110001000	0100011010	-111000000	1001001100	0010001000	0010011100	1100011011	000
<i>L. virgo</i>	00001-1001	0100001000	0100121011	-111000000	-011101102	2010101000	0010011100	1100011011	000
<i>Melanagromyza</i>	00001--1--	2-00111001	020-122110	010-000000	-00110110?	??-0101110	1110001101	?-01001101	000
<i>Met. nigrohumeralis</i>	0000011000	0000000000	0101121??0	-0?-010100	-111101102	????001000	0010001100	1100001011	001
<i>Met. ornata</i>	0000011000	0000000000	0101021011	-110000100	-111101102	????101000	0010001100	1100001011	001
<i>Nap. eximia</i>	00001-1000	0000000010	0100121010	-111001000	-011101101	21-0?01001	0010001100	0-0?001011	010
<i>Nap. lateralis</i>	00001-1000	0000000010	011-121011	-0?-000000	-011101101	0?-0101001	0010001100	0-01001011	010
<i>Nem. posticata</i>	00000000--	0010001000	00000?1010	-111001000	0011000102	2001000000	0000001100	0-00001011	000
<i>Ophiomyia + Hexomyza</i>	00001--1--	2-0011?000	120112211?	010-00?000	-011?0??0?	2??010111?	1110001101	?-01001101	000
<i>Phytobia</i>	00001-1000	0000000000	0111121010	-0?-000000	0011001102	201?000000	0000001100	0-00001011	000
<i>Phl. melampyga</i>	00001-1000	2-00000000	0100011010	-110000000	1001001000	001100?000	0010001100	1100001011	001
<i>Phl. variegata</i>	00001-1000	110000?000	0100011010	-110000000	1001001100	0011001000	0010001100	1100001011	001
<i>Phy. continua</i>	00011-1000	0100000010	0100121010	-111000000	-011101102	2010101001	0010001100	0-00001011	000
<i>Phy. flavicornis</i>	00001-10--	0100000010	0101021010	-111000000	-011101102	21-0001001	0010001100	0-01001011	000
<i>Phy. krygeri</i>	00001-1000	0100000010	0100021010	-111000000	-011100101	?1-0101001	0010001100	0-0?001011	000
<i>Phy. ranunculi</i>	00011-1000	0100000010	0100021010	-111001000	-011101102	21-1001001	0010001100	0-01001011	000
<i>Phy. virgaureae</i>	0000001000	0100000010	0100021010	-111000000	-011101102	21-1001001	0010001100	0-01001011	000
<i>Pto. asparagivora</i>	0010001010	0100001010	0101021011	-0?-000000	0011?0110?	21-1101001	0010001100	0-01001011	000
<i>Sel. flavocinctus</i>	00?01-10?0	000000???0	0000011010	-110010000	-111101102	2????01000	0010001100	1100001011	001
<i>Tro. theae</i>	00001-??--	2-0011????0	12010221?0	010-000000	0011001101	????101110	1110001101	0-01001101	000

6.5. Ergebnisse

Die ersten Berechnungen ergaben kürzeste Kladogramme mit der Länge von 258 Schritten. Die Suche brach vorzeitig ab, weil der Arbeitsspeicher mit suboptimalen Kladogrammen gefüllt und an seine Kapazitätsgrenze gelangt war. Deshalb wurde die Berechnung wiederholt, indem die Anzahl der zu speichernden Kladogramme mit höherer Länge als 258 auf maximal 10.000 begrenzt wurde, um den Arbeitsspeicher zu entlasten. Daraufhin wurde die Zahl von 139.203 Bäumen mit der Länge von 258 Schritten ermittelt. Das strikte Konsensus-Kladogramm zeigt Abbildung. 404. Die erhaltenen Kladogramme wurden als Startpunkt für das Successive Weighting (SW) verwendet, das nur 90 Kladogramme ergab (Länge und Indizes in Tabelle 2). Als zusätzliche Absicherung, daß bei dieser Suche, die aufgrund des kleinen Speichers begrenzt werden mußte, die kürzesten Kladogramme gefunden wurden, habe ich die Suche mit der Option "Collapse branches with minimum length = 0" wiederholt. Dadurch werden in der Regel weniger Bäume berechnet, die aber mehr Polytomien aufweisen, also keine höhere Auflösung vortäuschen (für weitere Informationen s. Coddington & Scharff 1994). Hier ergaben sich nur noch 6.936 Bäume; nach SW acht. Die Topologie der Konsensus-Kladogramme beider Serien sind mit den anfänglichen Berechnungen, die mit der Grundeinstellung von PAUP* (Collapse branches with maximum length = 0) ausgeführt wurden, identisch.

Phylogenetische Rekonstruktionen mit der PEWE-Emulation von PAUP* mit den Konstanten 0-5 ergaben sehr unterschiedliche Anzahlen von Kladogrammen (s. Tab. 2) und vier verschiedene Konsensus-Kladogramme. Alle so erhaltenen Topologien unterscheiden sich auch von dem Ergebnis mit Successive Weighting.

Die gemeinsame Basis aller Rekonstruktionen ist in Abbildung 405 dargestellt. Im folgenden seien wichtige Unterschiede dargestellt: Successive Weighting setzt *Aulagromyza* + *Gymnophytomyza* paraphyletisch an die Basis der *Phytomyza*-Gruppe (Abb. 405). In allen PEWE-Rekonstruktionen ist *Aulagromyza* + *Gymnophytomyza* dagegen monophyletisch. Die PEWE-Konstanten 0-3 enthalten letzteres Taxon an der Basis der *Phytomyza*-Gruppe (Abb. 407-408), die Konstanten 4 und 5 unterstützen *Phytomyza continua* als basales Taxon (Abb. 409-410). Weitere Unterschiede der PEWE-Rekonstruktionen innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe sind aus den Abbildungen 407-410 ersichtlich.

Innerhalb der *Selachops*-Gruppe rekonstruierte Successive Weighting *Calycomyza* als Schwestergruppe von *Cerodontha* + *Amauromyza*, während alle PEWE-Konstanten eine Trichotomie bildeten (Abb. 411).

Tabelle 3: Ergebnisse der verschiedenen Rekonstruktionsmethoden (alle mit der Option "minimum length = 0"; s. Text).

Methode	Anzahl	Länge	CI	RI
Einfache Parsimonie	139.000	258	0,349	0,725
Successive Weighting (ci)	90	265	0,340	0,714
PEWE (k = 0)	2.509	268	0,336	0,709
PEWE (k = 1)	242	267;268	0,336; 0,337	0,709; 0,710
PEWE (k = 2)	2.832	267;268	0,336; 0,337	0,709; 0,710
PEWE (k = 3)	324	267	0,337	0,710
PEWE (k = 4)	216	264	0,341	0,715
PEWE (k = 5)	364	264;265	0,34; 0,341	0,714; 0,715



Abb. 404: Striktes Konsensuskladogramm der Rekonstruktion mit gleichgewichteten Merkmalen.

6.6. Diskussion

Die niedrigen Consistency Indices (CI) aller vorliegenden Kladogramme deuten auf zahlreiche homoplastische Merkmale hin. Deshalb bevorzuge ich, wie auf S. 218 diskutiert, für den vorliegenden Datensatz die Ergebnisse der gewichteten Rekonstruktionen. Diese weisen ein großes Maß an Übereinstimmung auf. Wie im folgenden diskutiert wird, weisen vorhandene Abweichungen der Rekonstruktionsmethoden auf bestehende Probleme der Agromyzidenphylogenie hin, weshalb hier keines der Ergebnisse besonders bevorzugt wird. Die zahlreichen Gemeinsamkeiten liefern aber bereits interessante neue Aufschlüsse über die Agromyzidenphylogenie.

Alle Kladogramme bestätigen die traditionellen zwei Unterfamilien Agromyzinae und Phytomyzinae. Die Anordnung der Gattungen innerhalb beider Unterfamilien zeigt deutliche Übereinstimmungen mit dem älteren Stammbaum der Agromyzidae von Frick (1952). Danach ist *Agromyza* die ursprünglichste Gruppe innerhalb der Agromyzinae, und innerhalb der Phytomyzinae lassen sich die gleichen zwei großen Gruppen erkennen, die auch von mir gefunden wurden. Der wichtigste Unterschied zwischen der neuen Rekonstruktion und Frick (1952) ist die Position von *Nemorimyza* und *Phytobia*, die nun eigene Gruppen an der Basis der Phytomyzinae bilden (Abb. 405). Diese zwei Gattungen waren zur Zeit von Frick zusammen mit *Amauromyza* und dem größten Teil der heutigen *Cerodontha* in Fricks "*Phytobia*" enthalten. Da er auf dem sogenannten "Gattungsniveau" arbeitete, konnte er die isolierte Stellung der basal stehenden heutigen *Nemorimyza* und *Phytobia* nicht herausarbeiten.

Im folgenden werden wichtige Aspekte der Merkmalsevolution dargestellt. Dabei werden auch abweichende Resultate der verschiedenen Rekonstruktionen diskutiert und die Plausibilität einzelner Abschnitte und Merkmalsoptimierungen bewertet. Auf die Fragen der Monophylie supraspezifischer terminaler Taxa wird in diesem Teil nur in Ausnahmefällen eingegangen; hierzu sei auf den Beschreibungsteil verwiesen.

Da die Monophylie der Agromyziden bereits in Teil 1.1 diskutiert wurde, braucht auf Apomorphien hier nicht mehr eingegangen zu werden. Ziel des Einsatzes der Außengruppen war nicht, die Schwestergruppe der Agromyziden zu ermitteln, sondern nur die Bestimmung der Lesrichtung von Merkmalen. Ein Versuch, die systematische Stellung der Agromyziden zu bestimmen, erfordert die Untersuchung zahlreicher weiterer Dipterenfamilien. Unter den hier einbezogenen Außengruppen sind jedoch eindeutig die Odiniiden die den Agromyziden nächst verwandte Gruppe, und zwar vor allem aufgrund des langen Phallapodems (**80**) und der Zahl der Dorsozentralborsten (**62**).

Die Clusiidae, die nach Griffiths (1972 b) ebenfalls als Schwestergruppe der Agromyziden in Frage kommen, wurden aufgrund nicht verfügbarer Larven nicht in die kladistische Auswertung aufgenommen. Sie weisen aber die als Synapomorphien verwertbaren Merkmalszustände von **62** und **80** nicht auf (s. Merkmalsliste). Die von Griffiths (1972 b) erwähnten Übereinstimmungen der Aedeagi von Clusiiden und Agromyziden, die als konkurrierende Synapomorphien in Betracht kommen, konnten von mir nicht nachvollzogen werden. Die Hypothese einer näheren Verwandtschaft von Agromyziden und Clusiiden wird also hier vorläufig abgelehnt, obwohl die Clusiiden nicht in die kladistische Auswertung eingingen.

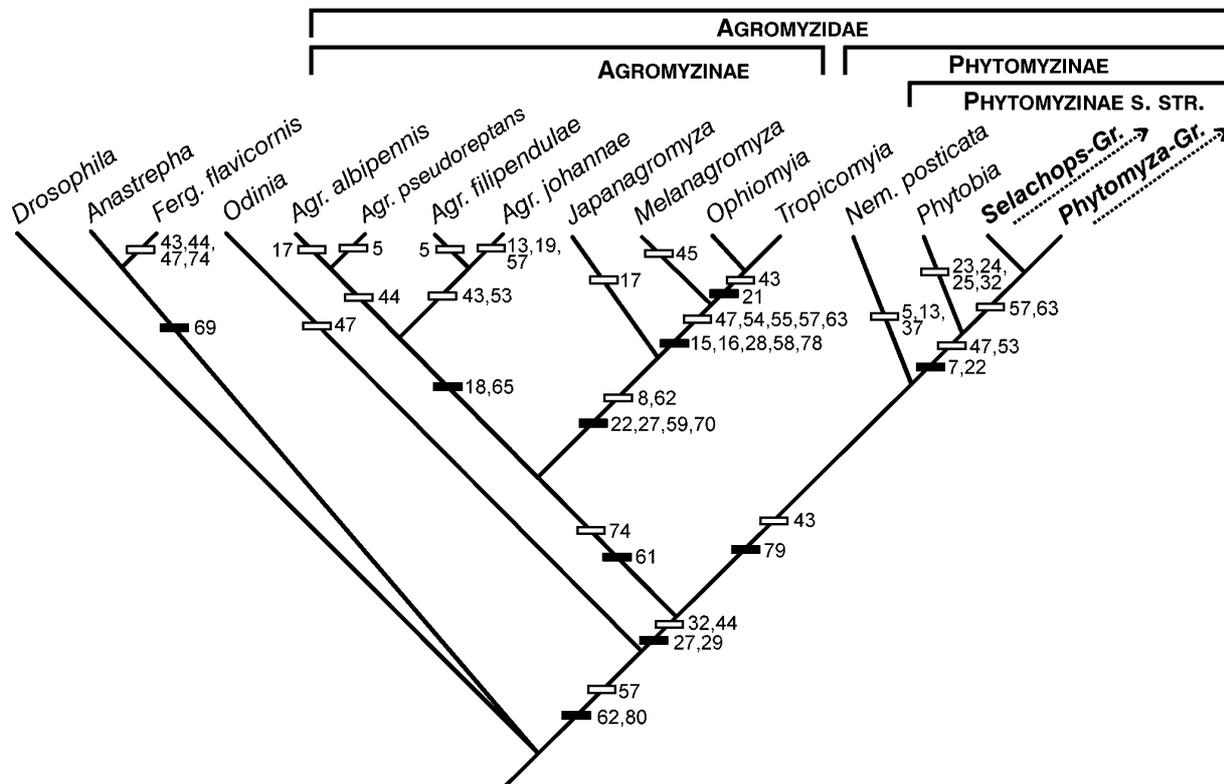


Abb. 405: Teilkladogramm des basalen Teils, entsprechend den Rekonstruktionen mit Successive Weighting und PEWE. Kongruente Merkmale sind durch gefüllte Balken, homoplastische durch leere Balken dargestellt.

Die basalen Gruppen der Agromyzidae (Abb. 405)

Die phylogenetische Rekonstruktion unterstützt beide bisher anerkannten Unterfamilien, wenn auch nur mit wenigen Merkmalen. Agromyzinae werden vor allem durch die bekannte, als diagnostisches Merkmal genutzte Mündungsmodus der Flügelader R1 (**61**) sowie die mit dem Epantrium verwachsenen Surstyli (**74**) charakterisiert. Letzterem Merkmal dürfte eine geringere Überzeugungskraft zukommen, da die Verwachsung der Surstyli auch innerhalb der Phytomyzinae verbreitet ist. Als entscheidende Apomorphie der Phytomyzinae kann die Stäbchenform der distalen Teile der Gonite gelten (**79**). Dieses Merkmal wird hier zum ersten Mal zur Beschreibung der Phytomyzinae eingesetzt. Der Grund dafür, daß es nicht schon früher verwendet wurde, ist, daß seine Polarisierung von der Verwendung der Odiiniden als Außengruppe abhängt. Andere Außengruppen sind in bezug auf dieses Merkmal nicht informativ, da deren Gonite völlig anders entwickelt sind oder fehlen. Mir erscheint aber die hier vertretene Sichtweise die einzig plausible Interpretation der Gonite und des Phallapodems (Merkmalskomplex **77-80**) innerhalb wie außerhalb der Agromyziden und wird deshalb der bisherigen Nicht-Interpretation vorgezogen. Das Merkmal **77** fehlt in der Abbildung 405, da es nicht eindeutig optimiert werden kann: Während die Gonite in den Außengruppen übereinstimmend fest mit dem Phallapodem verbunden sind (Merkmalszustand 0), lockert sich diese Verbindung innerhalb der Agromyziden (Merkmalszustand 1). Dort bestehen zwei im Sinne des Parsimonieprinzips gleichwertige Alternativen: 1. Die Transformation von 0 zu 1 kann zweimal unabhängig an der Basis von *Japanagromyza* und der Phytomyzinae entstanden sein. 2. Die Transformation von 0 zu 1 geschah gleich an der Basis der Agromyzidae und wurde vor Abspaltung der Gattung *Agromyza* rückgängig gemacht. Die erste Alternative entspricht der "delayed transformation"

(DELTRAN oder "slow"), die zweite der zweite der "accelerated transformation" (ACCTTRAN oder "fast") der phylogenetischen Computerprogramme (z. B. Kitching et al. 1998). Für diesen Fall würde von mir die langsame Transformation (DELTRAN), also Alternative 1, bevorzugt.

Die zwei bekannten Grundformen des Cephalopharyngealskeletts der beiden Unterfamilien (33) tragen als Merkmal nicht zur Bestätigung einer der beiden basalen Gruppen bei, da aufgrund der unbekanntes Lesrichtung eine eindeutige Merkmalsoptimierung nicht möglich ist. Eine Polarisierung wird hier auch nicht durch die Topologie festgelegt.

Agromyzinae

Die erste Verzweigung innerhalb dieser Unterfamilie trennt *Agromyza* von den übrigen Taxa. Diese bilden ein durch zahlreiche Apomorphien bestätigtes Monophylum. Zu ihnen gehören die Asymmetrie der Mundhaken (22), die Form des Cephalopharyngealskeletts (27) und des Epandriums (70) sowie die Reduktion der Dorsozentralborsten (62).

Die *Ophiomyia*-Gruppe, das Schwestertaxon von *Japanagromyza*, ist durch eine große Anzahl von Apomorphien charakterisiert, die vor allem die präimaginalen Entwicklungsstadien liefern. Allen Arten gemeinsam ist die Verpuppung in der Mine (55). In engem Zusammenhang mit dieser Eigenschaft stehen die Längsspaltung des oberen Pupariumsdeckels (58 s. 4.4) sowie die Reduktion der Dorsalflügelbrücke (28 s. S. 19). Die lichtmikroskopisch deutlich sichtbare Pigmentierung der Marginalorgane setzt schließlich die Gattungen *Ophiomyia* und *Tropicomyia* von *Melanagromyza* ab (21). Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Merkmale der hier untersuchten "Gattungen" auf einer begrenzten Auswahl von Arten beruhen, die im Beschreibungsteil dargestellt wurden. Das gilt insbesondere für *Melanagromyza*, die nur auf der Basis von europäischen Arten sowie den südafrikanischen "*Penetragromyza*"-Arten beschrieben wurde. Vermutlich existieren unter dem Namen *Melanagromyza* weitere Arten, auf die meine Beschreibung nicht zutrifft. Diese Arten müßten, sobald sie verfügbar wären, als eigene terminale Taxa mit in die kladistische Untersuchung aufgenommen werden. Die von mir beschriebenen *Melanagromyza*-Arten bilden in jedem Fall eine gut begründete monophyletische Gruppe.

Agromyza ist die Gruppe mit den meisten ursprünglichen Eigenschaften innerhalb der Agromyzinae. Unter diesen fallen vor allem die symmetrischen Mundhaken, die mittleren Mundlappen sowie die plesiomorphe Form der Hinterstigmen auf. Durch die Stridulationsorgane der Imagines (65) sowie die Lateralfalte der Larven (18) erweisen aber auch sie sich als Monophylum. Während die zwei Arten *johanna*e (als Vertreter einer auf Fabaceae spezialisierten Gruppe) und *filipendulae* (ein Vertreter einer auf Rosaceae spezialisierten Gruppe) durch die apomorphe Asymmetrie der Mundhaken im ersten Larvalstadium miteinander verbunden sind (53), erscheint die Monophylie von *albipennis* (als Vertreter der *nigripes*-Gruppe) + *pseudoreptans* (als Vertreter der *rufipes*-Gruppe) wenig überzeugend. Die Monophylie letzterer Artgruppen wird ausschließlich durch eine angebliche Neuentstehung der vier Büschel von Spirakularhaaren verursacht (44). Dabei handelt es sich um ein Merkmal, das bei den meisten Familien der cyclorrhaphen Dipteren, darunter fast allen hier verwendeten Außengruppen, vorhanden und somit klar plesiomorph ist. Diese Rekonstruktion entsteht durch die noch unzureichende Anzahl von Merkmalen, die sich innerhalb von *Agromyza* unterscheiden, und durch die große Seltenheit des hinsichtlich der Außengruppen plesiomorphen Zustands innerhalb der Agromyziden. So ist in der vorliegenden Rekonstruktion eine Reduktion der Spirakularhaare an der Basis der Agromyzidae und eine anschließende Neuentstehung mit zwei Schritten die kürzeste Lösung. Geht man von wiederholter Reduktion aus, wären drei Schritte, nämlich vor der Ab-

spaltung der Phytomyzinae, vor *Japanagromyza* und vor *Agromyza johannae* + *A. filipendulae*, erforderlich.

Phytomyzinae (Abb. 405)

Wie erwähnt ist die einzige überzeugende Apomorphie der Phytomyzinae ein Merkmal der männlichen Genitalien (79). Im Unterschied dazu betreffen die folgenden Evolutionsereignisse ausschließlich die Präimaginalstadien: Die nächste dichotome Verzweigung trennt *Nemorimyza posticata* und alle übrigen Phytomyzinae, die nachfolgend Phytomyzinae s. str. genannt werden. Die Apomorphien der Phytomyzinae s. str. sind die Entwicklung der Asymmetrie der Mundhaken aller Larvalstadien (22, 53) sowie - vermutlich in Zusammenhang mit der Asymmetrie - die Versetzung der Mundlappen an die Seite (7; über funktionsmorphologische Interpretationen der Mundlappen s. S. 22). Die Mundhaken sind innerhalb der Agromyzinae auf ähnliche Weise transformiert, jedoch mit dem Unterschied, daß dort die rechte Mandibel vergrößert wurde.

Nemorimyza verkörpert den ursprünglichen Phytomyzinae-Typ mit ursprünglichen Mandibeln und Mundlappen. Auffallend ist jedoch, wie wenig sich die hinteren Teile des Cephalopharyngealskeletts der untersuchten Art *Nemorimyza posticata* (gleiches gilt auch für *N. maculosa*) von den "modernerem" Phytomyzinae unterscheidet (s. Abb. 144).

Die nächste isoliert stehende Gruppe, die in einer dichotomen Verzweigung allen übrigen Phytomyzinae gegenüber steht, sind die im Kambium von Bäumen minierenden *Phytobia*-Arten (s.). Mit der Reduktion der Präscutellarborsten (63) lassen sich die übrigen *Phytobia* gegenüber stehenden Phytomyzinae als Monophylum ausweisen. Dieses Merkmal ist aber von begrenzter Zuverlässigkeit, da Präscutellarborsten innerhalb dieser Gruppe gelegentlich noch vorkommen, wenn sie auch oft von etwas anderer Gestalt sind. Das zweite Merkmal an dieser Stelle ist die Reduktion der Prothorakalstigmen der Puppen (57). Da dieses schon von den Nematoceren bekannte Merkmal (s. de Meijere 1902) nach dem vorliegenden Kladogramm innerhalb der Agromyziden wiederholt entsteht, ist zu vermuten, daß die Evolution dieses Merkmals noch nicht voll verstanden ist. Die Phytomyzinae ohne *Nemorimyza* und *Phytobia* lassen sich also nicht so gut als Monophylum begründen wie die Phytomyzinae s. str. Das liegt daran, daß *Phytobia* aufgrund der besonderen Lebensweise der Larven morphologisch besonders isoliert ist und die übrigen Phytomyzinae als Schwestertaxon von *Phytobia* in ihrer Morphologie und Bionomie sehr vielfältig sind.

Im folgenden spalten sich die übrigen Phytomyzinae in zwei artenreiche Teilgruppen:

Eine davon hieße nach der ältesten Gattung *Selachops*-Gruppe und enthält *Liriomyza*, *Galiomyza*, *Amauromyza*, *Cerodontha*, *Calycomyza*, *Metopomyza*, *Selachops* und *Phytoliriomyza*. Der Name für die Gruppe ist nicht sehr glücklich, da *Selachops* kein sehr typischer Vertreter dieser Gruppe ist. Die Monophylie der Gruppe wird vor allem durch ein Merkmal der männlichen Genitalien gestützt, nämlich die Position der - in der Regel artikulierten - Surstyli in ventraler Position, unter der eigentlichen Spitze des Epandriums (71). Etwas ähnliches ist sonst nur noch bei *Japanagromyza* und der *Ophiomyia*-Gruppe zu beobachten, wurde aber in der Datenmatrix aufgrund der anders gestalteten Surstyli nicht als homolog gewertet. Das wichtigste larvale Merkmal, welches diese Gruppe begründet, ist weniger eindeutig. Die spezifisch nach hinten verlängerte Form der larvalen Hinterstigmen (41) fehlt bei *Amauromyza luteiceps* und der *Cerodontha*-Untergattung *Poemyza*. Außerdem läßt sich dieses Merkmal nicht auf die zahlreichen Arten innerhalb der Gruppe anwenden, deren Knospensanzahl stark amplifiziert ist (s. 224). Da die verlängerte hintere Knospe der Hinterstigmen aber außerhalb

der *Selachops*-Gruppe vorkommt, kann sie doch als überzeugendes Merkmal gelten. Die *Phytomyza*-Gruppe, das Adelphotaxon der *Selachops*-Gruppe, umfaßt die Gattungen *Aulagromyza*, *Gymnophytomyza*, *Chromatomyia*, *Phytomyza*, *Napomyza* und *Ptochomyza*. Obwohl diese Gruppe nach allen gewichteten Rekonstruktionen monophyletisch ist, unterscheidet sich doch ihre Begründung aufgrund der widersprüchlichen Rekonstruktionen innerhalb der Gruppe. Dies wird im folgenden Teil diskutiert.

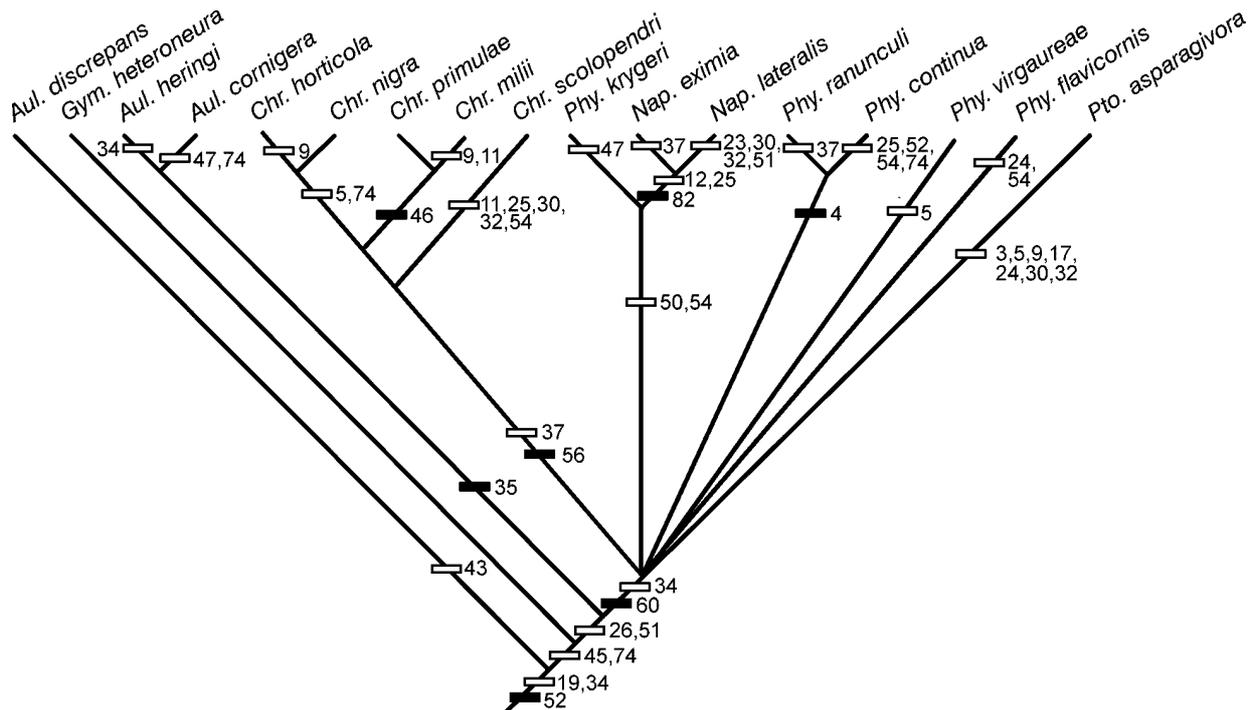


Abb. 406: Strikter Konsensus der durch Successive Weighting erhaltenen Kladogramme: Teilkladogramm, Fortsetzung von Abbildung 405, *Phytomyza*-Gruppe. Kongruente Merkmale sind durch gefüllte Balken, homoplastische durch leere Balken dargestellt.

Phytomyza-Gruppe (Abb. 406, 407-410)

Die auf Wölbungen gelegenen oberen Lateralorgane (**19**) erweisen sich in allen Rekonstruktionen als Apomorphie. Es handelt sich aber nicht um ein konstantes Merkmal, denn es ist bei zahlreichen untersuchten Arten innerhalb der Gruppe nicht gefunden worden. Die folgenden Merkmale variieren mit dem ursprünglichsten Taxon der *Phytomyza*-Gruppe: Wenn entweder *Aulagromyza discrepans* (Successive Weighting, Abb. 406) oder *Aulagromyza* + *Gymnophytomyza* (Goloboff: K = 0,1,2,3, Abb. 407-408) die Schwestergruppe der übrigen Taxa ist, dann sind die ein verlängertes Nahrungsrohr bildenden oberen Mundhaken der ersten Larvalstadien (**52**) die zweite Apomorphie. Für diese Interpretationen spricht, daß *Aul. discrepans* noch drei Hinterstigmenknospen in der plesiomorphen Form sowie Drüsenöffnungen aufweist.

Phytomyza continua, die von den Rekonstruktionen mit der PEWE-Emulation und den Konstanten 4 und 5 (Abb. 408-409) auf die ursprünglichste Position gesetzt wird, weist hinsichtlich der Mandibeln des ersten Larvalstadiums den ursprünglicheren Zustand der getrennten Mundhaken auf. Als Apomorphie für die ganze Gruppe wird dann neben dem Merkmal **19** noch die Anordnung der Frontorbitalsetulae (**60**) gewertet, die innerhalb der Gruppe ebensowenig wie **19** konstant ist. Die Mundhaken der ersten Larvenstadien (**52**) bleiben in diesem Fall eine wichtige Apomorphie für die Taxa der *Phytomyza*-Gruppe unter Ausschluß von *Ph. continua*.

Diese zuvor beschriebenen Widersprüche lassen sich mit den vorhandenen Daten noch nicht auflösen, alle drei Rekonstruktionen erscheinen derzeit möglich. Auch innerhalb der Gruppe ist die Phylogenie noch kaum geklärt. So sind *Aulagromyza* + *Gymnophytomyza* bei allen Rekonstruktionen nach der Formel von Goloboff (1993) monophyletisch (Abb. 407-410), nach Successive Weighting paraphyletisch (Abb. 406).

Übereinstimmend monophyletisch erscheinen nur jeweils die fünf beteiligten *Chromatomyia*-Arten sowie *Napomyza* + *Phytomyza krygeri*. Erstere Gruppe wird hauptsächlich durch die pantoffelförmigen Puparien (56) begründet. Von den übrigen *Chromatomyia*-Arten steht *scolopendri* etwas abseits, was angesichts der sonderbaren Merkmale der Larve nicht verwunderlich ist (s. Beschreibung). Von den übrigen lassen sich *milii* und *primulae* durch deren einzigartige Form der stark verlängerten Hinterstigmen (46) als Monophylum abgrenzen. Dies ist interessant, weil damit die Grasminierer *milii* näher mit einer Dicot-Minierer *nigra* verwandt ist als mit der ebenfalls an Gräsern minierenden *nigra*. Die zwei Merkmale, welche die beiden übrigen *Chromatomyia*-Arten zusammenfassen, sind sehr homoplastisch, so daß die Monophylie dieser Gruppe nicht zu erwarten ist. Das erste Merkmal, die Stirnbehaarung (5), ist innerhalb der ganzen Familie Agromyzidae verbreitet, die frei abgegliederten Surstyli (74) stehen zudem im Verdacht, eine Plesiomorphie zu sein.

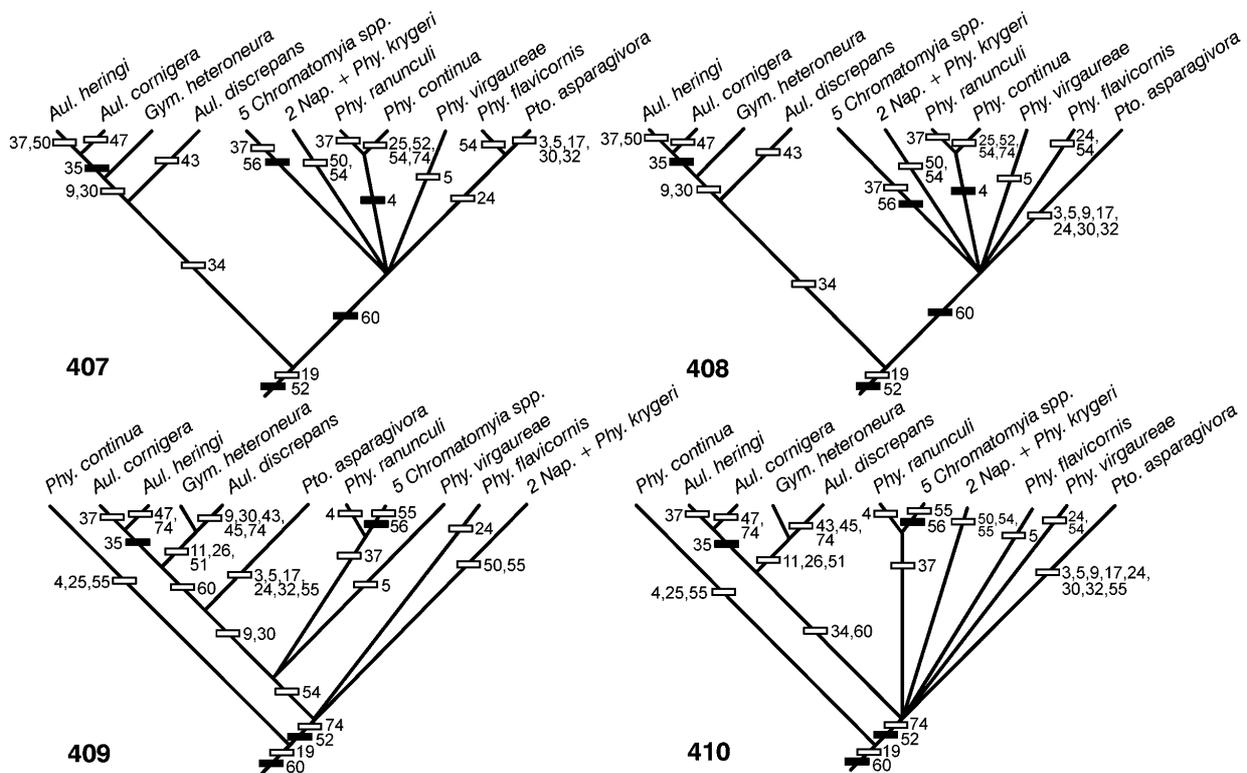


Abb. 407-410: Topologien der strikten Konsensuscladogramme der PEWE-Rekonstruktionen. 407: $k = 0$; 408: $k = 1, 2, 3$; 409: $k = 4$; 410: $k = 5$. Kongruente Merkmale sind durch gefüllte Balken, homoplastische durch leere Balken dargestellt.

Ähnliches gilt auch für die Merkmale, die *Phytomyza krygeri* und *Napomyza* zusammenfassen: *Napomyza* ist durch zwei Arten vertreten, die paläarktische *lateralis* und die afrotropische *eximia*. Neben zwei Larvalmerkmalen wird vor allem die besondere Form des männlichen Aedeagus (82) als Gemeinsamkeit beider Arten - und der gesamten Gattung - interpretiert (s. Abbildungen in Spencer 1990). Beide Aedeagi unterscheiden sich aber insofern, als bei *eximia* noch die ursprünglichen zwei terminalen Tubuli des Distiphallus sichtbar sind, bei *lateralis*

sind diese stark reduziert oder verschmolzen. Hinzu kommt, daß das erste Larvenstadium von *eximia* einen gegenüber *lateralis* plesiomorphen Zustand der Mandibeln aufweisen. Die Mundhaken lassen sich noch eindeutig je einer der Mandibeln zuordnen. Demgegenüber besitzt *N. lateralis* so stark verwachsene Mandibeln, daß nur noch eine einzelne Reihe von Mundhaken sichtbar ist (s. Abb. 321, 350).

Die Einbeziehung von *eximia* zu *Napomyza* stimmt nicht mit der neuesten, verengten "Definition" von *Napomyza* nach Zlobin (1994) überein, die hier nicht kritisiert werden soll. Hier soll vielmehr die Aufmerksamkeit auf die Frage der Verwandtschaft der von Zlobin definierten *Napomyza* (hier nur vertreten durch *lateralis*) gerichtet werden. Da die vorliegenden Daten die Möglichkeit einer Verwandtschaft von *lateralis* und *eximia* anzeigen, soll das durch die Beibehaltung des alten Gattungsnamen, *Napomyza*, deutlich gemacht werden.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die *Phytomyza*-Gruppe diejenige mit dem bei weitem größten Forschungsbedarf darstellt. Indizien dafür sind neben den oben diskutierten Unklarheiten an der Basis auch die weiteren in den Abbildungen 406-410 dargestellten Unterschiede zwischen den Rekonstruktionsmethoden. *Phytomyza* als die artenreichste Gattung ist mit Sicherheit nicht monophyletisch, aber auch die systematische Stellung der übrigen Gattungen ist noch weitgehend ungeklärt.

Selachops-Gruppe (Abb. 411)

Auch in dieser Gruppe besteht ein Unterschied zwischen verschiedenen phylogenetischen Rekonstruktionen: Nach Successive Weighting ist *Calycomyza* die Schwestergruppe von *Amauromyza* + *Cerodontha*, während sämtliche Konstanten von der Goloboff-Formel eine Trichotomie dieser Gruppen mit *Metopomyza* + *Selachops* + *Phytoliriomyza* ergaben. Die Trichotomie wird von mir bevorzugt und als ein Mangel an Information interpretiert, nicht als wirkliche trichotome Kladogenese. Auch die übrigen rekonstruierten basalen Verzweigungen der *Selachops*-Gruppe sollten nicht überschätzt werden. Die zahlreichen Merkmale, die *Metopomyza* + *Selachops* + *Phytoliriomyza* begründen, sind ausnahmslos homoplastische Merkmale. Besser begründet ist nur das Schwestergruppenverhältnis von *Amauromyza* und *Cerodontha*. Hier kann die Monophylie anhand der an besonderer Position verwachsenen Surstyli erkannt werden (75). Damit wird ausdrücklich der Deutung Spencers (1990) widersprochen, der von einer engen Verwandtschaft von *Cerodontha* und *Liriomyza* ausging, weil er bei der an Monocotyledoneae minierenden Art *Liriomyza commelinae* verlängerte hintere Knospen der Hinterstigmata fand und die Art deshalb als Zwischenform beider Gattungen interpretierte. Dies ist aber eine Apomorphie der gesamten *Selachops*-Gruppe und in diesem Zusammenhang also eindeutig eine Plesiomorphie.

Trotz fortbestehender Unklarheiten der Verwandtschaft bestehender Gattungen in der *Selachops*-Gruppe konnten zumindest die meisten derzeit anerkannten Gattungen als monophyletisch bestätigt werden, wobei dies im Falle von *Calycomyza* bereits im Vorfeld der kladistischen Analyse aufgrund der hohen Ähnlichkeit der untersuchten *Calycomyza*-Arten begründet werden konnte (s. Beschreibung der Gattung).

Die zwei Ausnahmen sind *Phytoliriomyza* und *Galiomyza*. Die zwei untersuchten Arten letzterer Gattung wurden an die Basis von *Liriomyza* gesetzt. Dadurch wurde bestätigt, daß *Galiomyza* mit *Liriomyza* eng verwandt ist und synonymisiert werden könnte. Die eigentliche Stellung der *Galiomyza*-Arten innerhalb von *Liriomyza* muß aber noch durch eine gründliche Revision von *Liriomyza* geklärt werden, denn es erscheint auf dem gegenwärtigen Stand noch

Cerodontha und *Xenophytomyza*) ist also, obwohl durch die Rekonstruktionen vorgeschlagen, zweifelhaft.

Vor allem durch die Larvalmerkmale **3** und **49** lassen sich hingegen *Cerodontha* (*Icteromyza*) spec. nov. und *C. (Butomomyza) angulata* zusammenfassen. Unter den untersuchten Taxa wurden beide Merkmale ausschließlich hier gefunden. Abbildungen von Puparien auf den Seiten 313 und 314 in Nowakowski (1973) deuten darauf hin, daß noch mehr Arten mit dieser Larvenform existieren, z. B. *C. (Butomomyza) pseuderrans* (Hendel, 1931), *C. (Butomomyza) eucaricis* Nowakowski, 1967, *C. (Dizygomyza) spinata* (Groschke, 1954), *C. (Dizygomyza) caricicola* (Hering, 1926).

Mit diesen Merkmalen ließe sich vermutlich ein neues monophyletisches Taxon begründen, das neben einigen *Icteromyza*- und *Butomomyza*- auch *Dizygomyza*-Arten enthalten könnte. Hierfür wären natürlich eine Ausweitung der Untersuchungen auf weitere Arten notwendig, um die Verteilung dieses Merkmals aufzuklären.

Das System der Agromyziden läßt sich auf der Basis der vorliegenden Phylogenie durch folgendes stark vereinfachtes Schema darstellen, das auf neue Namen bewußt verzichtet, aber dennoch einige der soeben diskutierten neuen Informationen darstellt:

- Agromyzinae
 - Agromyza*
 - Agromyzinae s. str.
 - Japanagromyza*
 - Ophiomyia*-Gruppe
- Phytomyzinae
 - Nemorimyza*
 - Phytomyzinae s. str.
 - Phytobia*
 - Selachops*-Gruppe
 - Phytomyza*-Gruppe

Zu der hier ermittelten Phylogenie trugen Ergebnisse unterschiedlicher Entwicklungsstadien bei. Wie schon in der Diskussion der Merkmalsoptimierungen erkennbar wurde, existiert kein Hinweis dafür, daß die Merkmale eines bestimmten Entwicklungsstadiums geeigneter oder ungeeigneter als ein anderes sind. Wenn in der vorliegenden Untersuchung die Imaginalmerkmale, die in geringerer Zahl verwendet wurden, in der Regel hohe Consistency Indices aufweisen, dann ist das vor allem darauf zurückzuführen, daß diese nicht schwerpunktmäßig untersucht wurden. Der ursprüngliche Ansatz dieser Arbeit war schließlich die Erstellung einer Phylogenie auf der Basis larvaler Merkmale. Im Falle einer künftigen weiteren Ausarbeitung imaginaler Merkmale wird es auch hier unvermeidlich, stark homoplastische Merkmale, z. B. des Distiphallus und des Flügelgeäders einzubeziehen.

Die Betrachtung von vielen Lebensstadien brachte einen deutlichen Gewinn an Auflösung, weil teilweise Larval- und Imaginalmerkmale unterschiedliche Komponenten der Stammesgeschichte der Agromyziden beleuchten. In der Diskussion der Merkmalsevolution (s. o.) wurden zahlreiche Beispiele genannt. So ließen sich die Phytomyzinae durch ein Imaginalmerkmal, das Taxon Phytomyzinae s. str. vor allem durch Larvalmerkmale darstellen.

In manchen Fällen können jedoch Merkmale mit offensichtlich hoher adaptiver Signifikanz zum Problem werden. So ist die Aufklärung der nächsten Verwandtschaft mancher Stengelminierer nur mit Larvalmerkmalen oft kaum möglich, da sich hier oft der Körper der Larve in Anpassung an Nahrung und Wirtspflanze tiefgreifend verändert hat; ein charakteristisches Beispiel dafür ist *Amauromyza luteiceps*.

Evolution der Wirtsnutzung durch Agromyzidenlarven (Abb. 412)

Überlegungen zur Evolution der Ernährungsweisen innerhalb der Agromyziden wurden schon von Nowakowski (1962) und Spencer (1973, 1990) angestellt. Beide Autoren betrachteten *Phytobia* als die ursprünglichste Gattung und schlossen daraus, das Minieren im Kambium von Bäumen müsse auch die ursprünglichste Ernährungsweise sein. Spencer ging hierin noch weiter als Nowakowski und entwarf ein Evolutionsszenario, in dem den Kambiumminierern die Evolution der Stengelmarkminierer (vor allem *Melanagromyza*), und dann der Stengelrandminierer (*Ophiomyia* und andere) folgten. Es wurde kein Versuch unternommen, diese Theorie durch phylogenetische Daten zu untermauern. Anscheinend wurde angenommen, daß die meisten gegenwärtig akzeptierten Gattungen evolvierten, bevor die blattminierende Lebensweise entstand. So wurden Stengelminierer in den Gattungen, in denen sie vorkommen, ohne weitere Begründungen als ursprünglich interpretiert (Spencer 1990, s. auch Zlobin 1994).

Die hier vorliegende, ausschließlich auf Außengruppen und nicht auf a-priori-Annahmen der Evolution basierende Phylogenie erlaubt erstmals eine unabhängige Überprüfung der früheren Ansichten. Hierzu wurden die terminalen Taxa einem Ernährungstyp zugeordnet und diese Typen auf die Konsensus-Kladogramme optimiert (s. z. B. Maddison & Maddison 1992, Maddison 1989 Cunningham et al. 1998). Es wurden die Kategorien Blattminierer, Stengelminierer, Kambiumminierer und Samenparasit vergeben. Innerhalb der Stengelminierer wurde zwischen Stengelmarkminierern und Stengelrandminierern differenziert. Letztere weisen in der Regel morphologisch größere Gemeinsamkeiten mit Blattminierern auf. Alle Ernährungstypen konnten frei in alle Richtungen transformieren.

Diese Kategorien sind teilweise nicht botanisch exakt, der Schwerpunkt lag eher auf der Beschreibung der Lebensweise der Agromyziden. Z. B. weisen Gräser kein Stengelmark auf, trotzdem sind die grasminierenden Arten *Cerodontha hennigi* und *venturii* in diese Kategorie aufgenommen worden, weil ihre Lebensweise und Umgebung am ehesten dem des Stengelmarkminierers entsprechen. Bei dem gemeinsamen terminalen Taxon *OphiomyialHexomyza* wurde kein Wert eingegeben, weil die Lebensweisen hier sehr variabel sind. *Melanagromyza* wurde demgegenüber als Stengelminierer anerkannt, weil die "Blattminierer" innerhalb dieser Gattung eine Minderheit darstellen und in dicken Blättern leben, wo sich die Larven wie Stengelminierer verhalten können (s. S. 89). *Ptochomyza asparagivora* ist zwar eine Blattminiererin und wurde auch als solche eingestuft, obwohl das Blatt mit seiner nadelartigen Form aus der Perspektive der Fliegenlarve auch Stengeleigenschaften aufweist. Der Grund für diese Einordnung war, daß das Gewebe so weich ist wie in den meisten Blättern und die Larve innerhalb des Blattes flache Minen anlegt.

Die Ergebnisse sind in ihrem Widerspruch zu früheren Ansichten (z. B. Spencer 1990) eindeutig (Abb. 412): Das Blattminieren ist der Ernährungstyp des Grundmusters der Agromyzidae, andere Ernährungsweisen evolvierten in der Folge mehrmals unabhängig voneinander. Mit Ausnahme von *Phytobia* sind Stengel- und Samenminierer in der Regel Taxa in deutlich abgeleiteter Position. Da sich die Ergebnisse der verschiedenen Rekonstruktionen hauptsächlich in

der *Phytomyza*-Gruppe unterscheiden (Abb. 406-410), stimmen sie hinsichtlich dieser generellen Aussagen überein. Deshalb wurde in Abbildung 412 ausschließlich das mit Successive Weighting ermittelte Kladogramm gezeigt. Die tatsächliche Anzahl von Evolutionsereignissen vom Blattminieren zu anderen phytophagen Ernährungsweisen ist vermutlich noch höher, als die vorliegenden Kladogramme suggerieren, da vor allem innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe zahlreiche weitere Nicht-Blattminierer zu erwarten sind.

Die blattminierende Lebensweise ist also ursprünglich und gleichzeitig Ausgangspunkt für die Besiedlung anderer Pflanzenteile. Die vorliegenden Ergebnisse stimmen mit den Befunden von Connor & Taverner (1997) überein, die Blattminierer mit externen folivoren Insektenlarven verglichen haben. Aufgrund ökologischer Argumente kommen die Autoren zu dem Schluß, daß sich die blattminierende Lebensweise besonders für verborgen lebende, weichhäutige Insekten als erster Schritt zur Phytophagie eignet. Dafür haben die Autoren folgende Gründe angeführt, die anhand rezenter Organismen auch empirisch bestätigt werden konnten:

Die Mine

- ◆ puffert extreme Umweltbedingungen,
- ◆ schützt vor UV-Strahlung und Wasserverlust,
- ◆ hält das Insekt an der Pflanze (es muß sich nicht festhalten) und
- ◆ schützt vor Pathogenen.

Diese Eigenschaften sind sicherlich für die weichhäutigen, beinlosen Larven der cyclorrhaphen Dipteren von besonderer Bedeutung bei der Besiedlung von Pflanzen. Dem stellen Connor & Taverner (1997) - im Vergleich mit freilebenden phytophagen Insekten - als Nachteile vor allem die begrenzte Körpergröße, besondere Empfindlichkeit gegenüber Parasitoidenbefall und Pflanzenabwehr wie vorzeitiger Blattabwurf gegenüber. Diese können die weitere Evolution von Blattminierern zu externen Phytophagen erklären. Vermutlich vor allem aufgrund der Tatsache, daß cyclorrhaphe Dipteren keine beißenden Bewegungen ausführen können (s. S. 13), hat die Evolution externer phytophager Larven in dieser Gruppe nicht stattgefunden.

Die von Connor & Taverner herausgearbeiteten Vorteile von Blattminierern, die eigentlich auf alle internen phytophagen Insekten anwendbar sind, lassen sich auch hypothetische ökologische Gründe finden, die spezifisch für das Blattminieren als ersten Schritt zur phytophagen Lebensweisen sprechen.

- ◆ Die Larven können auch von auf der Blattoberfläche abgelegten Eiern in die Pflanze eindringen. Eiablage kann zunächst auf der Oberfläche stattfinden.
- ◆ Das Gewebe vieler Blätter ist weich und auch für wenig spezialisierte Larven zugänglich.

Demzufolge wären für ursprüngliche Blattminierer größere, weiche und eher dickfleischige Blätter anzunehmen. Wenig spezialisierte Blattminierer, die diese Annahmen erfüllen und sich morphologisch noch wenig von ihren saprophagen Verwandten unterscheiden, finden sich in anderen Dipterenfamilien, z. B. die Arten der Gattungen *Scaptomyza* (Drosophilidae, s. Hendel 1928) und *Chylizosoma* (Scathophagidae). In einem zweiten Schritt, nachdem vor allem der weibliche Ovipositor einen Einstich ins Pflanzengewebe ermöglicht und die Mundwerkzeuge sowie der Verdauungsapparat der Larven besser an die phytophage Lebensweise angepaßt sind, können andere Pflanzenteile besiedelt werden.

Bei Agromyziden kam es jedoch zunächst zu weiteren Spezialisierungen innerhalb der blattminierenden Arten, wie die laterale Abflachung der ersten Segmente sowie die Asymmetrie der

Mandibeln. Der ursprüngliche Typ der symmetrischen Mandibeln kommt nur noch innerhalb von *Agromyza* und bei *Nemorimyza*, also an der Basis der zwei Unterfamilien Agromyzinae und Phytomyzinae, vor. Entsprechende Arten legen in der Regel Platzminen an, welche sich auf die ganze Tiefe des Blattes erstrecken (full depth mine). In anderen Gruppen sind die Mandibeln ausschließlich asymmetrisch oder sekundär symmetrisch, was durch kladistische Evidenz gesichert ist. Die weiteren Spezialisierungen auf das Anlegen besonders flacher Minen sind naturgemäß in Abhängigkeit von der jeweiligen Wirtspflanze und anderen Faktoren sehr unterschiedlich ausgeprägt.

Aufgrund ihrer Anpassungen können die spezialisierten Blattminierer nicht nur selektiv bestimmte Zellschichten der Blätter, meistens das Palisadenparenchym, konsumieren und andere Schichten unversehrt lassen, sondern auch schmalere, dünnere und gefiederte Blätter besiedeln. Besonders die Abflachung des Körpers ermöglicht die Erzeugung von Gangminen anstelle von Platzminen (s. S. 38 f.). Ein Vorteil dieses spezialisierten Blattminierens ist in den meisten Fällen sicherlich die Möglichkeit, die nährstoffreichsten Blattbestandteile zu selektieren (Kimmerer & Potter 1987). Ein anderer möglicher, aber bisher ungeprüfter Vorteil könnte in der Schonung des umliegenden Gewebes und des gesamten Blattes liegen. Durch den relativ geringen Schaden, den einzelne schmalere Gangminen anrichten, könnte eine Abwehrreaktion der Pflanze vermieden oder vermindert werden. Für diese Sichtweise spricht auch, daß von den Larven des ersten Stadiums, die auch ohne spezialisierte Mundwerkzeuge aufgrund ihrer geringen Größe selektive Minen anlegen können, fast ausschließlich dünne Gangminen anstelle von Platzminen produziert werden.

Mit diesen Evolutionsüberlegungen soll nicht den Eindruck erweckt werden, die ursprünglichen Blattminierer der Gattungen *Agromyza* und *Nemorimyza* seien "schlechtere" Blattminierer und die weitere Spezialisierung könnte ein "notwendiger" Evolutionsschritt gewesen sein. Vor allem *Agromyza* ist eine der sehr artenreichen und somit "erfolgreichen" Gruppen. Die breiteren, die ganze Tiefe des Blattes umfassenden Minen könnten auch Vorteile gegenüber den engen Minen der meisten anderen Gruppen haben. Z. B. sind *Agromyza*-Arten in ihren Minen beweglicher und von außen schlechter erkennbar. Das kann einen besseren Schutz gegenüber Parasitoiden und Prädatoren bedeuten. Ein naheliegendes Beispiel für mögliche ökologische Studien der Eigenschaften verschiedener Minentypen sind Minen an Gräsern und *Carex*. Dort kommen in der Regel zahlreiche Arten unterschiedlicher Minierer nebeneinander vor. So wurden im Rahmen dieser Arbeit *Cerodontha incisa* und *Agromyza albipennis*, die völlig unterschiedliche Minen produzieren, zeitgleich von der gleichen Wirtspflanze, *Phalaris arundinacea*, gesammelt.

Die Optimierung der Lebensweisen zeigt auch, daß sämtliche Gruppen von Nicht-Blattminierern nicht mit ursprünglichen sondern mit spezialisierten Blattminierern am nächsten verwandt sind. Entsprechend ist die Asymmetrie der Mandibeln auch größtenteils erhalten, wenn auch die ursprüngliche Funktion der Ermöglichung des Anlegens dünner Minen keine Rolle mehr spielt. Ein Vergleich der Mundwerkzeuge innerhalb entsprechender Taxa zeigt, daß funktionsmorphologisch unterschiedliche Wege zur vom Blattminieren abweichenden Lebensweise existieren. Dies sei im folgenden näher erläutert:

Fünffmal wurde nach der vorliegenden Rekonstruktion auf sehr ähnliche Art der oberste Mundhaken stark verlängert und verdickt und zu einem Bohrwerkzeug umgewandelt, nämlich bei *Melanagromyza*, *Phytobia*, *Amauromyza*, *Cerodontha* und *Napomyza*. Hierbei handelt es sich um jene Taxa, die sich morphologisch am weitesten von den ursprünglicheren Blattminierern entfernt haben.

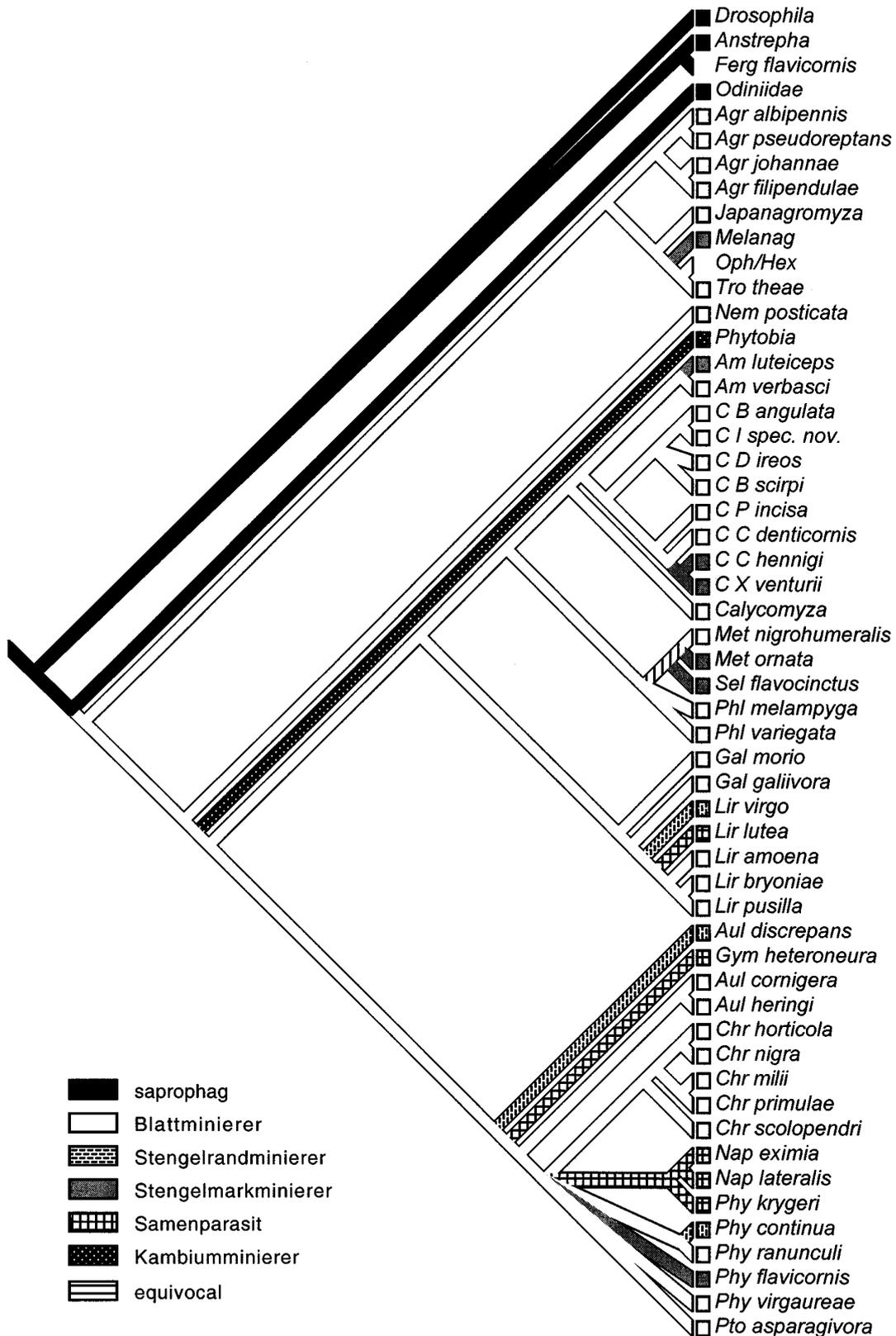


Abb. 412: Optimierung der larvalen Lebensweisen in dem durch Successive Weighting erhaltenen strikten Konsensuskladogramms.

Innerhalb der Gattung *Ophiomyia* existieren Arten, die man als Übergangsstadien vom Blattminierer zu den Stengelmarkminierern der verwandten Gattung *Melanagromyza* interpretieren könnte. Allerdings spricht die phylogenetische Rekonstruktion eher dafür, daß das Stengelminieren innerhalb von *Ophiomyia* unabhängig entstanden ist. Letztere Gattung ist hinsichtlich der larvalen Lebensweisen sehr variabel. Dort kommen sowohl blatt- als auch Stengelminierer vor, aber auch Arten, deren Larven nur einen Teil der Larvalperiode im Blatt verbringen und dann in den Stengel einwandern (z. B. *Ophiomyia phaseoli* s. Talekar 1990).

Während die Larvalstadien der untersuchten stengelminierenden *Amauromyza*-Arten und *Phytobia* so einzigartig sind, daß ihre phylogenetische Einordnung nur durch Merkmale der männlichen Genitalien gelang, liefern die Verwandten der halmminierenden *Cerodontha* etwas mehr Hinweise auf die Entstehung ihrer Lebensweisen. Im ersteren Fall leben die nächstverwandten Arten in den Halmen eng anliegender Blattscheiden. Es ist leicht vorstellbar, daß Minierer der Blattscheiden von dort aus einfach in die Halm eindringen können, um eine neue Nahrungsquelle zu erschließen.

Die übrigen Samen- und Stengelminierer zeigen eine andere Art der Transformation gegenüber den Blattminierern. Zwar sind auch hier die Mundwerkzeuge verdickt und mitunter die jeweils oberen Mundhaken verlängert, aber die Asymmetrie ist gegenüber den nächstverwandten Blattminierern in unterschiedlichem Maße reduziert. Extreme Beispiele dafür sind *Metopomyza ornata*, *Selachops flavocinctus* und *Phytomyza flavicornis* (Abb. 229, 230, 17, 339). Auch diese Transformation geschah mehrmals, wenn es auch unklar ist, wie oft. Aufgrund einiger widersprüchlicher Merkmale ist die gegenwärtige Topologie von *Selachops* + *Metopomyza* noch nicht völlig eindeutig. Demzufolge ist es auch noch nicht klar, ob die stengelminierende Lebensweise sich bei *Selachops flavocinctus* und *Metopomyza ornata* unabhängig entwickelte.

Innerhalb der *Phytomyza*-Gruppe ist die Evolution der Ernährungsweisen aufgrund der gering aufgelösten Phylogenie noch unklar. Aber auch hier deutet sich eine mehrfache Evolution nicht-blattminierender Lebensweisen an.

Stengelminierende *Aulagromyza*-Arten, *Liriomyza virgo* sowie einige *Ophiomyia*-Arten stellen morphologisch eine Gruppe dar, die dadurch auffällt, daß sich die jeweiligen Larven kaum von den bereits beschriebenen spezialisierten Blattminierern unterscheiden. Die Mundhaken sind lediglich kräftiger und länger als bei den meisten Blattminierern. Sowohl bei *Ophiomyia* als auch bei *Aulagromyza* sind Fälle bekannt, in denen die Eiablage in die Blätter erfolgt und die schlüpfenden Larven erst im Verlauf ihrer Entwicklung in die Stengel eindringen. *Ophiomyia phaseoli* wurde als Beispiel bereits erwähnt; bei *Aulagromyza* wurde dies bei einer unbestimmten, an *Galium mollugo* lebenden Art beobachtet, nicht jedoch bei den in *Galium aparine* lebenden Arten (s. Beschreibung von *Aul. discrepans*). Unter der Annahme, daß Weibchen stengelminierender Larven normalerweise einen stärkeren Ovipositor benötigen, um ihre Eier abzulegen, ist diese Beobachtung logisch: Die Stengel von *Galium aparine* sind wesentlich weicher und blattartiger als jene von *G. mollugo*. Somit könnte der weibliche Ovipositor der beobachteten *Aulagromyza*-Arten an *Galium* insgesamt eher schwach entwickelt sein und ebenfalls wie die Larven eher dem Zustand der Blattminierer entsprechen.

Unter den Agromyziden gibt es nur wenige Gallbildner, sie kommen innerhalb von *Agromyza*, der *Ophiomyia*-Gruppe und bei *Phytomyza* vor. Für die vorliegende Untersuchung waren nur Vertreter aus den zwei erstgenannten Gruppen verfügbar, nämlich *Agromyza deserta* (*Cecidomyiaceltis* s. S. 61 ff.) und zwei *Hexomyza*-Arten, die zur *Ophiomyia*-Gruppe gehören. Sie wurden nicht individuell in die kladistische Untersuchung aufgenommen, weil sie sich von verwandten Arten mit nicht cecidogener Lebensweise nur geringfügig unterscheiden. Demzufolge machen diese den Ursprung des Gallbildens zumindest bei den untersuchten Beispielen

sehr deutlich. Wie nicht anders zu erwarten, sind die Gallbildner ähnlich manchen Samenminierern entsprechend ihrem Lebensraum rundlicher geformt.

Die untersuchten *Hexomyza*-Gallbildner gleichen hinsichtlich ihrer Mundwerkzeuge den Stengelminierern von *Hexomyza* und *Ophiomyia*, so daß hier ebenfalls ein stengelminierender Vorfahr angenommen werden kann. Zusätzliche Evidenz für diese Sichtweise lieferte von Tschirnhaus (2000), als er Merkmale fand, die dazu führten, daß die stengel- und wurzelminierende Spargelminierfliege *simplex* von *Ophiomyia* nach *Hexomyza* versetzt werden mußte. Damit wurde ein Stengelminierer in unmittelbare verwandtschaftliche Nähe zu den bisher ausschließlich gallbildenden *Hexomyza*-Arten gestellt.

Da die Gattung *Agromyza* neben wenigen Gallbildnern ausschließlich Blattminierer enthält, ist es naheliegend, eine Entstehung der gallbildenden Lebensweise auch direkt aus der blattminierenden Lebensweise anzunehmen. Dies wird durch die Morphologie der Larve *Agromyza deserta* insofern bestätigt, als die Ähnlichkeit zu den übrigen blattminierenden *Agromyza*-Arten sehr groß ist (s. Beschreibung der Art).

Aufgrund der geringen morphologischen Distanz der untersuchten Gallbildner ist es wahrscheinlich, daß sich die Gallen erzeugende Lebensweise innerhalb der zuvor betrachteten Gruppen mehrmals entwickelt hat. Näheren Aufschluß darüber müßten detaillierte Revisionen der betreffenden Gruppen liefern.

Der Verpuppungsmodus bei Agromyziden

Im ursprünglichen Zustand verpuppen sich Agromyziden außerhalb der Mine im Boden; dies zeigen die phylogenetischen Rekonstruktionen, welche Gruppen mit entsprechendem Verhalten an die Basis des Kladogramms stellen (*Agromyza*, *Japanagromyza*, *Nemorimyza*, *Phytobia*). Es entwickelten sich aber eine Reihe von Gruppen mit Verpuppung in der Mine (z. B. *Ophiomyia*-Gruppe, *Cerodontha*, *Calycomyza*, *Chromatomyia*). Morphologische Besonderheiten dieser Puparien wurden bereits an anderer Stelle diskutiert (s. S. 35 f.). Hier sollen noch einige ökologische Überlegungen folgen, die als Anregungen für ökologische Untersuchungen dienen können. Insbesondere unter drei teilweise gegensätzlichen Bedingungen scheint die Pupariation in der Mine Vorteile zu bieten:

- ♦ Extreme Trockenheit und Hitze, verbunden mit dünner Vegetationsdecke, vielleicht auch verbunden mit möglicher plötzlicher Überschwemmung. Der Boden schützt das Puparium in diesen Fällen schlechter vor Überhitzung und Austrocknung als die Wirtspflanze, die sich weniger aufheizt als der Boden. Ein Musterbeispiel hierfür ist die vor allem in Regionen mit tropischem Klima verbreitete *Ophiomyia*-Gruppe.
- ♦ Stehende Nässe und Überschwemmungsgefahr. Ein Beispiel sind die in Feuchtgebieten lebenden *Cerodontha*-Arten, aber auch *Agromyza albipennis*, die sich zwar nicht in der Mine, aber zumindest oft an der Wirtspflanze verpuppt.
- ♦ Schnelle Generationsfolge, denn die energie- und zeitaufwendige Suchphase nach einem geeigneten Verpuppungsort wird eingespart. Dies kann z. B. bei einigen Arten der Untergattung *Cerodontha* und bei *Chromatomyia* von Bedeutung sein.

Die Verpuppung in der Mine wird ferner durch das Vorhandensein dauerhafter Pflanzenstrukturen gefördert oder erst ermöglicht. Das Verpuppen in der Mine ist demzufolge besonders bei Stengel- und Samenminierern verbreitet, kommt aber z. B. auch bei *Phytomyza ilicis* vor, die an dauerhaften, festen Blättern miniert. Andererseits wären die weichen, ephemeren Blätter

von z. B. Brennessel und Springkraut mit Sicherheit für eine Verpuppung der dort lebenden *Agromyza*-Arten und *Phytoliriomyza melampyga* ungeeignet.

Ausblick

Der in der vorliegenden Arbeit entwickelte und interpretierte Datensatz hat neue Aufschlüsse über die Phylogenie der Agromyziden erbracht. Viele Taxa wurden zum ersten Mal explizit durch Apomorphien begründet, die Phylogenie der basalen Gruppen wurde wesentlich erhellt. Widersprüche zu früheren phylogenetischen Auffassungen lassen sich leicht entweder durch die unvollständigere Kenntnis von Merkmalen oder durch die noch nicht konsequent angewandten Methoden der phylogenetischen Systematik (Frick 1952, Spencer 1990; s. S. 6 ff.) erklären.

Den neuen Ergebnissen stehen aber auch weiter bestehende Probleme gegenüber. Die Verwandtschaft einiger Gattungen der *Selachops*-Gruppe, aber vor allem die Phylogenie der *Phytomyza*-Gruppe verdienen fortgesetzte Aufmerksamkeit. Künftige Projekte sollten Detailuntersuchungen dieser zwei Gruppen gewidmet sein. Dadurch können Probleme mit innerhalb der ganzen Agromyzidae sehr widersprüchlichen (homoplastischen) Merkmalen vermindert werden. Dies wird durch einige hier als monophyletisch bestätigte Gruppen erleichtert.

Obwohl die Kenntnisse der Larvenstadien trotz der vorliegenden Arbeit noch immer ergänzungsbedürftig sind und z. B. Eistrukturen, die sich in anderen Dipteregruppen gut bewährt haben (s. Meier 1995; Meier & Hilger 2000), noch völlig unbekannt sind, möchte ich zunächst die weitere Untersuchung der adulten Fliegen empfehlen, da diese am leichtesten verfügbar sind und deren Merkmale ebenfalls noch längst nicht ausgeschöpft sind.

Die Loslösung der phylogenetischen Rekonstruktion von apriorischen Ansichten über die Evolution eröffnet grundsätzlich neue Möglichkeiten der Aufklärung von Evolutionstendenzen. Für Agromyzidae konnte aus der vorliegenden phylogenetischen Rekonstruktion abgeleitet werden, daß das Blattminieren die ursprüngliche phytophage Ernährungsweise ist, während das Leben in Stengeln und im Kambium abgeleitet ist. Es wären lohnende Aufgaben, mit einem vergleichbaren Ansatz andere Dipterentaxa mit vielfältigen Ernährungsweisen zu studieren.

LITERATUR

- Allen, P. (1956): Observations of the biology of some Agromyzidae (Diptera). - Proceedings of the Royal entomological Society London (A) 31: 117-131.
- Allen, P. (1957a): Larval morphology of some species of *Phytomyza* Fallén (Diptera: Agromyzidae). - Proceedings of the Royal entomological Society London (A) 32: 171-181.
- Allen, P. (1957b): The larval morphology of Agromyzidae (Diptera). - Proceedings of the Royal entomological Society London (A) 32: 59-66.
- Allen, P. (1958): Larval morphology of different genera of Agromyzidae (Diptera). - Proceedings of the Royal Entomological Society London (A) 33: 123-135.
- Ashburner, M. & T.R.F. Wright (1980): The genetics and biology of *Drosophila*. Volume 2d. - Academic Press London.
- Beri, S.K. (1971a): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. VIII. Taxonomy and biology of twentyone species of *Phytomyza* Fallén. - Oriental Insects. Supplement 1: 119-164.
- Beri, S.K. (1971b): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. IV. Taxonomy and biology of three species of *Japanagromyza* Sasakawa. - Oriental Insects. Supplement 1: 19-27.
- Beri, S.K. (1971c): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. IX. Taxonomy and biology of four species of *Phytagromyza* Hendel and *Calycomyza* Hendel. - Oriental Insects. Supplement 1: 165-176.
- Beri, S.K. (1971d): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. V. Taxonomy and biology of ten species of *Cerodontha* Rondani. - Oriental Insects. Supplement 1: 29-52.
- Beri, S.K. (1971e): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. VI. Taxonomy and biology of thirteen species of genus *Agromyza* Fallén. - Oriental Insects. Supplement 1: 53-83.
- Beri, S.K. (1971f): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. VII. Taxonomy and biology of fifteen species of *Liriomyza* Mik. - Oriental Insects. Supplement 1: 85-117.
- Beri, S.K. (1971g): Immature stages of Agromyzidae (Diptera) from India. X. Taxonomy and biology of three species of *Ophiomyia* Brasch.; *Napomyza* Westwood and *Pseudonapomyza* Hendel. - Oriental Insects. Supplement 1: 177-184.
- Beri, S.K. (1973): Comparative morphological studies on the spiracles of larval Agromyzidae (Diptera). - Journal of natural History 7: 481-491.
- Beri, S.K. (1983): Comparative morphological studies on the cephalopharyngeal skeleton of larval leaf-mining flies (Agromyzidae: Diptera). - Indian Journal of Forestry 6 (4): 301-308.
- Bjerke, J.M.; A.W. Anderson & T.P. Freeman (1992): Morphology of the larval stages of *Tetanops myopaeformis* (Roeder) (Diptera: Otitidae). - Journal of the Kansas entomological Society 65: 59-65.
- Bodenstein, Dietrich (1965): The postembryonic development of *Drosophila*. In: Demerec, M. (ed.), Biology of *Drosophila*. Hafner Publishing Company, New York, London, pp. 275-364.
- Bolwig, N. (1946): Senses and sense organs of the anterior ends of the house fly larvae. - Videnskabelige Meddelelser fro den naturhistoriske Forening i Kjbbenhavn 109: 81-217.
- Bryant, H.N. (1997): Hypothetical ancestors and rooting in cladistic analysis. - Cladistics 13: 337-348.
- Carpenter, J.M. (1988): Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. - Cladistics 4: 291-296.
- Carroll, L.E. & R.A. Wharton (1989): Morphology of the immature stages of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). - Annals of the entomological Society of America 82: 201-214.
- Chu, I.-Wu & R.C. Axtell (1971): Fine structure of the dorsal organ of the house fly larvae, *Musca domestica* L. - Zeitschrift für Zellforschung, Mikroskopie und Anatomie 117: 17-34.
- Chu-Wang, I.-Wu & R.C. Axtell (1972a): Fine structure of the terminal organ of the house fly larva *Musca domestica* L. - Zeitschrift für Zellforschung, Mikroskopie und Anatomie 127: 287-305.
- Chu-Wang, I.-Wu & R.C. Axtell (1972b): Fine structure of the ventral organ of the house-fly larva, *Musca domestica* L. - Zeitschrift für Zellforschung, Mikroskopie und Anatomie 130: 489-495.

- Coddington, J.A. & N. Scharff (1994): Problems with zero-length branches. - *Cladistics* 10: 415-423.
- Connor, E.F. & M.P. Taverner (1997): The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. - *Oikos* 79: 6-25.
- Courtney, G.W., B.J. Sinclair & R. Meier (2000): Morphology and terminology of Diptera larvae. In: László Papp and Béla Darvas (eds), Contributions to a manual of palaeartic Diptera (with special reference to flies of economic importance). Volume 1. General and applied Dipterology, Science Herald, Budapest pp. 75-163.
- Cunningham, C.W., K.E. Omland & T.H. Oakley (1998): Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. - *Trends in Ecology and Evolution* 13: 361-366.
- Currie, G.A. (1937): Galls on Eucalyptus trees. - *Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales* 62: 147-174.
- Davies, K. A. & J. Lloyd (1996): Nematodes associated with Diptera in South Australia: A new species of *Fergusobia* Currie from a fergusoninid and a new record of *Syrphonema* Laumond and Lyon from a syrphid. - *Transactions of the Royal Society of South Australia* 120: 13-20.
- Dempewolf, M. (2000): Ein phylogenetischer Blick auf die Larven der Miniierfliegen (Diptera: Agromyzidae). - *Verhandlungen des westdeutschen Entomologentages 1998, Düsseldorf*, pp. 89-97.
- Dowding, V.M. (1967): The function and ecological significance of the pharyngeal ridges occurring in the larvae of some cyclorrhaphous Diptera. - *Parasitology* 57: 371-388.
- Ellis, W.N. (2000): Biological notes on the holly leaf miner, *Phytomyza ilicis* (Diptera: Agromyzidae). - *Entomologische Berichten, Amsterdam* 60: 165-170.
- Étienne, J. & M. Martínéz, (1996): Les Agromyzidae de l'île de Saint-Martin, Antilles [Diptera] (1). - *Revue française d'Entomologie. (N.S.)* 18: 121-128.
- Farris, J.S. (1969): A successive approximations approach to character weighting. - *Systematic Zoology* 18: 374-385.
- Ferrar, P. (1979): The immature stages of dung-breeding muscoid flies in Australia, with notes on the species, and keys to larvae and puparia. - *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* No. 73: 106
- Ferrar, P. (1987): A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhaha. - *Entomonograph* 8 (2 Vol.), Leiden.
- Fisher, J.M. & W.R. Nickle (1968): On the classification and life history of *Fergusobia curriei* (Sphaerulariidae: Nematoda). - *Proceedings of the helminthological Society of Washington* 35: 40-46.
- Forey, P.L. & I.J. Kitching (2000): Experiments in coding multistate characters. In: R. Scotland & R. Toby, Homology and Systematics. Coding characters for phylogenetic analysis Pennington London pp. 54-80.
- Frick, Kenneth E. (1952): A generic revision of the family Agromyzidae (Diptera) with a catalogue of new world species. - *University of California Publications in Entomology* 8: 339-452, Berkeley.
- Gasc, C.; J.-C. Vala & J.-M. Reidenbach (1984): Microstructures cuticulaires et récepteurs sensoriels des larves de *Sepedon sphaegee* (F.) (Diptera: Sciomyzidae). - *International Journal for Insect Morphology and Embryology* 13: 275-281.
- Goeden, R.D. & D.H. Headrick (1992): Life history and descriptions of immature stages of *Neaspilota viridescens* Quisenberry (Diptera: Tephritidae) on native Asteraceae in southern California. - *Proceedings of the entomological Society of Washington* 94: 59-77.
- Goloboff, P.A. (1993): Estimating character weights during tree search. - *Cladistics* 9: 83-91.
- Griffiths, G.C.D. (1963): A revision of the palaeartic species of the *nigripes* group of the genus *Agromyza* Fallén (Diptera, Agromyzidae). - *Tijdschrift voor Entomologie* 106: 113-168.
- Griffiths, G.C.D. (1967): Revision of the *Phytomyza syngenesiae* group (Diptera, Agromyzidae), including species hitherto known as "*Phytomyza atricornis* Meigen". - *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 177: 1-28.
- Griffiths, G.C.D. (1972a): Studies on boreal Agromyzidae (Diptera). II. *Phytomyza* miners on *Senecio*, *Petasites* and *Tussilago* (Compositae, Senecioneae). - *Quaestiones entomologicae* 8: 377-405.

- Griffiths, Graham C.D. (1972b): Studies on the phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. - Series entomologica 8, Junk, 's-Gravenhage.
- Griffiths, G.C.D. (1974): Studies on boreal Agromyzidae (Diptera). V. On the genus *Chromatomyia* Hardy, with revision of Caprifoliaceae-mining species. - Quaestiones Entomologicae 10: 35-69.
- Griffiths, G.C.D. (1993): Unpublished notes on the phylogeny of Agromyzidae.
- Grünert, U. & W. Gnatzy (1987): Campaniform sensilla of *Calliphora vicina* (Insecta, Diptera) II. Typology. - Zoomorphology 106: 320-328.
- Harris, K.M. & R.C. Joshi (1980): First record of *Fergusonina* galls in India. - Cecidologia internationale Allahabad, India 1: 123.
- Harris, K.M. (1982): First record of Fergusoninidae (Diptera: Schizophora) outside Australia: a new species of *Fergusonina* on *Syzygium* in India. - Systematic Entomology Oxford 7: 211-216.
- Headrick, D.H.; R.D. Goeden & J.A. Teerink (1995): Life History and Description of Immature Stages of *Euaresta stigmatica* (Diptera: Tephritidae) on *Ambrosia* spp. (Asteraceae) in Southern California. - Annals of the Entomological Society of America 88: 58-71.
- Hendel, F. (1928): Über die minierenden europäischen *Scaptomyza*-Arten und ihre Biologie (Diptera). - Zoologischer Anzeiger 76: 289-302.
- Hendel, Friedrich (1936): 59. Agromyzidae (Erscheinungdaten: 1931-1936). In: Erwin Lindner (Hrsg.) Die Fliegen der palaearktischen Region. Band VI/2 Schweizerbart Stuttgart, pp. 1-570, Taf. I-XVI.
- Hennig, W. (1958): Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. - Beiträge zur Entomologie 8: 505-688.
- Hennig, Willi (1973): 31. Diptera (Zweiflügler). In: W.G. Küenthal (Hrsg.), Handbuch der Zoologie. IV. Band: Arthropoda - 2. Hälfte: Insecta, de Gruyter, Berlin: pp. 1-337.
- Hering, Martin (1927): Zweiflügler oder Diptera I: Agromyzidae (80. Familie). In: Friedrich Dahl (Hrsg.), Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 6. Teil Gustav Fischer, Jena: 172 pp.
- Hering, Erich Martin (1951): Biology of the leaf miners. Dr. W. Junk, 's-Gravenhage.
- Hering, E.M. (1954): Die Larven der Agromyziden (Diptera). I. - Tijdschrift voor Entomologie 97: 115-136.
- Hering, E.M. (1956): Die Larven der Agromyziden (Diptera). II. - Tijdschrift voor Entomologie 98 (1955): 257-281.
- Hering, E.M. (1957a): Die Larven der Agromyziden (Diptera). III. - Tijdschrift voor Entomologie 100: 73-94.
- Hering, Erich Martin (1957b): Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln (3 Bde). - Dr. W. Junk 's-Gravenhage: 1185+221 S.
- Hertweck, H. (1931): Anatomie und Variabilität des Nervensystem und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* (Meigen). - Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 139: 559-663.
- Iwasaki, Akeo (1997): The Japanese species of *Phytomyza* (Diptera, Agromyzidae) on Araliaceae, Part 2. Leaf-miners on *Aralia* and *Kalopanax*. - Japanese Journal of Entomology 65: 177-185.
- Jarial, M.S. & L. Engstrom (1995): Fine structure of the spiracular glands in larval *Drosophila melanogaster* (MEIG.) (Diptera: Drosophilidae). - International Journal for Insect Morphology and Embryology 24: 1-12.
- Jones, Stanley R. & Ke Chung Kim (1988): Ultrastructure of the posterior spiracles of larval *Rhagoletis mendax* Curran (Diptera: Tephritidae). - Annals of the entomological Society of America 81: 511-515.
- Kankel, D.R.; A. Ferrus, S.H. Garen; P.J. Harte & P.E. Lewis (1980): The structure and development of the nervous system. In: M. Ashburner & T.R.F. Wright (Eds), The genetics and Biology of *Drosophila*. Vol. 2d. Academic Press London, pp. 295-368.
- Keilin, D. & P. Tate (1944): The larval stages of the celery fly (*Acidia heraclei* L.) and of the Braconid *Adelura apii* (Curtis), with notes upon an associated parasitic yeast-like fungus. - Parasitology 35: 27-36.

- Keilin, D. (1944): Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera. - *Parasitology* 36: 1-66.
- Kimmerer, T.W. & D.A. Potter (1987): Nutritional quality of specific leaf tissues and selective feeding by a specialist leafminer. - *Oecologia* 71: 548-551.
- Kitching, Ian, J.; Peter L. Forey; Christopher J. Humphries & David M. Williams (1998): *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis* (2nd ed.). - Systematics Association Publication 11, University Press, Oxford.
- Kitching, R.L. (1976): On the prothoracic spiracles of the first instar larvae of calyptrate Cyclorrhapha (Diptera). - *Journal of the Australian entomological Society* 15: 233-235.
- Kluge, A.G. (1997): Sophisticated falsification and research cycles: Consequences for different character weighting in phylogenetic systematics. - *Zoologica Scripta* 26: 349-360.
- Lee, Dong-Chan & H.N. Bryant (1999): A reconsideration of the coding of inapplicable characters: Assumptions and problems. - *Cladistics* 15: 373-378.
- Leibee, G.L. (1986): Effect of light on the pupariation of *Liriomyza trifolii* (Diptera:Agromyzidae). - *Florida Entomologist* 69: 758-759.
- Lundberg, J.G. (1972): Wagner networks and ancestors. - *Systematic Zoology* 21: 398-413.
- Maddison, W.P. (1989): Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. - *Cladistics* 5: 365-77.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison (1992): *MacClade. Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.04*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Marquardt, Kirsten (1983): *Biologie und Ökologie der phytophagen Insekten der Heckenkirschen (Lonicera spp.) unter besonderer Berücksichtigung der Minierfliegen (Agromyzidae)*. - Diplomarbeit Kiel: 104 S.
- McAlpine, J.F. (1989): Phylogeny and Classification of the Muscomorpha. In: J.F. McAlpine et al. (Eds), *Manual of Nearctic Diptera. Vol. 3. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph Nr. 32. Minister of Supply and Services Canada, Ottawa: pp. 1397-1518.*
- McAlpine, J.F. (1987): Oдиниidae. In: J.F. McAlpine et al. (Eds), *Manual of nearctic Diptera Vol. 2. Research Branch Agriculture Canada, Monograph 28. Minister of Supply and Services Canada, Ottawa: pp. 863-867.*
- Meier, R. & S. Hilger (2000): On the egg morphology and phylogenetic relationships of Diopsidae (Diptera: Schizophora). - *Journal of zoological Systematics and evolutionary Research* 38: 1-36.
- Meier, R. (1995): A comparative SEM study of the eggs of the Sepsidae (Diptera) with a cladistic analysis based on egg, larval and adult characters. - *Entomologica Scandinavica* 26 (4): 425-438.
- Meier, Rudolf (1996): Larval morphology of the Sepsidae (Diptera: Sciomyzoidea), with a cladistic analysis using Adult and Larval Characters. - *Bulletin of the American Museum of Natural History* 228. pp. 1-147.
- Meijere, J.C.H. de (1895): Ueber zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven, nebst einem Beitrag zur Metamorphose von *Hydromyza livens*. - *Tijdschrift voor Entomologie* 38: 65-100.
- Meijere, J.C.H. de (1902): Ueber die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. - *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie* 15: 623-692, Taf. 32-35.
- Meijere, J.C.H. de (1925): Die Larven der Agromyzinen. - *Tijdschrift voor Entomologie* 68: 195-317.
- Meijere, J.C.H. de (1928): Die Larven der Agromyzinen. Erster Nachtrag. - *Tijdschrift voor Entomologie* 71: 145-178.
- Meijere, J.C.H. de (1934): Die Larven der Agromyzinen. Zweiter Nachtrag. - *Tijdschrift voor Entomologie* 77: 245-289.
- Meijere, J.C.H. de (1937): Die Larven der Agromyzinen. Dritter Nachtrag. - *Tijdschrift voor Entomologie* 80: 167-243.
- Meijere, J.C.H. de (1938): Die Larven der Agromyzinen. Vierter Nachtrag. - *Tijdschrift voor Entomologie* 81: 61-116.
- Meijere, J.C.H. de (1940): Die Larven der Agromyzinen. Fünfter Nachtrag. - *Tijdschrift voor Entomologie* 83: 160-188.
- Meijere, J.C.H. de (1941): Die Larven der Agromyzinen. Sechster Nachtrag. - *Tijdschrift voor Entomologie* 84: 13-30.

- Meijere, J.C.H. de (1943): Die Larven der Agromyzinen. Siebenter Nachtrag. - Tijdschrift voor Entomologie 86: 63-76.
- Meijere, J.C.H. de (1946): Die Larven der Agromyzinen. Achter Nachtrag. - Tijdschrift voor Entomologie 89: 65-74.
- Meijere, J.C.H. de (1950): Die Larven der Agromyzinen. Neunter Nachtrag. I. Europäische Agromyziden. II. Minierende Dipterenlarven von Niederländisch-Ostindien. - Tijdschrift voor Entomologie 93: 15-33.
- Melzer, R.R. (1994): Evolution of the larval eye in Diptera: Stemma axons and arrangement of the elements of the visual system in eu-, hemi- and acephalic larvae. - Zoologische Beiträge 35: 27-46.
- Miall, L.C. & T.H. Taylor (1907): The structure and life-history of the Holly-fly. - Transactions of the Royal entomological Society of London 1907: 259-283.
- Minkenbergh, O.P.J.M. & J.C. van Lenteren 1986. The leafminers *Liriomyza bryoniae* and *L. trifolii* (Diptera: Agromyzidae), their parasites and host plants: a review. - Agricultural University Wageningen Papers 86.
- Nixon, K.C. & J.M. Carpenter (1993): On outgroups. - Cladistics 9: 413-426.
- Nowakowski, J.T. (1962): Introduction to a systematic revision of the family Agromyzidae (Diptera) with some remarks on host plant selection by these flies. - Annales Zoologici Warszawa 20: 67-183.
- Nowakowski, J.T. (1964): Studien über Minierfliegen (Dipt. Agromyzidae) 9. Revision der Artengruppe *Agromyza reptans* Fall. - *A. rufipes* Meig. - Deutsche entomologische Zeitschrift (N.F.) 11: 175-213.
- Nowakowski, J.T. (1973): Monographie der europäischen Arten der Gattung *Cerodontha* Rond. (Diptera, Agromyzidae). - Annales zoologici Warszawa 31: 1-327.
- Page, R.D.M. (2001): NDE. Nexus editor für MS Windows 95 (späteste verwendete Version: 0.48).
- Parrella, M.P. (1987): Biology of *Liriomyza*. - Annual Review of Entomology 32: 201-224.
- Parrella, M.P., K.L. Robb and J. Bethke (1983): Influence of selected host plants on the biology of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) - Annals of the entomological Society of America 76: 112-115.
- Parrella, M.P. & C.B. Keil (1984): Insect Pest Management: The Lesson of *Liriomyza*. - Bulletin of the entomological Society of America. 30: 22-25.
- Phillips, M. E. (1946): The biology and identification of trypetid larvae (Diptera: Trypetidae). - American entomological Society. Memories Vol. 12, Philadelphia .
- Platnick, N.I. (1980): Philosophy and the transformation of cladistics. - Systematic Zoology 28: 537-546.
- Powell, J.A., C. Mitter & B. Farrell (1999): Evolution of larval food preferences in Lepidoptera. In: Niels P. Kristensen (ed.), Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics and Biogeography, de Gruyter, Berlin, pp. 403-423.
- Rexrode, C. O. & J. E. Baumgras, (1980): Gum spots caused by cambium miners in black cherry in West Virginia. Forest Service Research-Paper, United States Department of Agriculture. 9 pp.
- Roberts, M.J. (1969a): Pharyngeal grinding mills in some Dipteran larvae. - Entomologist, London 102: 279-284.
- Roberts, M.J. (1969b): The feeding habits of higher dipteran larvae. - Entomologist, London 102: 99-106.
- Roberts, M.J. (1971): The structure of the mouthparts of some calypterate dipteran larvae in relation to their feeding habits. - Acta zoologica 52: 171-188
- Ross, K.T.A. & M. Anderson (1991): Sensilla of the larvae of *Delia radicum* L., *Delia floralis* F. and *Delia antiqua* MG. (Diptera: Anthomyiidae). - International Journal for Insect Morphology and Embryology 20: 275-282.
- Rotheray, G.E. (1988): Morphology and feeding behaviour of the leaf-mining larva of *Cheilosia semifasciata* (Diptera: Syrphidae). - Journal of natural History 22: 865-873.
- Rotheray, G.E. (1990): The relationships between feeding mode and morphology in *Cheilosia* larvae (Diptera, Syrphidae). - Journal of natural History 24: 7-19.

- Sasakawa, M. (1954): New Agromyzidae from Japan VII. - Scientific Reports Saikyo University, Agriculture., Kyoto 6: 106-130.
- Sasakawa, M. (1958): The female terminalia of the Agromyzidae, with description of a new genus (I). - Scientific Reports Saikyo University Agriculture., Kyoto 10: 133-150.
- Sasakawa, M. (1961): A study of the Japanese Agromyzidae (Diptera). Part 2. - Pacific Insects 3 : 307-472.
- Sasakawa, M. (1964): Description of a new *Ophiomyia* species and occurrence of *Phytomyza plantaginis* in Hawaii. - Proceedings of the Hawaiian entomological Society Honolulu (USA) 18: 425-427.
- Sasakawa, M. (1972): Formosan Agromyzidae (Diptera). - Scientific Reports of the Kyoto Prefectural University, Agriculture Kyoto 24: 43-82.
- Scheirs, J., I. Vandevyvere & L. De Bruyn (1997): Influence of monocotyl leaf anatomy on the feeding pattern of a grass mining agromyzid (Diptera). - Annals of the entomological Society of America 90: 646-654.
- Schmidt, J.M. (1993): A comparison of the sensory morphology of the cephalic region of first- and third-instar *Arachidomyia aldrichi* (Parker) (Diptera: Sarcophagidae). - Canadian Entomologist 125: 101-111.
- Schremmer, F. (1957): Funktionsmorphologische Studien an Dipterenlarven. - Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, Supplementband Leipzig 20: 301-305.
- Schuh, Randall T. (2000): Biological systematics. Principles and applications. Cornell University Press, Ithaca.
- Shapiro, I.D., N.A. Vilkova & A.P. Sazonov (1967): On the adaptive features of the structure of digestive tracts of larvae of some fly species (Diptera, Brachycera, Cyclorrhapha) (in Russisch). - Zoologicheskii Zhurnal 46: 540-550.
- Shewell, G.E. (1960): Notes on the Family Odoniidae with a key to the genera and descriptions of new species (Diptera). - Canadian Entomologist 42: 625-633.
- Sinclair, B.J. (1992): A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. - Systematic Entomology 17: 233-252.
- Singh, R. N. & K. Singh (1984): Fine structure of the sensory organs of *Drosophila melanogaster* Meigen larva (Diptera: Drosophilidae). - International Journal for Insect Morphology and Embryology 13: 255-273.
- Singh, Santokh & Ipe M. Ipe (1973): The Agromyzidae from India. - Memoirs of the School of Entomology No. 1, Agra, India.
- Smith, K.G.V. (1989): An introduction to the immature stages of British flies. Diptera larvae, with notes on eggs, puparia and pupae. - Handbooks for the Identification of British Insects Vol. 10, Part 14. London.
- Southwood, T.R.E. (1973): The insect/plant relationship - an evolutionary perspective. In: H.F. van Emden (Ed.), Insect plant relationships 6th Symposium of the Royal entomological Society of London, Blackwell, London, pp. 3-30.
- Souto Couri, M. (1992): Immature stages of *Fannia pusio* (Wiedemann, 1830) (Diptera, Fanniidae). - Revista brasileira de Biologia 52: 83-91.
- Spencer, K.A. (1959): A synopsis of the Ethiopian Agromyzidae (Diptera). - Transactions of the Royal entomological Society of London 111: 237-329.
- Spencer, K.A. (1965): Notes on the African Agromyzidae (Diptera) - 6. - Journal of the entomological Society of Southern Africa, Pretoria 28: 233-276.
- Spencer, K.A. (Ed.). (1968): E. M. Hering. Briefe über Blattminierer - Letters on leaf miners. Dr. W. Junk, The Hague: 450 pp.
- Spencer, K.A. (1987): Agromyzidae. In: J.F. McAlpine et al. (Eds), Manual of nearctic Diptera Vol. 2, Research Branch Agriculture Canada, Monograph 28, Minister of Supply and Services Canada, Ottawa: 869-879.
- Spencer, Kenneth A. (1973): Agromyzidae (Diptera) of economic importance. - Series entomologica Vol. 9, Dr. W. Junk, The Hague.

- Spencer, Kenneth A. (1976): The Agromyzidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Entomologica Scandinavica 5: 1-606 (2 parts).
- Spencer, Kenneth A. (1990): Host specialization in the world Agromyzidae (Diptera). - Series entomologica Vol. 45, Kluwer Academic Publishers Dordrecht.
- Spencer, K.A. & C.E. Stegmaier (1973): Agromyzidae of Florida. With a Supplement on Species from the Caribbean. - Arthropods of Florida and neighboring land areas 7. Florida Department of Agriculture Consumer Service, Gainesville.
- Spencer, Kenneth A. and George C. Steyskal (1986): Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States. - United States Department of Agriculture, Agriculture Handbook 638, Washington.
- Stoffolano, J.G. (1970): The anal organ of larvae of *Musca autumnalis*, *M. domestica*, and *Orthellia caesarion* (Diptera: Muscidae). - Annals of the entomological Society of America 63: 1647-1654.
- Strong, E.E. & D. Lipscomb (1999): Character coding and inapplicable data. - Cladistics 15: 363-371.
- Süss, L. (1971): *Ophiomyia pinguis* Fall. (Diptera Agromyzidae) in Lombardia. Osservazioni biologische e morfologiche. - Bollettino di Zoologia agraria e di Bachicoltura, Ser II 10(1970): 43-84.
- Swofford, D.L. (1999): PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b3a beta. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Talekar, N.S. (1990): Agromyzid flies of food legumes on the tropics. Asian vegetable research and development center, Taiwan, Wiley Eastern Ltd., New Delhi.
- Teskey, H.J. (1981): Morphology and terminology - larvae. In: J.F. McAlpine et al.(eds), Manual of Nearctic Diptera Vol 1, Research Branch Agriculture Canada, Monograph Nr. 27, Minister of Supply and Services Canada, Ottawa: pp. 65-88.
- Tonnoir, A.L. (1937): Revision of the genus *Fergusonina* Mall. (Diptera, Agromyzidae). - Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales 62: 126-146.
- Tschirnhaus, M. von (1972): Unbekannte Stridulationsorgane bei Dipteren und ihre Bedeutung für Taxonomie und Phylogenetik der Agromyziden. - Beiträge zur Entomologie 21(1971): 551-579.
- Tschirnhaus, M. von (1991): New results on the ecology, morphology, and systematics of Agromyzidae (Diptera). - In: L. Weismann, I. Országh & A.C. Pont (eds), Proceedings of the second international Congress of Dipterology 1990: 285-313, The Hague.
- Tschirnhaus, M. von (1992): Minier- und Halmfliegen (Agromyzidae, Chloropidae) und 52 weitere Familien (Diptera) aus Malaise-Fallen in Kiesgruben und einem Vorstadtgarten in Köln. - Decheniana Beihefte, Bonn 31: 445-498.
- Tschirnhaus, M. von (2000): Agromyzidae. - In: Joachim Ziegler & Frank Menzel (Hrsg.), Die historische Dipteren-Sammlung Carl Friedrich Ketel. Revision einer zwischen 1884 und 1903 angelegten Sammlung von Zweiflüglern. Nova Supplementa entomologica, Berlin 14: 133-150.
- Tsvetayeva, I.A. (1963): Certain peculiarities of larval feeding connected with habits in the spinach leaf miner, *Pegomyia hyoscami* Panz. (Diptera, Anthomyiidae) (in Russisch). - Entomologicheskoe Obozrenie 42(3): 481-491.
- Venette, R.C.; W.D. Hutchison; E.C. Burkness, & P.K. O' Rourke (1999): Alfalfa Blotch Leafminer: Research Update. In: E.B. Radcliffe and W.D. Hutchison (eds), Radcliffe's IPM World Textbook, Internet-Publication University of Minnesota, St. Paul, MN. URL: <http://ipmworld.umn.edu>.
- Wallner, W.E. & R.A. Gregory (1979): The relationship of the maple cambium miner, *Phytobia setosa* (Loew) (Diptera: Agromyzidae) to its host. - Journal of the New York entomological Society 86 (1978): 326.
- Wallner, W.E. & R.A. Gregory (1980): Relationship of sap sugar concentrations in sugar maple to ray tissue and parenchyma flecks caused by *Phytobia setosa*. - Canadian Journal of Forest Research 10: 312-315.
- White, Ian M. & Marlene M. Elson-Harris (1992): Fruit flies of economic significance: Their identification and bionomics. - C A B International Wallingford, Oxon.

- Yamada, Y.; Y. Ishikawa; T. Ikeshoji & Y. Matsumoto (1981): Cephalic sensory organs of the onion fly larva, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) responsible for host-plant finding. - Applied Entomology and Zoology Tokyo 16: 121-128.
- Ylioja, T., P. Saranpaa, H. Roininen & M. Rousi (1998): Larval tunnels of *Phytobia betulae* (Diptera: Agromyzidae) in birch wood. - Journal of economic Entomology 91: 1, 175-181.
- Ziegler, Joachim (1998): Die Morphologie der Puparien und der lavalen Cephalopharyngealskelette der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae) und ihre phylogenetische Bewertung. - Studia dipterologica Supplement 3, Halle (Saale).
- Zlobin, V.V. (1994): Review of mining flies of the genus *Napomyza* Westwood (Diptera: Agromyzidae). V. *Phytomyza* species currently placed in the genus *Napomyza* Westwood. Dipterological Research 6: 289-311.
- Zlobin, V.V. (1995): Review of mining flies of the genus *Metopomyza* Enderlein (Diptera: Agromyzidae). - Dipterological Research 6: 143-168.
- Zlobin, V.V. (1997): The genus *Amauromyza* Hendel (Diptera, Agromyzidae): a clarification of species of the subgenus *Annimyzella* Spencer. - Dipterological Research 7(1996): 271-280.
- Zlobin, V.V. (1999): The second species of the genus *Gymnophytomyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae). - International Journal of dipterological Research 10: 119-127.
- Zoerner, H. (1971): Minenstudien II. - Deutsche entomologische Zeitschrift 1(N. F.):8: 233-250.

Lebenslauf

Geboren am 01.10.1967 in Hannover

- Ab 1974 Schulbesuch in Hannover.
- 1987 Abitur an der Bismarckschule in Hannover.
- WS 1989 Beginn des Biologiestudiums in Köln.
- WS 1991 Vordiplom.
- 1996 Diplom an der Universität zu Köln. Titel der Diplomarbeit: Beiträge zur Kenntnis der Pipunculidenfauna (Diptera:Pipunculidae) der Eifel und Moselregion.
- SS 1997 Beginn der wissenschaftlichen Arbeit über die Larvalmorphologie der Agromyzidae an der Universität Bielefeld.
- Ab Februar 2000 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Zoologischen Museum der Universität von Amsterdam.

Adresse: Martin Dempewolf; Dept. Entomology, University of Amsterdam; Plantage Middenlaan 64; 1018 DH Amsterdam; The Netherlands

Erklärung

Ich erkläre hiermit, daß ich die vorgelegte Dissertation selbst verfaßt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

Die Arbeit hat weder in der gegenwärtigen noch in einer anderen Fassung bisher einer anderen Fakultät vorgelegen.

Der Ausdruck erfolgte auf alterungsbeständigem Papier nach ISO 9706.