

**Inhalt**

	<b>Zusammenfassung</b> .....	7
	<b>Summary</b> .....	8
<b>1</b>	<b>Einleitung</b> .....	10
<b>2</b>	<b>Methoden</b> .....	10
2.1	Das Sammeln von Material .....	10
2.2	Das Präparieren und Konservieren .....	12
2.3	Das Untersuchen der Morphologie .....	13
2.4	Das Beschreiben der Larven .....	14
2.5	Das Erheben larvalbiologischer Merkmale .....	17
2.6	Die phylogenetischen Auswertungsmethoden .....	19
<b>3</b>	<b>Ergebnisse</b> .....	22
3.1	Das Material .....	22
3.2	Die Morphologie der <i>Cheilosia</i> -Larven .....	23
3.2.1	Die Entwicklungsstadien .....	23
3.2.2	Das Grundmuster .....	24
3.2.3	Das Integument .....	30
3.2.4	Die Stigmen .....	32
3.2.5	Der Kopf .....	42
3.2.6	Die Verdauungsorgane .....	55
3.2.7	Das Analorgan .....	57
3.2.8	Die Sensillen .....	58
3.2.9	Das Puparium .....	61
3.3	Das Nahrungspflanzenspektrum der <i>Cheilosia</i> -Larven .....	62
3.4	Die Phylogenie der untersuchten <i>Cheilosia</i> -Arten .....	66
3.4.1	Die Merkmale .....	66
3.4.2	Die phylogenetische Rekonstruktion .....	72
<b>4</b>	<b>Diskussion</b> .....	74
4.1	Vergleich des „per Hand“ ermittelten Kladogrammes mit dem vom Computer ermittelten Kladogramm .....	74
4.2	Inwieweit liefern die Ergebnisse aus verschiedenen Ansätzen zur Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen übereinstimmende Ergebnisse? .....	77
4.3	Sind larvalmorphologische Merkmale geeignet, die Verwandtschaft innerhalb der Gattung <i>Cheilosia</i> aufzulösen? .....	82
4.4	Welche Rückschlüsse sind auf die Evolution des Nahrungspflanzenspektrums der <i>Cheilosia</i> -Larven möglich? .....	84
4.5	Inwieweit sind Larven für die Arbeit an einer phylogenetischen Systematik der Syrphiden geeignet? .....	86
<b>5</b>	<b>Ausblick</b> .....	88
<b>6</b>	<b>Danksagung</b> .....	89
<b>7</b>	<b>Literatur</b> .....	90
<b>8</b>	<b>Anhang</b> .....	99
8.1	Diagnose der dritten Larvenstadien der bekannten <i>Cheilosia</i> -Larven .....	99
8.2	Synonyme bei der morphologischen Beschreibung von Dipteren - Praeimaginalstadien ....	108
8.3	Liste der von <i>Cheilosia</i> -Larven genutzten Pflanzen und Pilze .....	117

**Jens-Hermann STUKE**

Phylogenetische Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb  
der Gattung *Cheilosia* MEIGEN, 1822 anhand der Larvenstadien  
(Diptera: Syrphidae)

**Stichwörter** Diptera, Syrphidae, *Cheilosia*, Larven, Puparien, Nahrungspflanzenspektrum, Morphologie, Cephalopharyngealskelett, Begriffsbestimmung, Phylogenie, Kladogramm

**Zusammenfassung**

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, anhand larvalmorphologischer Merkmale die Verwandtschaftsbeziehung innerhalb der Gattung *Cheilosia* zu rekonstruieren. Grundlage der Untersuchung sind 1195 Larven des dritten Larvenstadiums und 210 Exuvien mit geschlüpften Imagines von 35 *Cheilosia*-Arten und die larvalmorphologische Literatur zur Gattung *Cheilosia*. Zu Vergleichszwecken wurden außerdem Larven der Gattungen *Eumerus*, *Ferdinandea*, *Merodon*, *Myathropa*, *Portevinia* und *Rhingia* untersucht.

Die Methoden zum Sammeln, Züchten und Aufarbeiten des Materials werden dargestellt.

Ausführlich wird die Morphologie des dritten Larvenstadiums und der Exuvie der Gattung *Cheilosia* beschrieben. Dabei wird, basierend auf einer Literaturlauswertung, eine Terminologie zur Beschreibung der *Cheilosia*-Larven vorgeschlagen.

Aufgrund eigener Beobachtungen und einer kritischen Literatursichtung werden Angaben zum Nahrungspflanzenspektrum der *Cheilosia*-Larven gesammelt und gewertet. Zu 45 *Cheilosia*-Arten liegen zuverlässige Angaben vor.

Durch den Vergleich der vorliegenden *Cheilosia*-Larven werden 219 diagnostische Merkmale gefunden. Ausgehend von diesen Merkmalen wird ein Bestimmungsschlüssel der bisher bekannten *Cheilosia*-Larven vorgelegt. 81 der Merkmale eignen sich für eine phylogenetische Rekonstruktion innerhalb der Gattung *Cheilosia*. Aufgrund dieser 81 Merkmale wird mit dem Computerprogramm PAUP 4.0 ein Kladogramm der *Cheilosia*-Arten ermittelt. Durch den Vergleich mit den Außengruppen *Ferdinandea* und *Rhingia* und unter Berücksichtigung der ersten Larvenstadien von drei *Cheilosia*-Arten kann bei 54 Merkmalen eine a priori Hypothese zur plesiomorphen Merkmalsausbildung aufgestellt werden. Diese 54 Merkmale sind die Grundlage, um „per Hand“ ein zweites Kladogramm zu erstellen.

Aus dem Vergleich der beiden so ermittelten Kladogramme wird eine Synthese abgeleitet. Ein Vorschlag zur Abgrenzung und Benennung monophyletischer Artengruppen innerhalb der Gattung *Cheilosia* wird aufgestellt. Nach einem Überblick über die bisherigen Gliederungsvorschläge für die Gattung *Cheilosia* werden verschiedene Ergebnisse verglichen. In der Zusammenfassung von Arten zu monophyletischen Artengruppen wird eine weitgehende Übereinstimmung gefunden, die Anordnung der Artengruppen zueinander unterscheidet sich deutlich.

Die hier behandelten Arten lassen sich zu zehn Artengruppen zusammenfassen: den Untergattungen *Cartosyrphus*, *Neocheilosia*, *Chilomyia*, *Nigrocheilosia* und *Dasychilosia* sowie den fünf Artengruppen *proxima*-Gruppe, *fasciata*-Gruppe, *alpina*-Gruppe, *albitarsis*-Gruppe und *urbana*-Gruppe.

In ihrer Gesamtheit sind die verwandten Merkmale nicht geeignet die Verwandtschaftsverhältnisse sehr nahe verwandter Arten aufzulösen, da sich keine geeigneten Merkmalsänderungen ausgebildet haben. Bei sehr weitläufigen Verwandtschaftsverhältnissen, wie sie zwischen verschiedenen Artengruppen bestehen, wird die Verwandtschaftsanalyse durch Konvergenzen erschwert.

Anhand der aufgestellten Verwandtschaftshypothese wird das Nahrungspflanzenspektrum der *Cheilosia*-Arten diskutiert. Eine parallele Evolution von *Cheilosia*-Arten und den Nahrungspflanzen der Larven kann weitgehend ausgeschlossen werden. Einzelne monophyletische Gruppen der *Cheilosia* sind an ein spezifisches Nahrungspflanzenspektrum gebunden. Abschließend wird das Vorgehen, anhand der Larven die Phylogenie der Gattung *Cheilosia* zu rekonstruieren, reflektiert: Mit der Larvenmorphologie steht ein zusätzlicher Merkmalskomplex zur Verfügung. Eine Reihe von Problemen beim Einsatz von Larvenmerkmalen beeinträchtigt allerdings die Verwendung dieser Merkmale: Die *Cheilosia*-Larven sind im Vergleich zu den Imagines merkmalsarm. Mit den hier berücksichtigten Merkmalen sind sehr nahe und sehr weitläufige Verwandtschaftsbeziehungen nicht oder nur unzureichend aufzulösen. Der Kenntnisstand um die Morphologie der Larven ist oft unzureichend. Besonders aufgrund des Fehlens von Larven-Sammlungen stehen weniger als 8 % der bislang bekannten *Cheilosia*-Arten zur Bearbeitung zur Verfügung. Aus praktischen Erwägungen sollen keine nomenklatorischen Konsequenzen aus der vorliegenden Untersuchung gezogen werden.

### Phylogenetic relationships within the genus *Cheilosia* MEIGEN, 1822, as evidenced by the larval stages (Diptera: Syrphidae)

**Stichwörter**           Diptera, Syrphidae, *Cheilosia*, larvae, puparia, spectrum of host plants, morphology, cephalopharyngealskeleton, definition of termini, phylogeny, cladogram

#### Summary

The aim of this study is a phylogenetic reconstruction of the genus *Cheilosia* using larval characters. The study is based on 1195 third instar larvae and 210 exuviae with associated adults, belonging to 35 *Cheilosia* species, plus information about the morphology of *Cheilosia* larvae available from the literature. In addition, the morphology of larvae of the genera *Eumerus*, *Ferdinandea*, *Merodon*, *Myathropa*, *Portevinia* and *Rhingia* is examined.

Methods of collecting and rearing larvae, and of preparing larval material for study are described.

The morphology of the third stage larva and the exuviae is described in detail. A German terminology for morphological features used in describing the larvae is introduced, based on the existing literature.

Original observations on the food plants of *Cheilosia* species are presented and food plant information from the literature is critically discussed. It is concluded that reliable information is available for 45 *Cheilosia* species.

219 morphological characters are identified as being of diagnostic significance in comparing *Cheilosia* larvae. These characters are used in the construction of a key to the known *Cheilosia*-

larvae. 81 of these characters are recognised as suitable for use in a phylogenetic reconstruction of the genus *Cheilosia*. Using these 81 characters a computerized cladistic analysis has been carried out (software PAUP 4.0), leading to a strict consensus cladogram. Incorporating *Ferdinandea* and *Rhingia* as outgroups, and using the morphology of the first instar larvae of three *Cheilosia* species, allows evaluation of *a priori* hypotheses concerning the plesiomorph character state of 54 characters. Using these 54 characters a second cladogram is constructed, following the traditional Hennigian methodology.

The two different phylogenetic hypotheses are compared and a synthesis between the two is presented. Part of this synthesis is a suggestion to divide the genus *Cheilosia* in a series of species groups. A nomenclature for these species groups is proposed. Ten monophyletic groups are recognised among the *Cheilosia* species that are used in this study: the subgenera *Cartosyrphus*, *Neocheilosia*, *Chilomyia*, *Nigrocheilosia* and *Dasychilosia*, and the five species groups *proxima*-group, *fasciata*-group, *alpina*-group, *albitarsis*-group and *urbana*-group.

A review of existing subdivisions of the genus *Cheilosia* is presented and the ideas expressed in the literature are compared with the results of the present study. There is a high degree of agreement that the species can be combined into meaningful species groups. The perceptions of the phylogenetic relationships between species groups recognised by different authors clearly differ.

The morphological characters used here cannot be expected to provide a basis for identification of all the phylogenetic relationships existing within the genus *Cheilosia*. There are no characters among them that separate the most closely related species. The relationships between basally divided species groups are unclear because of a high rate of convergences.

The phylogenetic relationships postulated to exist between *Cheilosia* species are compared with food plant data. No parallel cladogenesis of *Cheilosia* species and food plants is found. Several monophyletic species groups recognised in the genus *Cheilosia* do characteristically feed on particular groups of plants.

The suitability of larval characters for use in phylogenetic reconstruction is discussed: Larval morphology provides additional characters for employment in engendering a phylogenetic hypothesis. But there are several problems intrinsic to the use of larval characters: There are fewer characters offered by *Cheilosia* larvae than by *Cheilosia* adults. The terminal and basal branches of the phylogeny cannot be detected satisfactorily. Larval morphology is less understood than is the morphology of the adults. There are only a few reference collections of larvae available and less than 8 % of the described *Cheilosia*-species can be accessed from such sources. It is concluded that it would be unjustified to introduce changes in nomenclature based on this study.

---

**Adresse des Autors**

Jens-Hermann Stuke  
Universität Bremen  
Fachbereich 2: Biologie/Chemie  
Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie  
Postfach 330440  
D-28334 Bremen

E-mail: [jstuke@zfn.uni-bremen.de](mailto:jstuke@zfn.uni-bremen.de)