Vergleichende Betrachtung des Verhaltens brutparasitischer Fliegen aus zwei Familien bei solitären Aculeaten Hymenopteren : methodische Kritik

Autor(en): **Meyer-Holzapfel, Monika**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **59 (1986)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **23.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-402205

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
59, 95–110, 1986

Vergleichende Betrachtung des Verhaltens brutparasitischer Fliegen aus zwei Familien bei solitären Aculeaten Hymenopteren (Methodische Kritik)

MONIKA MEYER-HOLZAPFEL[1]
Bubenbergrain 17, CH–3011 Bern

The behaviour of cleptoparasitic flies – Anthomyiidae and Sarcophagidae (subf. Miltogrammatinae) as described in the scarce literature – is compared. It is suggested that the fly's complex reactions when trying to oviposit in the host's nest are adaptations to the behaviour of the host. However, if the fly is larviparous or ovoviviparous the behaviour may be much simpler as the maggots find their way to the stores from the entry of the nest. A more comprehensive Summary is given at the end of the paper.

Beobachter von solitären Bienen und Wespen entdecken bei den Nestaggregationen häufig kleine brutschmarotzende Fliegen. Obwohl deren Systematik seit langem die Spezialisten beschäftigt, ist ihr oft sehr kompliziertes Verhalten nur von wenigen Autoren in Abständen von Jahrzehnten und in verstreuten Veröffentlichungen beschrieben worden. Da die Fliegen wirtsunspezifisch sind, ist die Zuordnung nicht immer einfach, zumal die Systematik der Fliegen äusserst schwierig ist. Oft kann man nicht gleich wissen, welche Fliegenart ein Autor meinte, denn die Zahl der Synonyme wächst. Auch sind die Ansichten über die Einteilung verschiedener Gattungen und Arten nicht bei allen Autoren gleich, etwa im vielbändigen Handbuch von LINDNER und bei SÉGUY. Die Amerikaner haben ihre eigene systematische Literatur.

Es gibt zwei ganz verschiedene Fliegenfamilien mit Arten, deren Maden die Vorräte der Wirtslarven in den Zellen des Nestes fressen, bei den solitären Bienen eine Pollenkugel, bei den Grabwespen die eingetragenen Insekten: die früher den Musciden zugerechneten Anthomyiiden oder Blumenfliegen und die ehedem den Tachiniden zugezählten Sarcophagiden, von denen die Unterfamilie der Miltogrammatinae den Hauptharst der brutschmarotzenden Fliegen bei den aculeaten solitären Hymenopteren stellt. Zwei weitere Unterfamilien, die Macronychiinae und die Paramacronychiinae können wir aus unserer Betrachtung ausschliessen. Die Gattung *Macronychia*, früher zu den Miltogrammatinae gehörend, ist zwar ein häufiger Brutschmarotzer, ist aber in bezug auf Verhalten nur ungenau beschrieben und dürfte auch nichts wesentlich Neues bringen. Anthomyiiden und Sarcophagiden gehören zwar beide zu den Calyptraten, sind aber nicht näher verwandt.

ANTHOMYIIDAE

Bei einer mehrjährigen Untersuchung der Trugbiene (*Panurgus banksianus* KIRBY) in Ernen (Wallis, 1190 m ü. M.), die 1981 und 1982 gleichzeitig mit der soli-

[1]Hon. Prof. em. des Zoologischen Instituts der Universität Bern

Abb. 1: Zwei Weibchen von *Leucophora grisella* HENNIG am Nestloch der Trugbiene *(Panurgus banksianus* KIRBY).
Aufnahme: Ing. agr. St. J. BLAUPOT TEN CATE, Hilterfingen, Bern.

tären Grabwespe *Cerceris arenaria* L. Ende Juni auf sandigen Flächen nistete, kam mir nach der Bestimmung der im Nestareal häufigen brutparasitischen Fliege der Gedanke, wie leicht Artverwechslungen zustandekommen können, wenn man sich nur auf deren Verhalten verlässt.

In einem Übersichtsbuch über solitäre Bienen (HARDOUIN 1948) ist *Miltogramma* (ohne Artbezeichnung) als Brutparasit von *Panurgus* und *Melitta* angegeben. Wir übersetzen den Abschnitt über das Verhalten der Fliege:

«Die dunkle Fliege steht Posten im Umkreis des Schachtes, entweder direkt auf dem Boden oder an der Basis der kleinen lustigen Erhebung, welche die Galerie bedeckt, wenn der Ausgang zentral liegt; liegt das Loch auf der Seite, setzt sich die *Miltogramma* auf die Spitze der Erhebung, und in dieser privilegierten Stellung wartet sie den günstigen Moment ab, um in aller Eile in den Gang hinabzukriechen und ein, zwei oder drei Eier in eine der eben erst verproviantierten Zellen zu legen. Man ist verblüfft über die Präzision der Handlungen des Tieres, dessen Wachsamkeit sich durch nichts ablenken lässt, auch nicht durch die Manöver, die der gereizte Wirt manchmal anwendet, um seine Feindin auf eine falsche Spur zu führen.»

Aufgrund dieses Abschnittes nahm ich zunächst irrtümlich an, es handle sich bei den Fliegen an den *Panurgus*-Nestern um *Miltogramma,* da sich das Verhalten mit dem eben beschriebenen deckt. Wie wir später sehen werden, kann es sich hier um eine Verwechslung handeln, muss es aber nicht.

Unsere hochbeinigen, ebenfalls erdgrauen Fliegen stellen sich morgens bei den Nestern ein, wenn die Wirtsweibchen gegen 8.30 oder 9 h bei sonnigem Wetter ihr Nest von innen öffnen. Nach einigem Zögern fliegen die Bienen zum Sammeln ab. Die Nester bleiben den ganzen Vormittag bis zum Abbruch der Sammeltätigkeit

(12–14 h) offen. Die Fliegen sitzen meist neben dem vom Wirt aufgeworfenen Erdhäufchen. Kommt eine mit hochgelbem Pollen beladene schwarze Biene zurück, erhebt sich die Fliege und folgt ihr in etwa 10 cm Abstand, im Zickzackflug jede Wendung des Weibchens mitmachend, bis wenige cm vor den Nesteingang. Während die Biene mit der Pollenlast in der Neströhre verschwindet, kriecht die Fliege langsam näher und bleibt neben dem Nesteingang regungslos stehen (Abb. 1). Sie lässt sich sogar berühren, als wäre sie gelähmt. Ihre Erdfarbe tarnt sie übrigens vorzüglich. Lässt sich eine zweite Fliege am Nestrand nieder, wird sie jedoch öfters verjagt. Manchmal kommt sogar noch eine dritte Fliege. Nach Abladen des Pollens, etwa nach 2½ min, erscheint das Bienenweibchen wieder und fliegt für eine weitere Sammeltour ab. Kaum ist sie fort, nähert sich die Fliege dem dicht neben dem Erdhäufchen liegenden Nesteingang. Sie steckt den Kopf in die Röhre und schiebt sich nach dieser «Kontrolle» rückwärts in den Gang hinein. Sie legt ihr Ei ab und kommt nach 1–2 min wieder kopfvoran heraus. Einmal wiederholte die Fliege ihren Besuch gleich nochmals, nur unterbrochen durch Putzen ihrer Vorderbeine. Ausnahmsweise gehen auch zwei Fliegen hintereinander ins Nest.

Ich fing über ein Dutzend der sehr verschieden grossen Fliegen. Herr Dr. H. D. VOLKART, Konservator der Entomologischen Abteilung am Naturhistorischen Museum Bern, hat sie nach HENNIG (in: LINDNER 1967) bestimmt. Es waren keine *Miltogramma,* sondern alle, gross und klein, Weibchen der Anthomyiide *Leucophora grisella* HENNIG. Die früher als selbständige Gattungen betrachteten *Hammomyia* und *Hylephila* fasst HENNIG als eine Gattung *Leucophora* zusammen. Hierher gehören auch *Anthomyia* und *Hylemyia* als ältere Namen, Synonyma zu verschiedenen Gattungsnamen der Anthomyiidae.

Lebensweise und Verhalten von *L. grisella* ist nach HENNIG unter dem Synonym *Hylemyia grisea* FALL. erstmals von Miss HUIE (1916) ausführlich beschrieben worden. Sie beobachtete die Fliege in Schottland bei der mit *Panurgus* nahverwandten Erdbiene *Andrena analis* PANZ. Das von ihr im Original geschilderte Verhalten deckt sich mit den von mir beobachteten Reaktionen. Es gelang HUIE zudem, durch Heben des Sandes mit der Spitze eines Taschenmessers, das Ei aus dem nur 1,25 cm (½ inch) tiefen Boden des Schachtes herauszuheben. Die Fliege legt also ihr Ei nicht in eine der Brutzellen. Wie die Autorin durch verschiedene Versuche bewies, findet die ausschlüpfende Larve ihren Weg selbst in die Zelle zum Pollenball. Das Bienenweibchen scheint kein Ei auf diesen zu legen, wenn bereits eine Made darauf ist. Der Grössenunterschied der Imagines erklärt sich durch die sehr unterschiedliche Menge des Pollenteiges in den einzelnen Zellen.

Da wir in HENNIG keine Angaben über die Art der Eiablage bei Anthomyiiden finden, haben die Beobachtungen von HUIE ganz besondere Bedeutung. Das Ei von *H. grisea* sei oval mit einem Honigkamm-Muster (S. 18). Sie hat es häufig beobachtet. Da sie nichts über das Schlüpfen sagt, ist Oviparie und nicht Ovoviviparie anzunehmen, auch wenn, wie sie betont, nicht daran zu zweifeln sei, dass die Made vor der Fertigstellung des Pollenballs schlüpft und mit Fressen beginnt.

HENNIG erwähnt weitere Wirte von *Leucophora grisella*, so *Panurgus calcaratus* SCOP. (COLLIN 1921, COLLIN & WAINRIGHT 1934), die nahverwandte *Rophites 5-spinosus* SPINOLA, ferner die Seidenbiene *Colletes* spec. (AUDCENT 1932) und *Halictus malachurus* SCOP. (Museum in Stuttgart). Zu diesen solitären Bienen kommt aber auch die Knotenwespe *Cerceris arenaria* L., welche Rüsselkäfer einträgt. Zunächst mag es erstaunen, dass die Fliegenmade ohne weiteres von pflanzlicher auf tierische Kost übergehen kann. Wir selbst sahen zwar die Fliege am Rand der *Cerceris*-Nester sitzen, konnten aber ein Einkriechen nicht mit Sicherheit feststellen.

Auch im zweiten Fall ist *L. grisella* von HAMM in England nur in einer Mischaggregation von *Panurgus calcaratus* SCOP. und *C. arenaria* gefunden worden (COLLIN 1921, S. 308 als «*Hylemyia grisea* FALLÉN»). Sicheres könnten nur Beobachtungen von *Leucophora* in einem reinen Nestareal von *Cerceris* ergeben. Für die Möglichkeit eines Übergangs von Bienen- zu einem Wespenwirt sprechen andererseits die Beobachtungen von CHEVALIER (1923a), die HENNIG offenbar nicht kannte. Als Brutparasit der Sphegide *Dinetus pictus* (FABR.), die junge Wanzen einträgt, stellt er *Anthomyia albescens* ZELL., heute nach HENNIG *Leucophora cinerea* ROB.-DESV. fest. (Syn. auch *Hammomyia albiseta* v. ROSER.) Die gleiche Art beobachtete er auch bei einem Blattlausjäger, *Diodontus minutus* (FABR.) – fälschlich *Dinetus* –, allerdings nur einmal. Das Verhalten der Fliege stimmte ganz mit dem von *Leucophora grisella* überein. Ein Doppelschmarotzertum bei Biene und Wespe wird nicht nur durch ähnliche Ansprüche an das Nistareal und Überlappen der Nistzeit begünstigt, bei der Knotenwespe vor allem auch durch das nur wenig grössere, ähnlich gebaute Nest und das Offenlassen des Nestes während der Sammelflüge. Die meisten Grabwespen schliessen nämlich das Nest nach jedem Besuch.

Nun gibt es bei den Anthomyiiden, deren Larven in den meisten Fällen nicht schmarotzend leben, neben der Gattung *Leucophora* eine zweite brutschmarotzende Gattung: *Eustalomyia* (VOLKART 1982). Beide gehören nach HENNIG (1976) zur *Delia*-Gruppe und sind unter den zahlreichen Gattungen einander nahverwandt. Es sind die einzigen brutschmarotzenden Gattungen der Familie. Wie wir aus der erst kürzlich veröffentlichten Übersicht von AMIET & VOLKART (1983) entnehmen, schmarotzen alle *Eustalomyia*-Arten bei Grabwespen, aber nur bei Holz- und Stengelbrütern (Tabelle S. 43). Das Verhalten ist nicht oder nur teilweise bekannt. Herr AMIET hat jedoch bei *Eustalomyia festiva* ZETT., deren Wirt, die Silbermundwespe *Ectemnius* (syn. *Crabro*) *cavifrons* (THOMS.), er entdeckt hat, das Verhalten in groben Zügen beschrieben. Er konnte nur ein Fliegenweibchen genau beobachten und photographieren. Aus seiner Beschreibung (S. 43) und ergänzenden brieflichen Mitteilung vom 3.7.84 ersehen wir folgendes:

> Auf einem abgestorbenen morschen Apfelbaum, wo mehrere *Ectemnius* die Brutkammern am Ende eines Ganges mit Schwebfliegen füllten, verharrte die graue Fliege mit leuchtend rostroten Augen lange still und flog, durch eine Handbewegung verscheucht, nur wenig weg, um gleich wieder sitzenzubleiben. Dann lief sie herum und schien ein besonderes Interesse an Löchern zu haben, denn sie hielt dort immer kurz an. Als sie zum Eingang einer Neströhre von *Ectemnius* kam, lief sie nach kurzem Anhalten ums Loch herum und streckte dabei ihre Legeröhre aus. Mit dieser tastete sie das Holz ab, bis sie in 1 cm vom Loch eine Ritze fand, in die sie nun ihre Legeröhre versenkte. Nach einigen sek zog sie sie wieder heraus, wiederholte aber das Einstecken. Dann wurde die Fliege gefangen.

Herr AMIET hat weder ein Einkriechen in eine Nestöffnung noch ein Zusammentreffen der Fliege mit dem Wirt beobachtet. Wie wir später sehen werden, sollten wir auch hier die Eiablage so genau wie möglich berücksichtigen. Auf einer der nicht veröffentlichten Aufnahmen von Herrn AMIET ist ein Ei, auf einer andern sind mehrere Eier sichtbar. Da die Larven der Fliege ihren Weg in den Nestgang selbst finden müssen, war anzunehmen, die Fliege sei ovovivipar. HENNIG gibt keine Antwort. Dagegen gibt SÉGUY (1950, Ziffer 187, S. 116) einen entsprechenden Hinweis. Wir übersetzen:

> «Das Schlüpfen, das in den meisten Fällen ziemlich rasch erfolgt, braucht immer eine gewisse Zeit. Jedoch legen Musciden-Arten, Schmarotzer von Hymenopteren (*Hylephila*, *Eustalomyia*, *Acanthiptera*) Eier ab, aus denen die schon vollständig entwickelte Larve fast sofort nach der Ablage schlüpft. Diese Larve ist beweglich und umherschweifend».

Leider wird kein Autor genannt. Auch enthält das ausgedehnte Literaturverzeichnis keine Titel der Veröffentlichungen.

Trotz der nahen Verwandtschaft der zwei brutschmarotzenden Gattungen unter den Anthomyiiden unterscheiden sich *Leucophora* und *Eustalomyia* wesentlich in ihrem Verhalten, sofern die bisherigen knappen Beobachtungen sich erhärten.

MILTOGRAMMATINAE

Die Sarcophagiden mit der obigen Unterfamilie müssen als jüngere und von den Anthomyiiden und Musciden weitabliegende Dipterengruppe betrachtet werden, auch wenn sie beide zu den Calyptraten gehören. Die Anthomyiiden scheinen noch älter zu sein als die Musciden. Im 1. Band von LINDNERS Handbuch (1949) stellt der Herausgeber und Autor die damals noch als Unterfamilie der Muscidae betrachteten «Anthomyiinae» vor diejenige der Muscinae (S. 192 u. 194). Umso erstaunlicher ist es, bei den Miltogrammatinae ein teilweise gleiches, teilweise sehr ähnliches Verhalten gegenüber dem Wirtsweibchen oder dessen Nest festzustellen. Man vergleiche nur den eingangs übersetzten Abschnitt von HARDOUIN über *Miltogramma* mit dem Verhalten von *Leucophora*. Die relativ wenigen Beobachter, die sich mit dem Verhalten brutparasitischer Fliegen beschäftigten, waren meist nur auf eine Gattung oder Art entweder der Anthomyiidae oder der Miltogrammatinae konzentriert. Sie bemerkten daher die ungewöhnliche Ähnlichkeit nicht. Die Frage, wie diese zustandegekommen ist, wurde deshalb früher nicht gestellt.

Nach eingehenden Untersuchungen erscheint HENNIG (1976) die Annahme recht gut begründet, dass die Muscidae und Anthomyiidae zusammen eine engere monophyletische Gruppe bilden und als Schwesterngruppen angesehen werden können. Unter diesen Umständen dürfte das Verhalten von Anthomyiiden und Miltogrammatinen kaum homolog sein. Vermutlich hat es sich konvergent als Anpassung an innere und äussere Faktoren entwickelt, die wir später besprechen werden.

Sogar eine brutparasitierende Acalyptrate, die Drosophilide *Cacoxenus indagator* LOEV zeigt nach CHEVALIER (1923) ein ähnliches Verhalten gegenüber ihrem Wirt, der solitären Biene *Osmia rufa* L.: sie wartet auf einem Bambusstengel und überwacht deren Handlungen. Sobald die Biene abgeflogen ist, kriecht die Fliege in den Stengel, zuerst vorwärts, nach Hervorkommen rückwärts, legt ihre Eier und fliegt fort.

Im Handbuch von LINDNER hat BORIS VON ROHDENDORF die systematische Bearbeitung der Sarcophagiden übernommen. Wie er ausführt, treffen wir bei der Unterfamilie der Sarcophaginae alle phylogenetischen Entwicklungsstufen des Parasitismus an. Bei der Unterfamilie der Miltogrammatinae fügt sich als weitere Vorstufe der Brutparasitismus in diese Reihe ein. Die Wirtslarve wird nicht primär angegriffen, kann aber u. U. sekundär durch Verdrängung oder durch Verhungern zugrundegehen.

Um uns im Schrifttum bei den zahlreichen Einteilungen und Synonymen auszukennen, müssen wir uns an eine relativ moderne und anerkannte Gruppierung halten. Nur so können wir auch feststellen, ob Verhaltensunterschiede mit Unterschieden in der systematischen Stellung zusammenfallen oder nicht.

Während HENNIG bei der Bearbeitung der Anthomyiidae betont, es sei vorderhand unmöglich, diese schwierige Familie zu unterteilen, hat VON ROHDENDORF (1930, 1935, 1971, 1975) die Tribusreihe (Unterfam.) der Miltogrammatinae in 3 Tribus eingeteilt. Weitere Tribusreihen, die wir hier nicht behandeln, z. B. die Macronychiinae, hat nach dem Tode von v. ROHDENDORF (21.11.77) YU. G. VERVES (1982) bearbeitet.

Systematische Übersicht über die Miltogrammatinae

(Wir zählen hier nur Gattungen auf, bei denen das Verhalten einer oder mehrerer Arten beschrieben wurde. Reihenfolge der Gattungen verändert.)

1. Tribus Miltogrammatini
   A. Subtribus Senotainiina
      Senotainia (mit Subgenus *Sphixapata*), (syn. *Miltogramma*, syn. *Sphecapata*, heute keine eindeutige Gattung mehr)
   B. Subtribus Miltogrammatina
      Miltogramma (mit Subgenus *Stephanodactylum*)
      Setulia
      Apodacra
2. Tribus Pachyophthalmini
   Subtribus Pachyophthalmina
   Pachyophthalmus (einzige Gattung)
3. Tribus Metopiini
   Subtribus Metopiina
   Hilarella
   Metopia

Das Verhalten der Arten

Entomologen, welche gelegentlich das Verhalten brutparasitischer Fliegen beobachteten, kannten den Namen der Art nicht und übergaben sie meist einem bekannten Fliegenspezialisten zur Bestimmung[2]. Wie es jedoch vorkommen konnte, unterlag ein in der Fliegensystematik nicht so bewanderter Insektenforscher einem Irrtum. FERTON (1901) liess eine bei *Sphex albisectus* LEP. auf Korsika beobachtete Miltogrammatine durch einen Mr. ERNEST ANDRÉ bestimmen, der ihm schrieb, es handle sich um eine *Heteropterina stictica* MEIG. Dies ist ein Synonym von *Hilarella stictica* MEIG., deren Verhalten durch MANEVAL (1929) ausführlich und genau beschrieben und durch den weitbekannten Dipterologen SÉGUY bestimmt wurde. Nun unterscheidet sich FERTONS Fliege in ihrem Verhalten grundlegend von dieser. Statt der für *Hilarella* sicher festgestellten Oviparie legte die «*Heteropterina*» bei *Sphex albisectus* vermutlich, bei *Sphex subfuscatus* (DHLB.) ohne Zweifel (FERTON 1902, S. 511) lebhafte Larven ab.

Auch bei einem zweiten Fall erscheint mir die Bestimmung zumindest zweifelhaft. Eine vivipare Fliege, welche NIELSEN (1933, S. 309) bei einer *Ammophila sabulosa* beobachtete, bestimmte «Herr Inspektor M. LUNDBECK» als *Metopia campestris* FALLÉN. Nachdem BAERENDS (1941) bei *Metopia argyrocephala* MG. (im Original syn. *leucocephala* ROSSI) mit Sicherheit Eiablage, wenn auch mit rel. raschem Schlüpfen der Made festgestellt hat, erscheint echte Viviparie bei einer anderen Art der gleichen Gattung unglaubhaft.

[2] Leider fehlt bei einzelnen Autoren trotz guter Verhaltensbeschreibung die Artbestimmung. So spricht FABRE in seinem ausführlichen Kapitel über Parasiten (1879, vol. 3) nur allgemein von Tachiniden (S. 76), die bei verschiedenen Grabwespen die Eier auf die Beute legen, gerade bevor die Wespe sie ins Nest zieht.

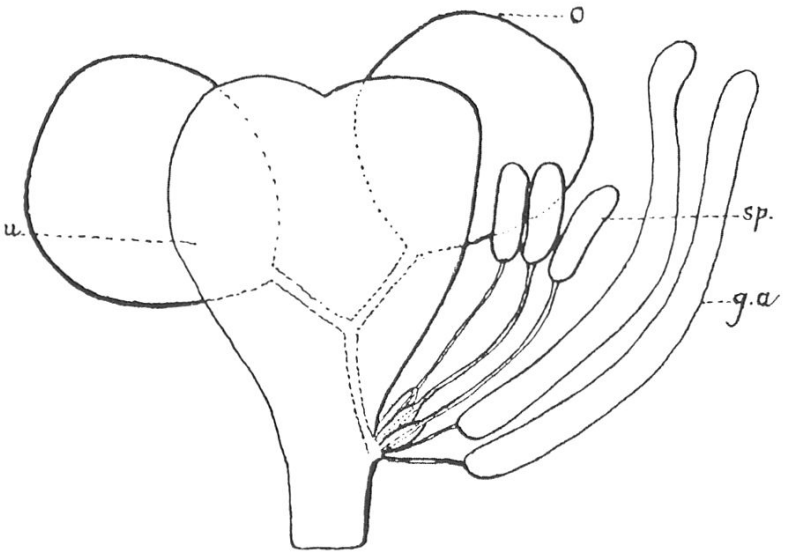

Abb. 2: Aus THOMPSON, W.-R. (1921): Geschlechtsapparat des Weibchens von *Miltogramma (Stephanodactylum) punctatum* (MEIG.).
Abkürzungen: g. a.: Nebendrüsen; o: Ovar; sp.: Spermatheken; u.: Uterus.

Die meisten Beobachter geben sich von der Schwierigkeit der Bestimmung von Miltogrammatinae keine Rechenschaft. So glaubte selbst OLBERG, dem wir ein hervorragendes Buch über die solitären Wespen Mitteleuropas (1959) verdanken, eine gute Gesamtaufnahme einer brutschmarotzenden Fliege genüge zur Feststellung ihrer Identität. Da er als glänzender Photograph, mit dem ganzen Rüstzeug für diese Arbeiten beladen, keine Zeit verlieren wollte, unterliess er es, die aufgenommenen Schmarotzerfliegen zu fangen und bestimmen zu lassen. Sich später im Text gleichsam vor dem Leser entschuldigend, versuchte er – leider vergeblich – durch genaue Beschreibung und Vergleich mit der Literatur doch noch auf die richtigen Namen zu kommen.

Wichtig erscheint mir auch die bisher nie behandelte Frage, inwiefern Oviparie, Ovoviviparie und Viviparie das Verhalten zum Nest beeinflussen. Früher glaubte man, alle Sarcophagiden seien vivipar wie die Graue Fleischfliege *Sarcophaga*. Die Ähnlichkeit des Geschlechtsapparates bei Sarcophaginae und Miltogrammatinae, wie sie schon 1841 durch VON SIEBOLD und 1921 durch THOMPSON (Abb. 2) festgestellt wurde, gab diesem Glauben Nahrung. VON ROHDENDORF nahm aber bereits auch Ovoviviparie an: die jungen Maden sollen die Eihülle nicht nur im geräumigen Brutsack des Muttertieres, einer Abschnürung der Vagina, verlassen, sondern in manchen Fällen auch im Augenblick der Ablage. Spätere Beobachter stellten aber Miltogrammatinae fest, die Eier legen, aus denen die Maden nicht bei der Ablage schlüpfen, sondern etwas später, z. B. nach 30 min (BAERENDS 1949), manchmal sogar erst nach 2 Tagen (MANEVAL 1929).

Bisherige, stark gekürzte Verhaltensbeschreibungen in systematischer Reihenfolge mit nomenklatorischen und kommentierenden Bemerkungen

Obwohl genauere Inhaltsangaben nicht mehr üblich sind, erscheinen sie hier als unerlässlich, nicht nur, weil dem Leser dadurch eine sehr zeitaufwendige Literatursuche erspart wird, sondern weil er auf kurzem Raume bei den verschiedenen Arten die fast gleichen Formulierungen (kursiv) feststellen und mit den Angaben über die Anthomyiiden selbst vergleichen kann. Bei der Lektüre der Originale wüsste der Leser meist weder beim Titel noch bei den im Text erwähnten Fliegen

und Hymenopteren, um welche Arten es sich handelt, da sie dort nur der alten Nomenklatur begegnen. Verschiedene Angaben mussten z.T. auch gleich besprochen werden. Schliesslich kann sich der Leser Rechenschaft davon ablegen, welcher Stoff uns mit allen systematischen Missgriffen, Irrtümern, Unterlassungen für diese Arbeit zur Verfügung stand.

1. *Senotainia conica* (Fallén) (im Original: *Miltogramma*). In einer in lateinischer Sprache geschriebenen Dissertation beschrieb Siebold 1841 erstmals das Verhalten einer brutschmarotzenden Fliege. Hamm & Richards (1929, S. 115) und Nielsen (1933, S. 275) weisen kurz auf diese Veröffentlichung hin. Der später in München als Ordinarius für Zoologie wirkende Autor beobachtet die Art bei der kleinen schwarzen Grabwespe *Oxybelus uniglumis* L., welche in seinem Garten auf sandigem Terrain nistet und Dipteren in ihre Neströhre einträgt. Die aschgraue, tarnfarbige Fliege, die sich in der Nähe der Neströhren aufhält, *fliegt dem mit Beute ankommenden Weibchen nach*, «wie mit einem für die Augen nicht wahrnehmbaren Faden an die Wespe angebunden». Sie *setzt sich* nicht weit von der Wespe *auf eine erhöhte Stelle* und *betrachtet das Weibchen dauernd.* Manchmal können bis zu drei Fliegen einem *Oxybelus* folgen, und mehrere können beim Nest warten. Sie kämpfen nicht. *Sobald die Wespe mit der Beute hinabtaucht, stürzt die Fliege zum Eingang* der Höhle und schlüpft *hinter der toten Beute hinein.* Sehr bald kommt sie wieder hervor und fliegt weg. Durch Vergleich mit *Sarcophaga*, aber ohne eigene Beobachtungen, hält der Autor die Art für vivipar.

Chevalier (1926) hat *Oxybelus uniglumis* ein zweites Mal untersucht, ohne die obige Arbeit zu kennen. Er hat «*Sphecapata conica* Fall.» (bestimmt durch den bekannten Dr. J. Villeneuve) im Juni und im August (2 Generationen) in der Nähe der Wespe gefunden und bei *längerem Nachfliegen* hinter dem Wirt beobachtet.

2. *Miltogramma (Stephanodactylum) punctatum* (Meig.) ist von v. Siebold auf der gleichen Sandfläche bei *Psammophila* (syn. *Ammophila*) *hirsuta* (Scop.) beobachtet worden. Als die Wespe mit dem Ausgraben des Nestganges beschäftigt war, verhielt sich die Fliege gleich wie «*Miltogramma conica*». Einzelheiten fehlen.

Séguy (1939–46, vol. X, S. 116) zitiert Thompson (1921), demzufolge diese Art auch bei der Seidenbiene (*Colletes*) im Aug./Sept. schmarotzt. Wie er in seiner Originalarbeit (S. 458–459) berichtet, habe er im Süden Englands in den Nestern dieser Biene in einer Zelle bis zu 9 Fliegenlarven gefunden. Im Entomol. Museum der Universität Cambridge habe er ein Weibchen von *M. punctatum* gefunden mit der Legende «Mildenhall, July 1899, *attached to Colletes*», was darauf hindeutet, dass die Larve auf den Körper der Biene abgelegt wurde, die sie selbst in ihre Zelle bringt. (Thompson ist von der Viviparie aller Miltogrammatinen überzeugt.) Von besonderem Interesse ist die Tatsache, dass hier wieder der Wirtswechsel von Wespe zu Biene, von Insekten- zu Pollenfutter geht.

3. *Setulia grisea* Mg. schildert Hamm (1909) sehr genau in ihrem Verhalten. Der bekannte Dipterologe Wainright (1909) bestimmte 7 Fliegen dieser Art (8. VIII); Fundort: «New Forest» bei Brockenhurst (England). Die Fliege befand sich in einer grossen Kolonie der Knotenwespe (*Cerceris arenaria* L.), deren Weibchen sie *hartnäckig verfolgte*, als diese einen Rüsselkäfer eintrug. Die Wespe *flog im Zickzack* oder blieb auf dem Boden stehen, «als merkte sie die Verfolgung», doch *die Fliege flog ohne Schwierigkeit diesen Schlängelwegen nach,* stets 3–4 inches (7,5–10 cm) von der Wespe entfernt. Dies wiederholte sich sehr häufig. Wenn die *Cerceris mit der Beute in den Gang kroch, setzte sich die Fliege sofort in die Nähe des Loches* und blieb *völlig bewegungslos* zum Eingang gerichtet, oft 5–6 min lang. *Flog die Grabwespe* schliesslich für einen weiteren Beutefang *weg, kroch die Fliege in den Gang hinein*, vermutlich um ihr Ei zu legen, kam jedoch in weniger als 1 min wieder heraus. Den *Cerceris*-Männchen, die um die Nester flogen, folgte die Fliege nie. Den Weibchen folgten manchmal 2, sogar 3 Fliegen.

4. *Apodacra spec.* beobachtete Ferton (1902, S. 512) bei *Sphex albisecta* Lep. am 27.6. in Bonifacio (Korsika). Sie schmarotze auch bei *Bembix oculata* Latr., einem Dipterenfänger. Das *Sphex*weibchen zieht eine frischgefangene Heuschrecke an eine Stelle, wo sich eine Fliege beharrlich aufhält. Die Wespe schiebt die Beute auf ein Grasbüschel in 7–8 cm vom Nesteingang entfernt. Sie ist dann mit Grabarbeiten beschäftigt, doch die Aufmerksamkeit der Fliege wird nicht vom Grashüpfer abgelenkt. Jedesmal, wenn die Wespe mit Erde aus dem Gang auftaucht, geht sie eilends zur Beute und verjagt manchmal die Fliege. Die kleine *Apodacra* versucht dauernd, zur Beute zu gelangen und nähert oder entfernt sich je nach Kommen und Gehen des Wirtes. Sie kann nur ein einziges Mal die Heuschrecke erreichen und rasch über sie wegkriechen, doch die Wespe verjagt sie sofort. Danach untersuchte das Weibchen die Beute lange, «so als wollte sie das Ei der Fliege suchen». Sie kann schliesslich ihre Beute *ohne Eiablage der Fliege* eintragen. Sie verschliesst den Kanal wieder mit einem Stein und bedeckt ihn mit einer dünnen Schicht Staub.

5. *Pachyophthalmus signatus* Meig. Chevalier widmet dieser Art, die der Spezialist Dr. J. Villeneuve bestimmte, drei Aufsätze. In einem ersten (1922a) stellt er 6 beobachtete Wirte zusammen, 4 Spheciden und 2 Vespiden. Im zweiten (1922b) schildert er das Verhalten der Fliege zur Lehmwespe (*Eumenes*), die winzige «irdene Fläschchen» als Zellen baut. Auf einem Grashalm in der Nähe scheint die Fliege jede Ein-

zelheit beim Aufbau zu verfolgen. Nach Abschluss fliegt die Wespe auf Beute aus und trägt bald eine Kleinschmetterlingsraupe ein. Kaum ist sie wieder abgeflogen, kriecht die Fliege rasch herbei, wirft einen Blick in die Zelle, dreht sich dann um und *lässt «ein Ei» auf die Raupe fallen.* Der Autor war dreimal Zeuge dieses Vorgehens. Das Nachfliegen hinter der Wespe wird nicht erwähnt, ebensowenig wie bei der Vespide *Odynerus.* Bei 4 Grabwespen kommt es zum Nachfliegen, aber offenbar ohne Zickzackflug. Das *Nachfliegen* scheint deutlich *herabgesetzt.*

1924 entdeckt der Autor, *signatus* sei *vivipar.* Um das «Ei» zu sehen, prüft er die Ablage bei einem für die Fliege zu engen Halmnesteingang der Töpferwespe, *Trypoxylon attenuatum* SMITH. Innerhalb von 30 min tragen 4 Wespen kleine Spinnen ein. Die Fliege folgt ihnen und beobachtet den Eingang. Nach Abflug der Wespe stellt sich die Fliege an die Nestöffnung, dreht sich um und legt «das Ei» ab. Der vom Autor beim Eingang beobachtete, fast mikroskopisch kleine weisse Punkt scheint beim Nachsuchen dreimal verschwunden. Beim vierten Male entdeckt er mit der Lupe eine winzige Larve, die bereits im leeren Abschnitt des Halmes gegen die Zelle weitergewandert ist. 1925 kann CHEVALIER seinen Befund an der Grabwespe *Psen atratus* F. – jetzt *Psenulus pallipes* (PANZER) – bestätigt sehen: Die Fliege legt auch diesmal die Larven am Eingang des Halms ab; sie bewegen sich sofort den Futtervorräten zu. Bei einer Vespide allerdings, dem Stengelbrüter *Odynerus callosus* TH. sieht er die Fliege nach Abfliegen des Wirtes in den Bambusstab hineinkriechen (ø 7 mm, Länge 21 cm), doch wissen wir nicht, wie weit sie zur Larvenablage vorgedrungen ist. Die zahlreichen Wirte führen offenbar zu einer gewissen Verhaltensbreite.

6. *Metopia argyrocephala* MG. (im Original syn. *leucocephala* ROSSI) wurde von BAERENDS (1941) im Verlaufe seiner Dissertation über die Lebensweise von *Ammophila campestris* JUR. als «typischer Feind von Grabwespenbruten» beobachtet. Auf den Nistplätzen fliegt die Fliege im Zickzackflug umher[3)] und *besucht* besonders oft kleinere und grössere, *mit der Bodenfarbe kontrastierende Stellen,* helle sowie sehr dunkle. Sobald sie eine am Nest arbeitende *campestris* erblickt, wird sie sehr aktiv. Sie bleibt dann in der Nähe des Nestes, *stellt sich oft auf eine kleine Bodenerhöhung* und versucht, ins Nest zu schlüpfen. Die Wespe verjagt sie aber öfters bis auf max. 20 cm, worauf die Fliege jedesmal kurz auffliegt und von einer anderen Seite wieder herbeikommt. So gelangt sie schliesslich *manchmal ins Nest, wo sie 1–3 Eier legt.* Eiablage nicht nur auf der ersten, sondern auch auf später eingetragene Raupen. 30 min nach Besuch der Fliege stach BAERENDS das Nest aus und fand eine eben schlüpfende Metopia-Larve in einem gelben Klümpchen. Sie schlüpft also sehr rasch nach der Eiablage. Bestimmung der Fliege durch Prof. Dr. J. H. C. DE MEYERE, der neben drei weiteren Spheciden auch eine Biene, *Halictus sexcinctus F.,* als Wirt nennt.

Als Ergänzung erwähnen wir die Beobachtung von CHEVALIER (1926b), wonach eine *Metopia argyrocephala,* diesmal bei *Cerceris arenaria,* dem Weibchen überallhin folgt.

7. *Gen. spec.* Wir haben auf die vermutlich falsch als *Metopia campestris* FALLÉN bestimmte Art schon S. 100 hingewiesen. NIELSEN (1933, S. 309) beobachtete sie am 10.7.28 in Dänemark bei einer *Ammophila sabulosa,* die gerade daran war, ihr Nest zeitweise zu schliessen. Kaum hatte sie die letzte Nestinspektion beendet, flog eine Fliege *bis zur Mündung des Nestes, hielt sich darüber* wie ein Kolibri und *liess dreimal sehr deutlich eine Larve in den Gang fallen:* in der Helligkeit der Sonne waren für ihn und seine Frau die kleinen Maden genau sichtbar. Dann wurde die Fliege gefangen.

8. *Gen. spec.* Eine ebenfalls nicht richtig bestimmte Art mit ähnlichem Ablage-Modus schildert FERTON (1901) als *Heteropterina stictica* (heute *Hilarella stictica* MEIG.). Da er offenbar die Schrift des Bestimmers nicht gut lesen konnte, schrieb er immer «Heteropteina». Ein *Sphex albisectus* LEP. in Bonifacio (Korsika) zog am 20.6. eine junge Heuschrecke zu seinem Nest, das durch Steine verbarrikadiert und durch eine leichte Sandschicht versteckt war. Die Wespe öffnete die Röhre und kam sofort zurück, um ihre Beute zu fassen, die sie ins Loch zog. Etwa 40 cm vom Nest *beobachtete eine unbewegliche Fliege den Sphex.* Wenige sek nach Verschwinden desselben *im Nest stellte sich die Fliege beim Ausgang auf, das Ende ihres Abdomens über diesem.* «Aus dem After» der Fliege kam langsam ein Eier- oder Larvenpaket hervor und fiel ins Loch. Dann flog die Fliege an ihre Beobachtungsstelle zurück, wo FERTON sie fing. Die gleiche Fliegenart schmarotzt nach FERTON (1902, S. 511) auch bei *Sphex subfuscatus* (DHLB.). Nach seiner am 10. Okt. gleichenorts gemachten Beobachtung konnte er *diesmal die Ablage von lebhaften Larven* feststellen, die rasch abwärtsstrebten, bevor der *Sphex* das Nest wieder schloss.

9. *Hilarella stictica* MEIG. Nach MANEVAL (1929) schmarotzt die Fliege bei *Ammophila sabulosa* L. auf ariden, pflanzenlosen Stellen. Sie ist durch *Erdfarbe getarnt* aber fast immer vorhanden, wenn *Ammophila* ein Nest baut. Im Aug.–Sept.: Überwachen der Wespe durch die Fliege. Sie fliegt niedrig über den Boden und *folgt dem eine Raupe tragenden Wirt* auf kleine Entfernung. Manchmal *wartet sie unbeweglich beim Nest* hinter einer Erhebung des Bodens. Die Fliegen können tagelang nach dem Ausgraben des Nestes auf

[3)] Wie mir Prof. BAERENDS auf Anfrage am 17.6.85 mitteilt, hat er mit «Zickzackflug» nur das Nacheinander-Besuchen von Löchern, keine besondere Flugart gemeint. Vielfach folgen die Fliegen, wie aus seinen Protokollen hervorgeht, einer Wespe mit Beute, und dann sieht es (besonders wenn sie fliegenden Grabwespen folgen, z. B. bei *Bembix* und *Cerceris*) so aus, als ob sie mit einem Draht mit ihr verbunden wären.

die Rückkehr der *Ammophila* warten. *Sobald sich diese nähert,* benimmt sich die *Hilarella ausserordentlich aufmerksam.* Sie setzt sich eilig auf eine gute Beobachtungsstelle, *rückt vor, zieht sich zurück, dreht den Kopf* wie um besser zu sehen. Sobald die Wespe mit ihrer Beute in der Röhre verschwunden ist, beugt sie sich über den Eingang, zieht sich aber einige cm zurück, «als wolle sie vermeiden, vom Wirt gesehen zu werden.» Dieser erscheint gleich wieder nach der Eiablage, um den ersten Kiesel zur Schliessung des Nestes zu holen. Kaum entfernt sich die Wespe, stürzt sich die Fliege auf den Grund der Röhre, legt das Ei ab und kommt nach wenigen sek zurück. Dennoch kann die heimkehrende *Ammophila* sie im Gang treffen und hinausjagen, bevor ein Ei abgelegt ist. Die Wespe ist oft so rasch beim Schliessen des Nestes, dass die Misserfolge die Erfolge übertreffen.

MANEVAL konnte am 24.8.28 die Raupe hervorziehen, die das Ei der *Ammophila* trug. Auf der Raupe befestigt waren *3 Fliegeneier,* die er in einer Glasschale aufbewahrte und die am 26.8. schlüpften. Vom Ei der Ammophila war nur noch ein Streifen Saft übrig. Am 2.9. verpuppten sich die Maden. *Nie legt die Fliege ihr Ei im Freien auf die Raupe.*

Die Reihe der Verhaltensuntersuchungen bei Miltogrammatinen ist damit beendet.

VERGLEICH UND DISKUSSION

Dem bekannten amerikanischen Hymenopterologen H. E. EVANS (1966) verdanken wir ein inhaltsreiches Buch über die Ethologie und Evolution der Nyssoninae, einer Unterfamilie der Grabwespen (vgl. DE BEAUMONT 1964). Jeder besprochenen Art fügt er einen Abschnitt über die natürlichen Feinde bei. Er beklagt allerdings, wie wenig man über das Verhalten der Parasiten und Brutparasiten weiss und regt dringend weitere Forschungen an. Als einziger Autor vergleicht er kurz das Verhalten der Miltogrammatinae, der hauptsächlichen Feinde der Nyssoninae, betont aber, dass alle Verallgemeinerungen eine Revision erfordern. Er beschränkt sich grossenteils auf amerikanische Literatur und scheint die von uns erwähnten Beschreibungen nicht zu kennen. Auf die Unspezifität hinsichtlich der Wirte macht er besonders aufmerksam: Die Miltogrammatinenarten schmarotzen nicht nur bei mehreren Unterfamilien der Sphecidae, sondern kommen z.B. noch bei Wegwespen (Pompilidae) vor. Nach europäischen Autoren schmarotzen manche Miltogrammatinae sowohl bei Wespen wie bei Bienen. Die Anthomyiiden kommen bei den Nyssoninen nicht vor; sie werden entsprechend von EVANS nicht erwähnt. *Eustalomyia* finden wir zwar auch nur bei Grabwespen, doch bloss bei den Crabroninae und Pemphredoninae.

Auf einzelne Hinweise von EVANS gehen wir bei Besprechung der Details ein. Hier sei nur vorausgeschickt, dass EVANS irrtümlich Viviparie bei allen Miltogrammatinae annimmt. Gerade mit diesem Problem werden wir uns später auseinandersetzen.

Beim Vergleich des Verhaltens soll uns die Anthomyiide *Leucophora* als Grundbeispiel dienen. Sie zeigt die komplizierteste Handlungsfolge (vgl. S. 97). Wir können dann bei anderen Arten besser verfolgen, welche Teilhandlungen verändert sind oder fehlen. Im Mittelpunkt stehen drei wichtige Teilhandlungen, deren auslösende Reize grossenteils noch genauer untersucht werden müssten.

1. Nachfliegen im Zickzack hinter dem ebenfalls zickzackfliegenden Wirtsweibchen, das mit hochgelben Pollenhöschen zum Nest zurückkehrt. (Man beachte: das Nachfliegen ist kein «Verfolgen», da der Abstand immer gleich bleibt.) Auslöser: wahrscheinlich das schwarze, gelben Pollen tragende Bienenweibchen. Nach Beobachtungen von HUIE (1916, S. 15) erheben sich die Fliegen zwar spontan, wenn ein Weibchen ohne Pollenlast zurückkehrt, doch kommt es nicht zum Nachfliegen. Diese Feststellung erklärt auch, warum die Fliegen den gleichgefärbten Männchen nicht nachfliegen.

Eine Überprüfung könnte zeigen, ob evtl. auch weitere Reize, wie Bewegungsweise, Duft u. a. wirksam sind. Bei *Senotainia* (Miltogrammatine) scheint die Form der beutetragenden Wespe das Nachfliegen der Fliege auszulösen (vgl. weiter unten).

2. Die Fliege hält mit dem Nachfliegen ein, wenn das Weibchen das Nest praktisch erreicht hat. Sie setzt sich, meist zum Nestloch gerichtet, neben die kleine Bodenerhebung, welche beim Ausgraben des Nestes entstanden ist. Auslöser: vermutlich der Helligkeitskontrast von Nestloch und Boden (vgl. BAERENDS, 1941 bei *Metopia*). Die Fliege bleibt nun regungslos, selbst wenn man sie berührt. Nur wenn eine «Rivalin» sich nähert, verjagt sie sie. Kommt die Biene nicht mehr aus dem Nest, etwa bei fehlender Sonne, fliegt die Fliege nach einiger Zeit weg (HUIE).

3. Kommt die Biene aus dem Nest und hält noch kurz an, macht die Fliege 1–2 Vorwärtsschritte. Doch erst ihr Abflug löst die Starre der Fliege ganz. Es folgt: a. Hinkriechen zum Nest, b. «Prüfen» des Ganges durch Einstecken des Kopfes, c. Hervorkommen und Rückwärtseinkriechen mit Eiablage auf den Boden des Schachtes (nicht in Zelle), Herauskommen und Abfliegen.

Betrachten wir nun *die Miltogrammatinen.* Bei ihren Hauptwirten, den Grabwespen, stehen sie einer etwas anderen Situation gegenüber, da diese Insekten oder Spinnen eintragen. Dennoch finden wir bei zwei Arten keinen Unterschied in allen drei Punkten gegenüber *Leucophora:* bei *Setulia grisea* MG. könnte man meinen, es sei die gleiche Art. Der Wirt, die Grabwespe *Cerceris arenaria* L. hat ähnliche Lebensgewohnheiten wie die Bienenwirte von *Leucophora.* Vor allem lässt sie ihr Nestloch tagsüber offen. Sie trägt Rüsselkäfer ein. Man staunt, dass eine solche Übereinstimmung – vermutlich durch Konvergenz – entstanden ist.

Die Tatsache, dass viele Grabwespen ihr Nest vor jedem Abflug schliessen und beim Eintragen eines neuen Insekts wieder öffnen müssen, schafft eine neue Lage, auf welche die verschiedenen Fliegenarten nicht in gleicher Weise reagieren. *Hilarella stictica* MEIG. verhält sich ebenfalls in allen drei Punkten fast genau gleich wie *Leucophora.* Die Fliege wartet aber nicht, bis die Wespe zu neuer Jagd abfliegt. Wenn diese nach der Eiablage wegfliegt, um den ersten Kiesel zur Schliessung des Nestes zu holen, stürzt sich die Fliege auf den Grund der Röhre und legt nun ihrerseits ein Ei. Die rasch zurückkehrende *Ammophila* kann sie aber im Gang treffen und hinausjagen, bevor das Ei gelegt ist. Die Eiablage ist also weniger gut gesichert als bei *Leucophora.*

Auch bei *Senotainia* stimmt das Verhalten zunächst mit Punkt 1 und 2 überein. EVANS hebt ganz besonders das Nachfliegen hinter dem Wirtsweibchen hervor, das ihm bei anderen Gattungen offenbar nicht bekannt ist. Die Auslösung des Nachfliegens scheint nach ihm die mit einer Beute beladene Wespe als Form zu sein. So sah er *S. rufiventris* am häufigsten einer weiblichen *Microbembex monodonta* folgen, wenn sie eine grosse statt eine kleinere Beute trug. Die Augen dieser Gattung seien grösser als gewöhnlich, und auch die Facetten auf dem Vorderteil der Augen seien vergrössert. Er zitiert ALLEN (1926), demzufolge solche Spezialisierungen eine bessere Orientierung gegenüber der sich rasch bewegenden Wespe erlaubt.

Bei Punkt 3 ist wiederum eine neue Veränderung eingetreten. Die Fliege wartet in Nestnähe nicht, bis die Wespe ihr Ei abgelegt hat und wieder hervorgekommen ist, sondern nur, bis diese mit der toten Beute in die Neströhre kriecht. Dann «stürzt sie» der toten Beute nach – ein «verfrühtes» Folgen in den Schacht, in dem nun beide, Wirt und Schmarotzer, kurze Zeit zusammen sind. Die Ablage geht allerdings sehr schnell. Legt die Fliege ihr Ei auf die Beute, so wird dieses von der Wespe in die Zelle gebracht, und der Wirt kommt mit der eigenen Eiablage «zu spät», vor-

ausgesetzt, dass das Fliegenei zuerst schlüpft. Wir gehen von der Annahme aus, *Senotainia* sei ovipar – das Verhalten von Wirt und Fliege machen es wahrscheinlich – doch muss dies noch nachgeprüft werden.

Ob *Miltogramma (Stephanodactylum) punctatum* sich tatsächlich gleich verhält wie *Senotainia* ist vorläufig ebenfalls unsicher.

Metopia argyrocephala, Punkt 1: Nachfliegen hinter dem Wespenweibchen. Punkt 2: Die Fliege bleibt wiederum auf einer kleinen Bodenerhöhung beim Nest. Punkt 3: Sie wird lebhaft, wenn eine *Ammophila* am Nest arbeitet und versucht, während die Wespe noch gräbt, ins Nest zu schlüpfen. Das Eindringen ist also noch stärker «verfrüht», die Wespe braucht gar nicht zu verschwinden. Entsprechend wird die Fliege häufig verjagt und gelangt daher nur zuweilen ins Nest zur Ablage von 1–3 Eiern auf eine Raupe, die wiederum in die Zelle befördert wird.

Bei dieser ersten Gruppe, deren Arten nach meiner Vermutung vorwiegend ovipar sind, ist die ganze Verhaltenstendenz auf das Eindringen der Fliege in den Nestschacht gerichtet. Das Ei muss unter allen Umständen «auf den richtigen Weg» gebracht werden. Bei *Leucophora* findet später die geschlüpfte Made selbst den weiteren Weg zur Zelle, bei den Miltogrammatinae kann das Wirtsweibchen das auf die Beute gelegte Ei mitnehmen. Nur unter starkem Selektionsdruck kann sich ein so kompliziertes Verhalten der Fliege entwickelt haben. Es besteht eine ständige Beziehung zwischen Fliege und Wirtswespe. Der Nestschacht ist aber oft nicht so ungestört erreichbar wie bei der Biene *Panurgus* und der Grabwespe *Cerceris.* Die beschriebenen Verhaltensunterschiede zwischen den Arten gehen alle auf die Erschwerung der Zugänglichkeit zum Nest zurück, welche das Wirtsweibchen durch häufiges Öffnen und Schliessen bewirkt.

Der Vollständigkeit halber erwähnen wir einen Hinweis von Evans, wonach zwei nordamerikanische Miltogrammatinen das Wirtsnest nicht direkt erreichen, sondern aufgraben, nachdem die Wespe offenbar abgeflogen ist. *Opsidia gonioides* und *Phrosinella fulvicornis* sind solche «Nestsucher». Das Weibchen der zweiten Art, einer Metopiine, besitzt als Anpassung an diese Funktion sogar abgeflachte Vordertarsen. Da wir über Ei- oder Larvenablage nichts wissen, können wir sie nicht weiter einordnen.

Wir sind gewohnt, eine Verhaltensfolge von Insekten als wenig veränderlich zu betrachten. Bei Brutparasiten, die zahlreiche Wirte mit z. T. unterschiedlichem Verhalten aufsuchen, müsste jedoch eine gewisse Variationsbreite ihrer Reaktionen bestehen. *Metopia argyrocephala* z. B. schmarotzt sowohl bei *Ammophila* (Öffnen und Schliessen des Nestes nach jedem Besuch) als auch bei *Cerceris arenaria* (offenes Nest in der Sammelzeit). Leider ist der zweite Fall nicht genau untersucht. Doch nur durch einen solchen Vergleich könnten wir etwas darüber lernen, was bei den Fliegen veränderbar und was festgelegt ist. Es ist vielleicht kein Zufall, dass das Verhalten der Miltogrammatine *Setulia* mit dem der Anthomyiide *Leucophora* vollständig übereinstimmt; sie haben beide einen Wirt, dessen Nest tagsüber offen ist. Systematisch vorgenommene Gegenüberstellungen ein und derselben Art bei sich unterschiedlich verhaltenden Wirtsweibchen könnten uns zu einer genaueren Beurteilung des artspezifischen Verhaltens und zum besseren Verständnis der Ausdehnung auf viele Wirte bei den brutparasitischen Fliegen führen.

Betrachten wir nun eine zweite Gruppe, die ovoviviparen und viviparen Arten. Hier scheint die Nestöffnung (nicht der Schacht) die Hauptrolle zu spielen. Das

Wirtsweibchen dürfte eine untergeordnete oder überhaupt keine Bedeutung für die Fliege besitzen. (Nachprüfung, vor allem bei *Senotainia,* vorbehalten.)

Pachyophtalmus ist in bezug auf das Wirtsweibchen noch am ehesten mit der ersten Gruppe verbunden. CHEVALIER hat zwar mehrere Wirte auf gewisse Verhaltensweisen der Fliege untersucht, er war jedoch mehr durch Beobachtungseifer als durch einen Plan geleitet. Das Nachfliegen hinter der Wespe hat er bei vier von sechs Wirten beobachtet, doch erwähnt er keinen Zickzackkurs. Er hebt selbst die gegenüber anderen Fliegenarten verminderte Nachfliegetendenz hervor. Fast zufällig entdeckte er die Viviparie dieser Art, überprüfte aber später genau die ersten Befunde. Bei einem absichtlich gewählten zu engen Nesteingang der Wespe (Halm) sah er, wie die Fliege ihre Larve vom Rand aus hineinfallen liess. Bei einem anderen Wirt, bei dem die Fliege in das Nest hätte einkriechen können, schien sich der obige Fall zu wiederholen. Dritter Fall: die Fliege kriecht in einen längeren Bambusstab, den sie erst nach 3 min verlässt. *Pachyophthalmus* scheint offenbar eine Mittelstellung einzunehmen.

Apodacra (Nr. 9) lässt sich wegen der Unvollständigkeit der Beobachtung vorläufig nicht einordnen.

Anders die vermutlich falsch bestimmte «*Metopia campestris*» (Nr. 7). Während die Wirtswespe gerade mit dem Schliessen des Nestes beschäftigt ist, fliegt sie zur Mündung desselben, hält sich im Fluge darüber («wie ein Kolibri») und lässt drei Larven in den Gang fallen. Die fälschlich als «*Heteropterina stictica*» (Nr. 8) bestimmte Fliege, die zunächst regungslos ein *Sphex*-Weibchen beim Einziehen einer jungen Heuschrecke beobachtet, stellt sich in diesem Augenblick beim Nesteingang auf, hält das Ende ihres Abdomens über das Loch und drückt langsam lebhafte Maden «aus dem After», die rasch abwärts streben, bevor der Wirt das Nest wieder schliesst.

Wie diese Beispiele zeigen, ist bei (allen ?) ovoviviparen oder viviparen Arten, deren Larven selbständig den Weg zur Futterquelle finden können, das Einkriechen der Fliege in den Nestschacht überflüssig.

Betrachten wir zum Schluss noch die zweite brutparasitische Gattung der Anthomyiiden, *Eustalomyia.* Sofern die einmalige Beobachtung bei *E. festiva* bestätigt wird, besteht keinerlei Beziehung zum Wirtsweibchen. Die Fliege sucht das Nest offenbar nur aufgrund des Helligkeitskontrastes von Loch und Umgebung auf. Sie kriecht nicht ein, sondern legt ihre schlüpfreifen Eier (vgl. S. 98) neben dem Nestrand ab. Da die Grabwespenarten, bei denen die Gattung schmarotzt, eine ähnliche Lebensweise haben (alle sind nach AMIET & VOLKART [1983] Holz- und Stengelbrüter), ist eine Variabilität des Verhaltens nicht zu erwarten. Wir haben also innerhalb der Anthomyiiden eine ovipare Gattung – *Leucophora* – mit dem kompliziertesten und eine ovovivipare Gattung mit dem einfachsten Verhalten.

Kompliziertes Verhalten bei Ablage von nicht schlüpfreifen Eiern in den Nestschacht, vereinfachtes Verhalten bei Ablage von sogleich schlüpfenden oder unmittelbar vorher geschlüpften Maden – dies scheint sich aus den bisher bekannten Beispielen zu ergeben. Angesichts der zahlreichen Beobachtungslücken sollten diese Fälle aber durch weitere Untersuchungen ergänzt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei einer Untersuchung an der solitären Trugbiene (*Panurgus banksianus* KIRBY) bemerkte ich bei den Nestern brutparasitische Fliegen mit bemerkenswert kompliziertem Verhalten: *Leucophora grisella* HENNIG (Anthomyiide). Die teilweise erstaunliche Übereinstimmung ihrer Handlungsfolgen mit denjeni-

gen der Miltogrammatinae, einer Unterfamilie der Sarcophagidae, veranlasste mich zu einem bisher fehlenden Vergleich des Verhaltens dieser beiden Fliegengruppen aufgrund bisheriger verstreuter Literatur und zum Versuch einer Analyse.

Der Brut- oder Kleptoparasitismus ist eine Vorstufe des echten Parasitismus. Die Fliegenmaden nähren sich von dem vom Wirtsweibchen für seine Larven ins Nest eingetragenen Futtervorräten (Pollen bei solitären Bienen, Insekten bei solitären Grabwespen). Die Arten haben alle mehrere Wirte, deren Verhalten zum Nest manchmal verschieden sein kann.

1. Wir beschreiben das Verhalten der zwei einzigen brutparasitischen Gattungen der Anthomyiiden: *Leucophora* und *Eustalomyia.*

2. Hierauf widmen wir uns den Miltogrammatinae, von deren zahlreichen brutparasitischen Arten nur wenige, teilweise lückenhaft, auf ihr Verhalten hin beobachtet wurden.

3. Wie konnte es in einzelnen Fällen zu einer auffallenden Verhaltensähnlichkeit bei zwei auseinanderliegenden Gruppen kommen? Homologie oder Konvergenz? Nach heutigem Wissen muss man eine konvergente Entwicklung als Anpassung an innere und äussere Faktoren annehmen.

4. Die überaus schwierige Fliegensystematik erfordert eine kurze systematische Übersicht über die Gattungen der Miltogrammatinae, deren Verhalten bisher beschrieben worden ist. Die Aufmerksamkeit muss nicht nur den Schwierigkeiten der Bestimmung gelten, sondern auch der nie untersuchten Frage, ob Oviparie einerseits oder Ovoviviparie und Viviparie andererseits das Verhalten beeinflussen.

5. Gekürzte Verhaltensbeschreibung von neun Miltogrammatinenarten in systematischer Reihenfolge.

6. Vergleich: a. Grundbeispiel sind drei Teilhandlungen des kompliziertesten Verhaltens der Anthomyiide *Leucophora.* Wie die Gegenüberstellung mit den Miltogrammatinae zeigt, sind letzlich alle Teilhandlungen auf das Eindringen der Fliege in den Nestschacht ausgerichtet. Wir schliessen bei dieser ersten Gruppe daraus, dass es vor allem ovipare Arten sind, welche das Ei so weit in die Neströhre bringen müssen, bis die inzwischen geschlüpften Maden den Weg in die Zellen selbst finden können (*Leucophora*) oder die Wirtswespe es mit ihrer Beute, auf die es gelegt wurde, mitnimmt (Miltogrammatinae). Das Verhalten des Wirtsweibchens zum Nest ist wesentlich für die Fliege. Da bei den meisten Grabwespen das Weibchen beim Eintragen einer Beute das Nest jeweils öffnet und wieder schliesst, entstehen Schwierigkeiten für die Fliege, die sie mehr oder weniger gut überwindet. Man hat bisher leider nicht untersucht, wie eine Fliegenart auf zwei verschiedene Wirte reagiert, von denen der eine das Nest in der Sammelzeit offenlässt, der andere es jedesmal öffnet und schliesst. Dies könnte uns Einsicht in die Variationsbreite des Verhaltens bei einem Brutparasiten geben.

b. In der zweiten Gruppe hat das Wirtsweibchen einen geringeren oder keinen Einfluss auf das Verhalten der Fliege. Vivipare Arten lassen bewegliche Maden von oben in die Nestöffnung fallen, die sich selbständig zum Futter hinbewegen. Als letztes Beispiel erwähnen wir die zweite brutparasitische Anthomyiide, *Eustalomyia*, eine ovovivipare Art, die ihre Eier an den Rand des Wirtsnestes legt. Die im Augenblick der Ablage schlüpfenden Maden erreichen dann ebenfalls selbständig Nest und Futtervorräte. Im Vergleich zur Gruppe a ist also das Verhalten von viviparen und ovoviviparen Fliegenarten wesentlich einfacher. Weitere Beobachtungen wären zur Sicherstellung unserer Einteilung wegen der geringen bisherigen Daten sehr wertvoll.

DANK

Herrn Dr. H. D. Volkart, Konservator der Entom. Abteilung am Naturhistorischen Museum Bern, danke ich bestens für die Bestimmung von 13 Anthomyiiden (*Leucophora grisella*), für seine Hinweise auf Bestimmungsliteratur und Literatur über Stammesgeschichte der Fliegen, ganz besonders auch für die Durchsicht des Manuskriptes. Dank schulde ich Herrn Ing. agr. St. J. Blaupot ten Cate, Hilterfingen, für die Aufnahme von *Leucophora* und die Unterstützung bei der Beobachtung. Herr PD. Dr. Heinz Balmer, Medizinhistor. Institut der Universität Zürich, hat für mich einige schwierige Stellen aus der lateinisch geschriebenen Dissertation von v. Siebold übersetzt, wofür ich ihm dankbar bin.

SUMMARY

While analysing a solitary bee (*Panurgus banksianus* Kirby) I observed in the nest area cleptoparasitic flies (*Leucophora grisella* Hennig, Anthomyiidae) showing a remarkable behaviour very similar to that of some members of Miltogrammatinae (subfam. Sarcophagidae). The surprising conformity of their reactions made me attempt a comparision of the behaviour of these two groups of flies by looking for data in the scattered literature.

Cleptoparasitism is a preceding step to genuine parasitism. The fly maggots feed on the provisions carried into the nest cells by the host female, pollen in solitary bees, insects in solitary wasps. All members

of both families are non-host specific. The behaviour of the host towards its nest may sometimes differ from each other.

1. We describe the behaviour of the two only cleptoparasitic genera of the Anthomyiidae: *Leucophora* and *Eustalomyia.*

2. We then proceed to the Miltogrammatinae, the most prevalent enemies of solitary Hymenoptera Aculeata. The genera are numerous, their behaviour however have only been described in a few species and the data are often incomplete.

3. How could the extraordinary analogy of behaviour develop in certain cases within two families of flies which are systematically far apart? Homology or convergency? Relying on our present knowledge we must assume a convergent development as an adaptation to internal and external factors.

4. The confusing fly systematics require a short survey on the genera of Miltogrammatinae the behaviour of which has hitherto been described. Our attention must not only be directed to the difficulty of identification but also on the problem (never yet analysed) whether oviposition on the one hand and ovoviviposition or larviposition on the other hand have any influence on behaviour.

5. Shortened descriptions of the behaviour of nine species of Miltogrammatinae due to different authors follow in systematic sequence.

6. a. In a first group the basis of our comparison are three fundamental reactions succeeding one another in the most complex behaviour of the Anthomyiid *Leucophora.* The host female is essential for the fly. The fly follows the female in a zigzag flight to the nest, waits motionless near it until she reappears and takes flight in search for further supplies. Then the fly darts into the burrow, examines the passage, comes out again and re-enters backwards in order to oviposit on the floor of the burrow.

In one Miltogrammine species (*Setulia*) the behaviour is absolutely the same as in the Anthomyiid *Leucophora*, probably because the nest of her host, the Sphecid *Cerceris arenaria* also remains open after each start of the wasp. However, most Sphecidae close their nest when taking off and have to dig it up at every arrival before taking their prey in. Miltogrammine flies have to overcome the difficulties to enter the burrow. From species to species they do this in different ways: they try less and less to avoid the presence of the host female and can be together with it in the burrow. The fly is more and more driven away by the host and has less and less chances to oviposit. But the oviposition on the prey itself can also be an advantage as the host brings prey and egg together into the cell. The different reactions of the fly to the host do not go with systematics. Unfortunately, the reaction of a Miltogrammine fly upon two hosts one of which does and the other does not close the burrow has never been observed. This only would allow to establish the species specific range of behaviour, an important step to a better understanding of cleptoparasitism.

All the details of the behaviour reveal a very strong tendency of the fly to oviposit in the burrow. We conclude that most of the species in this group are *oviparous.* The egg has to be «on its way» when the maggot hatches out or when the host female takes it along on the prey.

b. In the second group the host female has (always?) a minor or no influence on the behaviour of the fly which only exceptionally enters the nest. Larviparous Miltogramminae let the mobile maggots fall into the opening of the nest (burrow or tube). As a last example we mention the second cleptoparasitic genus of the Anthomyiidae, *Eustalomyia,* which is ovoviviparous. The fly oviposits at the border of the nest entrance in a crevice of the bark. The eggs hatch out immediately and find their way for themselves to the food stores. Thus the behaviour of larviparous or ovoviviparous species remains much simpler.

Considering the poor data we have on the behaviour of cleptoparasitic flies it is only by further observations that our suggestion of these two groups of behaviour can really be generalized.

LITERATUR

Allen, H. W. 1926. *North American species of two-winged flies belonging to the tribe Miltogrammini.* Proc. U.S. Nat. Mus. *68:* 1–106.

Amiet, F. & Volkart H. D. 1983. *Fliegen der Gattung Eustalomyia (Dipt., Anthomyiidae) als Brutparasiten von Grabwespen (Hym., Sphecidae).* Mitt. Ent. Ges. Basel *33:* 39–44.

Baerends, G. P. 1941 *Fortpflanungsverhalten und Orientierung der Grabwespe Ammophila campestris* Jur. Tijdschr. Entomol. *84:* 68–275.

Beaumont, J. de 1964. *Hymenoptera: Sphecidae.* In: Insecta Helvetica, Fauna 3, Lausanne.

Benz, G. 1959. *Beobachtungen über das brutbiologische Verhalten von Sphex albisectus, Lepeletier (Hym. Sphegidae).* Vierteljahrschr. Naturforsch. Ges. Zürich, *104:* 307–319.

Berland, L. 1976. *Atlas des Hyménoptères de France, Belgique, Suisse.* Tome *2.* Paris.

Chevalier, L. 1922 a. *Hyménoptères dans les cellules desquels pond Pachyophthalmus signatus Meig.* Bull. Soc. Sci. Seine-et-Oise, 2e sér. *III,* fasc. 1: 45–46.

Chevalier, L. 1922 b. *Observations sur Pachyophtalmus signatus Meig.* Ibidem: 58–66.

Chevalier, L. 1923 a. *Observations sur Dinetus pictus, Hyménoptère mangeur de punaises et sur son parasite naturel Anthomyia albescens.* Ibidem, 2e sér. *IV,* fasc. 1: 12–14.

CHEVALIER, L. 1923 b. *Biologie de Cacoxenus indagator LOEV, diptère mangeur de miel.* Ibidem, fasc. 3: 35–38.
CHEVALIER, L. 1924. *Etudes sur deux mouches vivipares: Sarcophaga haemorrhoidalis et Pachyophthalmus signatus.* Ibidem, 2e sér. *V,* fasc. 4: 56–58.
CHEVALIER, L. 1925. *Le Psen atratus, Hyménoptère mangeur de larves de pucerons.* Ibidem, 2e sér. *VI,* fasc. 4: 41–45.
CHEVALIER, L. 1926 a. *Note sur la biologie et la manière de vivre de trois espèces d'Oxybèles.* Ibidem, 2e sér. *VII,* fasc. 1: 1–13.
CHEVALIER, L. 1926 b. *Note sur quatre mangeurs de curculionides: Odynerus spinipes, Cerceris arenaria, C. 4-cincta, C. interrupta.* Ibidem, 2e sér. *VII,* fasc. 5: 65–71.
COLLIN, J. E. 1921. *A contribution towards the knowledge of the Anthomyid genera Hammomyia and Hylephila of Rondani (Diptera).* Trans. Ent. Soc. Lond. [1920]: 305–326.
EVANS, H. E. 1966. *The comparative Ethology and Evolution of the Sand Wasps.* Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
FABRE, J.-H. 1879. *Souvenirs entomologiques.* Delagrave, Paris.
FERTON, CH. 1901. *Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces.* Ann. Soc. Entom. de France *LXX:* 83–148.
FERTON, CH. 1902. *Id.* Ibidem *LXXI:* 499–529.
HAMM, A. H. 1909. *Setulia grisea, MG., and Cerceris arenaria, LINN., in the New Forest.* The Entom. monthly Mag. *45:* 273–274.
HAMM, A. H. & RICHARDS, O. W. 1930. *The Biology of the British Fossorial Wasps of the Families Mellinidae, Gorytidae, Philanthidae, Oxybelidae and Trypoxylidae.* Transact. Royal Entomol. Soc. London *78:* 95–131.
HARDOUIN, R. 1948. *La vie des abeilles solitaires.* Histoire naturelle 9. Coll. dir. par Jean Rostand. Gallimard, Paris (8e éd.).
HENNIG, W. 1967. *Anthomyiidae. In:* LINDNER, E. *Die Fliegen der paläarktischen Region VII, 1:* 101–136. Schweizerbart, Stuttgart, LXXVIII + 974 pp.
HENNIG, W. 1976. *Id.* Ibidem: LXV–LXVI. Ibidem.
HUIE, L. H. 1916. *The habits and life-history of Hylemyia grisea, FALL., an Anthomyiid fly new to the Scottish fauna.* The Scott. Naturalist *52:* 13–20.
LINDNER, E. 1949. *Die Fliegen der paläarktischen Region I;* Handbuch. Schweizerbart, Stuttgart, 422 pp.
MANEVAL, H. 1929. *Observations sur Hilarella stictica MEIG. (Dipt. Tachinidae) spoliatrice d'Ammophila sabulosa L.* Bull. Soc. Entomol. de France *2:* 26–28.
NIELSEN, E. 1933. *Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires III (Sphegidae).* Entomol. Meddelser *18:* 259–348.
OLBERG, G. 1959. *Das Vehalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae).* VEB Dtsch. Verlag Wiss., Berlin.
ROHDENDORF, B. VON & VERVES, YU. G. 1930–1982. *Sarcophaginae. In:* LINDNER, E. *Die Fliegen der paläarktischen Region XI:* 1–48 (Lief. 39, 1930), 49–128 (Lief. 88, 1935), 129–176 (Lief. 285, 1971), 177–232 (Lief. 311, 1975), 233–296 (Lief. 327, 1982). (ROHDENDORF bis S. 235, Fortsetzung durch VERVES.)
SÉGUY, E. 1939–1946. *Diptera.* Encycl. ent., Sér. B., *X.* Paul Lechevalier, Paris.
SÉGUY, E. 1941. *Etudes sur les mouches parasites II.* Paul Lechevalier, Paris.
SÉGUY, E. 1950. *La Biologie des Diptères.* Encycl. ent., Sér. A, *XXVI,* Paul Lechevalier, Paris, 609 pp.
SIEBOLD, C. TH. E. VON, 1841. *Observationes quaedam entomologicae de Oxybelo uniglume atque Miltogramma conica.* Universität Erlangen.
THOMPSON, W. R. 1921. *Recherches sur les Diptères parasites. I. Les larves des Sarcophagides.* Bull. biol. Fr. Belg. *LIV:* 313–463.
VOLKART, H. D. 1982. *Die Gattung Eustalomyia Kowarz in der Schweiz (Dipt., Anthomyiidae).* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *55:* 333–335.
WAINRIGHT, C. J. 1909. *Setulia grisea,* MG., *a Tachinid new to Britain, and its allies.* The Entom. monthly Mag. *45:* 275.

(erhalten am 24.10.1985)