

Zur Phylogenie und Flügelmorphologie der Ptychopteriden (Dipteren).

Von

Anton Handlirsch,

Kustos am k. k. naturhistorischen Hofmuseum in Wien.

Mit einer Tafel (Nr. XI) und einem Stammbaum.

Unter den eucephalen orthorrhaphen Dipteren, einer Gruppe, welche bekanntlich die in ihrer Organisation auf der tiefsten Stufe stehenden Zweiflügler umfaßt, dürfte kaum eine Familie besser geeignet sein, die Evolution gewisser Charaktere des Flügelgeäders zu demonstrieren, als die Ptychopteriden. Diese Familie ist heute in einer kleinen Zahl von Reliktformen über die ganze Welt verteilt und nur von wenigen anderen Gruppen liegt uns ein verhältnismäßig so reiches und instruktives fossiles Material vor.

Ptychopteridenähnliche Formen reichen, wie ich in meinem Buche über die fossilen Insekten nachweisen konnte, weit in das Mesozoikum zurück, denn es fanden sich in oberliasischen Schichten drei fossile Flügel, welche drei verschiedenen Gattungen angehören, die sich einerseits durch sehr ursprüngliche Merkmale, andererseits aber durch eine relativ weitgehende Spezialisierung auszeichnen, so daß keine derselben als direkter Vorläufer der tertiären, beziehungsweise rezenten Ptychopteridenformen betrachtet werden kann. In der Voraussetzung, daß diese liasischen Formen, von denen wir, wie erwähnt, nur die Flügel kennen, auch in bezug auf die anderen Organe und sicher auch in ontogenetischer Hinsicht noch viel tiefer standen als die typischen jüngeren Ptychopteriden, habe ich sie vorläufig zu einer eigenen Familie «*Eoptychopteridae*» vereinigt. Nachdem sich diese Eoptychopteriden selbst schon als abgeleitet erweisen und nicht die direkten Ahnen der echten Ptychopteriden sein können, sind wir, eine Blutsverwandtschaft vorausgesetzt, anzunehmen gezwungen, daß in noch älterer Zeit, also im unteren Lias oder vielleicht schon in der Trias jene ganz ursprünglichen Formen lebten, aus denen sowohl die drei uns bekannten liasischen Formen, als auch die späteren Ptychopteriden hervorgingen. Ich will diese vorläufig hypothetische Type mit dem Namen «*Archiptychoptera*» bezeichnen und später versuchen, ihren Flügelbau durch das vergleichende Studium der bekannten Formen zu erschließen.

Zu diesem Zwecke wird es ersprießlich sein, den Fortschritt, welchen die Ausbildung der Flügelform und der einzelnen Adergruppen im Laufe der Zeit gemacht hat, an der Hand der beigegebenen Abbildungen zu verfolgen: Da fällt es sofort auf, daß alle drei liasischen Formen, *Eolimnobia Geinitzi* Handl. (Fig. 2), *Eoptychoptera simplex* Handl. (Fig. 3) und *Proptychoptera liasina* Handl. (Fig. 4) eine relativ breite Flügelbasis besitzen, also nicht gestielt sind, daß ferner der Umriß dieser Flügel ein sehr ein-

facher ist, fast elliptisch mit gleichmäßig gerundetem Spitzen- und Hinterrande. Die Flügel der zwei zuletzt genannten Formen (Fig. 3 und 4) sind auffallend kurz, was erfahrungsgemäß auf einen kurzen dicken Leib und auch auf relativ kurze Beine schließen läßt, während jener von *Eolimnobia* (Fig. 2) relativ schlank genannt werden kann, also hier offenbar auch ein schlankerer Leib und längere Beine vorhanden waren. Die ganze Beschaffenheit der Flügel und namentlich ihrer Basis, läßt auf kein sehr fein ausgebildetes Flugvermögen schließen.

Betrachten wir dagegen die drei tertiären Flügel von *Eoptychoptera tertiaria* Handl. (Fig. 5), *Ptychopterula deleta* Novak (Fig. 6) und *Macrochile spectrum* Löw (Fig. 9), so zeigt sich hier bereits eine deutliche stielartige Verschmälerung der Flügelbasis und eine auffallende Annäherung an die rezenten Formen, welche in Fig. 7, 8, 10, 11, 12 und 13 dargestellt sind.

Subcosta (*Sc*) und Radius (*R*) münden bei allen drei mesozoischen Formen (*Eolimnobia* Fig. 2, *Eoptychoptera* Fig. 3 und *Proptychoptera* Fig. 4) einfach und frei in den Vorderrand, ohne miteinander, beziehungsweise mit dem Sector radii (*Rs*) durch Querbrücken in Verbindung zu treten. Einen ähnlichen Zustand finden wir auch noch bei der alttertiären *Eoptychoptera* (Fig. 5). Dagegen sehen wir bei der gleichfalls alttertiären aber doch etwas jüngeren *Ptychopterula* (Fig. 6) eine freie Subcosta, aber eine Verbindung des Radius mit dem vorderen Aste des Sector radii, also einen Zustand, wie er sich bei den zwei rezenten Gattungen *Ptychoptera* (Fig. 7) und *Bittacomorpha* (Fig. 8) ganz allgemein findet. Im Gegensatz zu dieser Ausbildung sehen wir bei der dritten alttertiären Form, bei dem Bernsteinidipteron *Macrochile spectrum* Löw (Fig. 9) die Subcosta durch eine Brücke mit dem Radius verbunden, den Radius aber frei. Und dieses Verhältnis besteht auch bei den rezenten Formen *Protoplasma Fitchii* O. S. (Fig. 10), *Tanyderus pictus* Philippi (Fig. 11), *Radinoderus (m.) ornatissimus* Doleschal (Fig. 12) und *Mischoderus (m.) forcipatus* O. S. (Fig. 13), die zusammen, wie wir später sehen werden, eine eigene, von der ersterwähnten Reihe verschiedene Gruppe bilden.

Dieser Unterschied in der Bildung der Subcosta und des Radius steht auch in einer gewissen Beziehung zu der Ausbildung des Sector radii, den wir uns nun näher betrachten wollen. Bei den drei liasischen Arten *Eolimnobia* (Fig. 2), *Eoptychoptera* (Fig. 3) und *Proptychoptera* (Fig. 4) entspringt der Stamm des Sector radii (*Rs*) sehr nahe der Flügelbasis aus dem Radius (*R*) und teilt sich dann in zwei Hauptäste, von denen der vordere (*Rs 1*) nur bei *Eolimnobia* abermals in zwei Zweige zerfällt (*Rs 1 a* und *b*), bei den beiden anderen Formen aber einfach bleibt, während der hintere Hauptast (*Rs 2*) offenbar bei allen drei Formen, mindestens aber bei den zwei letztgenannten, abermals in zwei Zweige zerfällt, also ein große Gabel bildet (*Rs 2 a* und *b*). Bei der alttertiären *Eoptychoptera* (Fig. 5) finden wir nun den Radius in einer sehr ursprünglichen Form erhalten, nahe der Flügelbasis entspringend und in zwei abermals gegabelte Äste geteilt, während die etwas jüngere *Ptychopterula* (Fig. 6) in dem ungeteilten Vorderaste (*Rs 1*) wieder mit *Eoptychoptera* und *Proptychoptera* einerseits und mit den rezenten Gattungen *Ptychoptera* (Fig. 7) und *Bittacomorpha* (Fig. 8) andererseits übereinstimmt. Sowohl bei *Ptychopterula* als bei diesen zwei rezenten Gattungen ist, wie erwähnt, der Radius mit dem vorderen Aste des Sector in Verbindung getreten, so daß wir annehmen können, es seien mechanische Gründe gewesen, welche zu einer solchen Korrelation geführt haben.

In der anderen Reihe, welche mit *Macrochile* (Fig. 9) beginnt und die rezenten Tanyderinen enthält (Fig. 10—13), behält der Vorderast des Sector radii (*Rs 1*) seine Gabelung bei und tritt nie mit dem Radius in Verbindung.

Verfolgen wir den hinteren Ast des Sector (*Rs 2*), so ergibt sich, daß er seine normale Gabel noch bei *Ptychopterula* (Fig. 6), bei *Ptychoptera* (Fig. 7) und bei *Bittacomorpha* (Fig. 8) beibehält und daß bei allen drei Gattungen die Radiomedialquerader weit proximal von der Gabel liegt, so daß sie eine Verbindung des Stammes von *Rs 2* mit der Medialis (*M*) herstellt. In der anderen Reihe, welche bei *Macrochile* (Fig. 9) beginnt, ist die Gabelung des hinteren Sectorastes (*Rs 2*) gleichfalls immer erhalten, doch tritt die Spaltung hier bereits viel näher der Basis ein, so daß die Radiomedialquerader nur mehr den zweiten Zweig (*Rs 2 b*) mit der Medialis verbindet. Die Gabelung erfolgt hier immer in fast rechtem Winkel, so daß *Rs 2 b* scheinbar aus einer Querader seinen Ursprung nimmt.

In beiden Entwicklungsreihen, also sowohl bei den Ptychopterinen als bei den Tanyderinen, rückt der Ursprung des Sector aus dem Radius mehr oder weniger weit von der Flügelbasis weg, und es kommt in beiden Reihen selbständig zur Ausbildung einer eigenartigen Modifikation, die aus Fig. 7 (*Ptychoptera*) und Fig. 10 und 12 (*Protoplasma* und *Radinoderus*) zu entnehmen ist, wo der Sector aus einer Querbrücke entspringt, also in rechtem und nicht, wie es normal wäre, in spitzem Winkel. Bei *Ptychoptera* kommt übrigens auch noch häufig der ursprüngliche Zustand vor, den wir auch bei *Ptychopterula* (Fig. 6), *Macrochile* (Fig. 9), *Bittacomorpha* (Fig. 8), *Tanyderus* (Fig. 11) und *Mischoderus* (Fig. 13) antreffen.

Die Medialis (*M*) und der Cubitus (*Cu*) erscheinen bereits bei den liasischen Formen (Fig. 2, 3, 4) sehr stark modifiziert, indem der hintere Ast der ersteren (*M 2*) mit dem vorderen Aste des letzteren (*Cu 1*) für eine gewisse Strecke verschmilzt, um sich dann wieder zu trennen. Der vordere Ast der Medialis bildet in normaler Weise eine Endgabel (*M 1 a, b*) und der hintere Ast des Cubitus (*Cu 2*) läuft ungeteilt bis zum Hinterrande des Flügels. Es ist wohl auf den ersten Blick zu erkennen, daß es sich in dieser Verschmelzung (von *M 2* und *Cu 1*) um eine relativ hohe Spezialisierung handelt, die uns erst verständlich wird, wenn wir die jüngeren Formen betrachten. Zunächst *Etoptychoptera* (Fig. 5). Hier zeigt sich die in sehr spitzem Winkel und relativ nahe der Flügelbasis erfolgte Gabelung der Medialis; man sieht ferner eine kurze Endgabel des vorderen Astes dieser Ader (*M 1 a, b*) und weiterhin die Aneinanderlagerung des hinteren Astes (*M 2*) mit dem vorderen Aste des Cubitus (*Cu 1*), von dem sie sich jedoch bald wieder trennt, um selbständig weiterzuziehen und eine Endgabel (*M 2 a, b*) zu bilden, so daß wie bei dem Sector radii auch hier bei der Medialis vier Endzweige entstehen, d. h. eine doppelte Gabelung vorhanden ist.

Einerseits als ursprünglicher, andererseits aber als höher spezialisiert erweist sich in Hinsicht auf diesen Teil des Flügels die alttertiäre *Macrochile* (Fig. 9), denn hier verschmilzt der hintere Ast der Medialis (*M 2*) nicht mit dem vorderen Cubitalaste (*Cu 1*), sondern tritt mit ihm nur durch eine Querader in Verbindung. Dafür ist aber der hintere Ast der Medialis (*M 2*) nicht mehr gegabelt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den rezenten *Protoplasma Fitchii* (Fig. 10) und *Tanyderus pictus* (Fig. 11), während bei den zwei anderen Formen dieser Reihe, bei *Radinoderus ornatisissimus* (Fig. 12) und bei *Mischoderus forcipatus* (Fig. 13) auch wieder und offenbar ganz unabhängig von den anderen Entwicklungsreihen vorübergehend eine Verschmelzung der beiden genannten Adern eintritt. Bei all diesen Formen ist *M 2* mit *M 1 b* durch eine Querader verbunden, ein Fall, der auch schon bei der liasischen *Proptychoptera* (Fig. 4) selbständig eingetreten war, bei der tertiären *Macrochile* (Fig. 9) aber noch nicht.

Entschieden stärker tritt die Tendenz zur Reduktion der Medialis in der Ptychopterinenreihe hervor, denn wir finden bereits bei *Ptychopterula* (Fig. 6) eine vollkom-

mene Verschmelzung des Hinterastes der Medialis mit dem Vorderaste des Cubitus, in gleicher Weise wie bei *Ptychoptera* (Fig. 7) und *Bittacomorpha* (Fig. 8). Die Gabel des vorderen Astes der Medialis (*M r a, b*), bei *Ptychoptera* (Fig. 7) bereits stark verkleinert, kommt bei *Bittacomorpha* (Fig. 8) im Zusammenhange mit der Verschmälerung des Flügels zu völligem Schwunde.

Auch in bezug auf das Analfeld repräsentieren die liasischen Formen *Eolimnobia*, *Eoptychoptera* und *Proptychoptera* nicht mehr das ganz ursprüngliche Stadium, denn bei allen dreien ist hinter dem Cubitus eine Falte vorhanden, in der ich, wenigstens bei *Eolimnobia* und *Proptychoptera* die reduzierte erste Analader (*A 1*) vermute. Dagegen ist die zweite Analader (*A 2*) in ursprünglicher Form gut erhalten und gegen den Hinterrand hinuntergebogen. Bei *Eolimnobia* ist sogar noch eine dritte ähnliche Analader erhalten. Die tertiären Formen erweisen sich nun in dieser Beziehung wieder ursprünglicher als die mesozoischen, denn sie lassen alle eine normale erste und zweite Analader erkennen, aber es läßt sich nicht mehr feststellen, ob zwischen der ersten und dem Cubitus auch eine Falte vorhanden war. Die erste Analader bleibt bei allen Formen, bei denen keine starke Reduktion der Medialis eintritt, also in der Tanyderinenreihe, normal, wie aus Fig. 10—13 zu entnehmen ist, während in der Ptychopterinenreihe, wie uns Fig. 7 und 8 zeigt, eine ganz ähnliche Reduktion zur Falte eintritt wie bei den liasischen Gattungen *Eolimnobia* und *Proptychoptera* (Fig. 2 und 4). Hier bleibt immer die zweite Analader normal, während sie in der Tanyderinenreihe ganz oder fast ganz atrophiert. Erwähnt mag noch sein, daß sich bei *Ptychoptera* und *Bittacomorpha* sowie bei *Radinoderus* unmittelbar an den Cubitus eine Falte schmiegt, die offenbar mechanischen Bedürfnissen entspricht, als sekundäre Bildung und nicht als rückgebildete Ader zu betrachten ist.

Aus obigen Betrachtungen ergibt sich also, daß bei allen in Betracht kommenden Formen ursprüngliche und hochspezialisierte Merkmale kombiniert sind, so daß man die Genera unmöglich in eine einzige aufsteigende Reihe bringen kann, wenn man eben nicht nur eine ganz künstliche Einteilung schaffen will. Lassen wir nun alle Spezialisierungen beiseite und suchen wir die Ausgangsform für alle besprochenen Genera durch Ermittlung der denkbar ursprünglichsten Gestaltung zu rekonstruieren, so erhalten wir für die hypothetische «*Archiptychoptera*» einen Flügel ohne Stiel, von fast ovalem Umriß, mit freier Subcosta, freiem Radius, nahe an der Basis entspringendem Sector, der sich durch doppelte Gabelung in vier Zweige teilte, mit einer gleichfalls vierästigen, also doppelt gegabelten Medialis, die einerseits mit dem Sector und andererseits mit dem Cubitus nur durch je eine Querader verbunden war, ferner mit einfach gegabeltem, also zweiästigem Cubitus und mit zwei oder drei freien in den Hinterrand einbiegenden Analadern. Wir erhalten also ein Flügelbild, welches lebhaft an jenes gewisser alter Panorpaten (Orthophlebiiden) erinnert, die noch im Lias lebten und offenbar den Ausgangspunkt für die Dipteren bildeten. Eine solche alte Panorpatenform habe ich in Fig. 1 dargestellt.

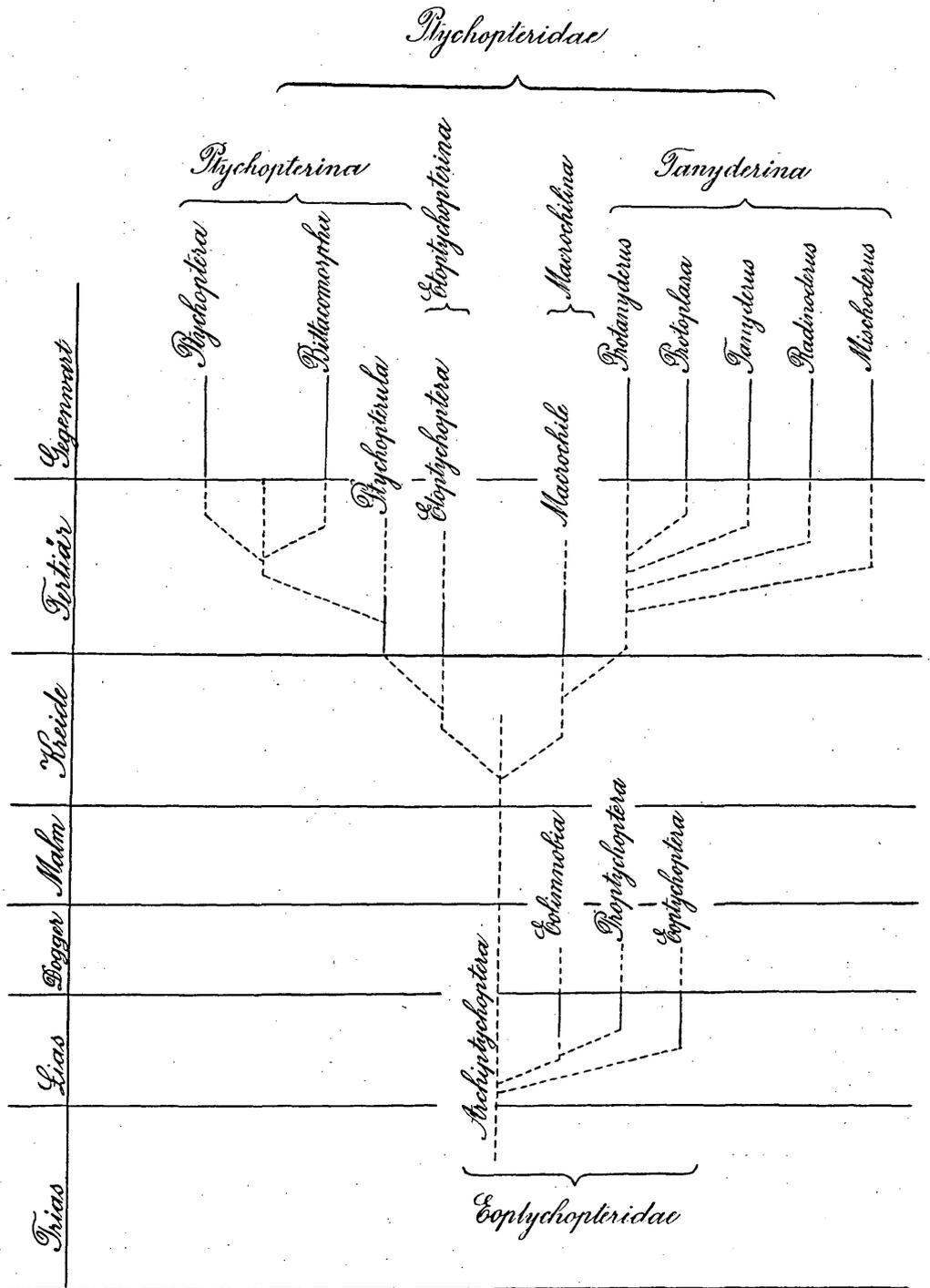
Aus dem hypothetischen *Archiptychoptera*-Typus sind unschwer einerseits die drei uns bekannten liasischen Eoptychopteriden abzuleiten, andererseits aber auch die alttertiäre *Eoptychoptera*, beziehungsweise die gleichfalls alttertiäre *Macrochile*, während keine dieser zwei tertiären Formen aus der anderen und keine aus einer der drei Eoptychopteriden hervorgegangen sein kann, denn bei beiden ist die Analgruppe ursprünglicher als bei diesen, bei beiden ferner die Mediocubitalgruppe noch weniger spezialisiert. Bei *Eoptychoptera* ist die Mediocubitalgruppe in bezug auf die Verschmelzung mehr spezialisiert als bei *Macrochile*, bei letzterer wieder die Subcosta und

die Reduktion des hinteren Medialastes weiter vorgeschritten als bei ersterer. Ohne jede Schwierigkeit läßt sich dagegen die etwas jüngere tertiäre *Ptychopterula* (Fig. 6) direkt auf *Etoptychoptera* oder ähnliche Formen zurückführen, denn man braucht hier nur einen weiteren Fortschritt in der Verbindung der Medialis mit dem Cubitus unter gleichzeitigem Schwund der Gabel des vorderen Astes des Sector radii mit korrelativer Veränderung des Radius und Hinausrückung des Ursprunges des Sector gegen die Mitte des Flügels anzunehmen.

Von *Ptychopterula*-ähnlichen Formen, bei denen die erste Analis zur Falte reduziert und die Basis des Flügels mehr verschmälert wurde, sind dann einerseits die Bittacomorphen abzuleiten, die schlanker wurden, schmälere Flügel bekamen, so daß die Verzweigung des Vorderastes der Medialis überflüssig wurde, und bei denen der Ursprung des Sector radii normal spitzwinkelig blieb. Andererseits sind aus jenen *Ptychopterula*-Abkömmlingen mit reduzierter erster Analader offenbar die Arten der Gattung *Ptychoptera* im engeren Sinne hervorgegangen, die mehr gedrunken blieben, daher breitere Flügel behielten, welche noch die Gabel des ersten Medialastes aufweisen. Bei der Mehrzahl dieser *Ptychoptera*-Arten wurde der Ursprung des Sector in der früher erwähnten Weise modifiziert und bei allen findet sich eine sekundäre aderartige Falte zwischen Sector radii und Medialis.

Bei diesen zwei Gattungen ist der Prothorax kurz und wir können daher wohl annehmen, daß er bei den genannten fossilen Vorläufern derselben auch nicht verlängert war, umsomehr als selbst die alttertiäre *Macrochile*, die nach ihrem Flügelbau als Ausgangspunkt der anderen Reihe, also der Tanyderinen gelten muß, noch einen kurzen Prothorax besaß. Auch in bezug auf die Stirnbildung, beziehungsweise auf die Stellung der Augen scheinen mir die Ptychopterinen den ursprünglichen Zustand zu repräsentieren, so daß wir wohl für die Ahnen ähnliche Verhältnisse annehmen können. *Macrochile* aber zeigt bereits die vergrößerten und stark genäherten Augen, die wir bei allen Tanyderinen finden, aber, wie erwähnt, noch keinen langen Prothoraxhals. Nachdem diese letztere Eigenschaft allen bis jetzt bekannt gewordenen rezenten Vertretern dieser Unterfamilie zukommt, müssen wir uns wohl vorstellen, daß aus *Macrochile* oder einer ganz ähnlichen Form ein Tier mit verlängertem Prothorax hervorgegangen ist, aus welchem Typus dann durch weitere Differenzierung der Flügel die anderen langhalsigen Arten abzuleiten wären. Bei diesem ersten langhalsigen Tier dürfte wohl auch schon die zweite Analader etwas reduziert gewesen sein, jedenfalls aber war der Ursprung des Sector radii noch primitiv, spitzwinkelig wie bei *Macrochile* und die Medialis mit dem Cubitus nicht verschmolzen. Von Queradern waren offenbar nur die radiomediale und die kurze mediocubitale vorhanden, außerdem aber auch die Querader, welche $M_1 b$ mit M_2 (bei den Fig. 10—13) verbindet, aber bei *Macrochile* noch fehlt. All diesen Anforderungen dürfte nun die von Osten-Sacken als *Protoplasa vipio* aus Nordamerika beschriebene, aber leider nicht abgebildete Form entsprechen, für die ich den Gattungsnamen *Protanyderus* m. vorschlage.

Aus *Protanyderus*, dessen Radius noch relativ kurz und ähnlich wie bei *Macrochile* war, ist durch Spezialisierung des Ursprunges des Sector radii und durch das Auftreten einer zweiten Querader zwischen Medialis und Cubitus der Flügel der *Protoplasa Fitchii* O. S., einer gleichfalls in Nordamerika heimischen rezenten Form direkt abzuleiten. Bei den drei noch zu besprechenden Formen finden wir einen verlängerten Radius, aber keine zweite Querader zwischen Medialis und Cubitus; zwei davon haben den Ursprung des Sector radii normal (*Tanyderus* und *Mischoderus*), die dritte (*Radinoderus*) zeigt aber wieder eine ähnliche Spezialisierung wie *Protoplasa*; bei *Tany-*



derus sind Medialis und Cubitus nur durch eine kurze Querader verbunden, bei den anderen Gattungen dagegen ein Stück weit verschmolzen. Bei *Tanyderus* gabelt sich der vordere Ast der Medialis in normaler Weise spitzwinkelig, bei den anderen dagegen in rechtem Winkel und scheinbar mit Hilfe einer Querader, so daß hier eine ähnliche Spezialisierung vorliegt wie bei dem Ursprung des Sector der *Ptychoptera*, *Protoplasa* und des *Radinoderus*, während der Sector, wie erwähnt, bei *Tanyderus* und *Mischoderus* normal ist.

Tanyderus besitzt eine Querader zwischen *Rs 2 a* und *b*, *Mischoderus* außerdem eine solche zwischen *Rs 1 b* und *Rs 2 a*, Queradern, welche beide bei *Radinoderus* fehlen, bei dem dafür eine neue Spezialisierung in der Bildung des hinteren Astes des Sectors aufgetreten ist, dessen vorderer Zweig (*Rs 2 a*) ein Stück weit mit dem vorderen Aste (*Rs 1*) verschmilzt.

Die Analecke ist bei *Protoplasa* und *Radinoderus*, ähnlich wie bei *Protanyderus* und *Macrochile*, ein abgerundeter Lappen, der bei *Mischoderus* fast verschwindet, dagegen bei *Tanyderus* in eine scharfe Ecke ausläuft. Wir sehen also, daß jede dieser drei Formen in anderer Richtung spezialisiert ist und daß eigentlich keine aus der anderen und keine aus *Protoplasa*, dagegen zwanglos jede für sich aus dem Typus *Protanyderus* abgeleitet werden kann.

Ein Überblick über alle besprochenen Formen läßt uns erkennen, daß in dieser so artenarmen Gruppe der Ptychopteriden allerlei Entwicklungstendenzen stecken, die selbständig bei verschiedenen nicht direkt aus einander hervorgegangenen Formen zum Durchbruche gelangen. Man mag die Formen nach was immer für einem Merkmale in Reihen anordnen, so wird sich immer wieder ein anderer Charakter ergeben, der heterophyletisch aufgetreten sein muß.

Versuchen wir nun, die systematischen Konsequenzen aus vorstehenden Erörterungen zu ziehen, so ergibt sich folgende Gruppierung:

Familie: *Eoptychopteridae* Handlirsch (Mesozoisch).

«*Archiptychoptera*». Hypothetische Stammform. (Unterlias oder Trias.)

Eolimnobia Handlirsch.

Geinitzi Handlirsch. (Oberlias von Mecklenburg.)

Eoptychoptera Handlirsch.

simplex Handlirsch. (Oberlias von Mecklenburg.)

Proptychoptera Handlirsch.

liasina Handlirsch. (Oberlias von Mecklenburg.)

Familie: *Ptychopteridae*. (Kainozoisch).

Unterfamilie: *Etoptychopterina* Handlirsch (n. subfam.). (Alttertiär.)

Etoptychoptera Handlirsch.

tertiaria Handlirsch n. sp. (Oligozän von Britisch-Kolumbien.)

Unterfamilie: *Ptychopterina* (O. S.) m. (Alttertiär bis rezent.)

Ptychopterula Handlirsch (n. g.).

deleta Novak. (Oberoligozän von Böhmen.)

Ptychoptera Meigen.

albimana Fabr. (Rezent in Europa.)

contaminata L. (Rezent in Europa.)

lacustris Meig. (Rezent in Europa.)

paludosa Meig. (Rezent in Europa.)

scutellaris Meig. (Rezent in Europa.)

- lenis* O. S. (Rezent in Nordamerika.)
quadrifasciata Say. (Rezent in Nordamerika.)
rufocincta O. S. (Rezent in Nordamerika.)
Bittacomorpha Westw.
clavipes Fabr. (Rezent in Nordamerika.)
occidentalis Aldrich. (Rezent in Nordamerika.)
Sackenii Röder. (Rezent in Nordamerika.)
Jonesi Johnson. (Rezent in Nordamerika.)
 Unterfamilie: *Macrochilina* Handlirsch (n. subfam.). (Tertiär.)
Macrochile Löw.
spectrum Löw. (Unteroligozän in Europa. Bernstein.)
 Unterfamilie: *Tanyderina* (O. S.) m. (Rezent.)
Protanyderus Handlirsch (n. g.).
vipio O. S. (Rezent im westlichen Nordamerika.)
Protoplasa O. S.¹⁾
Fitchii O. S. (Rezent im östlichen Nordamerika.)
Tanyderus Philippi.
pictus Philippi. (Rezent in Chile.)
Radinoderus Handlirsch (n. g.).
ornatissimus Doleschal. (Rezent in Amboina.)
Mischoderus Handlirsch (n. g.).
forcipatus O. S. (Rezent in Neuseeland.)

Nach der geographischen Verteilung der rezenten und fossilen Ptychopteriden erscheint es mir nicht zweifelhaft, daß diese Gruppe wie so viele andere ihre Evolution auf der nördlichen Halbkugel im eurasiatischen und nearktischen Gebiete durchlaufen hat, denn es gehören alle fossilen Stammformen diesem Gebiete an, wo sich auch die eine von den heute noch lebenden Unterfamilien ausschließlich erhalten hat. Die tertiären Vorläufer dieser Unterfamilie, *Etoptychoptera* und *Ptychoptera*, erreichten jedenfalls eine nördlich-zirkumpolare Verbreitung und erzeugten im Westen die Gattung *Bittacomorpha*. Ob *Ptychoptera* im Westen oder Osten entstand, läßt sich noch nicht entscheiden.

Die Stammform der Tanyderinen, *Macrochile*, lebte, soviel wir wissen, im Samlande Europas, während die offenbar zunächst aus ihr hervorgegangene Form *Protanyderus* heute das westliche Nordamerika bewohnt. Aus diesen Tatsachen kann man vorläufig nur schließen, daß mindestens eine dieser Gattungen östlich und westlich verbreitet gewesen sein muß. Daß sich *Protanyderus* gerade im Westen Nordamerikas erhalten hat, ist vielleicht ein Zufall, denn dieser Typus war sicher weiter verbreitet, sonst wäre es nicht leicht erklärlich, daß seine Abkömmlinge heute in so weit auseinandergerückten Gebieten verstreut sind. Und wenn auch das Vorkommen von dem einen dieser Derivate im östlichen Nordamerika und von einem anderen in Chile tiergeographisch unschwer zu deuten ist, so bildet doch das Vorkommen des *Radinoderus* in Amboina und des *Mischoderus* in Neuseeland um so mehr ein interessantes Problem, als diese beiden nicht von der chilenischen, sondern von der westlichen nordamerikanischen Type abzuleiten sind. Hier müßten wir entweder an Landverbindungen über

¹⁾ Der Name *Protoplasa* wurde von Osten-Sacken später unberechtigterweise in *Protoplasta* abgeändert, noch später aber wegen vermeintlicher Präokkupation dieses letzteren in *Idioplasta* umgeändert. Nach meiner Ansicht muß *Protoplasa* als gültiger Name betrachtet werden.

den Pazifischen Ozean, beziehungsweise über die Antarktis denken, wenn wir uns nicht der nach meiner Ansicht näherliegenden und einfacheren Erklärung bedienen wollen, die darin gipfelt, für die *Protanyderus*-ähnlichen Stammformen aller vier Gattungen ein nördlich zirkumpolares Verbreitungsgebiet anzunehmen, von dem aus die Wanderung ebensogut auf amerikanischer Seite als auf jener Eurasiens nach dem Süden erfolgen konnte.

Das Vorkommen dieser selbst in den größten Sammlungen nur durch wenige Individuen vertretenen und daher auch in der Natur gewiß sehr individuenarmen Relikte in so weit getrennten und beschränkten Gebieten, die Artenarmut und das durch fossile Funde belegte hohe Alter der Ptychopteriden läßt wohl erkennen, daß wir eine aussterbende Gruppe vor uns haben, die offenbar auch früher nie eine sehr bedeutende Rolle in der Natur gespielt hat.

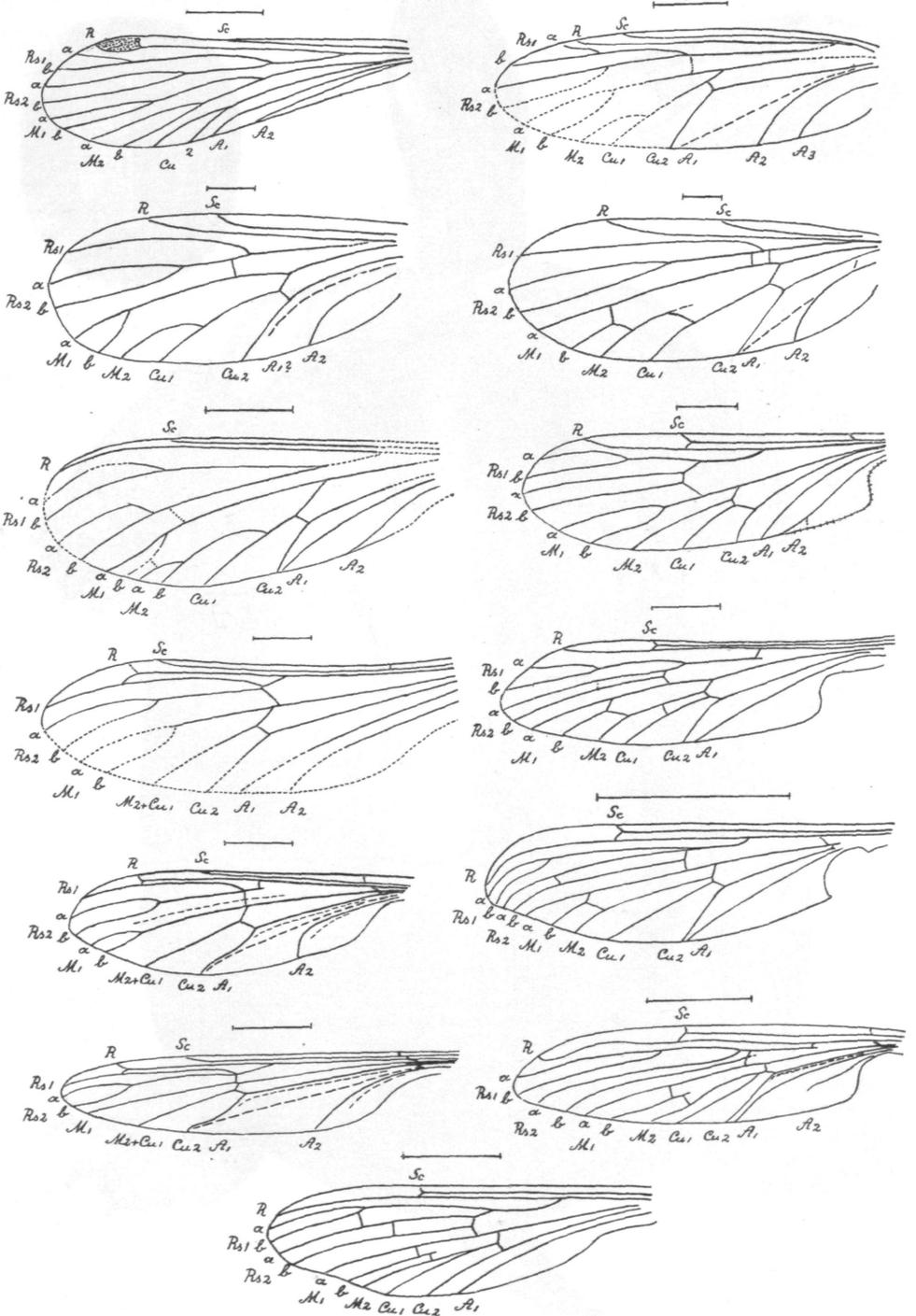
Soweit sich die Phylogenie der gesamten Dipteren schon heute überblicken läßt, bilden die Ptychopteriden einen sehr früh (? Trias) dem Stamme der Urdipteren entprossenen Seitenzweig, der lange persistierte, ohne je wesentlich verschiedene neue Formen hervorgebracht, geschweige denn den Ausgangspunkt für ganz neue Gruppen gebildet zu haben. Offenbar waren alle wechselnden Einflüsse nicht imstande, diese Tiere aus dem engbegrenzten Rahmen ihrer Abänderungsfähigkeit in neue Entwicklungsbahnen zu lenken. Wenn wir in Betracht ziehen, daß sich die Unterschiede zwischen den einzelnen Formen hier in sehr bescheidenen Grenzen bewegen und daß diese Unterschiede, abgesehen von einer mäßigen Vervollkommung der Flugorgane und der Augen, fast nur in kleinen, für das Leben gewiß ziemlich belanglosen Abänderungen bereits vorhandener Bildungen bestehen, so müssen wir geradezu staunen über die Macht des konservativen Zuges, der diesem Zweige der Dipteren eigen ist. Höchstens die Rhyphiden, Psychodiden, Blepharoceriden und Dixiden können in dieser Beziehung mit den Ptychopteriden verglichen werden. Sie sind ebenso durch lange Perioden in der Entwicklung stehen geblieben, während innerhalb desselben Zeitraumes ein anderer Zweig der Urdipteren durch seine enorme Umbildungsfähigkeit den Anlaß zur Entstehung aller der vielen so sehr verschiedenen Familien und Unterfamilien der brachyceren Orthorrhaphen- und der cyclorrhaphen Dipteren gab, die zusammen heute fast sechs Siebentel von den etwa 45.000 bekannten Dipterenformen enthalten.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Flügel einer liasischen Orthophlebiide.

- » 2. Flügel von *Eolimnobia Geinitzi* Handl. aus dem Lias von Mecklenburg (Dobbertin).
- » 3. Flügel von *Eoptychoptera simplex* Handl. aus dem Lias von Mecklenburg.
- » 4. Flügel von *Proptychoptera liasina* Handl. aus dem Lias von Mecklenburg.
- » 5. Flügel von *Etoptychoptera tertiaria* Handl. aus dem Alttertiär Nordamerikas (Brit.-Kol.).
- » 6. Flügel von *Ptychopterula deleta* Novak aus dem Alttertiär Böhmens (Krottensee).
- » 7. Flügel von *Ptychoptera contaminata* L. aus Europa.
- » 8. Flügel von *Bittacomorpha clavipes* Fab. aus Nordamerika.
- » 9. Flügel von *Macrochile spectrum* Löw aus dem baltischen Bernstein. (Der Anallappen nach der Angabe Osten-Sackens ergänzt, sonst nach Löw.)
- » 10. Flügel von *Protoplasa Fitchii* O.-S. aus Nordamerika (nach Osten-Sacken).
- » 11. Flügel von *Tanyderus pictus* Phil. aus Chile (nach Philippi).
- » 12. Flügel von *Radinoderus ornatissimus* Dol. aus Amboina.
- » 13. Flügel von *Mischoderus forcipatus* O.-S. aus Neuseeland (nach Osten-Sacken).

Sc = Subcosta, R = Radius, Rs = Sector radii, M = Medialis, Cu = Cubitus, A = Analis.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Handlirsch Anton

Artikel/Article: [Zur Phylogenie und Flügelmorphologie der Ptychopteriden \(Dipteren\). \(Tafel XI\) 263-272](#)