

# BEITRÄGE ZUR ENTOMOLOGIE

4. B A N D · N U M M E R 3/4 · B E R L I N S E P T E M B E R 1 9 5 4

## Flügelgeäder und System der Dipteren

unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien

Von WILLI HENNIG

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

(Mit 272 Textfiguren)

### Inhalt

	Seite
I. Zielsetzung . . . . .	246
II. Das Flügelgeäder der Dipteren . . . . .	250
A. Grundplan des Flügelgeäders der Dipteren und die ältesten Fossilien . . . . .	250
a) Der Grundplan des Flügelgeäders . . . . .	250
b) Die ältesten fossilen Dipteren . . . . .	256
B. Das Flügelgeäder der einzelnen Dipterengruppen . . . . .	257
1. <i>Tipuliformia</i> (= <i>Polyneura</i> ) . . . . .	259
a) Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	259
b) <i>Tipuliformia</i> aus dem Mesozoikum . . . . .	267
2. <i>Psychodiformia</i> . . . . .	272
a) Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	272
b) <i>Psychodiformia</i> aus dem Mesozoikum . . . . .	276
3. <i>Culiciformia</i> (einschließlich <i>Blepharoceridae</i> ) . . . . .	278
a) Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	278
b) <i>Culiciformia</i> aus dem Mesozoikum . . . . .	289
4. <i>Bibionomorpha</i> . . . . .	290
a) <i>Phryneidae</i> — Flügelgeäder und Fossilien . . . . .	290
b) <i>Bibioniformia</i> — Flügelgeäder und Fossilien . . . . .	294
c) <i>Fungivoriformia</i> : Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	298
d) <i>Fungivoriformia</i> aus dem Mesozoikum . . . . .	316
5. <i>Brachycera</i> . . . . .	329
a) <i>Tabaniformia</i> : Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	330
b) <i>Asiliformia</i> : Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	335
c) <i>Muscomorpha</i> : Das Flügelgeäder der rezenten Formen . . . . .	354
d) <i>Brachycera</i> aus dem Mesozoikum . . . . .	367
III. Verwandtschaftsbeziehungen der besprochenen Dipterengruppen (Zusammenfassung) . . . . .	371
IV. Literaturverzeichnis . . . . .	385

## I. Zielsetzung

Die vorliegende Arbeit ist entstanden aus der Absicht, die gegenwärtig vertretenen Absichten über das phylogenetische System der Dipteren zu überprüfen an Hand einer genaueren Untersuchung, die sich streng an bestimmte theoretisch begründete Verfahrensregeln halten sollte. Es kam mir vor allem darauf an, die Erfahrungen, die ich bei einer ausgedehnten Revision der bekannten Larvenform gesammelt hatte, zu vergleichen mit dem, was sich aus einer entsprechenden Überprüfung der Imaginalmorphologie ergeben würde. Einen besonderen Anreiz lieferten dazu noch die Bearbeitungen turkestanischer Fossilien aus dem Jura, die in der letzten Zeit von ROHDENDORF veröffentlicht wurden. Man konnte erwarten, daß eine kritische Berücksichtigung dieser Fossilienfunde, die in der systematischen Dipterenliteratur bisher naturgemäß noch keine Beachtung gefunden haben, eine wesentliche Vertiefung unserer Einsichten in die phylogenetischen Beziehungen der großen Dipterengruppen bringen würde. Das durfte um so mehr erwartet werden, als ROHDENDORF selbst in der Auswertung der von ihm beschriebenen Fossilien teilweise zu Feststellungen gekommen ist, die einen nicht unwesentlichen Umbau des heute mehr oder weniger allgemein anerkannten Dipterensystems zur Folge haben müßten, wenn sie berechtigt wären.

Mit dieser Zielsetzung war zugleich festgelegt, daß im Mittelpunkt der beabsichtigten Untersuchung das Flügelgeäder stehen müßte; denn dieses ist fast der einzige sichere Anhaltspunkt bei der Beurteilung fossiler Dipteren, soweit es sich nicht um Bernsteinklusen und einige andere, besonders gelagerte Fälle handelt. Es war dann recht überraschend zu sehen, wie wenig ausgeschöpft die Möglichkeiten sind, die dieser so offen zutage liegende und leicht zu untersuchende Merkmalskomplex der phylogenetischen Systematik, selbst ohne Berücksichtigung der Fossilien, bietet.

Die Ziele der vorliegenden Arbeit liegen somit nicht auf morphologischem Gebiet. Manche Frage, die der Morphologe stellen und beantwortet sehen möchte, mußten und konnten als unwesentlich für den beabsichtigten, systematischen Zweck der Arbeit außer Betracht bleiben. Für die Darstellung der Ergebnisse ergibt sich aus der systematischen Zielsetzung, daß es nicht möglich war, das Flügelgeäder der einzelnen Dipterengruppen, die Beurteilung und systematische Einordnung der Fossilien und die Folgerungen für das System der rezenten Dipteren in getrennten Abschnitten zu behandeln, wie das für andere Zwecke vielleicht erwünscht sein können. Diese Fragen hängen aber so eng miteinander zusammen, daß nur, wenn sie im fortlaufenden Zusammenhange gegeneinander abgewogen werden, erkennbar werden kann, auf wie sicher oder unsicher fundierten Schlüssen die systematischen Ergebnisse beruhen.

Die Grundsätze, nach denen die Arbeit durchgeführt wurde, brauchen im einzelnen nicht dargelegt zu werden. Es sind die gleichen, die in meinen

„Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik“ (1950) theoretisch erörtert und in den „Kritischen Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten“ (1953) praktisch angewandt wurden. Im besonderen entspricht die Verwendung der Begriffe „phylogenetische Verwandtschaft“, „monophyletische Gruppe“ und „Schwestergruppe“ den in der letztgenannten Arbeit enthaltenen Definitionen. Nur zu den Begriffen plesiomorph (etwa = „ursprünglich gestaltet“) und apomorph (= „abgeleitet“), die besonders in den Zusammensetzungen symplesiomorph (bzw. Symplesiomorphie) und synapomorph (bzw. Synapomorphie) ständig Verwendung finden müssen, noch nicht allgemein bekannt, und wie die persönliche Erfahrung lehrt, mannigfachen Mißverständnissen ausgesetzt sind, dürften einige erklärende Bemerkungen unerlässlich sein, die am besten an ein Beispiel anknüpfen:

EDWARDS (1926) hat auf die große Vorsicht, die bei der systematischen Verwertung des Flügelgeäders walten muß, mit 2 Abbildungen hingewiesen, die in Fig. 1 und 2 wiedergegeben sind. Die Abbildungen stellen je einen

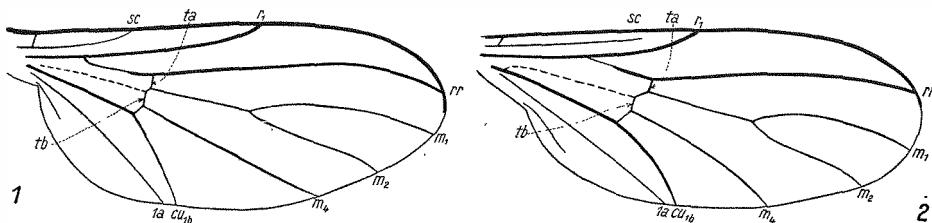


Fig. 1—2. Konvergenz des Flügelgeäders. 1: *Diadocidia* spec. (*Nematocera-Diadocidae*); 2: *Empidideicus* spec. (*Brachycera-Bombyliidae*). Beide Figuren nach EDWARDS 1926; Bezeichnungen von mir eingesetzt

verhältnismäßig abgeleiteten („apomorphen“) Vertreter der beiden Unterordnungen Nematocera und Brachycera dar. Das Geäder des einen Flügels ist dem des anderen vollkommen homolog. Sämtliche Haupt- und Hilfskriterien, die REMANE (1952) für die „Festsetzung der Homologien“ angibt, treffen zu. Aber die genaue Übereinstimmung der beiden Flügel, deren Herkunft von einem gemeinsamen Vorzustande, der allerdings verhältnismäßig weit zurückliegt, nicht zweifelhaft sein kann, ist durch Konvergenzen über recht verschiedene Zwischenstufen entstanden.

Dieser Fall zeigt, daß der Begriff der „Homologie“ als Hilfsmittel bei der Lösung systematischer Aufgaben nicht ausreicht. Die notwendige Ergänzung liefern eben die Begriffe Symplesiomorphie und Synapomorphie, denn wenn und erst nachdem die homologe Übereinstimmung der beiden in Fig. 1 und 2 dargestellten Flügel feststeht, erhebt sich die Frage (Fig. 3):

Sind 1) die Übereinstimmungen der beiden Flügel so zu erklären, daß ihre beiden Träger einen Ausgangszustand bewahrt haben, den andere

Arten, die zum Teil zum Träger des Flügels 1, zum Teil aber zum Träger des Flügels 2 in einem Schwestergruppenverhältnis stehen, abgewandelt haben?

Das würde bedeuten, daß das Verwandtschaftsverhältnis, das letzten Endes ja auch zwischen den Trägern der Flügel 1 und 2 besteht, weniger eng ist, als die Verwandtschaftsverhältnisse, die den Träger von Flügel 1 mit anderen, im Flügel abweichenden Arten verbinden und auch weniger eng als die Verwandtschaftsverhältnisse, die den Träger des Flügels 2 mit anderen, im Flügelgeäder abweichenden Arten verbinden.

Wir würden dann sagen, die Übereinstimmung der Flügel 1 und 2 beruht auf Symplesiomorphie. Eine engere Zusammenfassung der Träger der beiden übereinstimmenden Flügel in einer systematischen Gruppe ist nicht erlaubt, da sie den Prinzipien der phylogenetischen Systematik widerspricht (Fig. 3 A);

oder sind 2) die Übereinstimmungen der beiden Flügel so zu erklären, daß nur die Stammart der beiden Träger dieser Flügel den von diesen dann fast unverändert übernommenen Geäderverlauf als Weiterbildung eines noch „ursprünglicheren“ Flügelgeäders herausbildete. In diesem Falle würde man von (echter) Synapomorphie sprechen. Die Zusammenfassung der beiden Träger der Flügel 1 und 2 in einer systematischen Gruppe wäre nach den Prinzipien der phylogenetischen Systematik geboten (Fig. 3 B);

oder 3) sind die Übereinstimmungen der beiden Flügel so zu erklären, daß sie von abweichenden<sup>1)</sup> oder auch von übereinstimmenden Vorzuständen her über abweichende Zwischenstufen einander ähnlich (bzw. wieder ähnlich) geworden sind? Wir würden dann sagen, ihre Übereinstimmung beruht auf Konvergenz. Ihre Träger sind dann wie bei der unter 1) genannten Alternative nicht näher miteinander verwandt (Fig. 3 C).

Im vorliegenden Beispiel ist die zuletzt genannte Möglichkeit verwirklicht. Man könnte zu ihrer Kennzeichnung die paradox klingende Formulierung wählen, daß hier ein besonders hoher Grad von homologer Übereinstimmung durch Konvergenz erreicht wurde. Man hat im allgemeinen, wenn von Konvergenzen gesprochen wird, nur die Übereinstimmung in analogen Organen bzw. Merkmalen im Auge. Die theoretisch interessante und für die Systematik wichtige Möglichkeit, daß auch durch Konvergenz ein hoher Grad von homologer Übereinstimmung zustandekommen kann, ist, wie mir scheint, zu wenig beachtet worden.

Die vorstehenden Darlegungen zeigen, daß die Begriffe Symplesiomorphie und Synapomorphie neben dem Begriffe der Homologie nicht überflüssig sind. Sie beziehen sich zwar ausschließlich auf homologe Übereinstimmungen, lassen sich aber nicht auf alle homologen Übereinstimmungen ausdehnen. Vor allem aber enthalten sie eine Beziehung auf den Richtungs-

<sup>1)</sup> Dieser Sonderfall ist hier nicht weiter berücksichtigt, da er für die vorliegende Arbeit ohne Bedeutung ist. Er bezeichnet diejenigen Fälle von Konvergenz im eigentlichsten Sinne, bei denen nicht homologe Organe einander ähnlich werden (z. B. Flügelbildungen auf verschiedener morphologischer Grundlage). Vergleiche dazu die anschließenden Erörterungen.

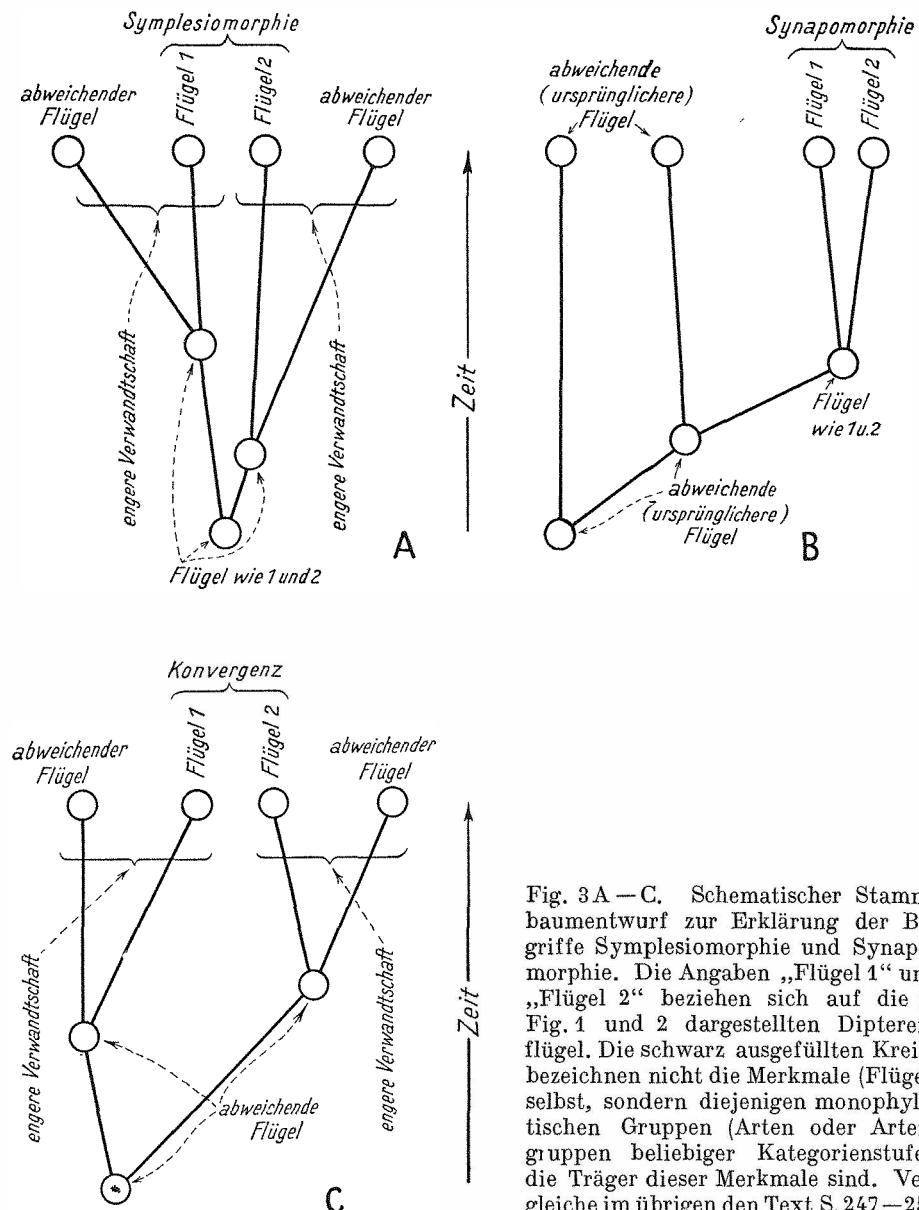


Fig. 3 A — C. Schematischer Stammbaumentwurf zur Erklärung der Begriffe Symplesiomorphie und Synapomorphie. Die Angaben „Flügel 1“ und „Flügel 2“ beziehen sich auf die in Fig. 1 und 2 dargestellten Dipterenflügel. Die schwarz ausgefüllten Kreise bezeichnen nicht die Merkmale (Flügel) selbst, sondern diejenigen monophyletischen Gruppen (Arten oder Artengruppen beliebiger Kategorienstufe), die Träger dieser Merkmale sind. Vergleiche im übrigen den Text S. 247 — 250

sinn der phylogenetischen Merkmalsbewegungen, der im Begriff der Homologien nicht, wohl aber im Begriffe der Konvergenz enthalten ist. Für die systematische Arbeit ist aber gerade das entscheidend. Die theoretisch interessante Situation, daß die 3 Begriffe der Symplesiomorphie, Syna-

pomorphie und Konvergenz einander ausschließen und zugleich ergänzen und durch den ihnen innenwohnenden Richtungscharakter eine Gruppe von Begriffen bilden, zu denen die Begriffsgruppe Homologie und Analogie trotz der ebenfalls bestehenden Beziehungen einen gewissen Gegensatz bildet, soll hier nicht weiter untersucht, sondern nur angedeutet werden.

Wie in der Praxis die Entscheidung darüber, ob gewisse Übereinstimmung als Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz zu entscheiden ist, soll die nachfolgende Darstellung an den Einzelfällen erkennbar machen.

## II. Das Flügelgeäder der Dipteren

### A. Der Grundplan des Flügelgeäders der Dipteren und die ältesten Fossilien

#### a. Der Grundplan des Flügelgeäders (Fig. 5)

Es ist häufig festgestellt worden, daß unter den rezenten Dipteren die Tanyderidae das ursprünglichste (am stärksten plesiomorphe) Flügelgeäder besitzen. Diese Feststellung bezieht sich zunächst auf das System der Längsadern. Keine andere Dipterengruppe zeigt eine größere Zahl von Längsadern als die Tanyderidae, und diese Längsadern lassen sich unschwer mit den im Grundplan des Pterygotenflügels vorhandenen Adern identifizieren. Allerdings bedarf diese Feststellung einiger Erläuterungen. Das COMSTOCK-NEEDHAMSche Schema des Insektenflügels, dem im wesentlichen auch das von SNODGRASS (1935) wiedergegebene Schema entspricht, ließ die Lage der einzelnen Längsadern relativ zu den Faltenbildungen der Flügelfläche, wenigstens zunächst, außer Betracht. Das war zweifellos ein Mangel; denn die Tatsache, daß die Flügelfläche gefaltet ist, und daß die Längsaderstämme häufig und mindestens innerhalb bestimmter größerer Verwandtschaftsgruppen enge und konstante, wenn auch nicht ganz unveränderliche Beziehungen zu diesen Faltenbildungen besitzen, ist nicht zu bezweifeln. Es war daher ein unbestreitbares Verdienst, wenn LAMEERE, TILLYARD und andere Autoren diese Tatsache, die bereits älteren Theorien zugrunde liegt, in neuerer Zeit wieder hervorgehoben haben. Manche Autoren scheinen nun aber in den Fehler verfallen zu sein, in der „Konvexität“ oder „Konkavität“ (HANDLIRSCH) einer Längsader ein dieser selbst zukommendes morphologisches Erkennungsmerkmal zu sehen. Soweit das — ob auch von LAMEERE, TILLYARD u. a. bleibe dahingestellt — geschehen ist, wird man HANDLIRSCHS Kritik (1937, p. 27—28) berechtigt nennen müssen. Bestehen bleibt aber die Tatsache, daß alle Autoren — COMSTOCK-NEEDHAM, SNODGRASS, LAMEERE, TILLYARD, HANDLIRSCH — sich über den grundsätzlich ähnlichen Bau von Radius, Media und Cubitus einig sind. Alle drei Längsadergruppen waren ursprünglich gebaut „ähnlich wie noch heute der Radius bei vielen Insekten, also in zwei Hauptäste geteilt“ (HANDLIRSCH 1937, p. 27). Nach der von HANDLIRSCH abgelehnten Auffassung LAMEERES sollte jeder der vorderen Hauptäste eine konvexe,

jeder der hinteren Hauptäste (mit den Verzweigungen) eine konkave Ader darstellen. Auch die Auffassung von VIGNON (s. darüber weiter unten), nach der Media und Cubitus nicht nur 1, sondern 2 hintere konkave Hauptäste haben sollen, lässt sich hier einordnen. Hier beginnen nun auch die Meinungsverschiedenheiten über die Deutung des Dipterengeäders.

Unbezweifelt ist zunächst die Identität von  $r_1^+$ , der stets als ausgesprochen konvexe Ader leicht zu erkennen und überdies stets einfach, ungeteilt, ist. Eine 2. konvexe Flügelfalte verläuft zwischen Radius und Media. Auf ihrer Höhe verläuft eine, demnach konvexe, Längsader, die sich dem Augenschein nach als letzter Zweig ( $r_5$ ) des Radialsektors zu erkennen gibt. So ist diese Ader auch fast stets bezeichnet worden. Ihre unbezweifelbare Konvexität hat aber VIGNON & SÉGUY (1929) veranlaßt, diese konvexe Längsader als den vorderen Hauptast der Media („ $MA^+$ “) zu deuten. Für die Entscheidung dieser Frage scheint mir folgende Überlegung wichtig: Der vordere konvexe Hauptast der Media ( $MA^+$ ) ist bei den Pterygota als freie Ader offenbar niemals erhalten. Er fehlt als solcher wahrscheinlich den gesamten Eumetabola und darüber hinaus wohl auch den Plecoptera. Wahrscheinlich ist er nicht einfach zurückgebildet, sondern mit dem letzten Ast des Radialsektors ( $r_5$ ) verschmolzen, wie die permischen „Protopteraria“ zu zeigen scheinen (s. HENNIG 1953, p. 27—28). Es wäre sehr verwunderlich, wenn hierbei die Dipteren, deren nahe Verwandtschaft mit den Mecoptera und auch mit den Trichoptera und Lepidoptera aus anderen Gründen so wenig bezweifelt werden kann, als einzige Gruppe der Eumetabola eine Ausnahme bilden sollten. Vermutlich ist auch die in Frage stehende, meist als  $r_5$ , von VIGNON & SÉGUY aber als  $MA^+$  bezeichnete konvexe Ader des Dipterenflügels homolog mit derjenigen Längsader, die schon lange vor der Entstehung der Dipteren, bei der Stammform der Eumetabola durch Verschmelzen des letzten Astes des Radialsektors mit dem vorderen, konvexen Hauptast der Media entstanden ist.

Damit hätten in gewissem Sinne sowohl VIGNON & SÉGUY wie auch die Gegner der von diesen Autoren vertretenen Auffassung Recht.

Diese Deutung lässt die Frage entstehen, ob die Wurzel der  $MA^+$  völlig verschwunden, oder ob sie etwa in dem allgemein als Querader ( $r-m$ ) gedeuteten Verbindungsstück zwischen dem Radialsektor und dem ersten freien Ast der Media (in den Abbildungen der vorliegenden Arbeit als  $ta$  bezeichnet) zu suchen ist. Die Frage wäre nicht für die Dipteren allein,

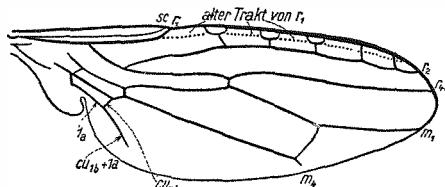


Fig. 4. *Rhinotora fonsecai* Lopes (nach HARDY 1950, verändert). Die Abbildung soll zeigen, wie der Verlauf der überzähligen Querader zwischen  $r_2$  und der Costa durch den alten Trakt von  $r_1$  beeinflußt wird: teilweise Reaktivierung des alten Bettes von  $r_1$

sondern für eine viel umfassendere Verwandtschaftsgruppe (Holo- bzw. Eumetabola) zu stellen. Für die Systematik der Dipteren ist sie ohne Bedeutung.

Noch verschiedener als für das Grenzgebiet zwischen Radialsektor und Media sind die Ansichten über das Grenzgebiet zwischen Media und Cubitus. Sicher fest steht die Identität einer deutlich konyxen Längsader ( $cu_{1b}$  in der vorliegenden Arbeit) mit dem vorderen Hauptast des Cubitus. Vor dieser Ader und der oben beschriebenen, als Verschmelzungsprodukt zwischen dem letzten Ast des Radialsektors und dem konvexen vorderen Hauptast der Media gedeuteten Ader ( $r_5$  in den Abbildungen der vorliegenden Arbeit) sind bei den Dipteren im äußersten Falle 4 freie Längsaderäste vorhanden. Die 3 vorderen Längsadern gehören sicher dem hinteren, konkaven Hauptaste der Media an und werden auch allgemein so gedeutet ( $m_1$  bis  $m_3$ ). Umstritten ist dagegen die Deutung des 4. Astes ( $m_4$  der vorliegenden Arbeit). Von manchen Autoren (TILLYARD 1919, FRIEND 1942, ALEXANDER, z. B. 1942) wird er als der letzte, vierte, zum Grundplan des Pterygoten- oder jedenfalls Holometabolenflügels gehörende Ast der Media (bzw. des hinteren konkaven Hauptastes der Media), von anderen dagegen als vorderer Gabelast ( $cu_{1a}^+$ ) des im Grundplan des Holometabolenflügels gegabelten vorderen konvexen Hauptastes des Cubitus gedeutet (SÉGUIN in mehreren Arbeiten, HÄNDEL in KÜKENTHAL-KRUMBACH). COMSTOCK (1918) sieht, wenigstens bei *Protoplaza fitchii* (Tanyderidae) die fragliche Längsader als Verschmelzungsprodukt von  $m_4$  und  $cu_{1a}$  an. Bei anderen Dipterenflügeln wird allerdings auch von COMSTOCK die in Frage stehende Ader nur als vorderster Gabelast des Cubitus gedeutet.

Gegen die von TILLYARD und von den genannten amerikanischen Autoren vertretene Auffassung, die in der zur Erörterung stehenden Längsader nur den letzten Ast der Media sehen möchte, könnte die Tatsache sprechen, daß die fragliche Ader wohl sehr oft keine Verbindung zur Media, häufig aber nur eine solche zum Cubitus ( $cu_{1b}$ ) hat. Die dadurch entstehende Cubitalisgabel ist ein wichtiges taxonomisches Merkmal bei vielen Dipterengruppen. Auch handelt es sich hierbei um eine deutlich konvexe Ader wie bei  $cu_{1b}$ . Das wäre, wenn die Deutung als  $m_4$  richtig wäre, ziemlich unverständlich. Der von EDWARDS gemachte Hinweis auf einen fossilen Flügel, bei dem 4 freie Äste der Media außer der Cubitalisgabel vorhanden zu sein scheint (Fig. 30), hat wohl nur sehr geringen Wert, da der Flügel in seiner Deutung durchaus problematisch ist (s. S. 270—271).

Sehr beachtenswert ist die Meinung von COMSTOCK, der, wie erwähnt, die fragliche Ader als Verschmelzungsprodukt von  $m_4$  und  $cu_{1b}$  deutet. Bei den Dipteren wäre nach dieser Auffassung dasselbe geschehen, was auch bei den Lepidopteren geschieht (hier aber nicht, wie TILLYARD 1919 angibt zum Grundplan des Geäders gehört, da bei den Micropterygidae die beiden Äste noch nicht verschmolzen sind): die Vereinigung des vordersten Cubitalisastes mit dem hintersten Aste der Media. Es ist nicht uninteressant

festzustellen, daß damit im Grenzgebiet zwischen Media und Cubitus das gleiche geschehen wäre wie im Grenzgebiete zwischen Radialsektor und Media (s. oben) und ebenso im Grenzgebiete zwischen Subcosta und Radius: Auch der hintere Ast der konkaven, ursprünglich gegabelten Subcosta ( $sc_2$ ) ist nämlich bei den Dipteren stets eine Strecke weit mit dem Radius verschmolzen und mündet (soweit er nicht gänzlich reduziert ist) sehr selten frei. In allen drei Fällen hat offenbar die Flügelfalte, auf deren Sattel ein konvexer Längsaderast verlief, die vor ihr liegende konkave Ader in ihren Bereich gezogen, so daß konvexe und konkave Ader miteinander verschmolzen sind: die konkave  $sc_2^-$  mit der konvexen  $r_1^+$ , die konkave  $r_5^-$  mit der konvexen  $m_a^+$  und die konkave  $m_4^-$  mit der konvexen  $cu_{1a}^+$ . Die Sicherheit aller Deutungen im Grenzgebiete von Media und Cubitus hängt aber sehr stark von der Möglichkeit ab, sie auch auf das Flügelgeäder der so nahe verwandten Mecoptera auszudehnen, bei denen ebenfalls vor der unbestreitbar als  $cu_{1b}$  zu deutenden konvexen Ader 4 freie Äste vorhanden sind, die hier als  $m_1$  bis  $m_4$  gedeutet werden. Im übrigen haben diese Fragen für die Systematik der Dipteren selbst keine Bedeutung.

Von der Deutung der in der vorliegenden Arbeit als  $cu_{1b}$  bezeichneten, soeben besprochenen Längsader hängt aber die Deutung der in ihrem Bereich gelegenen wirklichen oder vermeintlichen Queradern ab. Wenn, wie das vorstehend als möglich angenommen wurde, die als  $m_4$  bezeichnete Ader wirklich ein Verschmelzungsprodukt aus  $cu_{1a}$  und  $m_4$  ist, muß man sich fragen, ob die an ihrer Wurzel gelegene, nicht immer, wohl aber bei ursprünglich gebauten Flügeln vorhandene und oft als  $m—cu$  bezeichnete „Querader“ ( $tb$  in den Abbildungen der vorliegenden Arbeit) wirklich eine solche ist. Es könnte sich auch um das Wurzelstück von  $m_4$  bzw.  $cu_{1a}$  handeln. Für die Systematik der Dipteren hat auch diese Frage keine Bedeutung.

Hinter der konvexen Ader  $cu_{1b}$  liegt bei vielen Dipteren eine mehr oder weniger deutlich ausgebildete Falte, die mit ihrer manchmal noch sehr deutlich als Ader ausgebildeten Wurzel aus  $cu_1$  entspringt. Sie wird allgemein und ohne Widerspruch als Rudiment des hinteren, konkaven Hauptastes des Cubitus ( $cu_2^-$ ) gedeutet. Sie ist in den Abbildungen der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt (ebensowenig wie andere Faltenbildungen). Schließlich gehören zu den am vollständigsten ausgerüsteten Dipterenflügeln noch 2 Analadern ( $1a$  und  $2a$ ), über deren Deutung meines Wissens ebenfalls keine Meinungsverschiedenheiten bestehen.

Der Grundplan des Dipterenflügels ist nach diesen Darlegungen verhältnismäßig einfach zu ermitteln. Die geschilderten Meinungsverschiedenheiten haben insofern dafür keinerlei Bedeutung, als sie lediglich die morphologische Deutung einzelner an sich unbestreitbar zum Grundplan des Dipterenflügels gehörender Aderzüge betreffen und weder für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Dipteren selbst (die Feststellung ihrer Schwesterngruppe) noch für die systematische Gliederung der Teilgruppen (die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gruppe der

Dipteren) berücksichtigt und entschieden werden müssen. Dasselbe gilt für die Deutung der vorstehend nur beiläufig erwähnten wirklichen oder vermeintlichen Queradern.

Was die Bezeichnungsweise der Adern in der vorliegenden Arbeit anbetrifft, so bestehen, wenigstens für den Grundplan keine besonderen Schwierigkeiten, da die üblichen Bezeichnungen (entsprechend dem Grundschemata von COMSTOCK und SNODGRASS) eindeutig sind. Zwar hätte, auch im Vergleich zu diesen Grundschemata, die hier als  $r_5$  bezeichnete Ader besser als  $r_5 + m_u$  und die als  $m_4$  bezeichnete Ader besser als  $m_4 + cu_{1a}$  bezeichnet werden sollen, wenn man die oben gegebenen Deutungen anerkennen will. Dadurch würde sich aber bei den stärker abgeleiteten Flügeln, bei denen weitere Verschmelzungen stattgefunden haben, eine recht umständliche und für deskriptive Zwecke sehr unhandliche Bezeichnungsweise ergeben. Dieser Einwand kann auch gegen die von SÉGUIN gebrauchten Bezeichnungen erhoben werden, die andererseits selbstverständlich den Vorzug haben, eine für alle Insektengruppen gültige auf genauer Homologisierung

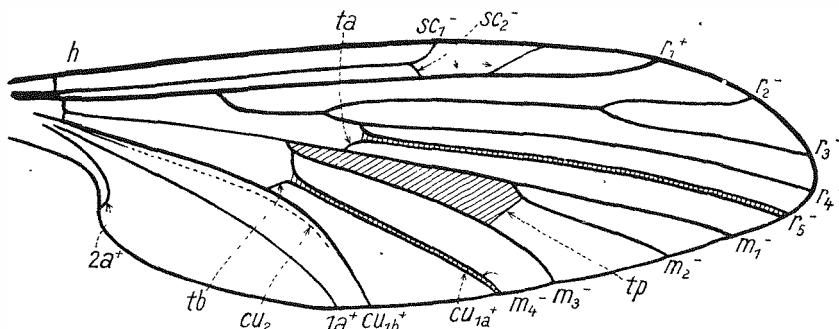


Fig. 5. Schema zum Grundplan des Dipterengeäders, in enger Anlehnung an den in Fig. 33 dargestellten Flügel von *Protoplasa fitchii* O.S. Eingetragen sind die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Bezeichnungen für die einzelnen Längs- und Queradern. Vergleiche dazu den Text S. 254—255.

der einzelnen Adern basierenden Bezeichnungsweise anzustreben. Ich glaube aber, daß man wenigstens für die bei weitem umfangreichste Gruppe der Holometabola bei der Bezeichnungsweise von COMSTOCK und SNODGRASS bleiben sollte. Auch die einfache Bezeichnung solcher, vielleicht zusammengesetzter Adern wie  $r_5$  und  $m_4$  bei den Dipteren läßt sich vertreten, wenn man das Prinzip zugrunde legt, daß bei solchen Adern die dem Vorderrande näher liegende Komponente für die Bezeichnung maßgebend sein soll.

In englisch und französisch geschriebenen Arbeiten werden die Längsader allgemein, wie bei COMSTOCK und SNODGRASS, mit großen Buchstaben bezeichnet. In deutschen Arbeiten ist es dagegen vielfach üblich, die Adern mit kleinen, die Flügelzellen mit großen Buchstaben zu bezeichnen. Das ist bei weitem vorzuziehen, da hierdurch Verwechslungen ausgeschlossen sind. Bei COMSTOCK kann z. B.  $Cu_1$  sowohl eine Längsader wie eine Flügelzelle bedeuten. In deutschen Arbeiten würde  $cu_1$  die Längsader,  $Cu_1$  die dahinter liegende Flügelzelle bezeichnen. Ich folge daher, obwohl in der vorliegenden Arbeit Zellenbezeichnungen nur selten auftreten, dem in deutschen Arbeiten üblichen Brauche. Um bei den Queradern die umstrittene und hier ganz unwesentliche morphologische Deutung außer Betracht zu lassen, ist die sogenannte Querader  $r-m$  (möglicherweise Wurzel von  $m_u^+$ ) wie in taxonomischen Arbeiten vielfach üblich als  $ta$ , die Querader  $m-m$  (sicherlich echte Querader) als  $tp$  und die Querader  $m-cu$  (möglicherweise Wurzel von  $m_4$  oder  $cu_{1a}$ ) als  $tb$  bezeichnet.

Für den Grundplan des Dipteren-Geäders ergibt sich somit folgende Kennzeichnung (Fig. 5):

1. Humeralquerader ( $h$ ) vorhanden (als unwesentlich bisher nicht erwähnt).
2. Costa ( $c$ ) den ganzen Flügelrand umgebend (als unwesentlich bisher nicht erwähnt).
3. Hinterer Ast der Subcosta ( $sc_2$ ) eine Strecke weit mit  $r_1$  verschmolzen.<sup>1)</sup>
4. Radialsektor mit 4 freien Ästen ( $r_2$  bis  $r_5$ ). Die Tatsache, daß der hintere Ast ( $r_5$ ) mit  $m_4$  verschmolzen zu sein scheint, ist unwesentlich, da wohl für alle Eumetabola gültig.
5. Media mit 4 freien Ästen ( $m_1$  bis  $m_4$ ). Der hintere Ast ( $m_4$ ) vielleicht mit  $cu_{1a}$  verschmolzen.
6. Cubitus nur mit einem freien Ast ( $cu_{1b}$ ).
7. Konkaver, hinterer Hauptast des Cubitus ( $cu_2$ ) nur als Falte vorhanden.
8. Zwei Analadern vorhanden ( $1a$  und  $2a$ ).
9. Diskoidalzelle geschlossen:  $tp$  (=  $m-m$ -Querader) vorhanden.

Durch die Punkte 3, 7 und 8 unterscheidet sich der Grundplan des Dipterengeäders apomorph vom Grundplan des Geäders der Mecoptera, die wahrscheinlich als Schwestergruppe der Dipteren anzusehen sind (s. HENNIG 1953).

Die vorstehenden Angaben über den Grundplan des Dipterengeäders werden nicht berührt von den Anschauungen, die VIGNON über das Flügelgeäder der Insekten und im speziellen auch der Dipteren geäußert hat. Dieser Autor nimmt, ausgehend von Untersuchungen an karbonischen Fossilien (1929), auch bei Dipteren (1932) nicht je einen, sondern je 2 hintere, konkave Hauptäste der Media ( $MA_2^-$  und  $MP^-$ ) und des Cubitus ( $CuA_2^-$  und  $CuP^-$ ) an. Ob das zutrifft oder nicht, ist für die vorliegende Arbeit ganz unwichtig, da  $MP^-$  und  $CuP^-$  bei Dipteren niemals als Adern entwickelt sind. SÉGUY (1929) glaubt die Gabeläste von  $MP^-$  ( $MP^-_a$  und  $MP^-_b$ ) als Faltenbildungen auch im Dipterenflügel nachweisen zu können. Es ist nicht unwahrscheinlich, jedenfalls nicht unmöglich, daß die Faltenbildungen des Flügels der Insekten, die sicherlich ursprüngliche Beziehungen nicht nur zum System der Längs-, sondern auch zu dem der Queradern haben, im Laufe der Phylogeneese auch dann verhältnismäßig zäh festgehalten werden, wenn die Längsadern rückgebildet oder in der verschiedensten Weise modifiziert wurden. Auf jeden Fall treten im Zuge dieser ursprünglichen Faltenbildungen häufig Aderstümpfe oder Querverbindungen u. dgl. auf (siehe z. B. Fig. 4), die man sich aber hüten sollte, allzu leichtfertig mit Adern zu identifizieren (zu homologisieren), die bei den

<sup>1)</sup> Nur bei *Nothoderus* (*Tanyderidae*) ist das Mündungsstück von  $sc_2$  frei. Mit Rücksicht auf diese Gattung muß der Verlauf von  $sc_2$  im Grundplan des Dipteren-Geäders so angenommen werden, wie in Fig. 5 dargestellt, obwohl ein freier Endabschnitt von  $sc_2$  sonst überall fehlt.

Vorfahren in gleicher Gestalt und an gleicher Stelle vorhanden waren und bei ursprünglich gebauten (plesiomorphen) anderen Insekten auch heute noch vorhanden sein können. Die Identität einer Ader wird nicht durch ihr Aussehen oder ihre Lage bestimmt (beides kann nur eine erste Vermutung über ihre Identität begründen), sondern durch den Nachweis (ersatzweise durch den Nachweis der Wahrscheinlichkeit), daß die in Frage stehende Ader mit derjenigen Ader im Flügel eines anderen Insektes, die man für morphologisch identisch (homolog) hält, in lückenlosem historischen Zusammenhang steht. Nur unter dieser Voraussetzung läßt sich das Flügelgeäder zum Nachweis phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen heranziehen. Dieser Gesichtspunkt, der auch für die Beurteilung der von G. H. HARDY propagierten „Reticulation Theory of Wing Venation“ wichtig ist, wird bei der folgenden Einzelbesprechung der Dipterengruppen oft berücksichtigt werden müssen.

#### b. Die ältesten fossilen Dipteren (Fig. 6)

Als allgemeine Bemerkung, die auch im folgenden ständig zu berücksichtigen ist, wenn von den fossilen Repräsentanten einer Teilgruppe der Dipteren die Rede sein wird, muß vorausgeschickt werden, daß als „Dipteren“ (bzw. „Nematocera“, „Brachycera“ oder Angehörige einer sonstigen Teilgruppe) alle Formen bezeichnet werden, von denen wahrscheinlich zu machen ist, daß sie mit anderen Dipteren (bzw. mit der Gesamtgruppe der Dipteren oder mit der in Frage stehenden Teilgruppe) näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen rezenten Gruppe von Insekten. Der Begriff der Verwandtschaft entspricht dabei der von mir angenommenen Definition. Es ist also nicht ausschlaggebend, daß z. B. Fossilien, die als Dipteren bezeichnet werden, den morphologischen Typus bzw. die morphologischen Merkmale zeigen, die für die rezenten Dipteren als besonders charakteristisch gelten (z. B. Reduktion der Hinterflügel zu Halteren, Fußlosigkeit der Larven etc.). Das ist eine einfache Folge der phylogenetischen, im Gegensatz zur typologischen Denkweise.

Die ältesten Fossilien, die in diesem Sinne Dipteren sein könnten, sind von TILLYARD (1929 und 1937) unter dem Namen *Permotipula patricia* Till. aus dem Oberperm von Warner's Bay (N. S. Wales) beschrieben worden (Fig. 6). Zunächst (1929) wurde nur der Vorderflügel bekannt; später konnte TILLYARD (1937) feststellen, daß das zugehörige Tier 2 Flügelpaare besaß. Nach dem, was oben über den Grundplan des Dipterengeäders gesagt wurde, müssen Fossilien um als Dipteren gelten zu können, vor allem zum Unterschiede von den stärker plesiomorphen Mecoptera, folgende Bedingungen erfüllen:  $sc_2$  muß streckenweise mit  $r_1$  verschmolzen sein; es dürften nur 2 Analadern vorhanden sein;  $cu_2$  müßte reduziert sein.

Vor allem wichtig scheint der letztere Punkt, da keine Mecopteren bekannt sind, bei denen hierin Konvergenz zu den Dipteren vorkommt. Das Fehlen der letztgenannten oder auch aller 3 Merkmale würde natürlich

nicht ausschließen, daß es sich bei bestimmten Fossilien um Dipteren (evtl. Vorfahren der Dipteren) handeln könnte. Aber das würde sich nicht beweisen lassen. Andererseits kann auch das Vorhandensein aller dieser Merkmale die Zugehörigkeit zu den Dipteren nicht absolut sicher beweisen, da die Möglichkeit der Konvergenz nicht auszuschließen wäre. Aber hier tritt das von mir 1953 formulierte Prinzip ein, nach dem Konvergenz nur angenommen werden soll, wenn sie positiv wahrscheinlich gemacht werden kann.

Nach TILLYARDS Abbildung und sehr kurzen Beschreibung scheint der Flügel (Vorderflügel) von *Permotipula patricia* alle Bedingungen zu erfüllen, die für die Annahme, daß es sich um Dipteren handeln kann, gestellt werden müssen. Die Art könnte also trotz des Besitzes von 2 Flügelpaaren zu den Dipteren gehören.

Eigenartig ist die Rückbildung von  $r_2$ , den TILLYARD (1929) nur mit Fragezeichen in seine Zeichnung eingetragen hat, und der nach eben dieser Zeichnung in  $r_1$  zu münden scheint. Nach diesem Merkmal hätte man TILLYARD (1929) in der Annahme zustimmen müssen, daß der Flügel „must be classified in the subfamily Tipuloidea“; denn da für diese (bzw. alle Tipuliformia) die Einmündung von  $r_2$  in  $r_1$  charakteristisch ist (s. S. 259) hätte man an eine echte Synapomorphie denken können. Der Nachweis von 2 Flügelpaaren bei *Permotipula patricia* Till. schließt, wie auch TILLYARD erkannt hat, diese Möglichkeit aus, es sei denn, man wollte eine polyphyletische Reduktion der Hinterflügel zu Haltern bei mehreren Dipterenstämmen annehmen, was denkbar unwahrscheinlich ist. Der Verlauf von  $r_2$  bei *Permotipula* kann also nur als Konvergenz zu den Tipuliformia angesehen werden, falls TILLYARDS Zeichnung richtig ist. Leider hat er nach dem offenbar besser erhaltenen Tier von 1937 keine neue Zeichnung geliefert. Im Hinterflügel mündet  $r_2$  zwar frei, doch ist ein Schluß vom Geäder des Hinterflügels auf das des Vorderflügels nicht erlaubt. *Permotipula patricia* kann also keinesfalls (unter der Voraussetzung, das TILLYARDS Zeichnung richtig ist) in die direkte Vorfahrenreihe der Dipteren gehören. Auch die Kürze der von  $r_4$  und  $r_5$  gebildeten Gabel spricht dagegen. Aber alles das schließt die Möglichkeit ihrer Zugehörigkeit zu den Dipteren (im oben geschilderten Sinne) natürlich nicht aus.

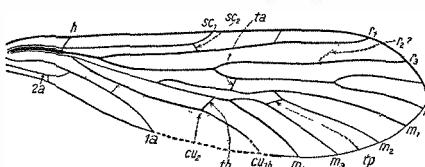


Fig. 6. Vorderflügel von *Permotipula patricia* Till. aus dem Oberperm von N. S. Wales (nach TILLYARD 1929)

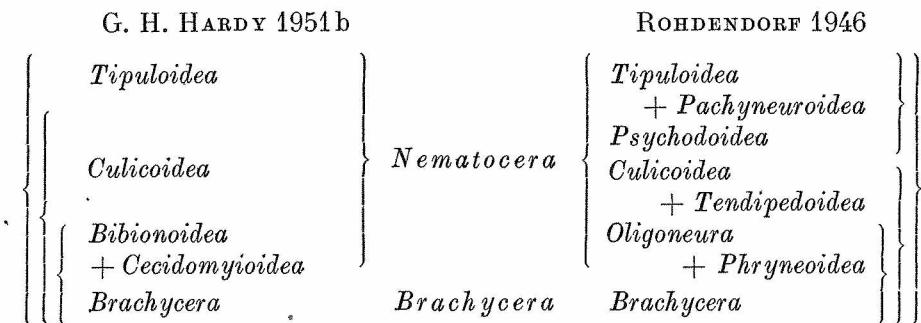
#### B. Das Flügelgeäder der einzelnen Dipterengruppen

Lange Zeit war es üblich, die Dipteren in 2 Unterordnungen, *Orthorrhapha* und *Cyclorrhapha*, einzuteilen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Von der gelegentlich anerkannten 3. Unterordnung *Pupipara* kann hier abgesehen werden.

So verfahren noch heute manche schlecht unterrichteten Lehrbücher.<sup>1)</sup> Fast allgemein anerkannt ist heute aber die Unterscheidung zweier Unterordnungen: *Nematocera* und *Brachycera*. Dabei sind in der Unterordnung *Brachycera* mehrere Familiengruppen der alten *Orthorrhapha* mit den *Cyclorrhapha* vereinigt, während der Rest der alten „*Orthorrhapha*“ die heutige Unterordnung *Nematocera* ausmacht. Dieser Umbau des alten Dipteren-systemes entspricht ganz dem, was bei anderen Insekten- bzw. überhaupt Tiergruppen zu beobachten ist: Die jeweils apomorphe Gruppe (hier die *Cyclorrhapha* des alten Systemes) erweist sich als monophyletische Gruppe, die — wenn auch mit verändertem Rang — auch im neuen, verbesserten System bestehen bleibt, während die plesiomorph gekennzeichnete Gruppe (hier die *Orthorrhapha*) des alten Systemes vollständig aufgelöst werden muß (vgl. über diesen Prozeß HENNIG 1953, p. 53—54). Im neueren System sind nun die *Brachycera* deutlich als die im wesentlichen apomorphe, die *Nematocera* als die im wesentlichen plesiomorph gekennzeichnete Gruppe zu erkennen. Gegen diese letztere muß sich also der, bei plesiomorphen Gruppen immer zunächst gegebene Verdacht der Unnatürlichkeit (s. HENNIG, l. c.) richten.

Tatsächlich sind in letzter Zeit auch mehrfach Vorstellungen entwickelt worden, die, wenn sie richtig wären, beweisen würden, daß die *Nematocera* keine monophyletische Gruppe sind. Das gilt für den von ROHDENDORF (1946) entworfenen Stammbaum der Dipteren (Fig. 265) ebenso wie für G. H. HARDYs „Diagram of Phylogeny“ (1951 b):



Nach den Auffassungen beider Autoren, die vorstehend etwas konzentriert wiedergegeben sind, würden die *Brachycera* als monophyletische Gruppe gelten müssen und wären demnach in einem phylogenetischen System, wenn auch mit stark abgewertetem Rang, beizubehalten. Die *Nematocera* dagegen müßten aufgelöst werden. Einige — und bei den Autoren offenbar verschiedene — ihrer Teilgruppen wären mit dem *Brachycera* enger zusammenzufassen. Die kritische Prüfung dieser Auf-

<sup>1)</sup> Leider auch A. S. PEARSE, Zoological Names. A List of Phyla, Classes and Orders. Durham, N. C., 1949.

fassungen ist also Aufgabe der vorliegenden Arbeit. Sie kann aber nur gelöst werden, wenn zunächst die einzelnen Teilgruppen der *Nematoocera*, die je für sich genommen zweifellos monophyletische Gruppen darstellen, genauer untersucht worden sind.

### 1. *Tipuliformia* (= *Polyneura*)

#### a) Das Flügelgeäder der rezenten Formen (Fig. 7—28)

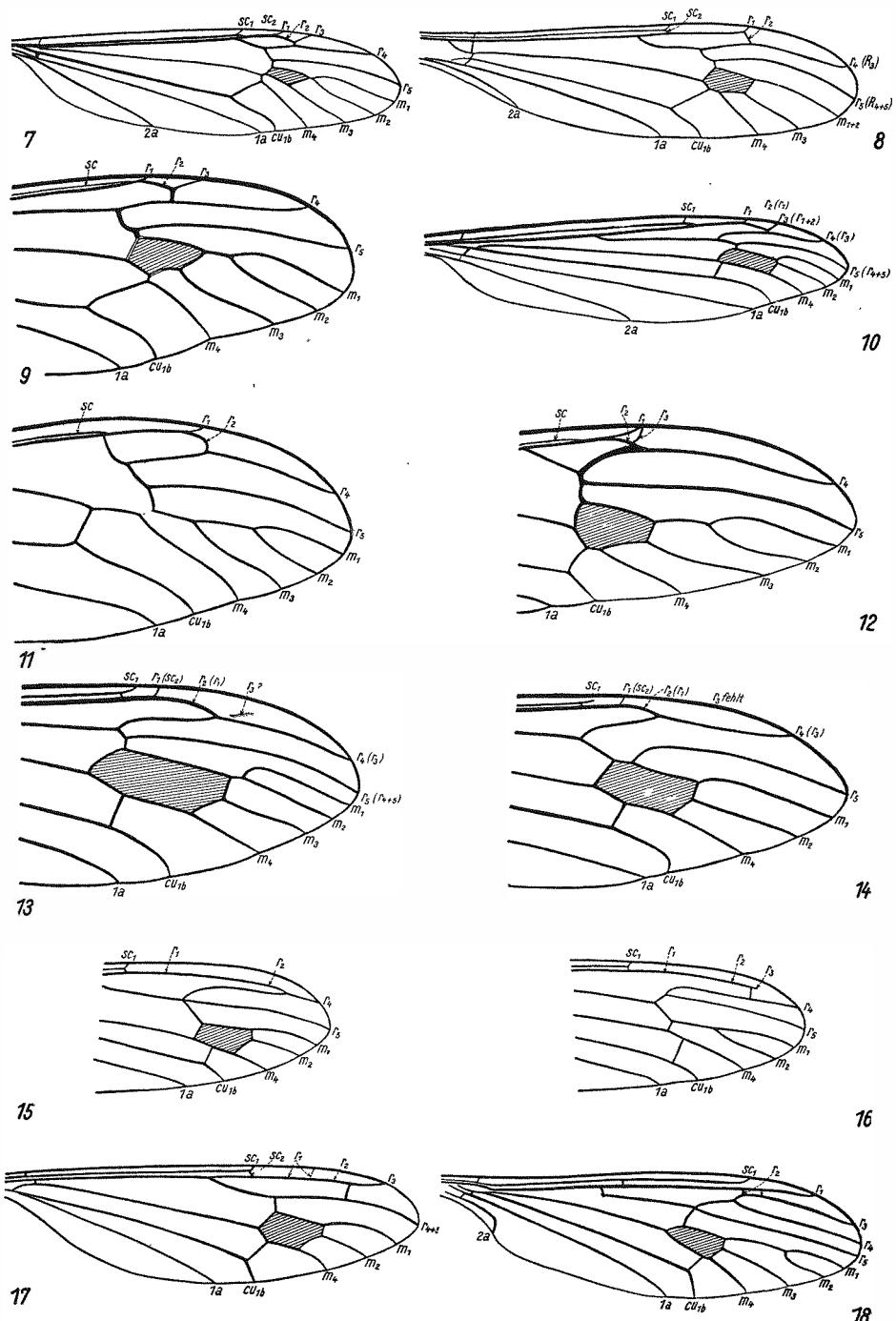
Die *Tipuliformia* sind nicht diejenige Dipterengruppe, deren Flügelgeäder dem Grundplan des Dipterengeäders am nächsten steht. Wenn sie hier an erster Stelle besprochen werden, so geschieht das, weil sie eine zweifellos alte und monophyletische Gruppe darstellen, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Nematocerengruppen nicht ganz leicht zu beurteilen sind (S. 375). Als monophyletische Gruppe erweist sie auch das Flügelgeäder. Sein Grundplan entspricht in fast allen Punkten dem Grundplan des Dipterengeäders (siehe s. 255). Er weicht aber hinsichtlich des Punktes 4 von ihm ab:  $r_2$  ist bei den *Tipuliformia* niemals frei, sondern mündet stets in  $r_1$ . Das ist eine gegenüber dem Grundplan des Dipterenflügels synapomorphe Übereinstimmung, durch die sich (unter anderem) alle *Tipuliformia* als Glieder einer monophyletischen Gruppe erweisen. Allerdings wird der Grundplan des Geäders bei vielen Teilgruppen der *Tipuliformia* apomorph weiter geändert. Aber das geschieht im Rahmen der einzelnen sogenannten Familien, Unterfamilien, Tribus etc.

1. Der Grundplan des Flügels der *Tipulidae* (vgl. Fig. 7—11) ist gegenüber dem Grundplan des Flügels aller *Tipuliformia* nur insofern weitergebildet, als  $r_{2+3}$  auf  $r_4$  verschoben ist, so daß also  $r_{2+3} + r_4$  mit  $r_5$  eine primäre Gabel bildet („Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ nach ALEXANDER 1927).

Der Ausgangszustand ist offenbar bei den *Tipuliformia* der, daß wie bei den *Tanyderidae*  $r_{2+3}$  und  $r_{4+5}$  eine primäre Gabel bilden. Dieser Zustand ist bei den *Limoniidae* zum Teil (siehe S. 262 und Fig. 19 und 20), bei den *Tipulidae* anscheinend niemals verwirklicht. Vielleicht kann man hier eine Konvergenz zu bestimmten *Limoniidae* feststellen, bei denen eine ganz ähnliche „Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ auftritt. Es ist aber auch nicht ganz ausgeschlossen, daß die *Tipulidae* mit bestimmten *Limoniidae* näher verwandt sind, als es heute scheint, daß also die *Tipulidae* gar nicht die Schwestergruppe der *Limoniidae* wären.

Die Umbildung des Komplexes ( $r_2$ ,  $r_3$ ,  $r_4$ ) geht bei den *Tipulidae* in der bereits im Grundplan erkennbaren Richtung noch sehr viel weiter, so daß  $r_2$  schließlich rückläufig wird und die Mündung von  $r_3$  eng an die Mündung von  $r_1$  heranrückt (Fig. 10, 12). Schließlich kann  $r_3$  ganz verloren gehen (Fig. 11).

Leider hat ALEXANDER, dem eine wesentliche Klärung dieser Verhältnisse im „Radialfeld“ zu danken ist, sich hier mehrfach irreleiten lassen. So sind z.B. in seiner Arbeit von 1927 die *Tipulidae* (dort *Tipulinae* genannt, Textfigure 43—47) in einen ganz unverständlichen Gegensatz gebracht zu den *Limoniidae*, dadurch, daß der hintere Ast des



Radialsektors ( $r_5$  der vorliegenden Arbeit) als Verschmelzungsprodukt von  $r_4$  und  $r_5$  aufgefaßt wird. Dadurch ergibt sich auch für die übrigen Äste des Radialsektors eine ganz verfehlte Deutung. Ähnlich ist es in der Arbeit von 1929, in der die von ihm jetzt bevorzugte Deutung des Flügels von „*Tanyptera* spec.“ (Taf. II, Fig. 6) ebenfalls unrichtig ist. Er scheint, wie die Abbildungen in seinen Arbeiten von 1942 zeigen, auch später die richtige Deutung in einigen Fällen (auch bei *Limoniidae*) nicht gefunden zu haben. Richtig ist dagegen die Deutung von HENDEL (in Taf. II, Fig. 7 bei ALEXANDER 1929), die allein den Flügel von „*Tanyptera* spec.“ in den Bauplan des Flügelgeäders der *Tipuliformia* einzuordnen gestattet.

Die von ALEXANDER (1927) ganz richtig erkannten Prozesse der „Cephalization of vein  $R_2$ “ und der „Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ sind eine ganz allgemeine Erscheinung bei allen *Tipuliformia*, die auch bei den *Tipulidae* nicht, wie ALEXANDER meint, durchbrochen ist.

Andere (apomorphe) Abwandlungen des Grundplanes des Tipuliden-geäders betreffen

die Aufhebung der Gabelung von  $m_{1+2}$  (über Stielbildung, Fig. 7, 9—11)  
bis zum völligen Verschwinden der Gabel: Fig. 8,

die Rückbildung (Öffnung) der Diskoidalzelle (durch Reduktion des Wurzelabschnittes von  $m_3$ ? Fig. 11)  
und die Rückbildung von  $sc_1$  (Fig. 9—11).

Die Einästigkeit von  $sc$  ist also kein Merkmal, das zum Grundplan des Tipulidengeäders gehört, sondern erst — und wie es scheint konvergent — im Laufe der Entwicklung der Familie bei verschiedenen engeren Verwandtschaftsgruppen aufgetreten ist.

Häufig wird angegeben, daß bei den *Tipulidae* — im Gegensatz zu den *Limoniidae* — die  $sc$  in  $r_1$  münden. So schreibt MANNHEIMS (1951, p. 2): „Bei den *Tipulidae* mündet die  $sc$  in den  $r$ , bei den Linomiiden und Cylindrotomiden dagegen in die Costa“. Das ist in dieser Form unzutreffend. Auch bei den *Tipulidae* gibt es Formen, bei denen der in die Costa mündende Gabelast der Subcosta (also  $sc_1$ ) erhalten ist, z.B. bei den Gattungen *Pehlkea*, *Tipulodina*, *Aldrovandia*, *Idiotipula*, *Habromastix* (Fig. 7, 8; andere Abbildungen bei PIERRE 1926), und sogar bei Arten der Gattung *Tipula* (z.B. *Tipula rubronigra* Alexander 1921). Die Abbildung von *Idiotipula* (Fig. 8) beweist, daß dies nicht nur bei sehr ursprünglich gebauten (plesiomorphen) Tipulidenflügeln der Fall ist, denn *Idiotipula* hat im Fehlen des  $r_3$  und in der Einästigkeit von  $m_{1+2}$  ein relativ stark apomorphes Flügelgeäder.

Die Gabelung von  $sc$  in  $sc_1$  und  $sc_2$  gehört also zum Grundplan auch des Tipulidengeäders. Trotzdem kann die Rückbildung von  $sc_1$  wenigstens als meist verwirklichte Tendenz auch als apomorpher Zug des Tipuliden-geäders betrachtet werden.

Fig. 7—18. Rezente *Tipuliformia* (7—9 und 11—12: *Tipulidae*; 10 und 13—17: *Cylindrotomidae*; 18: *Trichoceridae*). 7: *Pales dorsalis* Fabr.; 8: *Idiotipula confluens* Alex. (nach ALEXANDER 1921; in Klammern die Bezeichnungen von ALEXANDER); 9: *Xiphura atra* L.; 10: *Phalacrocerata replicata* L. (in Klammern die Bezeichnungen von PEUS 1952); 11: *Dolichopeza albipes* Ström; 12: *Tanyptrema spec.*; 13: *Cylindrotoma distinctissima* Meig. (in Klammern die Bezeichnungen von PEUS 1952); 14: *Triogma trisulcata* Schumm. (in Klammern die Bezeichnungen von PEUS 1952); 15: *Stibadocerodes tasmaniensis* Alex. (nach ALEXANDER 1927); 16: *Stibadocerodes australiensis* Alex. (nach ALEXANDER 1927); 17: *Stibadocerella albitarsis* de Meij. (nach ALEXANDER 1927); 18: *Trichocera regulationis* L.

2. Die *Limoniidae* (Fig. 19—28) stehen im Grundplan des Geäders dem Grundplan der *Tipuliformia* näher als die *Tipulidae*: Es gibt bei ihnen, im Gegensatz zu den *Tipulidae*, Formen, bei denen die primäre Gabelung des Radialsektors in  $r_{2+3} \rightarrow r_2, r_3$  und  $r_{4+5} \rightarrow r_4, r_5$  erhalten ist (Fig. 19, 20). Auch  $r_2$  hat manchmal (Fig. 20) noch den deutlichen Charakter einer Längsader, die nur kurz vor ihrer Mündung mit  $r_1$  verschmilzt. Bei den meisten Arten aber ist der Grundplan stark abgewandelt mit Ergebnissen, die in ganz ähnlicher Weise auch bei manchen *Tipulidae* erreicht werden:

Die Subcosta ist oft einästig. Es ist in diesem Falle aber stets  $sc_2$ , nicht wie bei den *Tiplulidae*  $sc_1$ , der reduziert wird (Fig. 22, 22, 26). Wie bei den *Tipulidae* wird  $r_{2+3}$  meist in Richtung der Flügelspitze auf  $r_4$  verschoben („Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ nach ALEXANDER). Der Rückbildung verfallen können  $r_2$  und  $r_3$ . Ob  $r_3$  einfach reduziert wird oder der ganzen Länge nach mit  $r_4$  verschmilzt (Fig. 25; hier ist  $r_2$  sehr schwach vorhanden) ist schwer zu beurteilen. Wenn dazu noch  $r_2$  rückgebildet wird, wie das anscheinend bei *Toxorhina* (Fig. 28) der Fall ist, kann die Deutung eines so stark vereinfachten Geäders sehr schwierig werden.

Die Vereinfachung des Geäders, die sich schon durch die Reduktion von  $r_2$ ,  $r_3$  und eventuell  $r_4$  ergibt, wird in vielen Fällen noch gesteigert durch Reduktionsvorgänge im Bereich der Media. Am einfachsten ist die Deutung, wenn die Diskoidalzelle erhalten ist (Fig. 21). Bei solchen Formen entspringen aus ihr 3 Äste der Media:  $m_{1+2}$ ,  $m_3$ ,  $m_4$ . Am häufigsten wird anscheinend die Gabelung von  $m_{1+2}$  rückgebildet. Vorgebildet ist das ja schon dadurch, daß  $m_{1+2}$  und  $m_2$  nicht getrennt, sondern mit gemeinsamem Stiel aus der Diskoidalzelle entspringen (Fig. 21).

Die Öffnung der Diskoidalzelle entsteht offenbar, abweichend von den *Tipulidae*, durch Reduktion von  $tp$ . Auch  $m_3$  kann zurückgebildet werden (Fig. 24).

Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse wird zweifellos noch manche Schlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Limoniidae* ermöglichen. Manches findet sich schon bei ALEXANDER (1927a). Doch ist hier zu beachten, daß das Geäder der *Lechriini* und *Limoniini* unrichtig gedeutet ist:  $r_2$  ist als „r“ (Querader),  $r_3$  als „ $R_2$ “,  $r_4$  als „ $R_3$ “ und  $r_5$  als „ $R_{4+5}$ “ bezeichnet.

Mit Sicherheit ist anzunehmen, daß die Reihenfolge, in der die verschiedenen (d. h. verschiedene Adern betreffenden) oben angedeuteten Reduktions- und Umwandlungsprozesse aufeinanderfolgen, in den einzelnen Verwandtschaftsgruppen verschieden ist. Man wird also, wenn man diese Reihenfolge und nicht den Einzelvorgang ins Auge faßt, auch bei Flügeln, die rein statisch betrachtet einander weitgehend gleichen, feststellen können, daß sie Durchgangsstadien (bzw. im Sinne der Deviationsregel

fixierte Durchgangsstadien) verschiedener Entwicklungsprozesse sind, und daß ihre Träger folglich verschiedenen Verwandtschaftsgruppen angehören. Dazu, und zur Prüfung der Frage, ob die bisherige Einordnung ihrer

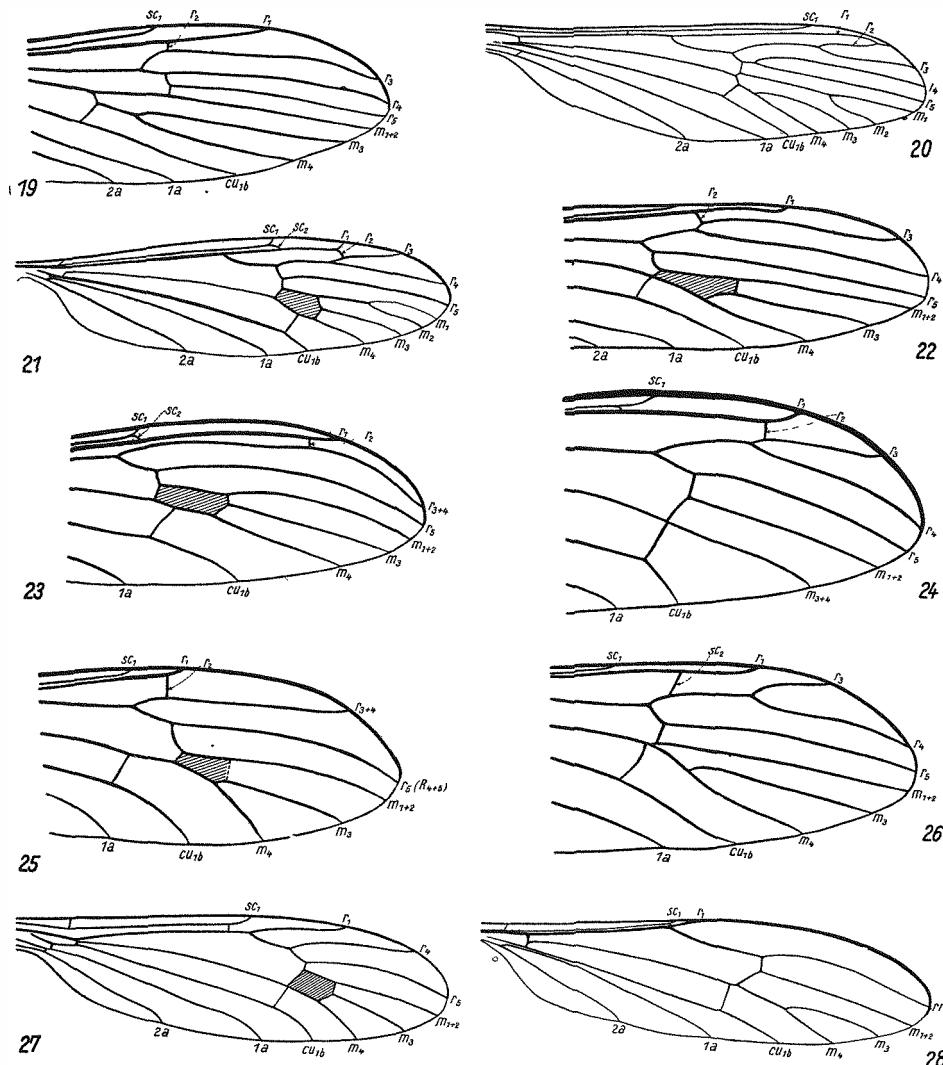


Fig. 19—28. Rezente *Tipuliformia* (*Limoniidae*). 19: *Molophilus flavoscutellatus* Lacksch.; 20: *Tricyphona protea* Alex. (nach ALEXANDER 1927); 21: *Limnophila ferruginea* Meig.; 22: *Erioptera trivialis* Meig.; 23: *Dicranoptyla livescens* Lw.; 24: *Hexatomia bicolor* Meig.; 25: *Antocha alpigena* Mik (die als unterbrochene Linie eingezeichnete tp fehlt bei dieser Art, ist aber bei anderen Arten der Gattung vorhanden; r<sub>2</sub> ist nur sehr schwach ausgebildet); 26: *Empeda nubila* Schumm.; 27: *Atarba picticornis* O.S. (nach ALEXANDER 1942); 28: *Toxorhina muliebris* O.S.

Träger im System zutreffend ist, würde aber eine Berücksichtigung anderer, nicht im Flügelgeäder liegender Körpermerkmale und Spezialistenkenntnisse der *Limoniidae* gehören.

3. Der Grundplan des Flügelgeäders der *Cylindrotomidae* (vgl. Fig. 12—17) stimmt in allen Punkten mit dem der *Tipuliformia* überein. Lediglich in den Gabelungsverhältnissen des Radialsektors ist der Grundplan des Cylindrotomidengeäders stärker apomorph: Die Wurzel von  $r_{2+3}$  ist stets in Richtung der Flügelspitze auf  $r_4$  verschoben (Fig. 10). Darin („Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ nach ALEXANDER) stimmen die *Cylindrotomidae* also mit dem Grundplan des Geäders der *Tipulidae* und mit einem großen Teil der *Limoniidae* überein.

Weiterbildungen des Grundplanes zeigen sich in den folgenden Merkmalen:

Rückbildung von  $sc_1$ . Dieser Gabelast ist auch sonst oft nur schwach ausgebildet und manchmal nicht mit Sicherheit nachweisbar (siehe die entsprechenden Abbildungen bei PEUS 1952)

Rückbildung des Endabschnittes von  $r_1$ . Auch hier gilt das vorstehend Gesagte.

Rückbildung von  $r_3$ . Diese Ader ist z.B. bei *Phalacrocerata replicata* noch deutlich vorhanden, bei anderen (z.B. *Triogma*, *Cylindrotoma*) verschwunden. Ein Rest scheint bei einem mit vorliegendem Flügel von *Cylindrotoma distinctissima* (Fig. 13) vorhanden zu sein. Am distalen Ende dieses verwaschenen Aderrudimentes(?) stehen auch 2 Makrotrichien, die sonst nur auf dem Flügelgeäder, nirgends aber auf der Flügelfläche vorkommen.

Rückbildung von  $m_3$ . In einigen Fällen hat die Media deutlich 4 freie Äste (Fig. 13), deren Deutung dann nicht schwer ist. Die 3 bei anderen Formen (z.B. *Triogma*) vorhandenen Äste würde man geneigt sein, in Analogie zu den *Limoniidae* als  $m_{1+2}$ ,  $m_3$  und  $m_4$  zu deuten. Das Vorhandensein eines Rudimentes von  $m_3$  bei *Phalacrocerata occidentalis Alex.* (siehe Abbildung bei PEUS 1952, p. 12, Fig. 15 bzw. ALEXANDER 1927b, Taf. 2, Fig. 4) zeigt aber, daß  $m_3$  zurückgebildet wurde. In gleicher Richtung weist wohl der Flügel von *Stibadocerodes australiensis Alex.* (Fig. 16), bei der durch Rückbildung von  $tp$  die Diskoidalzelle geöffnet ist. Die Dreiästigkeit der Media bei gewissen *Cylindrotomidae* und bei manchen *Limoniidae* beruht also auf Konvergenz (nicht-homologe Konvergenz!).

Durch Rückbildung von  $2a$  zeichnet sich nach ALEXANDER (1927b) die Gattung *Stibadocerella* aus. Bei ihr ist also, abweichend von allen übrigen *Tipuliformia* nur 1 Analader ( $1a$ ) vorhanden!

Die Deutung des Geäders der *Cylindrotomidae* enthält im Gebiete des Radius und Radialsektors auch in den neuesten Bearbeitungen (ALEXANDER 1942, PEUS 1952) Irrtümer, deren Berichtigung sich aus den Fig. 12

bis 18 ergibt. Ein Vergleich der Flügel von *Phalacrocerata* (Fig. 10) mit dem von *Limnophila* (Fig. 21) zeigt, daß eine abweichende Deutung im Sinne von ALEXANDER gezwungen erscheinen müßte, so daß ihr und nicht der hier vertretenen Deutung die Last des Beweises zufallen müßte.

Eine klare Antwort auf die Frage nach der näheren Verwandtschaft der *Cylindrotomidae* erlaubt das Flügelgeäder nicht. In der Tendenz zur Rückbildung von  $sc_1$  und ebenso in der Verschiebung von  $r_{2+3}$  auf  $r_4$  bereits im Grundplan stimmen die *Cylindrotomidae* zwar mit den *Tipulidae* überein, mit denen sie auch einige Merkmale der Metamorphosestadien gemeinsam haben (vgl. HENNIG 1950, p. 416). Man könnte diese Über-einstimmungen als echte Synapomorphien deuten und mit ALEXANDER (1927) eine nähere Verwandtschaft mit den *Tipulidae* annehmen. Aber Konvergenz ließe sich ebenfalls nicht ausschließen, zumal die *Cylindrotomidae* in der Öffnung der Diskoidalzelle durch Wegfall von *tp* und in der Bildung des Hinterrades der Diskoidalzelle durch  $m_{3+4}$  eher mit den *Limoniidae* übereinzustimmen scheinen. PEUS (1952, p. 60) ist sicher im Recht, wenn er eine „wirkliche gründlich vergleichende Durcharbeitung“ der „großen Gruppe der heutigen *Limoniidae*“ für die erst noch zu schaffende Voraussetzung für die Klärung der Frage hält. Eine relativ bedeutungslose Frage der Rangordnung ist sie übrigens nicht. Sie läuft auf eine Entscheidung über die „Schwestergruppe“ der *Cylindrotomidae* hinaus.

4. Die *Trichoceridae*<sup>1)</sup> (Fig. 18) sind eine der problematischsten Familien der Nematocera. Sie wurden lange Zeit unbestritten für nahe Verwandte der *Tipulidae* gehalten, bis namentlich die genauere Untersuchung der Larven veränderte Auffassungen zur Folge hatte. Mehrere Autoren nahmen daraufhin engere Beziehungen zu den *Phryneidae* an (EDWARDS, KEILIN, CRAMPTON). Ich selbst ordnete die Familie (1950) „versuchsweise“ bei den *Psychodiformia* ein.

Im Flügelgeäder stimmen die *Trichoceridae* in fast allen Punkten mit dem Grundplan der *Tipuliformia* überein. Sie sind insofern stärker apomorph als andere *Tipuliformia* (die dem Grundplane also näher stehen), als  $r_{2+3}$  bei ihnen, ebenso wie bei den *Tipulidae*, *Cylindrotomidae* und bei vielen (nicht allen) *Limoniidae* in Richtung der Flügelspitze auf  $r_4$  verschoben ist („Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ nach ALEXANDER). Dies ist ein starker Hinweis auf die Zugehörigkeit der *Trichoceridae* zu den *Tipuliformia*, denn etwas Vergleichbares tritt sonst im Flügelgeäder der Dipteren nicht auf, auch nicht bei denjenigen Gruppen, bei denen (wie bei allen *Tipuliformia* und konvergent zu diesen)  $r_2$  in  $r_1$  mündet. An eine nähere Verwandtschaft der *Trichoceridae* mit den *Tipulidae*, *Cylindrotomidae* oder denjenigen *Limoniidae*, mit denen sie in der Verschiebung von  $r_{2+3}$  auf  $r_4$  synapomorph übereinzustimmen scheinen, darf trotzdem nicht gedacht

<sup>1)</sup> Der auch von mir früher gebrauchte Name *Petauristidae* kann für die Familie nicht verwendet werden, da der Gattungsname *Petaurista* Meigen 1800 durch *Petaurista* Link 1795 — Mammalia präokkupiert ist.

werden, denn im Besitze von Ozellen (u. a.) sind die Imagines, im Vorhandensein einer eucephalen Kopfkapsel, eines vollständigen, hinten mit der Kopfkapsel verbundenen Tentorium und eines amphipneustischen Tracheensystems sind die Larven stärker plesiomorph als alle anderen *Tipuliformia*. Aber die Tatsache, daß gerade diese Merkmale, in denen die *Trichoceridae* von anderen *Tipuliformia* am stärksten abweichen und deren Vorhandensein viele Autoren (auch mich 1950) in der Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen unsicher gemacht hat, deutlich und ohne jeden Zweifel plesiomorph sind, liefert den Schlüssel für deren Deutung: Die Vorfahren der *Tipuliformia* müssen selbstverständlich als Imagines Ozellen, als Larven eine eucephale Kopfkapsel, ein vollständiges Tentorium und ein vollständiger mit Stigmen versorgtes (d. h. mindestens amphipneustisches) Tracheensystem gehabt haben. Das ist ein unbedingtes Postulat. Wenn die *Trichoceridae* diese Merkmale (im Gegensatz zu den übrigen *Tipuliformia*) besitzen, so deswegen, weil sie bei ihnen noch erhalten geblieben sind, während sie die übrigen *Tipuliformia* verloren bzw. weitergebildet haben. Die Tatsache, daß die *Trichoceridae* im Besitze der genannten, plesiomorphen Merkmale quantitativ stärker mit anderen Dipterengruppen (*Psychodiformia*, *Phryneidae*) übereinstimmen, besagt also gar nichts für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen, für deren Erörterungen nur die apomorphen Übereinstimmungen mit anderen Gruppen in Betracht kommen.

Diese aber weisen, wie gesagt, deutlich auf die *Tipuliformia* hin. HENDEL (in KÜKENTHAL-KRUMBACH) ist also sicherlich im Recht, wenn er die *Trichoceridae* als 1. Familie bei den *Tipuloidea* (diese entsprechen meinen *Tipuliformia*) einordnet.

Mit der Feststellung, daß die *Trichoceridae* in mancher Hinsicht stärker plesiomorph sind als alle anderen *Tipuliformia* ist nicht gesagt, daß dies für alle Merkmale zutreffen müßte. Neben dem oben genannten Merkmal (Verschiebung von  $r_{2+3}$  auf  $r_4$ ) sind die *Trichoceridae*, was das Flügelgeäder anbelangt, apomorph in der starken Verschiebung von  $sc_2$  in Richtung der Flügelwurzel, und in der langen Stielbildung, mit der  $m_{1+2}$  aus der Diskoidalzelle entspringt. Ob die Kürze und die starke Krümmung der  $2a$  plesiomorph oder apomorph ist, kann vorerst nicht entschieden werden, so wichtig diese Entscheidung namentlich für die Beurteilung der fossilen *Tipuliformia* wäre. Die *Trichoceridae* stammen in dieser Hinsicht recht gut mit den *Tanyderidae* (Fig. 33) überein. Bei anderen *Tipuliformia* ist  $2a$  meist viel länger. Es ist aber nicht gesagt, daß dies der Ausgangszustand ist. Es wäre denkbar, daß die Verlängerung der  $2a$  und die Verschiebung ihrer Mündung in Richtung der Flügelspitze sekundär durch die Rückbildung des Analfeldes und die starke Verschmälerung des Flügels bedingt ist. Es wäre aber auch denkbar, daß die Form und die Kürze der  $2a$  bei den *Trichoceridae* ähnlich wie bei den *Tanyderidae* (und dann konvergent zu diesen) als fixierte Vorstufe ihrer schließlichen Rückbildung an-

gesehen werden muß. Als eindeutig apomorphe Weiterbildung des Grundplanes kommt bei der chilenischen Artengruppe von *Paracladura* Öffnung der Diskoidalzelle vor.

b) *Tipuliformia* aus dem Mesozoikum (Fig. 29—32)

Die ältesten mit Sicherheit bekannten Dipterenflügel stammen aus dem Oberlias von Dobbertin (Mecklenburg). Ein großer Teil von ihnen wird von HANDLIRSCH in die „Familie *Architipulidae*“ gestellt. Nur wenige von diesen Fossilien lassen sich aber nach den vorliegenden Abbildungen mit einiger Sicherheit beurteilen. Die Zugehörigkeit zu den *Tipuliformia* läßt sich wenigstens für alle die Formen mit Sicherheit erweisen, bei denen

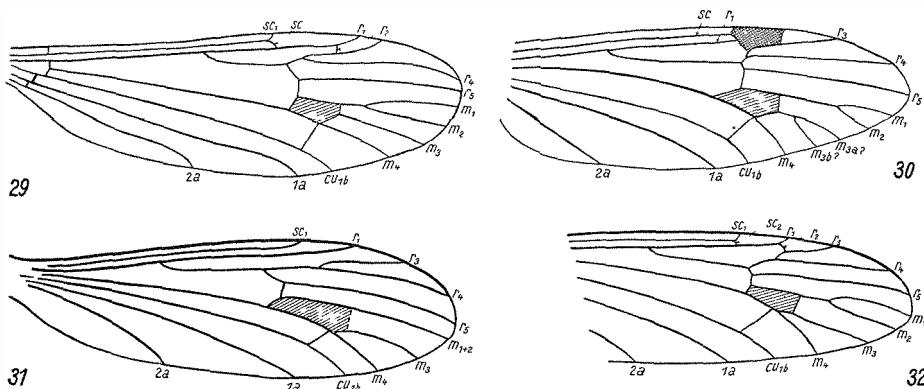


Fig. 29—32. *Tipuliformia* aus dem Mesozoikum (Ober-Lias von Mecklenburg). 29: *Gymnoplistia leucopeza* postica Alex. (rechte Limoniide, zum Vergleich mit Fig. 32; nach ALEXANDER 1929); 30: *Mesotipula brachyptera* Handl. (nach HANDLIRSCH 1928); 31: *Eotipula longa* Handl. (nach HANDLIRSCH 1938); 32: *Architipula clara* Handl. (nach HANDLIRSCH 1938)

$r_2$  in  $r_1$  mündet, und bei denen 2 Analadern ausgebildet sind. Von diesen fossilen Arten aber zeigt keine einzige ein so stark plesiomorphes Geäder wie etwa die rezente Gattung *Tricyphona* (besonders *Tr. protea*, Fig. 20), mit noch ursprünglicher Gabelung des Radialsektors und Längsader-Charakters von  $r_2$ . Bei allen ist die Wurzel von  $r_{2+3}$  in Richtung der Flügelspitze auf  $r_4$  verschoben („Capture of vein  $R_4$  by  $R_{2+3}$ “ nach ALEXANDER). Falls dies nicht als frühe Konvergenz zu bestimmten rezenten apomorphen *Tipuliformia* angesehen werden soll, würde das beweisen, daß im Oberlias schon bestimmte Teilstämme der *Tipuliformia* vorhanden waren, neben denen dann natürlich auch noch die bisher unbekannten Vorfahren der heute noch plesiomorphen Formen (wie etwa *Tricyphona*) gelebt haben müßten. Dafür sprechen noch weitere Gründe, wie das folgende zeigen soll.

HANDLIRSCH (1908, p. 590) hat die Familie *Architipulidae* auf Formen begründet, „die sich dem Geäder nach kaum von den rezenten Tipuliden unterscheiden“, weil er „bei einer dieser Formen einen Hinterleib fand,

der relativ dick ist“, so daß er „vermuten kann, daß die liasischen Formen noch nicht so schlank waren, wie es die rezenten Tipuliden sind. Vielleicht waren ihre Larven auch noch eucephal.“ Wie aus dem weiteren Text hervorgeht, bezieht sich die Bemerkung über den dicken Hinterleib auf *Protipula crassa* Handl., eine ihrem Geäder nach sehr problematische Form: weder  $sc$  noch  $2a$  sind vollständig erkennbar, Radialsektor und Media sind 3-ästig, über den Verbleib von  $r_2$  ist nichts bekannt. Die Tatsache, daß die Media 3-ästig ist, schließt die Möglichkeit aus, daß es sich bei *Protipula* um eine Vorfahrenform einer der Hauptgruppen der *Tipuliformia* handelt. Eine überzählige Querader zwischen  $r_5$  und  $m_{1+2}$ , die HANDLIRSCH zeichnet, dürfte auf jeden Fall, wenn es sich nicht um ein Artefakt handelt, eine Sonderbildung sein. Jedenfalls bleibt *Protipula* als praktisch undeutbar besser außer Betracht.

Interessanter ist die Gattung *Eotipula* (Fig. 31). HANDLIRSCH hat in dieser Gattung 6 Arten aus dem Oberlias von Dobbertin beschrieben. Die genaue Deutung dieser Fossilien leidet unter der Tatsache, daß HANDLIRSCH vom Radialsektor nur 3 Äste abbildet, die offenbar als  $r_3$ ,  $r_4$  und  $r_5$  zu deuten sind. Der Verbleib von  $r_2$  ist unbekannt. Es bleibt offen, ob HANDLIRSCH ihn übersehen, ob er nur sehr schwach oder gar nicht abgedrückt worden ist, oder ob er im Flügel wirklich fehlte. Für die Einordnung von *Eotipula* wäre aber die Entscheidung dieser Frage von großer Bedeutung. Dafür, daß *Eotipula* wirklich zu den *Tipuliformia* gehört, spricht das Vorhandensein von 2 Analadern im Verein mit der Dreiästigkeit der Media. Bei allen anderen Dipterengruppen außer den *Tipuliformia* ist offenbar eine Dreiästigkeit der Media erst nach der Rückbildung von  $2a$  erreicht worden. Die Dreiästigkeit der Media bei den *Eotipula*-Arten würde für deren Zugehörigkeit zu einer der Teilgruppen der *Limoniidae* sprechen (z.B. *Antochinae*, *Limoniinae*, *Eriopterinae* o. a.). Zwar gibt es auch *Tipulidae* (und *Cylindrotomidae*) mit zweiästiger Media. Die Zugehörigkeit von *Eotipula* zu den *Limoniidae* (und nicht den *Tipulidae* oder *Cylindrotomidae*) scheint aber daraus hervorzugehen, daß bei allen Arten, bei denen nach HANDLIRSCH Abbildungen  $sc$  erkennbar ist, diese Ader in die Costa und nicht in  $r_1$  mündet. Es ist also wie bei denjenigen *Limoniidae*, bei denen  $sc$  ungegabelt ist,  $sc_1$  und nicht wie in solchen Fällen bei *Tipulidae* und *Cylindrotomidae*  $sc_2$  erhalten. Weiter spricht dafür die allgemeine Gestalt der Diskoidalzelle und die Tatsache, daß  $tp$  bei *Eotipula longa* nur schwach ausgebildet und  $m_3$  ähnlich wie bei vielen *Limoniidae* an  $m_4$  angegliedert zu sein scheint. Auch ALEXANDER (1927, p. 57) ist der Ansicht, daß *Eotipula* zu den *Limoniidae* (die er nur als Unterfamilie wertet) gehört. Er zieht zu Unrecht noch die *Trichoceridae* in Betracht. Diese Familie scheidet aber aus, da bei *Eotipula*  $m_{1+2}$  ungegabelt, bei den *Trichoceridae* aber noch gegabelt ist.

Die Gattung *Eotipula* könnte also durchaus einem der Teilstämme der *Limoniidae* angehören, bei dem  $m_{1+2}$  ungegabelt ist. Der Obere Lias

wäre dann als *Terminus-post-quem-non* für die Aufspaltung der *Tipuliformia* in mehrere heute noch existierende Teilstämme anzusehen.

Dafür spricht auch die Gattung *Architipula* (Fig. 32). HANDLIRSCH unterscheidet in dieser Gattung eine größere Anzahl von Arten. Am klarsten ist seine Abbildung von *A. clara* Handl. Diese Form lässt sich mit Sicherheit als Angehörige der *Tipuliformia* erweisen:  $2a$  ist vorhanden und  $r_2$  mündet in  $r_1$ . Die genauere Einordnung ist aber schwierig. Verhältnismäßig apomorph ist die Art nur in der Verschiebung von  $r_{2+3}$  auf  $r_4$ , in der Rücklaufigkeit von  $r_2$  und darin, daß die gegabelte  $m_{1+2}$  mit einem deutlichen Stiel aus der Diskoidalzelle entspringt. Diese apomorphen Merkmale besitzen die *Trichoceridae*, manche *Tipulidae* und *Limoniiidae*. Zu allen diesen Gruppen könnte *A. clara* gehören. Sie könnte wohl eine Vorfahrenform (oder jedenfalls eine relativ plesiomorphe Art) der *Trichoceridae*, nicht aber der *Tipulidae* und *Limoniiidae* sein, da bei den letzteren Familien in der rezenten Fauna noch stärker plesiomorphe Formen vorkommen. Gegen die Zugehörigkeit zu den *Tipulidae* spricht die geringe Größe des Flügels. Keiner der von HANDLIRSCH abgebildeten *Architipula*-Flügel ist länger als der Flügel der rezenten Gattung *Trichocera*. Da in *Eotipula* aus dem Oberlias eine Form vorliegt, die in eine apomorphe Teilgruppe der *Limonidae* zu gehören scheint (mit unggabelter  $m_{1+2}$ ) und danach die Existenz mehr plesiomorpher Formen (mit getrennten  $m_1$  und  $m_2$ ) zur gleichen Zeit gefordert werden muß, ist es durchaus wahrscheinlich, daß *Architipula clara* einer solchen mehr plesiomorphen Teilgruppe angehört, wobei aber mehrere Möglichkeiten offenbleiben.

Die übrigen, von HANDLIRSCH abgebildeten *Architipula*-Flügel sind weniger klar. Bei keinem dieser Flügel ist  $sc$  gegabelt gezeichnet. Das kann darauf beruhen, daß der oft schwache Ast  $sc_2$  übersehen wurde, daß er nicht abgedrückt wurde, oder daß er wirklich fehlte. Keine dieser Möglichkeiten würde gegen die Zugehörigkeit zu den *Limoniiidae* sprechen. Bei *A. conspicua*, *major* und *obliqua* (sämtlich von HANDLIRSCH beschrieben) bildet HANDLIRSCH  $r_2$  ab, der auch hier in  $r_1$  mündet. Das beweist (neben dem Vorhandensein von 2 Analadern) für diese Arten also mindestens die Zugehörigkeit zu den *Tipuliformia*. Bei den übrigen Arten (*A. stigmatica*, *latipennis*, *elegans*, *seebachiana*, *debilis*, *nana*, *minuta*, *parva*, *pulla*, *geinitzi*, *pusilla*, *vicina*, *simplex*, *intermedia*, *areolata*, *dubia*, sämtlich von HANDLIRSCH beschrieben, und bei *A. seebachi* Geinitz) zeichnet HANDLIRSCH  $r_2$  nicht; oft ist das Radialfeld überhaupt unklar. Es kann also sein, daß  $r_2$  nur übersehen wurde oder nicht abgedrückt ist, was bei der geringen Größe der Flügel nicht verwunderlich wäre, auch wenn  $r_2$  im Flügel selbst vorhanden war. Die allgemeine Ähnlichkeit mit dem Flügel von *A. clara*, die abgesehen von den erwähnten Unterschieden nur belanglose Merkmale betrifft, macht es aber sehr wahrscheinlich, daß es sich bei den genannten Flügeln wirklich um nahe Verwandte von *A. clara* handelt. Bei einem Flügel von *A. minuta* hat HANDLIRSCH 3 Analadern gezeichnet, was kaum

zutreffen kann. Wahrscheinlich handelt es sich bei der 3. um ein Artefakt. Die große Ähnlichkeit der von HANDLIRSCH gezeichneten Flügel läßt auch die Frage auftauchen, ob es sich wirklich bei allen um verschiedene Arten handelt. Wie soll man bei fossilen Formen die individuelle Variabilität beurteilen? Nachdem PEUS (1952) bei *Cylindrotomidae* die erstaunliche Breite der individuellen Variabilität im Flügelgeäder gezeigt hat, wird man auch bei *Architipula* in der angedeuteten Frage skeptisch sein dürfen.

Die von BODE (1907) zunächst unter dem gemeinsamen Namen *Phryganidium arcuiferum* beschriebenen und abgebildeten Flügel aus dem Oberlias von Braunschweig, die HANDLIRSCH später (1938) als *Architipula arcuifera* Bode, *A. brunsvicensis* Handl. und *A. bodei* Handl. bezeichnete, sind kaum zu deuten. Da bei allen  $r_2$  in  $r_1$  zu münden scheint, ist wenigstens die Zugehörigkeit zu den *Tipuliformia* wahrscheinlich. BODES Zeichnungen des Flügelgeäders ist aber kaum einwandfrei, da er Gabelungen im Bereich der Analadern und im Bereich von  $r_5$  usw. zeichnet. Wahrscheinlich hat er allerlei zufällige Linien im Abdruck fälschlich als Teile des Geäders angesehen. Immerhin es ist wahrscheinlich, daß die Flügel mit den von HANDLIRSCH beschriebenen Arten der „Gattung“ *Architipula* nahe verwandt sind und wie diese in den Limoniidenkreis gehören.

Ähnliches gilt für *Corethrium pertinax* Westw. aus dem Malm (Unt. Purbeck von England), bei dem ebenfalls die Mündung von  $r_2$  in  $r_1$  für die Zugehörigkeit zu den *Tipuliformia* spricht, eine genauere Deutung aber unmöglich ist.

Sehr schwer zu beurteilen sind auch die von HANDLIRSCH ebenfalls aus dem Oberlias von Dobbertin beschriebenen beiden Arten der Gattung *Mesotipula* (*M. brachyptera* und *curvata*), da auch bei diesen Arten  $r_2$  nicht gezeichnet und der Verbleib dieser Ader unbekannt ist (Fig. 30). Für die Zugehörigkeit zu den *Tipuliformia* könnte, mit der gleichen Argumentation wie bei *Eotipula*, nur das Vorhandensein von 2 Analadern sprechen. Hier fehlt aber die bei der Beurteilung von *Eotipula* (siehe oben) so wichtige Voraussetzung der Dreiästigkeit der Media. Bei *Mesotipula* wäre — im Gegenteil — auch die Media unzweideutig vierästig! In HANDLIRSCHS Abbildungen (vgl. Fig. 30) entspringen aus dem Distalrand der Diskoidalzelle 2 gegabelte Media-Äste, neben denen die in der vorliegenden Arbeit als  $m_4$  bezeichnete Ader ebenfalls vorhanden ist. Das könnte so gedeutet werden, daß bei *Mesotipula*  $m_4$  bis  $m_4$  als getrennte Äste vorhanden sind und daß die in der vorliegenden Arbeit als  $m_4$  bezeichnete Ader (die bei *Mesotipula* ja außerdem vorhanden ist) in Wirklichkeit als  $cu_{1a}$  zu deuten wäre. Dann wäre also die S. 252—253 vertretene Deutung, nach der im Grundplan des Dipterengeäders  $m_4$  mit  $cu_{1a}$  verschmolzen ist (zu der Ader, die in der vorliegenden Arbeit kurz als  $m_4$  bezeichnet wird) falsch. Dagegen spricht aber, daß bei Dipteren sonst keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme zu finden sind, und daß *Mesotipula* wegen der Unklarheiten im

Radialis-Gebiet keine eindeutige Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen gestattet, für einen sicheren Beweis also unbrauchbar ist. Es lassen sich auch die beiden Möglichkeiten nicht ausschließen, daß entweder die hintere, aus der Diskoidalzelle entspringenden Gabeläste nicht als  $m_3$  und  $m_4$ , sondern als sekundäre Gabelbildung von  $m_3$  ( $m_{3a}$  und  $m_{3b}$ ) zu deuten sind, was freilich sonst bei Dipteren nicht vorkommt und eine Besonderheit von *Mesotipula* sein müßte, oder aber, daß *Mesotipula* überhaupt nicht zu den Dipteren gehört. Für phylogenetische Erörterungen über das System der Dipteren muß *Mesotipula* jedenfalls vorläufig außer Betracht bleiben.

Ähnliches gilt für die von TILLYARD (1933) aus dem Oberen Lias von England beschriebene Gattung *Liassotipula*, deren Geäder ziemlich rätselhaft und von TILLYARD möglicherweise nicht richtig wiedergegeben ist.

Undeutbar bleibt auch *Tipularia teyleri* Weyenb. aus dem Malm (Lithogr. Kalk) von Solnhofen. Die Abbildung WEYENBERGHS läßt an ein zu den *Culicidae* oder *Tendipedidae* gehörendes Männchen denken (Büschenfühler), doch ist eine sichere Beurteilung dieser Form ganz unmöglich, da das Flügelgeäder nicht erkennbar ist.

Von größtem Interesse müßten die von WIELAND (1925) aus dem Rhaet von Argentinien beschriebenen „*Tipuliformia*“ sein. Für *Tipuloidae rhaetica* Wiel. hat aber schon TILLYARD (1925) nachgewiesen, daß es sich unbestreitbar um einen Homopterenflügel handelt. *Tipulidites affinis* Wiel. könnte eher zu den *Tipuliformia* gehören, doch ist die Zeichnung WIELANDS sicher nicht korrekt, so daß eine Deutung des Flügels kaum möglich ist. Auch für diese Art lehnt TILLYARD (1925) wohl zweifellos mit Recht die Zugehörigkeit zu den Dipteren ab.

Die nicht ganz wenigen Angaben über mesozoische *Tipuliformia* enthalten also nur ganz wenig Brauchbares. Verwendbar sind überhaupt nur wenige Arten der „Gattungen“ *Architipula* und „*Eotipula*“. Diese beweisen aber immerhin folgendes:

1. Die Existenz der Gruppe *Tipuliformia* im Oberlias ist gesichert.
2. Da die *Tipuliformia* im Bau des Radialfeldes apomorph sind gegenüber dem Grundplan des Dipterengeäders, würde das Vorhandensein der *Tipuliformia* im Oberlias die gleichzeitige Existenz auch anderer Dipteren mit stärker plesiomorphem Flügelgeäder auch dann beweisen, wenn diese als Fossilien nicht bekannt wären.
3. Die Gattung *Eotipula* gehört wahrscheinlich einer relativ apomorphen Teilgruppe der *Limoniidae* an, die durch Dreiästigkeit der Media ausgezeichnet ist. Unsicher ist dieser Schluß vor allem deswegen, weil über  $r_2$  aus den Abbildungen HÄNDLIRSCHS nichts zu entnehmen ist.
4. Wenn Punkt 3 gilt, muß auch die gleichzeitige Existenz stärker plesiomorpher Formen mit 4-ästiger Media angenommen werden, da die rezenten *Tipuliformia* mit 4-ästiger Media nicht von *Eotipula* abstammen können.

5. Bestimmte Arten der „Gattung“ *Architipula* (z.B. *A. clara* Hand.) entsprechen wahrscheinlich den in Punkt 4 geforderten Formen. Ob sie aber zu den *Trichoceridae* (deren rezente Arten im Flügelgeäder sämtlich stärker apomorph sind und als Nachkommen von *Architipula* also durchaus in Frage kommen) gehören oder zu einer Teilgruppe der *Limoniidae* (natürlich einer anderen, stärker plesiomorphen Teilgruppe als *Eotipula*), kann nicht entschieden werden.
6. Da selbst *Architipula* in der Gabelung des Radialsektors stärker apomorph ist als bestimmte rezente *Limoniidae* (z.B. *Tricyphona* Fig. 20) muß die Existenz solcher stärker plesiomorpher Formen im Oberlias also ebenfalls gefordert werden, da die Abstammung solcher plesiomorpher Formen wie *Tricyphona* von den relativ apomorphen Formen wie *Architipula* nicht wahrscheinlich ist bzw. nur angenommen werden kann, wenn man eine Umkehr der Entwicklung annehmen will.

Wie groß die Zahl der im Oberlias anzunehmenden Teilstämme der *Tipuliformia* ist, bleibt zum Teil deswegen unsicher, weil die Verwandtschaftsbeziehungen der *Tipulidae* und *Cylindrotomidae* zu den *Limoniidae* (bzw. zu einer oder der anderen Teilgruppe dieser sogenannten Familie) ungeklärt sind. Wenn aber *Eotipula* nach Punkt 3 wirklich einer relativ apomorphen Teilgruppe der *Limoniidae* angehört, dann muß die Existenz von mindestens 3 auch heute noch vertretenen Teilgruppen der *Tipuliformia* im Oberlias angenommen werden; es sind dies: 1. diejenige Teilgruppe der *Limoniidae*, der *Eotipula* angehören würde, 2. die *Trichoceridae* (da diese in mancher Hinsicht stärker plesiomorph sind als alle anderen *Tipuliformia*) – dieser Teilgruppe könnte *Architipula* angehören – und schließlich eine 3. Gruppe, die mit den *Limoniidae* näher verwandt wäre als mit den *Trichoceridae* aber hinsichtlich der Gabelung der Media und des Radialsektors stärker plesiomorph sein müßte als *Eotipula*.

Will man nicht annehmen, daß *Eotipula* und *Architipula* als frühe Konvergenzbildungen zu bestimmten relativ apomorphen rezenten *Limoniidae* anzusehen sind, und daß die rezenten *Tipuliformia* von anderen heute als Fossilien noch ganz unbekannten Vorfahren abstammen, dann ist also die Annahme mindestens dreier heute noch lebender Teilstämme der *Tipuliformia* im Oberlias ganz unabweisbar. Mindestens die *Trichoceridae* und wahrscheinlich weitere Teilgruppen der *Tipuliformia* sind also sicherlich älter als die sogenannten Cyclorrhaphen-Familien. Für eine spätere Erörterung über die Objektivierung der Randordnungen ist diese Feststellung wichtig.

## 2. *Psychodiformia*

### a) Das Flügelgeäder der rezenten Formen (Fig. 33—39)

Zu den *Psychodiformia* gehören nach neuerer Auffassung die *Tanyderidae*, *Psychodidae* und *Liriopoeidae*. Es ist wiederholt festgestellt worden, daß die *Tanyderidae* das am stärksten plesiomorphe (ursprünglichste)

Flügelgeäder von allen Dipteren besitzen. Der Grundplan des Flügelgeäders der *Psychodiformia* weicht in keinem Punkte vom Grundplan des Dipterengeäders ab (siehe S. 255).

1. Diese Feststellung gilt zugleich für die *Tanyderidae*. Oft wird zwar angegeben, daß nur eine Analader ( $1a$ ) vorhanden sei (so z.B. auch ALEXANDER 1942, p. 183 und Fig. 18, p. 183). Bei *Protoplasa fitchii* O. S. ist aber die 2. Analader ( $2a$ ) wenn auch blaß, so doch deutlich bis zum Flügelrande entwickelt (Fig. 33).<sup>1)</sup> Für die Ursprünglichkeit des Flügelgeäders spricht auch die Labilität der Queradern: bei den Arten der einen Gattung *Tanyderus* oder *Protoplasa* können zusätzliche Queradern vorhanden sein oder fehlen (siehe auch Fig. 33). COMSTOCK (1918) hat die bei *Protoplasa fitchii* zwischen  $m_3$  und  $m_4$  vorhandene überzählige Querader (*acc.* in Fig. 33) als Wurzelstück der im übrigen mit  $cu_{1a}$  verschmolzenen  $m_4$  gedeutet. Das ist aber wahrscheinlich nicht richtig. Die Wurzel von  $m_4$  dürfte im Sinne der oben (S. 252) vertretenen Deutung eher in der hier als  $tb$  bezeichneten scheinbaren Querader zu suchen sein.

Die große Ursprünglichkeit des Flügelgeäders der *Tanyderidae* lässt die Frage entstehen, ob diese Familie nicht als Schwestergruppe aller übrigen Dipteren anzusehen ist, die ja alle den Grundplan des Flügelgeäders stärker abgewandelt haben. CRAMPTON (1926) hat aber überzeugend nachgewiesen, daß die *Tanyderidae*, *Psychodidae* und *Liriopidae* offenbar eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden. Diese 3 Familien zeigen die folgenden synapomorphen Übereinstimmungen:

Verschmelzung des abgetrennten Meron der  $p_2$  mit dem unteren Teil der Epimeren. Diese Eigentümlichkeit kommt aber (offenbar infolge Konvergenz) auch bei anderen Dipteren vor.

Auffällige Annäherung des metathorakalen Stigmas an die Halterenbasis. Abgrenzung eines besonderen „Subalifer“-Sklerites am Thorax, das sonst bei keiner anderen Dipterenfamilie auftritt.

Ob auch die von CRAMPTON genannte Unvollständigkeit der Anepisternal- und Scutalnaht als synapomorphe Übereinstimmung zu werten ist, muß fraglich bleiben.

Auch sonst zeigen die *Tanyderidae* nicht durchaus plesiomorphe Züge: im Verlust der Ozellen stimmen sie mit vielen anderen Dipterenfamilien überein, im Verlust der imaginalen Mandibeln sind sie stärker apomorph als z.B. manche Psychodidenformen (u. a. Dipteren) und auch die Larven zeigen eine ganze Reihe von apomorphen Zügen. Alles das wäre aber nicht entscheidend, wenn nicht die oben genannten synapomorphen Überein-

<sup>1)</sup> Noch stärker plesiomorph ist die Gattung *Nothoderus*, bei der ein freier Mündungsabschnitt von  $sc_2$  erhalten ist. Ob auch bei ihr  $2a$  deutlich ist, ist mir unbekannt.

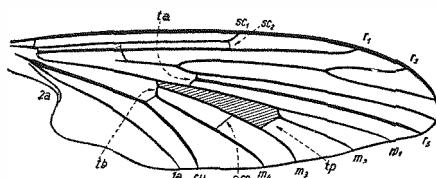
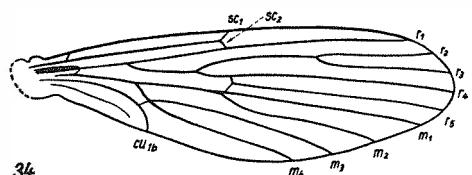
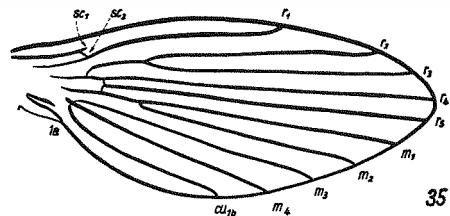


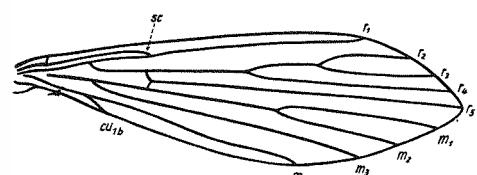
Fig. 33. *Protoplasa fitchii* O.S. (Tanyderidae)



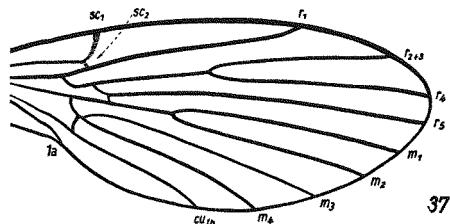
34



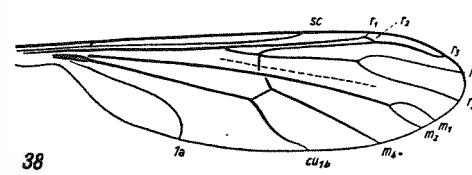
35



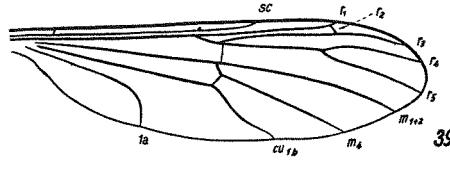
36



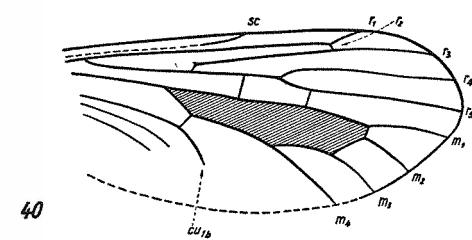
37



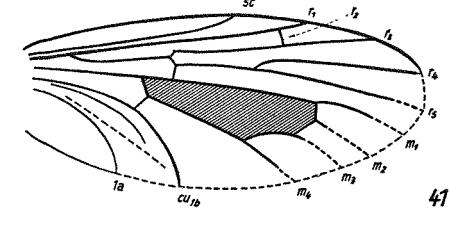
38



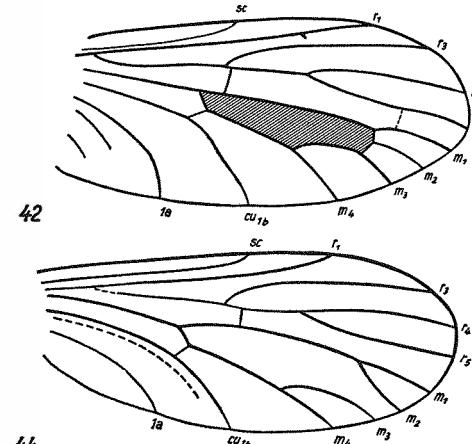
39



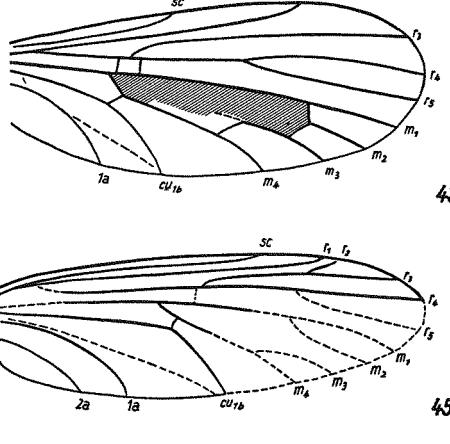
40



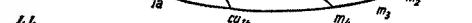
41



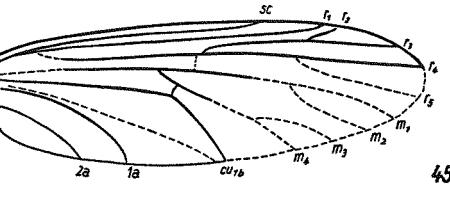
42



43



44



45

stimmungen (bes. Punkt 3) mit anderen *Psychodiformia* vorhanden wären. Die Tendenz zur Rückbildung der 2a (die zwar im Grundplan vorhanden ist, sonst aber meist fehlt) ist ebenfalls apomorph.

2. Die *Psychodidae* (Fig. 34—37) sind im Grundplan des Flügelgeäders gegenüber den *Tanyderidae* apomorph

im Fehlen der Diskoidalzelle: offenbar durch Verlust der *tp*,

im Fehlen der 2. Analader (2a): Konvergenz zu den meisten *Tanyderidae*.

Dieser Grundplan zeigt bei einigen Teilgruppen aber interessante Weiterbildungen. Er ist bei den *Bruchomyiinae* nur durch eine geringe morphologische Lücke von den *Tanyderidae* getrennt (Fig. 34).

An diese *Bruchomyiinae* schließen sich, auch was die inzwischen beschriebenen Larven anbetrifft, morphologisch wiederum die *Phlebotominae* an (Fig. 36). Diese Unterfamilie ist in mancher Hinsicht plesiomorph. Für die Imagines gilt das schon hinsichtlich des Besitzes von Mandibeln, die selbst den *Tanyderidae* fehlen. Im Flügel sind die *Phlebotominae* insofern apomorph, als die Wurzel von  $r_{2+3}$  in Richtung der Flügelspitze auf  $r_4$  verschoben erscheint. Es ist dies also eine ähnliche Erscheinung wie bei vielen *Tipuliformia* („Capture of vein  $r_4$  by  $r_{2+3}$ “, nur daß bei allen *Phlebotominae* beide Gabeläste ( $r_2$  und  $r_3$ ) der vorderen Radialisgabel stets frei münden. Als Weiterbildung dieses Zustandes ist wohl das Flügelgeäder von *Sycorax* und *Trichomyia* (Fig. 37) anzusehen. Bei beiden Gattungen ist der Radialsektor 3-ästig. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß diese Dreiästigkeit durch Verlust der Gabelung von  $r_{2+3}$  erreicht wurde (vgl. Fig. 36 *Phlebotomus* mit Fig. 37 *Trichomyia*).

In einen gewissen Gegensatz zu den *Bruchomyiinae*, *Phlebotominae*, *Sycoracinae* und *Trichomyiinae* können die *Psychodinae* (Fig. 35) gestellt werden. Das kommt schon in der Atemrohrbildung der Larven zum Ausdruck. Im Flügelgeäder ist bei den *Psychodinae* die Vierästigkeit des Radialsektors anscheinend meist erhalten. Die Entwicklung führt hier, im Gegen teil, zu einer Verschiebung aller Gabelungspunkte des Geäders in Richtung der Flügelwurzel. Es wäre die Frage zu prüfen, ob diese Unterschiede die Annahme eines Schwesterngruppenverhältnisses zwischen den *Psychodinae* und den übrigen Unterfamilien der *Psychodidae* begründen können.

Fig. 34—37. *Psychodidae*; Fig. 38—45. *Liriopoeidae*. 34: *Nemopalpus zelandiae* Alex. (nach ALEXANDER 1927); 35: *Ulomyia fuliginosa* Meig.; 36: *Phlebotomus papatasii* Scop.; 37: *Trichomyia urbica* Curt. (das Geäder der Gattung *Sycorax* ist praktisch identisch); 38: *Liriope scutellaris* Meig.; 39: *Bittacomorphella nipponensis* Alex. (nach ALEXANDER 1927); 40: *Proptychoptera megapolitana* Handl. (nach HANDLIRSCH 1938); 41: *Proptychoptera similis* Handl. (nach HANDLIRSCH 1938); 42: *Proptychoptera maculata* Handl. (nach HANDLIRSCH 1938); 43: *Proptychoptera liasina* Handl. (nach HANDLIRSCH 1909); 44: *Eoptychoptera simplex* Handl. (nach HANDLIRSCH 1909); 45: *Eolimnobia geinitzi* Handl. (nach HANDLIRSCH 1909). Die in Fig. 40—45 dargestellten Arten aus dem Ober-Lias von Mecklenburg

Von den meisten Autoren wird die Dreiästigkeit des Radialsektors bei *Sycorax* und *Trichomyia* übrigens nicht wie vorstehend gedeutet. ENDERLEIN (1937) z.B. bezeichnet, in Übereinstimmung mit den *Culiciformia*, den hinteren, einfachen Ast als  $r_{4+5}$  und die vorderen beiden Gabeläste als  $r_2$  und  $r_3$ . Der Vergleich mit den sicherlich nahe verwandten *Phlebotominae*, insbesondere der Verlauf des Radialsektors in seinem Wurzelteil einerseits bei *Sycorax* und *Trichomyia* (Fig. 37), andererseits bei *Phlebotomus* (Fig. 36) scheint mir doch dafür zu sprechen, daß die Dreiästigkeit des Radialsektors bei beiden Verwandtschaftsgruppen durch Weiterführung des bei *Phlebotomus* eingeleiteten Prozesses entstanden ist: eben durch Aufhebung der Gabelung von  $r_{2+3}$  bei *Trichomyia* und *Sycorax*.

3. Im Bau des Flügelgeäders sind die *Liriopoeidae* (*Ptychopteridae*; Fig. 38 u. 39), eine artenarme Gruppe, durch eine verhältnismäßig breite morphologische Lücke von den übrigen Familien getrennt. Im Grundplan des Geäders unterscheiden sie sich durch die folgenden apomorphen Merkmale vom Grundplan der *Psychodiformia*:

- $r_2$  mündet in  $r_1$ ,
- Diskoidalzelle fehlt,
- Media 2-ästig; offenbar  $m_1$  und  $m_2$  vorhanden und nur kurz gegabelt, nur 1 Analader vorhanden;  $2a$  fehlt,
- $r_4+r_5$  mit langem Stiel distal von  $ta$ .

Im Fehlen der Diskoidalzelle stimmen die *Liriopoeidae* mit den *Psychodidae* überein. Das muß aber wahrscheinlich als Konvergenz und nicht als echte Synapomorphie gedeutet werden: Im Besitz von Ozellen sind die *Liriopoeidae* stärker plesiomorph als die *Tanyderidae* und *Psychodidae*.

Die Mündung von  $r_2$  in  $r_1$  könnte für die Zugehörigkeit der *Liriopoeidae* zu den *Tipuliformia* sprechen, zu denen sie ja früher auch gestellt wurden. Da aber die oben bei den *Tanyderidae* genannten synapomorphen Übereinstimmungen der *Tanyderidae*, *Psychodidae* und *Liriopoeidae* dafür sprechen, daß die *Psychodiformia* eine monophyletische Gruppe sind, muß angenommen werden, daß die Übereinstimmung im Verlaufe des  $r_2$  bei *Liriopoeidae* und *Tipuliformia* auf Konvergenz beruht. Als apomorphe Weiterbildung des Grundplanes ist die Einästigkeit der Media bei den *Bittacomorphinae* anzusehen, die wohl sicher durch Aufhebung der bei den *Liriopoeinae* noch vorhandenen Gabelung von  $m_1+m_2$  zustandekommt (Fig. 39).

### b) *Psychodiformia* aus dem Mesozoikum (Fig. 40—45)

Im Gegensatz zu den *Tipuliformia* sind die *Psychodiformia* kaum durch Fossilien aus dem Mesozoikum bekannt. Der einzige ältere Flügel, der als Vorfahrenform der ganzen Gruppe in Frage kommen könnte, ist der von *Eolimnobia geinitzi* Handl. (Fig. 45) aus dem oberen Lias von Dobbertin. Es scheint, daß hier  $r_2$  frei endet, der Radialsektor also 4 freie Äste hat. Die Abbildung HANDLIRSCHS zeigt das aber nicht über jeden Zweifel deut-

lich. Da 2 Analadern deutlich sind, könnte es sich höchstens um einen sehr plesiomorphen Vertreter des Stammes der *Psychodiformia*, nicht um eine Art handeln, die zu einer der Teilgruppen (Familien) gehört. Ebenso gut könnte es sich aber um einen sehr plesiomorphen Vertreter der *Tipuliformia* (selbst wenn  $r_2$  wirklich frei mündet oder um einen sehr plesiomorphen Vertreter eines anderen größeren Dipterenstammes handeln; denn dann, wenn  $r_2$  wirklich frei ist, würde der Flügel von *Eolimnobia* ja kaum vom Grundplan des Dipterengeäders abweichen. Da aber sympleiomorphe Übereinstimmungen über phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen nichts aussagen können und der Flügel im übrigen sehr ungenügend erhalten zu sein scheint und von HANDLIRSCHE weitgehend rekonstruiert ist, bleibt seine Deutung ganz unsicher. Das gilt nicht zuletzt auch deshalb, weil aus HANDLIRSCHEs Zeichnung nicht hervorgeht, ob eine geschlossene Diskoidalzelle vorhanden ist oder nicht. HANDLIRSCHEs Darstellung beruht in diesem Teile des Flügels offenbar auf Rekonstruktion.

Ebenso unsicher bleibt die Deutung des Flügels von *Eoptychoptera simplex* Geinitz (Fig. 44) aus dem Oberen Lias von Dobbertin. Diese Form kann, da *sc* nach HANDLIRSCHE Abbildung einästig ist und der Radialsektor in der Weise gegabelt ist, daß der vordere Ast einfach, der hintere gegabelt ist, nicht in die unmittelbare Vorfahrenreihe auch nur eines Teilstammes der *Psychodiformia* gehören. Seine Zugehörigkeit zu einem dieser Teilstämme (als im Bereiche des Radialsektors apomorphe Form) bleibt unbeweisbar.

Ähnliches gilt für *Proptychoptera liasina* Handl. (Fig. 43; ebenfalls Oberer Lias von Dobbertin). Hier ist auch nach HANDLIRSCHEs Zeichnung eine Diskoidalzelle vorhanden. Etwas merkwürdig wäre allerdings das Vorhandensein einer 2. (überzähligen?)  $r-m$ -Querader.

Für eine nähere Verwandtschaft mit den *Liriopeidae* könnten als einzige der von HANDLIRSCHE beschriebenen „*Eoptychopteridae*“ 3 weitere Arten der Gattung *Proptychoptera* (Fig. 40—42: *megalopolitana*, *similis* und *maculata*, sämtlich von HANDLIRSCHE beschrieben) in Frage kommen, von denen *Pr. megalopolitana* am besten erhalten zu sein scheint (Fig. 40). Sie sind zwar in der Vollständigkeit der Media (alle Äste erhalten) und im Vorhandensein einer Diskoidalzelle viel stärker plesiomorph als die rezenten *Liriopeidae*, doch brauchte das nicht gegen ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe zu sprechen: Die Vorfahren der rezenten *Liriopeidae* müssen ja eine vollständige Media und eine Diskoidalzelle gehabt haben, da beides zum Grundplan der *Psychodiformia* gehört. Da  $r_2$  in  $r_1$  mündet, kommen unter den *Psychodiformia* nur die *Liriopeidae* als mögliche Verwandte in Frage, da sie allein dieses apomorphe Merkmal besitzen. An sich könnte die Mündung von  $r_2$  in  $r_1$  auch für die Zugehörigkeit von *Proptychoptera* zu den *Tipuliformia* sprechen, doch müßten dann wohl 2 Analadern vorhanden sein, während nach HANDLIRSCHE bei *Proptychoptera* nur eine vorhanden ist.

Wenn das zutrifft, wäre tatsächlich die Zugehörigkeit von *Proptychoptera* zu den *Liriopeidae* wahrscheinlich. Sehr verdächtig aber ist es, daß bei *Proptychoptera r<sub>2</sub>* viel weiter in Richtung der Flügelwurzel verschoben ist, als bei den rezenten *Liriopeidae*. Zu deren direkten Vorfahren könnte *Proptychoptera* also nicht gehören. Man muß daher fragen, ob die 2. Analader nicht doch vorhanden war und nur entweder von HANDLIRSCHE übersehen wurde oder im Abdruck nicht enthalten ist. Dann könnte *Proptychoptera* zu den gesuchten (siehe oben S. 272) verhältnismäßig plesiomorphen *Tipuliformia* gehören.

Dagegen würde aber wieder die relativ kurze Gabelung von *r<sub>4</sub>* und *r<sub>5</sub>* sprechen: Die Querader *ta* verbindet bei den genannten Formen nicht *r<sub>5</sub>* mit *m<sub>1</sub> + m<sub>2</sub>* wie im Grundplan der Dipteren, der *Tipuliformia* und der *Psychodiformia*, sondern den gemeinsamen Gabelstiel von *r<sub>4</sub>* und *r<sub>5</sub>* mit *m<sub>1</sub> + m<sub>2</sub>*. Dies ist ein deutlich apomorphes Merkmal, das unter den Nematocera tatsächlich für die *Liriopeidae* charakteristisch ist. Sein Vorhandensein bei den vorstehend besprochenen „*Eoptychopteridae*“ könnte also tatsächlich für deren Verwandtschaft mit den *Liriopeidae* sprechen. Eine Nachuntersuchung der von HANDLIRSCHE beschriebenen Formen besonders im Bereich der Analadern, des Radialsektors und der Diskoidalzelle würde vielleicht eine sicherere Entscheidung ermöglichen.

Als *Psychodidae* sind bisher nur 3 mesozoische Fossilien gedeutet worden. Von diesen sind 2, die ursprünglich als Homopteren (Gattung *Asiraca*) beschrieben worden waren, so ungenügend erhalten, daß, nach den Abbildungen bei HANDLIRSCHE 1908 zu urteilen, von ihrem Flügelgeäder nichts Entscheidendes erkennbar ist. Beide stammen aus dem Malm (Purbeck) von England: *Psychodites egertoni* Brodie und *Psychodites kenn-gotti* Giebel.

Die Abbildung der 3. Art, *Mesopsychoda dasyptera* Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer (aus dem Dogger von Sibirien), erinnert zwar im Habitus, in der Größe und besonders in der dachförmigen Haltung der Flügel sehr an die *Psychodidae* (bzw. sogar *Psychodinae*). Vom Flügelgeäder ist aber ebenfalls nichts Sichereres zu erkennen, so daß die Zuordnung zu den *Psychodidae* ebenfalls nicht als gesichert gelten darf.

### 3. *Culiciformia* (einschließlich *Blepharoceridae*)

#### a) Das Flügelgeäder der rezenten Formen (Fig. 46—66)

Die Zugehörigkeit der *Dixidae* und *Culicidae*, *Thaumaleidae*, *Heleidae*, *Tendipedidae*, *Melusinidae* (*Simuliidae*) zu einer engeren Verwandtschaftsgruppe (monophyletischen Gruppe) steht über jedem Zweifel fest. Sie läßt sich nicht nur aus dem Flügelgeäder, sondern auch aus vielen anderen Besonderheiten der Imaginal- und Larvenmorphologie begründen. Problematischer sind die *Blepharoceridae*, deren Zugehörigkeit zu den *Culiciformia* ich aber ebenfalls für wahrscheinlich halte. Sie werden aber, obwohl sie in mancher Hinsicht ursprünglichere Merkmale zeigen als

die anderen genannten Familien, erst am Schluß der *Culiciformia* besprochen werden.

Im Grundplan des Flügelgeäders weichen die *Culiciformia* in folgenden Punkten vom Grundplan des Dipterengeäders ab<sup>1)</sup>:

Die Subcosta ist ungegabelt:  $sc_2$  fehlt,

Radialsektor nur mit 3 Ästen: der hintere Ast ist einfach, der vordere gegabelt;

Diskoidalzelle fehlt:  $tp$  reduziert.

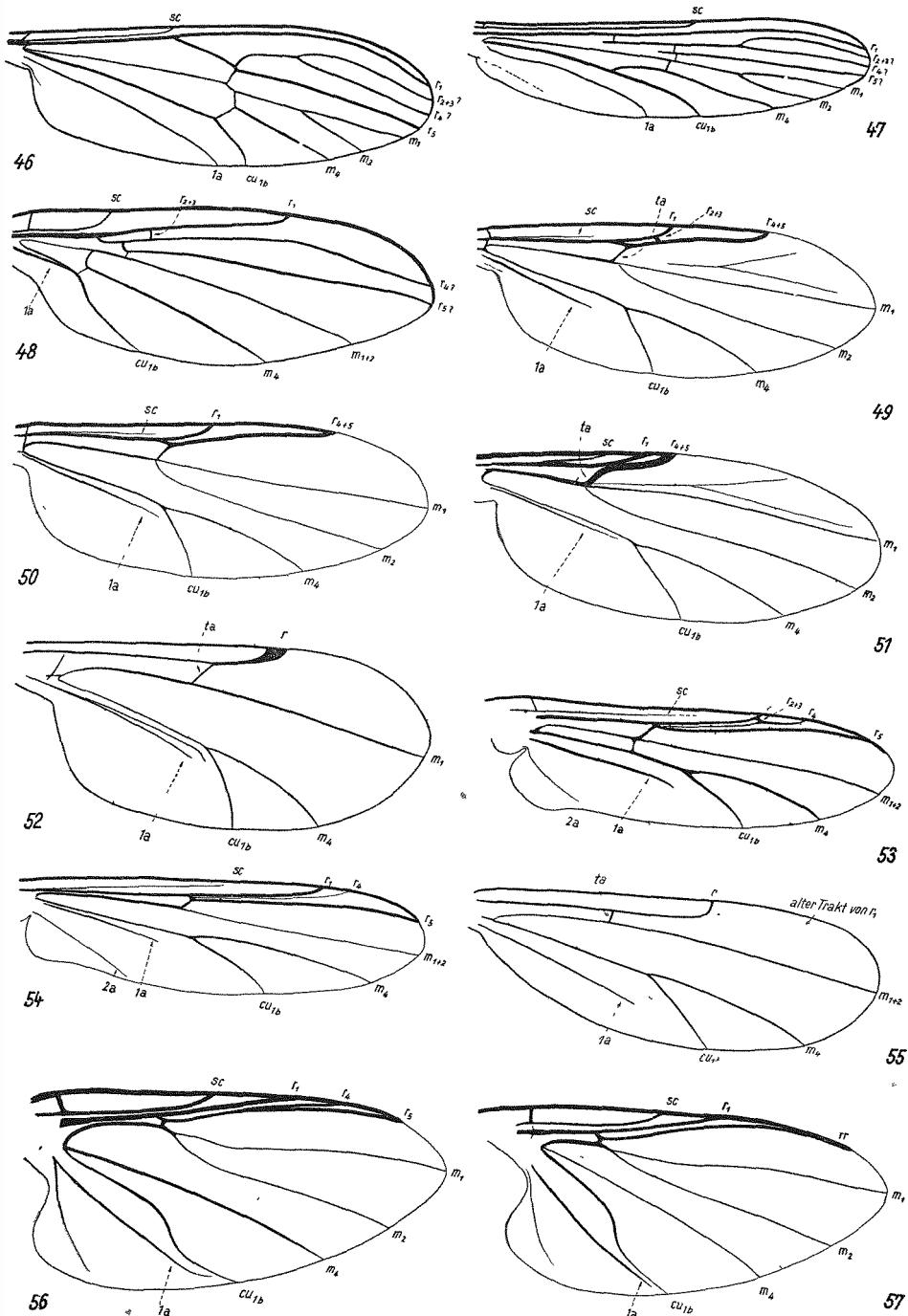
Nur die vordere Analader (1a) ist gut ausgebildet.

Alles dies würde auch gelten, wenn man die *Blepharoceridae* aus den *Culiciformia* ausschließen wollte. Es müßte dann nur als weiterer, 5. Punkt hinzugefügt werden, daß  $m_3$  fehlt, denn die *Blepharoceridae* sind die einzige „Familie“ der *Culiciformia*, bei denen diese Ader (im Grundplan!) erhalten ist.

Ein besonderes Problem bildet die Dreiästigkeit des Radialsektors. Eine solche Dreiästigkeit kommt nicht nur bei den *Culiciformia* vor. Sie entsteht aber offenbar bei verschiedenen Dipterengruppen auf sehr verschiedene Weise. Bei den *Tipuliformia* z.B. kann sie durch Reduktion von  $r_2$  entstehen. Bei einigen *Psychodidae* (*Sycorax* und *Trichomyia*, siehe S. 275) scheint sie durch Aufhebung der Gabelung von  $r_2 + r_3$  zustande zu kommen. Es ist nun die Frage, wie sie bei den *Culiciformia* erreicht wird. Von den meisten Bearbeitern der *Culicidae* (aber auch anderer Familien) werden die erhaltenen Äste des Radialsektors als  $r_2$ ,  $r_3$  und  $r_{4+5}$  gedeutet (EDWARDS, MARTINI, PEUS, ENDERLEIN u. a.). HENDEL (1928) dagegen bezeichnet die beiden hinteren Äste als  $r_4$  und  $r_5$ , den vorderen Ast als  $r_3$ . Ich halte HENDELS Deutung für richtig. Dafür scheint mir vor allem die Gabelungsweise der in Frage stehenden Äste bei gewissen *Blepharoceridae* (Fig. 59, 61, 62) zu sprechen. Lediglich darin weiche ich von HENDEL ab, daß ich nicht annehme, daß  $r_2$  verloren gegangen ist, nachdem dieser Ast zunächst (wie etwa bei den *Liriopidae* und bei den *Tipuliformia*) mit  $r_1$  verschmolzen war. Ich halte es eher für wahrscheinlich, daß bei den *Culiciformia* ähnlich wie bei den Psychodidengattungen *Sycorax* und *Trichomyia* (siehe S. 275) die Gabelung von  $r_2 + r_3$  aufgehoben wurde. Der vordere Ast des Radialsektors wäre demnach bei den *Culiciformia* als  $r_{2+3}$  zu bezeichnen.

Im übrigen ist diese morphologische Deutung für die Systematik nicht sehr wichtig. Entscheidend ist allein die Tatsache, daß der Radialsektor bei allen *Culiciformia* in übereinstimmender Weise dreiästig geworden ist, daß diese Gruppe hierin also offenbar ein echtes synapomorphes Merkmal besitzt. Das ist (der Sache nach) bisher wohl von niemandem bestritten worden. Übrigens ist dies ein gutes Beispiel für die Unabhängigkeit

<sup>1)</sup> Das Fehlen des freien Mündungsabschnittes von  $sc_2$ , der nur bei *Nothoderus* (*Tanyderidae*) vorhanden ist, wird weder hier noch bei den folgenden Dipterengruppen als apomorphes Merkmal besonders vermerkt.



morphologischer und systematischer Fragestellungen selbst dort, wo die Systematik auf die morphologische Methode angewiesen ist.

Innerhalb der *Culiciformia* lassen sich, wenn man zunächst von den *Blepharoceridae* absieht, 2 deutliche engere Verwandtschaftsgruppen unterscheiden: einmal die *Dixidae* und *Culicidae*, bei denen die Larven eine mehr oder weniger ausgesprochen pelagische Lebensweise führen, zum anderen die *Thaumaleidae*, *Heleidae*, *Tendipedidae* und *Melusinidae*, deren Larven mehr oder weniger eng an ein Substrat gebunden bleiben und dabei ihre Stigmenausrüstung vollständig zurückbilden.

1. Bei den *Dixidae* (Fig. 46) und *Culicidae* (Fig. 47)<sup>1)</sup> findet keine in dem hier wichtigen Zusammenhange erwähnenswerte Fortbildung des Flügelgeäders statt. Die Gabelung von  $m_1 + m_2$  bleibt überall erhalten.

Von einem Interesse ist die Tatsache, daß im Flügel von *Anopheles* (Fig. 47) eine aderartige Bildung vorhanden ist, die ein kleines, etwas intensiver gefärbtes Analfeld vom übrigen Flügel abgrenzt. EDWARDS (1932) und MARTINI (1929—1931) zeichnen diese „Ader“ nicht. Von anderen Autoren (MATHESON 1945, MARSHALL 1938) wird sie gezeichnet, aber nicht benannt. ENDERLEIN (1936) bezeichnet sie genau wie die 2. Analader der *Tipuliformia* (2a) als „Axillaris“. Daß es sich hierbei um eine aderartige Verstärkung der Flügelmembran handelt, zeigt sich, wenn man die Flügelmembran einzureißen versucht. Der Riß wird an der in fragestehenden Bildung aufgehalten und setzt sich an ihr entlang fort. Um ein plesiomorphes Vorhandensein der 2a wird es sich wohl trotzdem nicht handeln, da diese Ader bei allen Verwandten und auch bei den (sonst relativ ursprünglichen) *Dixidae* fehlt. Sie ist wahrscheinlich sekundär aufgetreten. Man kann aber trotzdem wohl eine „Reaktivierung“ des alten Traktes der 2a annehmen und diese Erscheinung wirft vielleicht einiges Licht auf die so starke Ausbildung der 2a bei den *Tipuliformia* und auf andere

<sup>1)</sup> Über die Berechtigung, die *Dixidae* als besondere Familie neben den *Culicidae* anzuerkennen, soll hier ebenso wenig wie in anderen ähnlichen Fällen diskutiert werden.

Fig. 46—57. *Culiciformia* (46: *Dixidae*; 47: *Culicidae*; 48: *Thaumaleidae*; 49—52: *Heleidae*; 53—55: *Tendipedidae*; 56—57: *Melusinidae*). 46: *Dixa maculata* Meig.; 47: *Anopheles maculipennis* Meig.; 48: *Thaumalea major* Bezz.; 49: *Atrichopogon rostratus* Winn.; 50: *Bezzia ornata* Meig.; 51: *Forcipomyia ciliata* Winn.; 52: *Brachypogon vittiosus* Winn. (nach GOETGHEBUER 1934); 53: *Trichotanypus nigriventris* Kieff.; 54: *Polypedilum nubeculosum* Meig.; 55: *Thienemanniella* spec. (nach ENDERLEIN 1937); 56: *Prosimulium rufipes* Meig. (Basalzelle nicht gezeichnet); 57: *Melusina reptans* L.

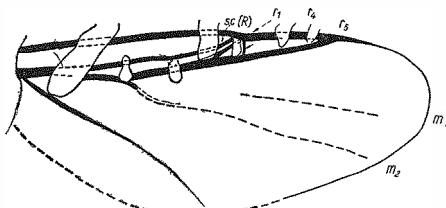


Fig. 58. *Protoscatopse jurassica* Rohd. aus dem Unteren Dogger von Turkestan (nach ROHDENDORF 1946; in Klammern die Bezeichnungen von ROHDENDORF)

Merkwürdigkeiten im Flügelgeäder der Dipteren (vgl. auch Fig. 4 und was dazu S. 255—256 gesagt ist).

Als Beispiel dafür, wie viele irreführende Mißdeutungen des Flügelgeäders in der taxonomischen Literatur vorhanden sind, mag darauf hingewiesen werden, daß ENDERLEIN (1936, p. XVI, 30, Fig. 68 und Fig. 69) die doch so offenbar identischen Flügel von *Dixa maculata* Mg. und *Dixina obscura* Lw. verschieden deutet: bei *D. maculata* ist  $m_1$  als  $m_{1+2}$ ,  $m_2$  als  $m_3$  bezeichnet, während die Deutung von *D. obscura* mit der üblichen (Fig. 46) übereinstimmt! Dieses Beispiel könnte übrigens durch viele ähnliche vermehrt werden.

2. Die 2. Gruppe der *Culiciformia*, die hier (zum Unterschied von den *Culicidea*: *Dixidae* und *Culicidae*) als „*Tendipedidea*“ bezeichnet werden soll, unterscheidet sich im Grundplan des Flügelgeäders von den *Culicidea* dadurch, daß

$r_2$  in  $r_1$  mündet,

1a den Flügelrand nicht erreicht und stark an den Cubitus herangerückt ist, die Costa hinter der Mündung von  $r_5$  rückgebildet ist.

Als Entwicklungstendenzen des Flügelgeäders, die z. T. auf konvergenten Wegen verwirklicht werden, lassen sich erkennen: Rückbildung von  $r_2$  (Übergang zur Zweistigkeit des Radialsektors), Aufhebung der Gabelung von  $m_1 + m_2$  (Einästigkeit der Media), Heranrücken der Längsader an den Flügelvorderrand und Verstärkung der Adern bis einschließlich des Radialsektors, während die Media und die weiter am Hinterrand liegenden Adern umgekehrt zum Verblassen neigen.

Bei den *Thaumaleidae* (Fig. 48) ist der in  $r_1$  mündende  $r_{2+3}$  stark in Richtung der Flügelwurzel verschoben, die Media ist einästig ( $m_{1+2}$  nicht gegabelt).

Die Einästigkeit der Media könnte für eine synapomorphe Übereinstimmung mit den *Tendipedidae* gehalten werden. Es ist aber wahrscheinlich, daß es sich hierbei um Konvergenz handelt. Die *Heleidae*, *Tendipedidae* und *Melisinidae* besitzen wahrscheinlich im apneustischen Tracheensystem der Larven ein echtes synapomorphes Merkmal, zu dem noch andere Übereinstimmungen kommen. Die amphineustischen Larven erweisen die *Thaumaleidae* wohl (in Übereinstimmung mit anderen Erwägungen) als Schwestergruppe der *Heleidae* + *Tendipedidae* + *Melisinidae*. Die bei den *Thaumaleidae* zu beobachtende Verschiebung von  $r_{2+3}$  in Richtung der Flügelwurzel spricht ebenfalls nicht für eine nähere Verwandtschaft mit den *Tendipedidae*, denn hier verschwindet  $r_{2+3}$  durch Verblassen. An der Zugehörigkeit der *Thaumaleidae* zu den *Tendipedidae* ist jedenfalls auch nach dem Flügelgeäder kein Zweifel möglich. Will man sie (siehe oben), den *Heleidae* + *Tendipedidae* + *Melisinidae* innerhalb der *Tendipedidea* als Schwestergruppe gegenüberstellen, so liegt für sie die Bezeichnung „*Prosechomorpha*“ vor (ENDERLEIN 1936, p. 95; zu den Brachycera, wie ENDERLEIN will, gehören die *Thaumaleidae* natürlich nicht).

Bei den *Heleidae* (*Ceratopogonidae*; Fig. 49—52) fehlt, abweichend vom Grundplane der Tendipedidea, außer *tp* auch *tb* (die sogenannte *m-cu*-Querader). Stärker plesiomorph als die *Thaumaleidae* und die *Tendipedidae* sind die *Heleidae* dagegen in der Gabelung von  $m_1 + m_2$ . Der Gabelungspunkt ist stark in Richtung der Flügelwurzel verschoben und kann sogar vor *ta* liegen (Fig. 50, 51). In seltenen Fällen (*Brachypogon*, Fig. 52) kann *m* auch einästig werden: Konvergenz zu den *Thaumaleidae* und *Tendipedidae*. Das geschieht, wie Übergangsstadien zeigen, durch Verschwinden von  $m_2$ . Bei sehr vielen Formen ist  $m_2$  an der Wurzel schon so blaß, daß ihre Abzweigung von  $m_1$  kaum oder gar nicht mehr erkennbar ist.

Stärker apomorph als bei den *Thaumaleidae* und *Tendipedidae* ist wieder die Zweiästigkeit des Radialsektors. Wie sie entstanden ist, zeigt wohl ein Vergleich mit den *Tendipedidae*. Hier neigt  $r_4$  zum Verschwinden (Fig. 54). Dann wird aber auch der in  $r_1$  mündende  $r_{2+3}$  zurückgebildet. Da bei den *Heleidae*  $r_{2+3}$  (im Grundplan) erhalten ist (wie die Mündung in  $r_1$  beweist), darf wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß  $r_4$  der Länge nach mit  $r_5$  verschmolzen ist. Das entspricht einer noch weiter gehenden Entwicklungstendenz: Der ganze Radialsektor wird, über verschiedene erhaltene Zwischenstufen (Fig. 51) schließlich so nahe an den Hauptast des Radius ( $r_1$ ) herangerückt, daß er mit diesem schließlich verschmilzt (Fig. 52). Dann ist vor  $m_1$  nur ein einfacher Längsaderstamm vorhanden, der vollständig als  $r_{1-5} + m_a$  zu bezeichnen wäre. Hier ist also die bei den Vorfahren der Eumetabola eingeleitete Entwicklung bis zum Extrem weitergeführt! In diesem extremen Falle dürfte *sc* vollständig verschwunden sein, da ihre Verkürzung schon in anderen Fällen zu beobachten ist (Fig. 49, 50).

Verdickt sind bei den *Heleidae* allgemein der Wurzelteil von *m*, *ta*, Radialsektor und Radius. Die dahinter liegenden Adern sind dagegen schwach.

Eine gewisse Schwierigkeit hat manchen Autoren (z. B. EDWARDS in Dipt. Patag. *Simuliidae*) die Deutung einer bei manchen *Heleidae* zwischen Radialsektor und  $m_1$  liegenden Gabelbildung bereitet. Es handelt sich hierbei nicht um eine bloße Faltenbildung der Flügelfläche, sondern wie Färbung und Behaarung zeigt, um eine echte aderartige Versteifung der Flügelfläche. Eine Deutung als  $r_{4+5}$  oder *MA<sub>2</sub>* (VIGNON & SÉGUY würde große Schwierigkeiten hervorrufen, da unverständlich bleiben müßte, warum diese Adern gerade bei den *Heleidae* erhalten geblieben sind, während sie doch bei allen Verwandten (auch bei solchen, die sonst viel ursprünglicher gebaut sind) verloren gingen. Gegen eine solche Deutung spricht auch die Tatsache, daß die erwähnte Gabelbildung gerade bei Formen mit sonst relativ apomorphem Geäder auftritt. Meiner Überzeugung nach lösen sich alle Schwierigkeiten leicht durch die folgenden Überlegungen: Wiederholt wurde festgestellt, daß die Struktur der Flügel-

fläche (Faltenbildung) wohl ursprüngliche Beziehungen zum Verlaufe der Geäder hat, daß aber die Adern sich verhältnismäßig leicht von diesen Bildungen lösen können, während die Struktur der Flügelfläche relativ zäh erhalten bleibt. Offenbar kann es dann, bei „Bedarf“ zu Reaktivierungen der alten Flügelstrukturen kommen, ohne daß man deswegen annehmen darf, längs verschwundene oder abgewanderte Adern seien wieder aufgetaucht oder in rätselhafter Weise erhalten geblieben, während sie bei allen verwandten Formen verschwunden sind. Bei den *Heleidae* geht nun die Entwicklung des Flügelgeäders, wie gezeigt, eindeutig auf ein Heranrücken des Radialsektors an den Radius. Die Media folgt diesem Zuge nicht. Dadurch entsteht zwischen Radialsektor und Media ein verhältnismäßig breites geäderfreies Feld, das für die Stabilisierung der Flügelfläche ungünstig ist. Dadurch wird aber die Abwanderung des Radialsektors nicht aufgehalten. Vielmehr erfolgt die Kompensation durch Reaktivierung einer alten Faltenbildung (oder jedenfalls Struktur) der Flügelfläche, die ursprünglich von dem abgewanderten Radialsektor ausgefüllt wurde. Man kann daher wohl die in Frage stehende Gabelung mancher *Heleidae* auf den Radialsektor zurückführen, ohne daß man sie deswegen mit bestimmten Ästen des Radialsektors identifizieren dürfte, die ja außerdem vorhanden sind! Sie bezeichnet nur die ursprüngliche Lage (gleichsam das alte, in gewissem Sinne neu belegte Bett) des Radialsektors. Etwas durchaus vergleichbares geschieht bei den *Melusinidae* um Bereiche zwischen Media und Cubitus (vgl. S. 285).

Eine genauere Untersuchung des interessanten Flügelgeäders der *Heleidae* könnte zweifellos noch manchen Aufschluß über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie bringen. Es dürfte sich hierbei allerdings nicht um ein bloß statisches Feststellen von Übereinstimmungen und Unterschieden handeln, vielmehr müßten die einzelnen, eventuell konvergenten Entwicklungslinien sorgfältig verfolgt werden.

Das Flügelgeäder<sup>1)</sup> der *Melusinidae* (*Simuliidae*; Fig. 56, 57) weicht nur in folgenden Punkten vom Grundplan des Geäders der *Tendipedidea* ab:

1. Der Radialsektor ist nur zweiästig. Da offenbar im Grundplan des Geäders der *Tendipedidea*  $r_{2+3}$  in  $r_1$  mündet, wie im besonderen der Flügel der *Thaumaleidae* beweist, die noch amphipneustische Larven und manche anderen ursprünglichen Merkmale haben, muß wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß bei den *Melusinidae* wie bei den meisten *Tendipedidea*  $r_{2+3}$  verlorengegangen und die beiden erhaltenen Äste des Radialsektors als  $r_4$  und  $r_5$  zu deuten sind. Zweiästig ist der Radialsektor allerdings nur bei *Parasimulium* und *Prosimulium* (Fig. 56). Bei allen anderen ist er einästig (Fig. 57). Nach EDWARDS (1931) wäre der einzige erhaltene

<sup>1)</sup> Von großer Bedeutung für das System der *Melusinidae* ist das in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigte Verhalten der Basalzelle; siehe dazu SMART (1945). Mit der Arbeit von D'ANDRETTA & D'ANDRETTA (1947) habe ich mich hier ebenfalls nicht auseinandergesetzt.

Ast des Radialsektors bei den Gattungen *Gigantodax* und *Austrosimulium* konvex, mit Behaarung auf der Oberseite, bei „*Simulium* s. str.“ aber konkav, nur unterseits behaart. Bei *Austrosimulium* und *Gigantodax* wäre demnach der hintere ( $r_5$ ), bei den übrigen *Melisinidae* der vordere ( $r_4$ ) der beiden bei *Prosimulium* vorhandenen Äste erhalten. Für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familie wäre das nicht ohne Bedeutung. Ich halte diese Deutung aber für sehr problematisch.

2. Mit den *Heleidae* stimmen die *Melisinidae* im Fehlen der  $tb$  überein.
3. Ebenso ausgeprägt wie bei den *Heleidae* ist die Verlagerung des Gabelungspunktes von  $m_1$  und  $m_2$  in Richtung der Flügelbasis.
4. Der gleichen Tendenz unterliegt die Gabelung von  $cu_{1b}$  und  $m_4$ . Dieser Gabelungspunkt ist bis an die Flügelwurzel verlagert und tritt im Geäder nicht in Erscheinung<sup>1)</sup>.

Vor allem dieses letztere Merkmal, aber auch schon die Ausbildung der *m*-Gabel hängt zweifellos mit der starken sekundären Verbreitung der Flügelfläche zusammen, die für die *Melisinidae* charakteristisch ist. Auch das Auftreten einer Gabelbildung zwischen Media und Cubitus hängt damit zusammen. Ihr Vorhandensein muß zweifellos auf genau die gleiche Weise erklärt werden, wie die Gabelbildung, die bei *Heleidae* zwischen Radialsektor und Media auftritt (siehe S. 284). Ebensowenig wie die Gabel der *Heleidae* ohne weiteres als  $r_{4+5}$  gedeutet werden darf, ist es zulässig, die Gabelbildung der *Melisinidae* einfach als  $m_3 + m_4$  zu bezeichnen, obwohl sie sehr wahrscheinlich, das alte „Bett“ dieser beiden Adern bezeichnet.

Mit dieser Erklärung entfällt auch die Notwendigkeit, mit EDWARDS (1931) zu vermuten, daß bei den *Melisinidae* (und ev. anderen Familien) im Gegensatz zu anderen Dipteren  $cu_1$  gegabelt wäre, bzw. der vordere Gabelast erhalten geblieben ist. Wahrscheinlich ist vielmehr die Entstehung der hier als  $m_4$  bezeichneten Ader bei allen Dipteren in gleicher Weise zu erklären (S. 252—253).

Mit der Verbreiterung der Flügelfläche hängt wohl schließlich auch die Biegung von  $cu_{1b}$  und die relativ kräftige Ausbildung der Analadern (auch 2a) zusammen, die aber den Flügelrand ebenso wenig erreichen wie bei allen anderen *Tendipedidea*.

Ob die verhältnismäßig deutlichen Übereinstimmungen zwischen dem Flügelgeäder der *Heleidae* und der *Melisinidae* (Fehlen der  $tb$  im Grundplan beider Familien — konvergent fehlt  $tb$  allerdings auch bei manchen *Tendipedidae* —, Verlagerung der Gabelpunkte in Richtung der Flügelwurzel) als Ausdruck einer näheren Verwandtschaft der beiden Familien zu werten sind, für die auch die blutsaugende Lebensweise der Imagines sprechen könnte, mag dahingestellt bleiben. Die Eigenheiten der *Simuliidae* (Verbreiterung der Flügelfläche, festsitzende Larven usw.) könnten, da sie

<sup>1)</sup> Mit der Verlagerung des genannten Gabelungspunktes in Richtung der Flügelwurzel hängt die Verkleinerung und das schließlich Verschwinden der Basalzelle *M* zusammen. Dieser für die Untergliederung der Familie wichtige Vorgang ist hier nicht berücksichtigt (vgl. SMART 1945).

Autapomorphien sind, jedenfalls nicht als Gegenargumente gegen eine solche Annahme verwendet werden.

Das Geäder der *Tendipedidae* (*Chironomidae*; Fig. 53—55) weicht im ganzen genommen am wenigsten vom Grundplan der *Tendipedidea* ab. Eindeutig apomorph gegenüber diesem Grundplan ist die Einästigkeit der Media ( $m_{1+2}$  nicht gegabelt). Auch ist  $tp$  ziemlich weit basalwärts

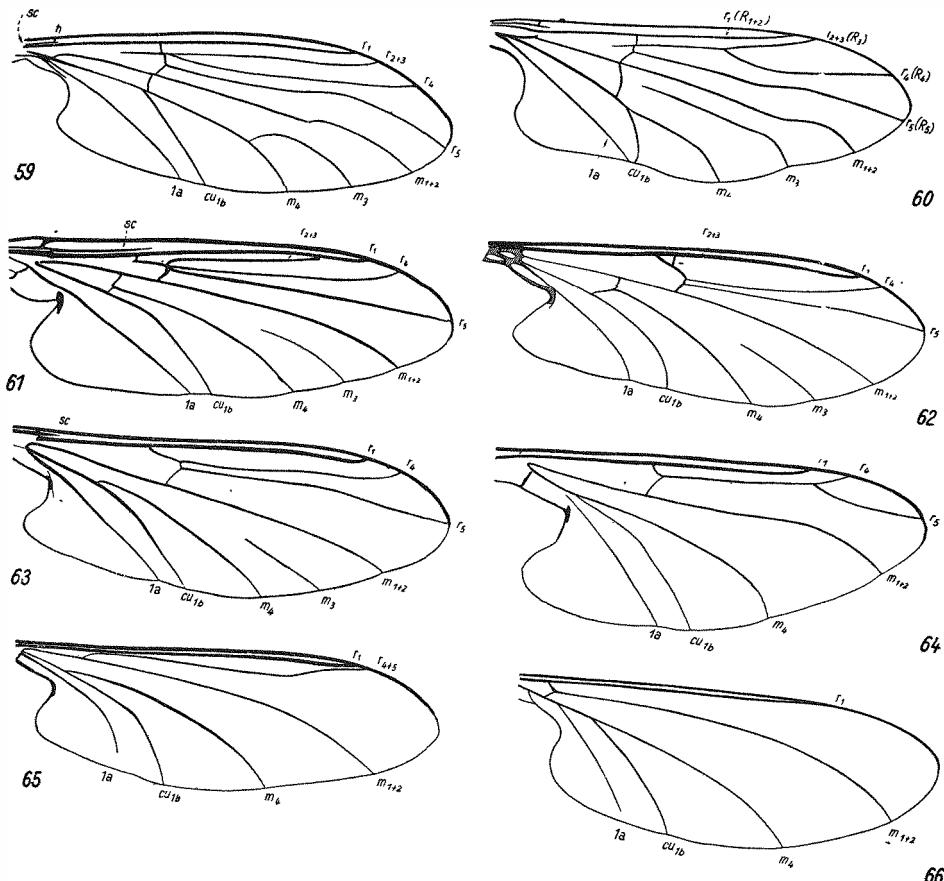


Fig. 59—66. *Blepharoceridae*. 59: *Edwardsina stigmatica* Edw. (nach EDWARDS 1929); 60: *Paulianina hova* Alex. (nach ALEXANDER 1952; in Klammern die Bezeichnungen von ALEXANDER); 61: *Bibiocephala grandis* O.S.; 62: *Bibiocephala doanei* Kell. (nach KELLOGG 1907); 63: *Blepharocera fasciata* Westw.; 64: *Hapalothrix lugubris* Lw.; 65: *Apistomyia elegans* Big.; 66: *Hammatorrhina bella* Lw. (nach KELLOGG 1907)

verlagert, *sc* verkürzt. Im übrigen ist  $r_{2+3}$  und auch *tb* fast nur bei den *Pelopiinae* (Fig. 53) erhalten, bei allen anderen ist der Radialsektor höchstens zweitästig. Dann ist sogar  $r_4$  nur sehr schwach ausgebildet und kaum zu sehen. Er ist bei vielen Formen vorhanden, bei denen er in den in der

Literatur verbreiteten Abbildungen nicht eingezeichnet ist! Am stärksten reduziert ist das Geäder bei den winzigen Flügeln der *Corynoneurinae* (*Corynoneura* und *Thienemanniella*: Fig. 55).

3. Die *Blepharoceridae* (Fig. 59—66) weichen von den *Culicidea* + *Tendipedidea*, die ja einer engeren Verwandtschaftsgruppe angehören, im Grundplan des Flügelgeäders vor allem dadurch ab, daß  $m_3$  erhalten und  $m_{1+2}$  ungegabelt ist. Auch ist die  $sc$  bereits im Grundplan verkürzt. Sie mündet frei auf der Flügelfläche. Immerhin scheint  $sc_2$  in der Nähe von  $h$  vorhanden zu sein.

Infolge des Fehlens der Diskoidalzelle bzw. der diese abschließenden  $tp$ , ist  $m_3$  nur mit  $m_4$  verbunden, so daß der Cubitus doppelt gegabelt erscheint.

Diesem Grundplan stehen allerdings nur die *Edwardsininae* (Fig. 59) nahe, bei denen allein  $m_3$  in der beschriebenen Weise mit  $m_4$  verbunden ist. Bei allen anderen „Unterfamilien“ bzw. Gattungen ist der erhaltene Rest von  $m_3$  frei und mit keiner anderen Längsader verbunden.

Das gilt auch für die von ALEXANDER (1952) kürzlich beschriebene *Paulianina hova* (Fig. 60) aus Madagaskar, die nach ALEXANDER zu den *Edwardsininae* gehören soll. Nach unseren bisherigen Kenntnissen schienen die *Edwardsininae* auf Neotropis und Australien (einschließlich Tasmanien) beschränkt. Das Vorkommen eines Vertreters in Madagaskar wäre daher außergewöhnlich interessant. Da nun aber die *Edwardsininae* sehr stark plesiomorph sind, beweist die Übereinstimmung in den meisten Merkmalen (soweit es sich eben um solche Plesiomorphien handelt) noch nicht die Zugehörigkeit zu den *Edwardsininae*. Man darf daher die Zugehörigkeit von *Paulianina* zu den *Edwardsininae* um so weniger für erwiesen halten, als diese Gattung in der Lösung der  $m_3$  von  $m_4$  wenigstens ein sicher apomorphes Merkmal besitzt, in dem sie mit den nicht zu den *Edwardsininae* gehörenden *Blepharoceridae* übereinstimmt. Man muß in diesem Falle ganz besonders kritisch und vorsichtig sein, weil das Vorkommen der *Edwardsininae* in Madagaskar von großem Einfluß auf unsere Vorstellungen von den Vikarianzverhältnissen zwischen den Teilgruppen der *Blepharoceridae* sein müßte. Vielleicht wird man im Falle *Paulianina* die Auffindung der Larven abwarten müssen<sup>1)</sup>.

Bei *Paulianina* (Fig. 60) münden noch wie bei den *Edwardsininae* alle 3 Äste des Radialsektors frei. Bei allen übrigen *Blepharoceridae* gilt das für höchstens 2 Äste (Fig. 61—66).

Bei den *Blepharocerinae* (Fig. 61—63) ist  $m_3$  erhalten (aber mit keiner anderen Längsader verbunden), bei den *Paltostominae* fehlt  $m_3$  ganz (wie bei allen übrigen *Culiciformia*). Bei den *Blepharocerinae* mündet  $r_{2+3}$  in  $r_1$  (*Bibiocephala* und *Agathon*; bei 2 Arten der Gattung *Bibiocephala* ist die stufenweise Rückbildung von  $r_{2+3}$  gut zu beobachten: Fig. 61, 62) oder er fehlt ganz (*Philarus* — hier ist wie bei *Bibiocephala* und *Agathon*  $tb$  noch erhalten — und *Blepharocera*, *Liponeura* — hier fehlt auch  $tb$ ).

Am stärksten apomorph ist das Geäder der *Paltostominae* (Fig. 64—66), bei denen, wie schon gesagt,  $m_3$  ganz fehlt. In dieser „Unterfamilie“ ist

<sup>1)</sup> Inzwischen hat PAULIAN (1953) 4 angeblich zu den *Edwardsininae* gehörende Larven aus Madagaskar beschrieben. Die Beschreibungen dieser Larven sind aber eher geeignet, die oben geäußerten Zweifel am Vorkommen echter *Edwardsininae* in Madagaskar zu verstärken.

*tb* nur bei *Kelloggina* erhalten. Stets sind nur höchstens 2 Äste des Radialsektors vorhanden (offenbar  $r_4$  und  $r_5$ ): *Kelloggina*, *Elporia*<sup>1)</sup>, *Paltostoma Limonicola*, *Neocurupira* (incl. *Paracurupira*), oder der Radialsektor ist einästig (*Peritheates*, *Aristomyia*: Fig. 65) oder fehlt ganz (*Hammato-rhina*: Fig. 66).

Trotz dieser Apomorphie des Geäders müssen auch die *Paltostominae* als verhältnismäßig alte Gruppe gelten, Dafür spricht das Vorkommen von *Elporia* in Brasilien und Südafrika und das Vorkommen einer Teilgruppe (*Neocurupira*) in Neuseeland und S. O. Australien.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der somit sicherlich auch in ihrer Gesamtheit alten Gruppe („Familie“) *Blepharoceridae* sind sehr umstritten. EDWARDS (1929) hat die Frage diskutiert. Er sieht in dem dreigespaltenen Aedeagus eine wichtige Übereinstimmung mit den *Tanyderidae* und hält demnach die *Blepharoceridae* für die nächsten Verwandten der *Psychodiformia*. Er stellt fest, daß diese seine Ansicht auch der älteren, von BEZZI und anderen Autoren vertretenen Auffassung nicht widerspricht, wonach die *Blepharoceridae* mit den *Liriopidae* nahe verwandt wären. EDWARDS Schluß wäre zwingend, wenn sich echte Synapomorphien zwischen den *Blepharoceridae* und *Psychodiformia* nachweisen ließen, wenn z. B. der von ihm herangezogene Bau des Aedeagus als solche zu deuten wäre. Aber das ist in keiner Weise sicher. Auf jeden Fall haben die *Blepharoceridae* im Besitze der Ozellen und im Fehlen der von CRAMPTON angegebenen Merkmale (siehe S. 273) ursprünglichere Züge als alle anderen *Psychodiformia*, so daß sie höchstens als deren Schwesterngruppe gelten könnten.

Was mich bestimmt, eine nähere Verwandtschaft mit den *Culiciformia* s. str. anzunehmen, ist die verhältnismäßig große Übereinstimmung des Flügelgeäders, die ich als echte Synapomorphie verstehen möchte. Vor allem die Dreiästigkeit des Radialsektors und des Fehlen der Diskoidalzelle, vielleicht auch die allgemeinen Tendenzen zur Weiterbildung des Grundplanes (Reduktion von  $m_3$ , die allen *Culiciformia* s. str. ganz fehlt, Tendenz zur Einästigkeit von  $m_{1+2}$ , Rückbildung von *tb*, weitere Reduktion des Radialsektors, eine gewisse Biegung zur Verkürzung von *1a*) können hier genannt werden. Manches davon könnte freilich auch für eine nähere Verwandtschaft mit den *Liriopidae* sprechen, doch sind diese eben doch wohl echte *Psychodiformia*, so daß dann doch wieder Konvergenz zwischen den *Blepharoceridae* (die höchstens die Schwesterngruppe der *Psychodiformia* sein könnten) und *Liriopidae* angenommen werden müßte. Bei den *Culiciformia* dagegen hindert nichts, die *Blepharoceridae* als die verh. ursprünglichste Gruppe (Ozellen,  $m_3$  im Grundplan des Geäders noch vorhanden) anzusehen, der die *Culicidea* + *Tendipedidea* als relativ apomorphe Schwesterngruppe gegenüberzustellen wären. CRAMPTON (1926) meinte, daß

<sup>1)</sup> Der gültige Name für die bisher *Curupira* genannte Gattung ist nicht, wie ich 1952 schrieb, *Dimorphotarsa*, sondern *Elporia*. *Dimorphotarsa* muß für „*Curupira* s. str.“ eintreten. *Curupira* ist praeokkupiert.

die *Blepharoceridae* „arose from ancestors allied to the Anisopodid-like common ancestors of the Culicids and Bibionids“. So zeichnet er die Verwandtschaftsbeziehungen auch in seinem Stammbaumentwurf, in dem die „*Culicoidea*“ (= *Culiciformia*) und „*Bibionoidea*“ (= *Bibionomorpha*) einen gemeinsamen Stamm bilden, an den auch, anscheinend etwas näher den „*Culicoidea*“, die *Blepharoceridae* anzuschließen wären. Später läßt CRAMPTON (1942) dann ohne nähere Begründung und wohl unter dem Einfluß von EDWARDS die „*Blepharoceroidea*“ neben den „*Culicoidea*“ und „*Psychodoidea*“ eine Unterfamilie der „*Psychodomorpha*“ bilden.

Es ist, bei der Unbestimmtheit, mit der allgemein der Begriff der „Verwandtschaft“ gebraucht und mit der erkannte Verwandtschaftsbeziehungen im System zum Ausdruck gebracht werden (siehe HENNIG 1953), keineswegs sicher, daß CRAMPTON 1942 seine Ansicht gegenüber CRAMPTON 1926 geändert hat. Es scheint mir aber bedeutungsvoll, daß die von mir oben vertretene Auffassung genau mit der von CRAMPTON 1926 vertretenen übereinstimmt, zumal CRAMPTON offensichtlich nicht vom Flügelgeäder aus gegangen ist.

4. Ist schon die Deutung der *Blepharoceridae* schwierig, so ist die der *Deuterophlebiidae* und der *Nymphomyiidae* zur Zeit fast unmöglich. Über die *Deuterophlebiidae* schreibt EDWARDS (1922): „Hardly a trace of true veins“. Aus der an sich nicht schlechten Abbildung von KITAKAMI (1938) ist nicht zu ersehen, was echte Ader, was nur Falte ist. KITAKAMI beschreibt *sc* (in der Flügelfläche frei endend), Radius und Radialsektor, Media (den Flügelrand nicht erreichend), Cubitus und Analader (nur an der Basis erhalten), setzt aber keine Bezeichnungen in seine Abbildung ein und gibt auch nichts über die Zahl der Äste bei den genannten Adern an. Ozellen fehlen.

Bei den *Nymphomyiidae* ist nach TOKUNAGA (1935) *sc* (vollständig), *r<sub>1</sub>*, Radialsektor (einästig), Media (einästig, nur in der Mitte des Flügels) und *cu* (einästig) vorhanden. Daraus läßt sich keine Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen gewinnen. Für beide Familien kommen wohl sicher nur die *Psychodiformia* oder *Culiciformia* als nächstverwandte Gruppen (bzw. als Gruppen, zu denen sie gehören können) in Frage.

### b) *Culiciformia* aus dem Mesozoikum

Mesozoische Fossilien aus dieser Gruppe sind so gut wie unbekannt. Bei den *Culicidae* führt EDWARDS (1932), der auch die fossilen Formen behandelt, nur *Culex fossilis Brodie* aus dem Malm (Purbeck von England) an. Die Abbildung BRODIES zeigt keine Flügel. Die Deutung als *Culicidae* oder *Tendipedidae* (letzteres nach EDWARDS wahrscheinlicher) beruht nur auf dem Habitus der Abbildung und den büschelartig gezeichneten Fühlern. Das ist wohl zu wenig, als daß man daraus die Existenz von *Culiciformia* im oberen Jura beweisen könnte, selbst wenn man die Existenz der Gruppe zu dieser Zeit für höchst wahrscheinlich ansehen muß.

Meozoische *Melisinidae* sind ebenfalls nicht mit Sicherheit bekannt. Das Flügelgeäder von *Pseudosimulium* (ursprünglich „*Simulium*“) *humidum Brodie* (Malm von England) ist so unzureichend abgebildet, daß keinerlei Deutung möglich ist. HANDLIRSCH stellt die Form daher mit Recht zu den „*Nematocera incertae sedis*“. Nicht günstiger steht es bei den *Tendipedidae*. Die von BRODIE beschriebenen und abgebildeten Arten aus dem Malm von England (*Chironomopsis arrogans Giebel*, *Bria prisca Brodie* und *Chironomopsis extinctus Brodie*) lassen kein Flügelgeäder erkennen und bleiben daher undeutbar. Die von FRITSCH aus der Kreide beschriebenen Formen sind nur auf Sandröhren und dgl. begründet, die Tendipedidenlarven zugeschrieben wurden. Auch die von GRABAU und PING (1928) beschriebenen Formen aus der Unterkreide Chinas sind undeutbar: *Chironomaptera gregaria Grabau* und *Chironomaptera melanura Ping* zeigen überhaupt keine Flügel. Ihre Beurteilung ist ganz unmöglich. *Chironomopsis gracilis Ping* ist ganz unzureichend abgebildet. Die Photographie des Fossils erweckt den Eindruck einer Empidide, doch ist das Flügelgeäder ganz unzureichend wiedergegeben, so daß auch diese Form undeutbar bleibt. Nicht unmöglich ist es, daß *Protoscatopse* (Fig. 58) zu den *Culiciformia* gehört. (Vgl. dazu S. 326.)

#### 4. *Bibionomorpha*<sup>1)</sup>

Die Ansicht, daß die *Bibionomorpha* eine monophyletische Gruppe bilden, ist bisher anscheinend niemals bestritten worden. Lediglich über die Frage, ob auch die *Trichoceridae* in diese Gruppe gehören oder nicht, bestehen Meinungsverschiedenheiten.

Im Grundplan des Flügelgeäders weichen die *Bibionomorpha* in folgenden Punkten vom Grundplan der Dipteren (siehe S. 255) ab:

1. Die Costa reicht nur etwa bis zur Mündung von  $r_5$ , also nicht um den ganzen Flügelrand herum,
2. Radialsektor mit nur 3 Ästen,
3. Hintere Analader ( $2a$ ) verkürzt.

Von besonders großer Bedeutung ist die Dreiästigkeit des Radialsektors. Sie ist wohl als synapomorphe Übereinstimmung mit den *Culiciformia* zu deuten (S. 374).

Die Weiterbildung des Grundplanes geht bei den einzelnen Verwandtschaftsgruppen verschiedene Wege:

- a) *Phryneidae* (*Anisopodidae*, *Rhaphidae*, *Sylvicolidae*) — Flügelgeäder und Fossilien (Fig. 67—72).

Diese Familie steht dem Grundplan der *Bibionomorpha* insofern am nächsten, als bei ihr allein die Diskoidalzelle (bzw. die sie abschließende  $tp$

<sup>1)</sup> In früheren Arbeiten habe ich der Kürze halber von „*Bibiomorpha*“ und „*Bibioformia*“ gesprochen. Ich wende im folgenden die sprachlich befriedigenderen Namensformen *Bibionomorpha* und *Bibioniformia* an, da entsprechende Bezeichnungen auch früher schon gebraucht worden sind.

und sämtliche Äste der Media erhalten sind. Auch  $sc_2$  ist vorhanden. Sie ist bei *Olbiogaster* noch verhältnismäßig deutlich, bei *Phryne* sehr undeutlich und weit nach der Flügelwurzel, fast unter  $h$  verschoben und wird meist übersehen.

Stärker apomorph als einige andere *Bibionomorpha* sind die *Phryneidae* in der Zweiastäigkeit des Radialsektors. Es ist nun die Frage, wie diese zu deuten ist und ob sie auf dieselbe Weise entstanden ist wie bei vielen an-

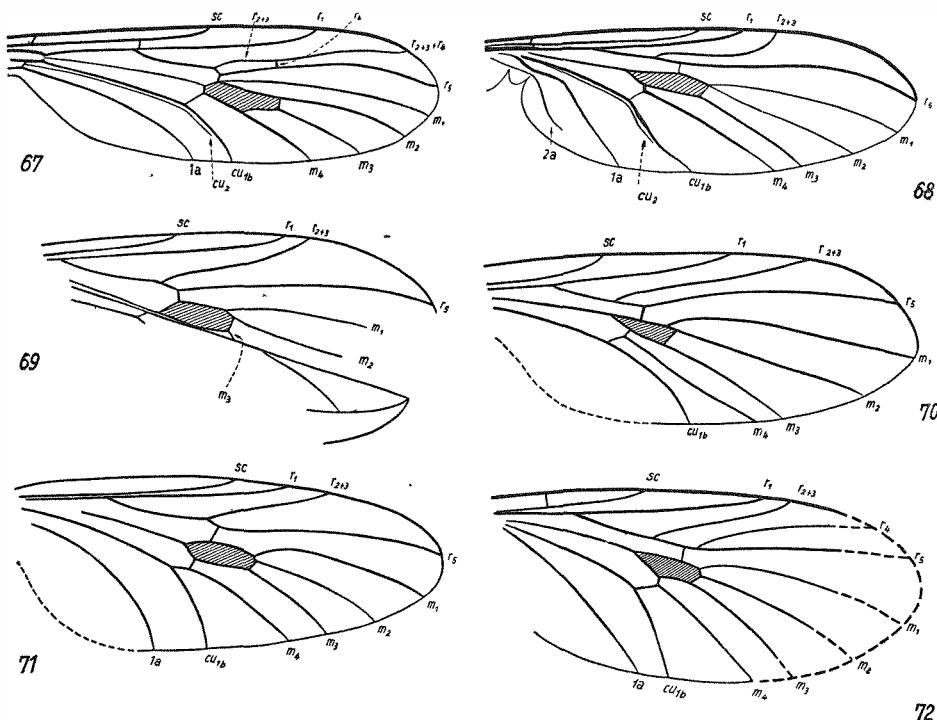


Fig. 67—72. *Phryneidae* und *Protorhyphidae*. 67: *Cramptonomyia spenceri* Alex. (nach ALEXANDER 1931); 68: *Phryne fuscipennis* Macq.; 69: *Mesorhyphus* („*Platyura*“) *fittoni* Brod. aus dem Malm von England (nach EDWARDS 1923); 70: *Mesorhyphus anomalus* Handl. aus dem Ober-Lias von Mecklenburg (nach HANDLIRSCH 1938); 71: *Mesorhyphus nanus* Handl. aus dem Ober-Lias von Mecklenburg (nach HANDLIRSCH 1938); 72: *Protorhyphus stigmaticus* Handl. aus dem Ober-Lias von Mecklenburg (nach HANDLIRSCH 1938)

deren *Bibionomorpha*, die ebenfalls einen zweiästigen Radialsektor besitzen. Für die Beantwortung dieser Frage ist die von ALEXANDER (1931) aus British Columbia beschriebene *Cramptonomyia spenceri* (Fig. 67) von entscheidender Bedeutung. Hier ist der Radialsektor dreiästig, und das ist der einzige Unterschied, in dem das Flügelgeäder von *Cramptonomyia* wesentlich von dem der übrigen *Phryneidae* abweicht. Der 3. bei *Cramptonomyia*

vorhandene Ast des Radialsektors mündet allerdings nicht frei, sondern erscheint als Querader zwischen den beiden frei mündenden Ästen des Radialsektors, die mit den beiden allein erhaltenen Ästen der übrigen *Phryneidae* übereinstimmen. ALEXANDER hat das ganz richtig erkannt. Er deutet den vorderen freien Ast als  $r_{2+3}^1$ ), den hinteren als  $r_5$ . Nun ergibt sich aber die Frage, auf welchem Wege  $r_4$  zu seiner queraderartigen Lage zwischen den beiden Ästen  $r_{2+3}$  und  $r_5$  gekommen ist. ALEXANDER nimmt offenbar an, daß  $r_4$  zunächst einen gemeinsamen Gabelstiel mit  $r_{2+3}$  bildete („ $R_{2+3+4}$ “) und dann von der Mündung her mit  $r_5$  verschmolzen ist. Diese Deutung wird zweifellos durch die Gabelungsweise des Radialsektors bei den *Pachyneuridae* nahe gelegt, bei denen ja auch  $r_4$  mit  $r_{2+3}$  eine Gabel bildet (Fig. 80). Die gleiche Entwicklung läßt sich auch bei den *Blepharoceridae* beobachten, und auch bei den *Tipuliformia* ist das schrittweise Heraufwandern von  $r_{2+3}$  (der hier zunächst allerdings gegabelt bleibt) auf  $r_4$  zu beobachten.

Es besteht aber auch die Möglichkeit, daß die Gabel, die  $r_4$  im Grundplan des Geäders mit  $r_5$  bildet, schrittweise verkürzt wurde, wie das z.B. bei den *Brachycera* geschieht. Dann müßte angenommen werden, daß bei *Cramptonomyia*  $r_4$  von der Mündung her mit dem vor ihm liegenden Aste  $r_{2+3}$  verschmolzen ist. Diese Deutung scheinen die von HANDLIRSCH aus dem Oberlias von Mecklenburg beschriebenen „*Protorhynchidae*“ nahe zu legen (Fig. 72), bei denen die Entwicklung zur schrittweisen Verkürzung der von  $r_4$  und  $r_5$  gebildeten Gabel schon eingeleitet zu sein scheint.

Eine sichere Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten ist bisher nicht möglich. Welche von ihnen sich schließlich auch als die wichtige erweisen wird: *Cramptonomyia* kann, was ihr Flügelgeäder anbelangt, auf jeden Fall als eine Zwischenstufe zwischen dem Flügel der *Protorhynchidae* mit dreitäigem Radialsektor und dem Flügel der *Phryneidae* (einschließlich *Mesorhynphus*) mit zweiästigem Radialsektor angesehen werden.

ALEXANDER stellt (1931) *Cramptonomyia* zu den *Bibionidae* in die Nähe von *Pachyneura* (die aber gar nicht zu den *Bibionidae* gehört, siehe unten S. 299). Auch CURRAN (1934) führt sie unter den *Bibionidae* auf. Nach dem Flügelgeäder ist das nicht ganz unmöglich, da das Geäder von *Cramptonomyia* formal auch als Vorstufe des Bibionidengeäders angesehen werden könnte. Da *Cramptonomyia* im Gegensatz zu den *Bibionidae* sowohl eine Diskoidalzelle wie einen im Prinzip noch dreitäigten Radialsektor besitzt, wäre es sehr wichtig zu wissen, ob bei den *Bibionidae* (bzw. *Bibioniformia*) der Verlust der Diskoidalzelle der Reduktion des Radialsektors zur Zweiästigkeit voraufgegangen ist oder umgekehrt. Wenn *Eoplecia* (siehe unten S. 301 und Fig. 79B) wirklich, wie HANDLIRSCH und ROHDENDORF annehmen, zu den *Bibionidae* (bzw. *Bibioniformia*) gehört, dann würde das beweisen, daß die zuerst genannte Möglichkeit verwirklicht wurde, denn bei *Eoplecia* fehlt die Diskoidalzelle, während der Radialsektor noch dreitäig ist. Leider sind die Verwandtschaftsbeziehungen von *Eoplecia* nicht mit Sicherheit zu bestimmen

<sup>1)</sup> ALEXANDER bezeichnet den Ast zwar als  $R_3$ . Da sich diese Deutung aber nur auf den Mündungsabschnitt bezieht, spielt diese Abweichung gegenüber meiner Deutung im folgenden keine Rolle und kann vernachlässigt werden.

(siehe unten), so daß die Frage offen bleiben muß. Ich halte es trotzdem für viel wahrscheinlicher, daß (wenn nur die rezenten Formen in Betracht gezogen werden) *Cramptonomyia* als plesiomorphe Schwestergruppe der Gattungen *Olbiogaster* und *Phryne* angesehen werden muß. Sicherlich müßte dann für *Cramptonomyia* eine neue Familie aufgestellt werden, wobei als Zwischenlösung durchaus die Zuordnung zu den *Protorhynchidae* denkbar wäre (siehe dazu auch unten). Eine sichere Entscheidung würde aber wohl nur eine genauere morphologische Untersuchung der Gattung ermöglichen. Leider ist sie mir nur durch die Beschreibung von ALEXANDER bekannt. Möglicherweise wird man auch die Auffindung der Larven abwarten müssen.

Fossilien, die zu den *Phryneidae* gehören oder mit diesen nächstverwandt sein sollen, sind nicht ganz wenige beschrieben worden. Mit Sicherheit zu den *Phryneidae* gehören zunächst die von HANDLIRSCHE unter den Gattungsnamen *Mesorhynphus* und *Pseudadonia* beschriebenen Arten *M.nanus*, *areolatus* und *anomalus* aus dem Oberlias von Mecklenburg (Fig. 70—71) und *Pseudadonia fittoni* Brodie (Fig. 69) aus dem Malm (Purbeck) von England. EDWARDS (1922, 1923, 1928), der auch den Typus der zuletzt genannten Art (zu der er *Thiras westwoodi* Giebel als fragliches Synonym stellt) revidiert hat, möchte beide Gattungen als Synonyma zu *Olbiogaster* stellen. Formal wäre dagegen nichts einzuwenden, denn die Flügel unterscheiden sich von *Olbiogaster* nur in scheinbar belanglosen Einzelheiten. Da nun aber ganz unbekannt ist, was von den Merkmalen, in denen sich *Olbiogaster* von *Phryne* unterscheidet, plesiomorph, was apomorph ist, so kann die Einordnung der aus dem Jura stammenden *Mesorhynphus*- und *Pseudadonia*-Arten in die rezente Gattung mit Rücksicht auf die Folgerungen, die sich daraus für das Alter der rezenten Gattungen ergeben würden, nicht verantwortet werden. Es ist durchaus möglich, daß von *Mesorhynphus*- bzw. *Pseudadonia*-Arten nicht nur die rezenten *Olbiogaster*-, sondern auch die *Phryne*-Arten abstammen!

Ein besonderes Problem bilden die *Protorhynchidae* (*Protorhynphus simplex* Geinitz und *stigmaticus* Handl. und *Archirhynphus geinitzi* Handl.) aus dem Oberlias von Mecklenburg (Fig. 72). Das Flügelgeäder der 3 genannten Arten ähnelt dem der *Mesorhynphus*-Arten sehr, besitzt aber einen dreitägigen Radialsektor. Da sie mit den *Mesorhynphus*-Arten, die im Flügelgeäder synapomorph mit den rezenten *Phryneidae* übereinstimmen, zur gleichen Zeit gelebt haben, ist es unwahrscheinlich, daß sie die Vorfahren der rezenten *Phryneidae* (*Olbiogaster* und *Phryne*) sind. Sie könnten aber Vorfahren der Gattung *Cramptonomyia* sein. Diese Gattung kann, da ihr Flügelgeäder stärker plesiomorph ist als das der *Mesorhynphus*-Arten, nicht von diesen abstammen. Es muß also angenommen werden, daß im Oberlias den Phryneiden ähnliche Formen gelebt haben, deren Flügelgeäder stärker plesiomorph ist als das der Gattung *Mesorhynphus* und von denen *Cramptonomyia* abgeleitet werden kann. Die *Protorhynchidae* HANDLIRSCHS erfüllen diese Bedingung in jeder Hinsicht. Sie könnten, nach dem Flügelgeäder zu urteilen, die Vorfahren von *Cramptonomyia* sein oder jedenfalls als mit diesen gesuchten Vorfahren nächstverwandt gelten.

Die oben für möglich gehaltene Zuordnung von *Cramptonomyia* zu den *Protorhyphidae* wäre also vertretbar. Allerdings dürfte das Flügelgeäder der gemeinsamen Vorfahren der *Protorhyphidae* (und *Cramptonomyia*) und der *Phryneidae* (*Mesorhynphus*, *Phryne*, *Olbiogaster*) kaum oder nicht von dem der oberliasischen *Protorhyphidae* verschieden gewesen sein.

### b) *Bibioniformia* — Flügelgeäder und Fossilien (Fig. 73—78)

Als Schwestergruppe der *Phryneidae* sind wahrscheinlich die *Bibioniformia* + *Fungivoriformia* anzusehen. Sie unterscheiden sich vom Grundplan des Flügelgeäders der Geäder der *Phryneidae*, dadurch, daß die Diskoidalzelle (bzw. die diese abschließende Querader *tp*) und der 3. Ast der Media (*m<sub>3</sub>*) fehlen. Ich halte diese Merkmale für echte, synapomorphe Übereinstimmungen der *Bibioniformia* und *Fungivoriformia*, zumal diese beiden Gruppen ja auch auf Grund anderer Übereinstimmungen allgemein für nahe miteinander verwandt gehalten werden.

Die *Bibioniformia* (*Bibionidae* s. lat.) ihrerseits stehen wohl in einem Schwestergruppenverhältnis zu den *Fungivoriformia*. Die letztere Gruppe ist sehr charakteristisch ausgezeichnet durch die Reduktion des Stammes der Media (*m*). Darin stimmen alle zu den *Fungivoriformia* gehörenden Arten synapomorph überein. Bei den *Bibionidae* dagegen ist der Stamm der Media stets gut ausgebildet. Bezeichnend ist, daß auch bei den *Bibioninae*, bei denen die in der Abbildung (Fig. 75) mit doppelten Konturen gezeichneten Adern sehr stark verblaßt sind und zum völligen Verschwinden neigen, der Mediastamm bis zu *ta* kräftig ausgebildet ist. Das Flügelgeäder der *Bibionidae* folgt also einer anderen Entwicklungstendenz als das der *Fungivoriformia*.

Der Grundplan des Geäders der *Bibionidae* ist insofern stärker apomorph als der Grundplan des Geäders der *Fungivoriformia*, als der Radialsektor bei ihnen nur zweiästig ist, während er im Grundplan der *Fungivoriformia* 3 Äste besitzt. Die Frage, wie die Zweiästigkeit des Radialsektors bei den *Bibionidae* entstanden ist, wurde oben bei der Besprechung der *Phryneidae* schon gestreift. Die nahe Verwandtschaft der *Bibioniformia* und *Fungivoriformia*, die nicht nur durch das Flügelgeäder bewiesen wird, legt den Gedanken nahe, daß die Zweiästigkeit des Radialsektors bei beiden Gruppen auf die gleiche Weise entstanden ist. Wahrscheinlich ist das nur mit gewissen Einschränkungen richtig, die aber erst bei der Besprechung der *Pachyneuridae* (S. 299) erörtert werden sollen.

Die Weiterbildungen, die der Grundplan des Geäders erfährt, sind bei den Teilgruppen der *Bibionidae* nur relativ geringfügig. Apomorph sind die *Bibioninae* darin, daß bei ihnen der Radialsektor stets einästig ist, und daß die distalen Abschnitte der Media, des Cubitus und der Analader verblassen und zum Verschwinden neigen (Fig. 75). Die Verkürzung der Analader *1a*, die den Flügelrand nicht erreicht, tritt schon bei manchen *Pleciinae* auf. Bei der nordamerikanischen Gattung *Bibiodes* kommt es zum teil-

weisen Verschmelzen des *m*-Stammes mit dem Radialsektor an der Stelle, wo sonst *ta* beide Längsadern verbindet (Fig. 76). Die übrigen Unterschiede im Geäder betreffen fast nur die verschiedene Lage von *tb* (Fig. 74, 75).

In dieses Bild fügt sich die umstrittene Gattung *Hesperinus*, die manchmal als Vertreter einer eigenen Familie, *Hesperiinidae*, gilt, ohne Schwierigkeiten ein. Da es sich um eine sehr plesiomorphe Form handelt, könnte der Verdacht entstehen, daß es sich hier um die plesiomorphe Schwestergruppe der übrigen *Bibionidae* + der *Fungivoriformia* handelt. Bei den

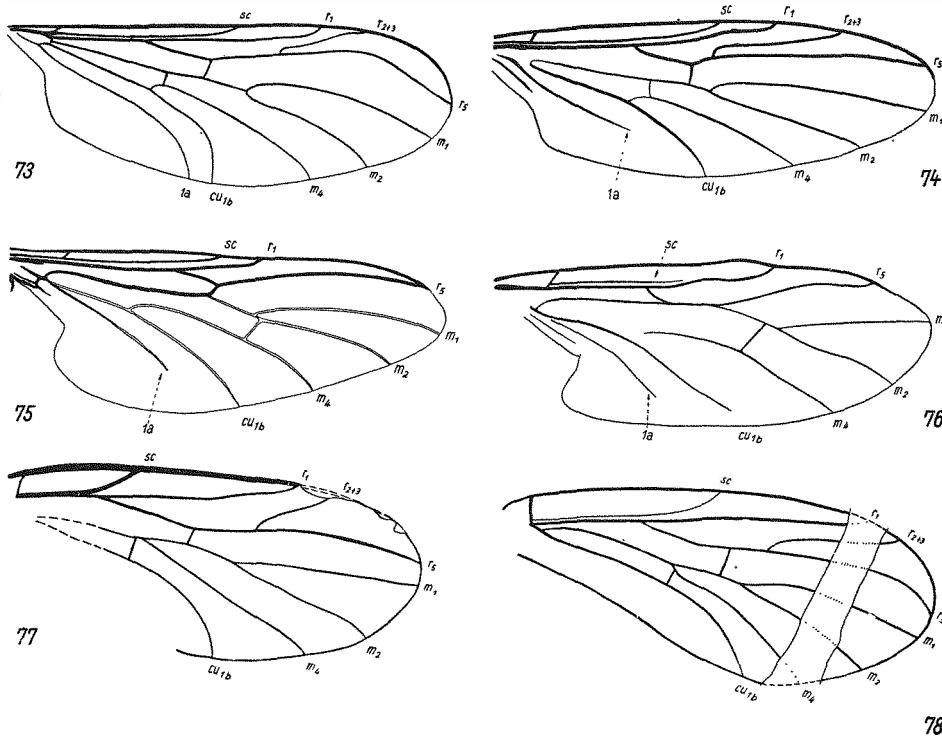


Fig. 73. *Hesperiidae* und Fig. 74—78 *Bibionidae*. 73: *Hesperinus imbecillus* Lw.; 74: *Amasia funebris* Meig.; 75: *Bibio marci* L.; 76: *Bibiodes* spec. (nach CURREAN 1934); 77: *Mesopleciella minor* Rohd. aus dem Unteren Dogger von Turkestan (nach ROHDENDORF 1946); 78: *Mesoplecia jurassica* Rohd. aus dem Unteren Dogger von Turkestan (nach ROHDENDORF 1946)

*Fungivoriformia* geht aber offenbar das Verblassen des *m*-Stammes der Reduktion des Radialsektors zur Zweiastäigkeit voraus. Da nun *Hesperinus* einen zweiastäigen Radialsektor und einen kräftig ausgebildeten Media-stamm besitzt, ist sie wohl sicher mit den *Bibionidae* näher verwandt. EDWARDS (1930) schließt die Gattung *Hesperinus* in die Unterfamilie *Pleciinae* ein. Die Frage aber, ob die Übereinstimmung zwischen *Hesperi-*

*nus* und den *Pleciinae* nur auf Symplesiomorphie beruht, oder ob engere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Hesperinus* und den *Pleciinae* bestehen, kann vom Flügelgeäder her nicht entschieden werden. Das Flügelgeäder würde die Möglichkeit durchaus zulassen, daß *Hesperinus* die Schwestergruppe der übrigen *Bibionidae* ist und z. B. als Vertreter einer eigenen Familie neben die *Bibionidae* gestellt werden muß.

Schwieriger zu beurteilen ist die manchmal ebenfalls zu den *Bibionidae* gestellte Gattung *Axymyia*, über die bei den *Pachyneuridae* berichtet wird (siehe S. 299).

Die Beurteilung der fossilen „*Bibionidae*“ ist sehr schwierig. Ganz ausscheiden müssen zunächst *Simulidium priscum* Westwood und *Termes grandaevis* Brodie, die nach HANDLIRSCH (1938, p. 161) zu den *Bibionidae* gehören sollen. Bei der letzteren ist das Flügelgeäder gar nicht, bei der ersteren zu oberflächlich dargestellt, als daß sich damit auch nur das Gerингste anfangen ließe. *Pleciomyia pachygaster* (HANDLIRSCH 1938, p. 161) ist nomen nudum, der Name *Pleciomyia* übrigens praeokkupiert durch BRUNETTI 1911. Es bleiben somit nur die von ROHDENDORF (1946) als „*Protopleciidae*“, „*Eopleciidae*“, „*Paraxymyiidae*“, „*Protobibionidae*“ beschriebenen Arten, die nach ROHDENDORFS Stammbaumentwurf (Fig. 265) alle mit den *Bibionidae* verwandt sein sollen, und die von ROHDENDORF nicht berücksichtigte *Archibibio mycetophilinus* Handlirsch 1938. Von diesen Formen scheiden zunächst die „*Paraxymyiidae*“ ebenfalls aus, da es sich nach ROHDENDORFS Abbildung von *Paraymyia quadri-radialis* Rohd. (der einzigen Art) wohl einwandfrei um eine zu den *Fungivoriformia* gehörende Art handelt (siehe S. 327). *Archibibio mycetophilinus* Handl. (aus dem Oberlias von Dobbertin, Mecklenburg) könnte nach der Abbildung wohl zu den *Bibionidae*, dann aber nur zu den *Bibioninae* gehören, da der Radialsektor einästig ist. HANDLIRSCH selbst weist auf die „auffallende“ „Ähnlichkeit des Flügels mit der Mycetophilide *Bolitophila* hin“. Dazu würde auch die Größe (4 mm) wohl besser passen. Noch eher kommt vielleicht ein Vergleich mit *Diadocidia* in Frage. Die Darstellung des Flügelgeäders ist aber nicht klar genug, um ein sicheres Urteil zu ermöglichen.

Von den übrigbleibenden Formen werden die „*Protopleciidae*“ von ROHDENDORF in die Vorfahrenreihe der *Pleciinae* (ROHDENDORF betrachtet dieses als eigene Familie „*Penthetriidae*“, was durchaus gerechtfertigt sein kann), die „*Protobibionidae*“ in die Vorfahrenreihe der *Bibioninae* (= *Bibionidae* bei ROHDENDORF) gestellt. Zu den *Protopleciidae* (Vorfahren der *Pleciinae* bzw. *Penthetriinae* nach ROHDENDORF) gehört zunächst *Protoplecia liasina* (Geinitz) Handlirsch aus dem Oberlias von Dobbertin in Mecklenburg<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup>) ROHDENDORF nennt diese Form auf p. 39 *Protoplecia jurassica* Handl.; gemeint ist offenbar *Protoplecia liasina*!

HANDLIRSCHS Abbildung erlaubt kein sicheres Urteil über diese Art, da er weder die Analader, noch *ta*, noch den Stammteil der *m* zeichnet. Die *tb* liegt aber so weit in Richtung der Flügelwurzel verschoben, daß man eher an eine Fungivoridaenform denken wird, zumal bei den Bibionidae distal der *tb* eine *ta* vorhanden sein müßte, die in HANDLIRSCHS Abbildung fehlt.

Von großer Bedeutung sind dagegen die von ROHDENDORF beschriebenen Arten der Gattungen *Mesoplecia* (*jurassica* Rohd. 1938) und *Mesoplectiella* (*minor* Rohdendorf 1946) aus dem unteren Dogger von Karatau (Fig. 77 u. 78). Diese beiden Arten können, nach ROHDENDORFS Abbildungen zu urteilen, wohl tatsächlich nur zu den Bibionidae (incl. *Hesperinus*) gehören. Die Existenz des Bibionidenstammes im unteren Dogger darf durch diese beiden Formen daher wohl sicher als erwiesen gelten. Damit wäre aber gleichzeitig auch die Existenz der *Fungivoriformia* im unteren Dogger erwiesen, da diese hinsichtlich des Grundplanes ihres Geäders durch den Besitz eines dreiästigen Radialsektors stärker plesiomorph sind als *Mesoplecia* und *Mesoplectiella*, von diesen also nicht abstammen können. Fossilienfunde bestätigen diesen Schluß (S. 316).

Da nun also die Existenz von Bibionidae im unteren Dogger erwiesen scheint, wäre es von großem Interesse, wenn sich — wie ROHDENDORF meint — nachweisen ließe, daß damals bereits 2 Teilgruppen dieses Stammes, die *Pleciinae* („*Penthetriidae*“ im Sinne von ROHDENDORF) und die *Bibioninae* („*Bibionidae*“ im Sinne von ROHDENDORF) existierten. Das läßt sich nun nicht wahrscheinlich machen. Die Abbildung von *Protobibio jurassicus* Rohd., (Fig. 79A), die ROHDENDORF für die *Bibioninae* („*Bibionidae*“ s. str.) in Anspruch nimmt, zeigt einen Flügel mit zweiästigem Radialsektor. Der erste Ast mündet in *r*<sub>1</sub>. Das hinter dem Radialsektor liegende Geäder ist nicht oder unvollständig und kaum ganz zutreffend dargestellt. Das könnte auf starker Reduktion der betreffenden Adern beruhen und somit tatsächlich auf die *Bibioninae* hinweisen. Die Beurteilung wird dadurch erschwert, daß wir nichts über den Weg wissen, auf dem die Einästigkeit des Radialsektors bei den *Bibioninae* entstanden ist, da bei den rezenten Bibionidae morphologische Zwischenstufen fehlen. Wäre ROHDENDORFs Deutung von *Protobibio* als Ahnenform der Bibioninae richtig, dann müßte man annehmen, daß der vordere der bei den *Pleciinae* vorhandenen beiden Äste (*r*<sub>2+3</sub> nach meiner Deutung) zunächst in *r*<sub>1</sub> mündete und dann ganz zurückgebildet wurde. Das ist nicht unmöglich und nicht ohne Parallelen bei den Dipteren. Wahrscheinlich aber kann diese Annahme durch den Fund von *Protobibio* nicht gemacht werden, da sonst keinerlei Anhaltspunkte dafür vorliegen, daß *Protobibio* wirklich mit den *Bibioninae* am nächsten verwandt ist. Die Ausbildung der Flügelregion um *ta* und dahinter spricht nicht gerade dafür und auch die sehr geringe Größe des Flügels (1,5 mm) wäre schwer damit in Einklang zu bringen, während die Größe des Flügels von *Mesoplecia* (bes. *jurassicus* mit 7 mm), deren Zu-

gehörigkeit zu den *Bibionidae* ja auch aus anderen Gründen höchst wahrscheinlich ist, sehr gut zu dieser Familie paßt. *Protobibio* muß jedenfalls vorläufig ungedeutet bleiben und für die Annahme, daß im unteren Dogger bereits einige Teilgruppen der *Bibionidae* vorhanden haben, die noch heute in Nachkommen weiterleben, ergeben sich aus den bisherigen Fossilienfunden keine Anhaltspunkte.

Gegenüber dem durch *Mesoplecia* wohl sicher erbrachten Nachweis, daß im unteren Dogger *Bibionidae* lebten, ist die Frage verhältnismäßig bedeutungslos, ob auch einige andere der von ROHDENDORF beschriebenen

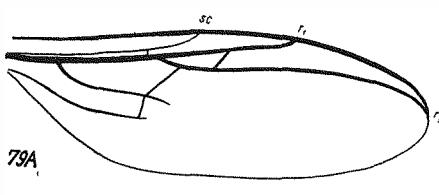


Fig. 79A. *Protobibio jurassicus* Rohd.  
aus dem Unteren Dogger von Turkestan  
(nach ROHDENDORF 1946)

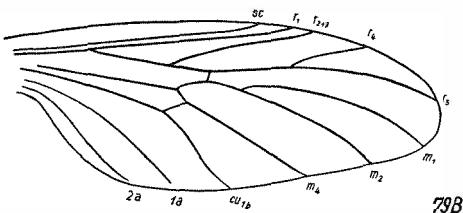


Fig. 79B. *Eoplectia primitiva* Handl.  
aus dem Ober-Lias von Mecklenburg  
(nach HANDLIRSCH 1938)

und in anderen Familien untergebrachten Fossilien (z.B. *Pleciofungivora*) zu den *Bibionidae* zu stellen sind. Über diese Formen siehe bei der Begründung der *Fungivoridea*, S. 323; über *Eoplectia* siehe bei den *Pachyneuridae*, S. 301.

### c) *Fungivoriformia*: Das Flügelgeäder der rezenten Formen.

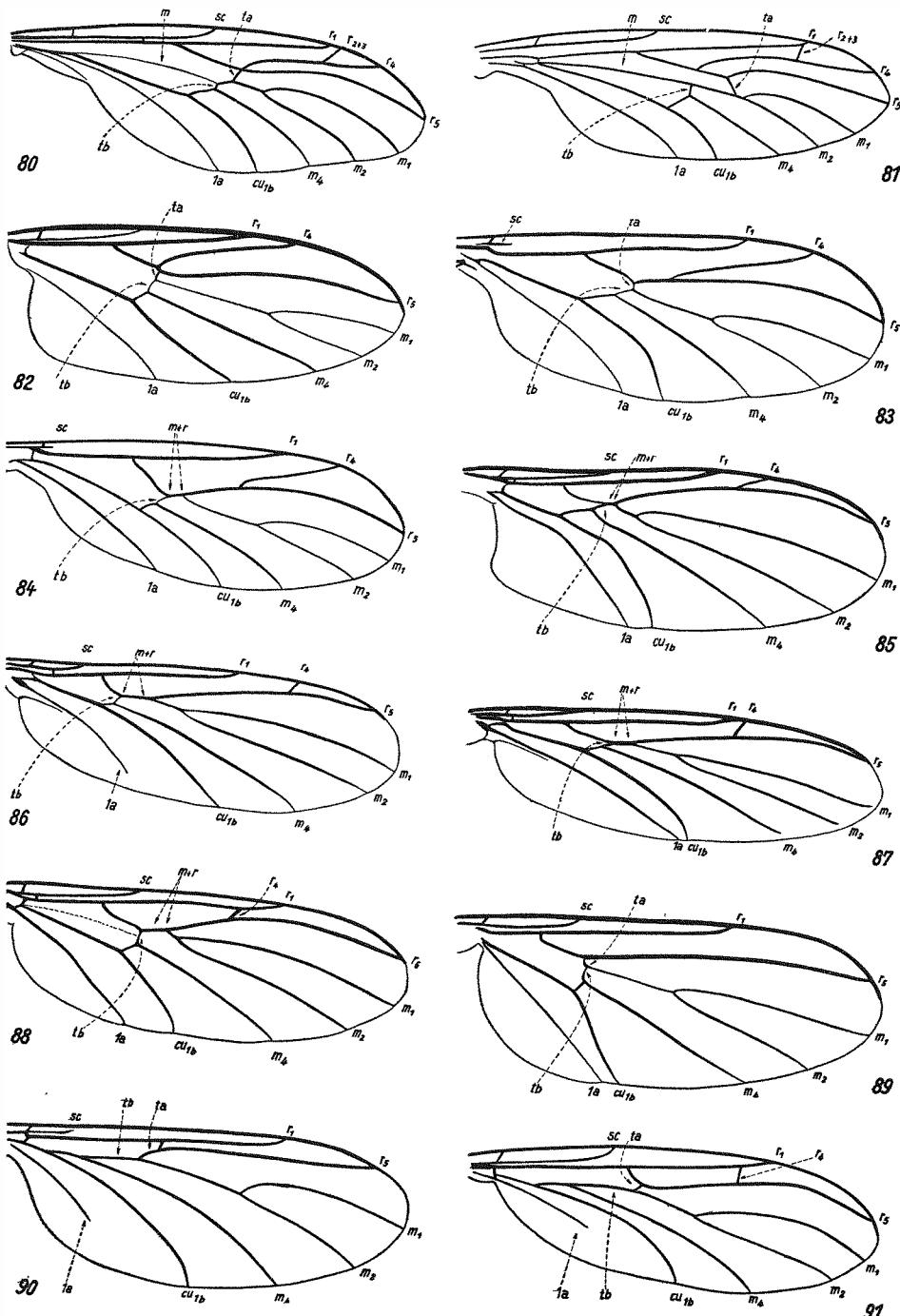
Die *Fungivoriformia* bilden, wie oben schon gesagt, wahrscheinlich die Schwestergruppe der *Bibioniformia*. Sie stimmen im Grundplan ihres Flügelgeäders mit diesen darin überein, daß die Diskoidalzelle (bzw. die sie abschließende Querader *tp*) und ebenso der 3. Ast der Media (*m<sub>3</sub>*) fehlen. Sie unterscheiden sich aber von den *Bibionidae* in charakteristischer Weise dadurch, daß der Stammteil der Media bei ihnen nie als Ader, sondern höchstens als Faltenbildung vorhanden ist. Diese Feststellung scheint zunächst mit den Tatsachen in Widerspruch zu stehen, da manche ohne Zweifel zu den *Fungivoriformia* gehörenden Familien einen deutlich als Ader ausgebildeten Wurzelabschnitt der Media zu besitzen scheinen. Das ist aber nur scheinbar so, weil bei diesen Formen, wie noch im einzelnen gezeigt werden soll, der Stammteil der Media durch *tb* ersetzt worden ist. Infolgedessen ist der gemeinsame Grundplan des Flügelgeäders der *Fungivoriformia* bisher auch niemals richtig erkannt worden. Das gilt auch für die kürzlich erschienene Arbeit von MANI (1950), auf die ich daher im folgenden nicht im einzelnen eingehen werde.

Die genauere Untersuchung des Flügelgeäders erlaubt sehr wesentliche Feststellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen den Teilgruppen der *Fungivoriformia* bestehen:

1. Die *Pachyneuridae* (Fig. 80, 81) stehen dem Grundplan des Flügelgeäders der *Fungivoriformia* am nächsten; sie unterscheiden sich nicht wesentlich von diesem. Bei ihnen allein besitzt der Radialsektor 3 Äste. Von diesen 3 Ästen bilden die beiden vorderen eine Gabel; der hintere ist einfach. Das ist sehr wichtig für die Beurteilung der fossilen Formen, die angeblich mit den *Pachyneuridae* verwandt sein sollen (siehe S. 327).

Die Verwandtschaftsbeziehungen der *Pachyneuridae*, zu denen nur die beiden sehr seltenen Gattungen *Pachyneura* und *Axymyia* gehören, wird verschieden beurteilt. Manche Autoren, wie DUDA (1930) haben die beiden genannten Gattungen zu den *Bibionidae* gestellt. DUDA trennt die beiden Gattungen sogar, indem er die Gattung *Axymyia* in die Unterfamilie *Pleciinae* einschließt, *Pachyneura* aber zum Vertreter einer eigenen Unterfamilie der *Bibionidae* macht. Diese Einordnung ist zweifellos falsch. EDWARDS (1930) ist völlig im Recht, wenn er *Pachyneura* und *Axymyia* aus den *Bibionidae* ausschließt. Ihre Übereinstimmung mit den *Bibionidae* beruht auf Symplesiomorphie. In der Rückbildung des Basalabschnittes von *m* besitzen die *Pachyneuridae* ein Merkmal, das ihre Zugehörigkeit zu den *Fungivoriformia* erweist. Allerdings kann ich das mit Sicherheit nur für *Pachyneura* (Fig. 80) behaupten. *Axymyia* (Fig. 81) ist mir nur aus Abbildungen bekannt, die hinsichtlich des Basalabschnittes von *m* nicht ganz sicher deutbar sind. Die nahe Verwandtschaft von *Axymyia* und *Pachyneura* ist aber wohl doch gesichert. Sehr bedauerlich ist, daß von beiden Gattungen die Larven nicht bekannt sind.

Die Dreiästigkeit des Radialsektors der *Pachyneuridae* bedarf einer etwas näheren Untersuchung. Es ist dies ein Merkmal, in dem sich die *Pachyneuridae* von allen anderen *Fungivoriformia* und von den *Bibioniformia* unterscheiden. HENDEL (1928) bezeichnet die 3 Äste als  $r_3$ ,  $r_4$  und  $r_5$ . Den vordersten Ast nenne ich im folgenden  $r_{2+3}$ , weil ich annehme, daß er durch Aufhebung der Gabelung von  $r_2 + r_3$  einfach geworden ist. Das ist aber nur von untergeordneter Bedeutung. HENDELS Deutung der hinteren Äste („ $r_4$ “ und  $r_5$ ) liegt offenbar die Annahme zugrunde, daß  $r_{2+3}$  ähnlich wie bei vielen *Tipuliformia*, manchen *Psychodiformia* und wohl auch bei den meisten *Culiciformia* auf  $r_4$  verschoben wurde und infolgedessen jetzt mit  $r_4$  einen gemeinsamen Gabelstiel besitzt. Auf einer solchen Annahme beruht, wie oben (S. 292) berichtet wurde, auch ALEXANDERS Deutung des Geäders von *Cramptonomyia*. Man könnte diese Deutung für wahrscheinlich halten und die Zweiästigkeit des Radialsektors bei den *Bibioniformia* und den meisten *Fungivoriformia* (außer *Pachyneuridae*) durch Verlust des zunächst auf  $r_4$  verschobenen Astes  $r_{2+3}$  erklären, so daß also als vorderer Ast des Radialsektors wirklich  $r_4$  erhalten wäre.



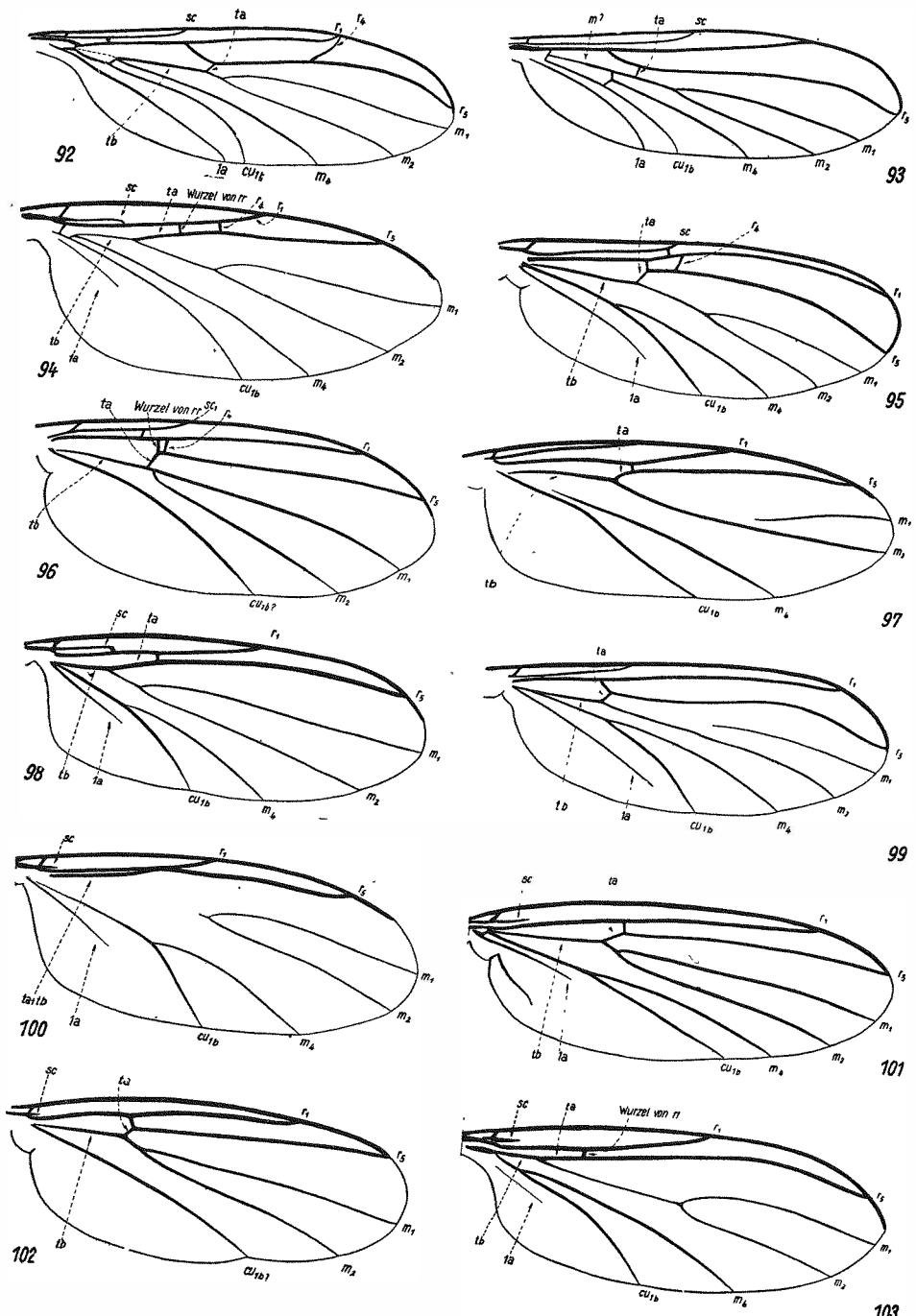
Dieser Deutung scheinen aber die von HANDLIRSCH unter dem Namen *Eoplecia primitiva* aus dem Oberlias von Mecklenburg (Fig. 79A) und bis zu einem gewissen Grade auch die von ROHDENDORF unter den Gattungsnamen *Paraxymyia* und *Eopachyneura* aus dem Unteren Dogger von Turkestan (Fig. 143, 146) beschriebenen Fossilien zu widersprechen. HANDLIRSCH (auch 1938) stellt *Eoplecia* zu den *Bibionidae*, ROHDENDORF bringt sie mit den von ihm beschriebenen Gattungen und (ebenso wie diese) mit den *Axymyiidae* (die er zu Unrecht von den *Pachyneuridae* weit trennt) in Verbindung.

*Eoplecia* könnte sehr wohl eine Vorstufe des Geäders der *Bibioniformia* darstellen und zu dieser Gruppe gehören. Dagegen scheint nur die Tatsache zu sprechen, daß HANDLIRSCH 2 kräftige Analadern zeichnet. Da aber *Eoplecia* nach den sonstigen Merkmalen des Geäders kaum zu den Tipuliformia (der einzigen Gruppe mit 2 wohl ausgebildeten Analadern) gehören dürfte, kommt wohl wirklich nur eine Verwandtschaft (allerdings zunächst von recht unbestimmter Art) mit den *Bibioniformia* in Frage. Allerdings läßt sich eine Verwandtschaft mit den *Liriopeidae* ebenfalls nicht mit Sicherheit ausschließen, zumal wenn man annehmen wollte, daß HANDLIRSCH vielleicht einen selbständigen Ast  $r_2$  des Radialsektors übersehen haben könnte, wie sicherlich bei manchen der von ihm beschriebenen „*Architipulidae*“. Auffällig ist aber, daß die Gabelungsweise des Radialsektors von *Eoplecia* gut mit der der „*Protorhynchidae*“ übereinstimmt, von denen oben ja festgestellt werden konnte, daß sie den Grundplan des Geäders der *Bibionomorpha* ziemlich unverändert bewahrt haben dürften. *Eoplecia* könnte dann geradezu als morphologische Zwischenstufe zwischen dem Geäder der *Protorhynchidae* (bzw. dem der Vorfahren aller *Bibionomorpha*) und dem der *Bibioniformia* (*Hesperinidae* und *Bibionidae*) gelten.

Wenn die oben besprochene Deutung des Geäders der *Pachyneuridae* richtig wäre, dann könnte *Eoplecia* aber nicht als Vorstufe des Geäders der *Fungivoriformia* (zu denen die *Pachyneuridae* eindeutig gehören) gelten; denn bei den *Pachyneuridae* (besonders bei *Axymyia*) entspringt der vordere Gabelast des Radialsektors proximal von *ta*. Wollte man aber bei *Eoplecia* den Ast  $r_{2+3}$  auf  $r_4$  verschieben, dann würde der entstehende gemeinsame Gabelstiel von  $r_{2+3}$  und  $r_4$  weit distal der *ta* entspringen, so daß dieser Zustand nicht dem der *Pachyneuridae* entsprechen könnte.

Eine andere, interessante Möglichkeit der Deutung ergibt sich, wenn man annimmt, daß bei den *Pachyneuridae*  $r_{2+3}$  nicht auf  $r_4$  verschoben

Fig. 80—91. *Fungivoriformia* (über die Familienzugehörigkeit vgl. den Text S. 299—306).  
 80: *Pachyneura fasciata* Zett. (nach DUDA 1930); 81: *Axymyia furcata* McAtee (nach CURREAN 1934); 82: *Mycetobia pallipes* Meig.; 83: *Ditomyia fasciata* Meig.; 84: „*Ditomyia*“ *conjuncta* Freem. (nach FREEMAN 1951); 85: *Macrocerata lutea* Meig.; 86: *Zelmira fasciata* Meig.; 87: *Allactoneura nigrifemur* Enderl.; 88: *Apemon marginata* Meig.; 89: *Diadocidia ferruginea* Meig.; 90: *Heterotricha relicta* Edw. (nach EDWARDS 1925);  
 91: *Pterogymnus elongata* Freem. (nach FREEMAN 1951)



wurde, sondern daß  $r_4$  unter Verlust seiner Verbindung mit  $r_5$  an  $r_{2+3}$  angegliedert worden ist. Genau das ist offenbar bei der Empididengattung *Asymphylloptera* (siehe S. 356 und Fig. 232) geschehen. In diesem Falle könnte *Eoplecia* auch die Vorstufe des Geäders der *Pachyneuridae* und aller anderen *Fungivoriformia* darstellen. Diese Deutung hätte den großen Vorzug, daß sie die fossilen Formen, insbesondere die *Protorhyphidae* und *Eoplecia* als Ausgangspunkt und Zwischenstufe in die Entwicklung des Geäders aller *Bibionomorpha* einzureihen gestatten würde. Von *Eoplecia* (bzw. einem entsprechenden Geäder) aus könnten die *Bibionidae* durch Reduktion von  $r_4$  und fortschreitende Verkürzung der resultierenden einfachen Gabel des Radialsektors entstanden sein. Ebenfalls von *Eoplecia* könnte die Entwicklung der *Fungivoriformia* ausgegangen sein. Die nächste Entwicklungsstufe könnte *Paraxymyia* aus dem Unteren Dogger (Fig. 143) darstellen, die nach dem Fehlen des Basalabschnittes von  $m$  eindeutig als Angehörige der *Fungivoriformia* zu erkennen ist. Bei den rezenten *Pachyneuridae* wäre dann der bei *Paraxymyia* noch mit  $r_5$  verbundene Ast  $r_4$  an  $r_{2+3}$  angegliedert worden. Ob bei den übrigen *Fungivoriformia*, die einen höchstens zweiästigen Radialsektor besitzen, diese Zweiästigkeit ebenfalls über die Angliederung von  $r_4$  an  $r_{2+3}$  und nachfolgende Reduktion eines der beiden so entstehenden Gabeläste ( $r_{2+3}$  oder  $r_4$ ) erreicht wurde, oder ob  $r_4$  wie vielleicht bei den *Bibioniformia* rückgebildet wurde, ohne daß eine Angliederung an  $r_{2+3}$  voranging, ist schwer zu entscheiden, aber auch weniger wichtig. Die Annahme eines Schwesterngruppenverhältnisses zwischen den *Pachyneuridae* und den übrigen *Fungivoriformia* wird dadurch, daß diese morphologische Frage offen bleiben muß, nicht berührt.

Die Bedeutung von *Eoplecia* (und auch die der *Protorhyphidae*) liegt, wenn die vorstehenden Annahmen richtig sind, auf morphologischem bzw. „merkmalsphylogenetischem“ Gebiet. Selbst wenn die geschilderte Entwicklung des Geäders den Tatsachen voll entsprechen sollte, könnte nicht als bewiesen gelten, daß *Eoplecia* die Stammform der *Bibioniformia + Fungivoriformia* ist. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den *Bibioniformia*, *Pachyneuridae* und „übrigen *Fungivoriformia“ entsprechen wahrscheinlich genau dem in Fig. 268B dargestellten Schema. *Eoplecia* wäre dann (wenn die Zugehörigkeit zu der Gesamtgruppe überhaupt als wahrscheinlich gelten soll) die Form mit dem am stärksten plesiomorphen Geäder. Für die Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen würde dann das in Fig. 269A dargestellte Schema zutreffen (mit geringen, nicht weiter*

Fig. 92—103. *Fungivoriformia* (92—93: *Bolitophilidae*; 94—100: *Sciophilidae*; 101—102: *Fungivoridae*; 103: *Lycoriidae*). 92: *Bolitophila hybrida* Meig.; 93: *Arachnocampa luminosa* Edw. (nach TONNOIR & EDWARDS 1927); 94: *Ectrephestoneura hirta* Winn.; 95: *Mycomyia limbata* Winn.; 96: *Monoclonia forcipata* Strobl; 97: *Rondaniella dimidiata* Meig.; 98: *Docosia sciarina* Meig.; 99: *Neurotelia nemoralis* Meig.; 100: *Novakia scatop-siformis* Strobl; 101: *Fungivora fungorum* Deg.; 102: *Zygomyia notata* Stann.; 103: *Lycoria bicolor* Meig.

wesentlichen Einschränkungen, die aber die Beurteilung von *Eoplecia* nur noch unbestimmt machen als in Fig. 269A dargestellt). *Eoplecia* würde also weder für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses *Bibioniformia*-*Fungivoriformia*, noch für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses *Pachyneuridae* — „übige *Fungivoriformia*“ einen Terminus-ante-quem oder auch nur einen Terminus-post-quem-non anzugeben gestatten.

Den vorderen Ast des Radialsektors der *Fungivoriformia* mit zweiästigem Radialsektor habe ich in der nachfolgenden Darstellung in Übereinstimmung mit HENDEL (1928) als  $r_4$  bezeichnet. Es muß aber stets im Auge behalten werden, daß die Frage, wie der 2-ästige Radialsektor der *Fungivoriformia* zu deuten ist, noch nicht endgültig beantwortet ist.

2. Vielleicht noch stärker umstritten als die *Pachyneuridae* sind die Verwandtschaftsbeziehungen der *Mycetobiidae* (Fig. 82). Unter dem Einfluß der von KEILIN festgestellten Übereinstimmungen in der Larvenmorphologie hat EDWARDS (1928 und in anderen Arbeiten) diese sehr artenarme Familie zu den *Phryneidae* gestellt. Dem haben sich andere Autoren angeschlossen. Dagegen hat sich aber HENDEL (1938, in KÜKENTHAL-KRUMBACH) mit Recht gewandt. Das Flügelgeäder spricht eindeutig für die Zugehörigkeit der *Mycetobiidae* zu den *Fungivoriformia*.

HENDEL gibt auch noch andere Gründe für diese Zugehörigkeit zu den „Fungivoriden s. l.“ und eine theoretisch ganz einwandfreie Begründung (p. 1873). „Der ähnliche Bau-Typus des Larvenkopfes mit den homologen inneren Tentorialspangen bei den 3 Familien (gemeint sind die *Trichoceridae*, *Mycetobiidae* und *Phryneidae*) hat für uns bloß retrospektive Bedeutung und sagt uns, daß er von gemeinsamen Vorfahren herstammt, durch die die phylogenetische Verbindung in weiterer Vergangenheit, nicht mehr aber bei den Imagines der Gegenwart, worauf das Problem hinausläuft, hergestellt wurde“. In etwas einwandfreierer Formulierung heißt dies, daß die Übereinstimmung der *Mycetobiidae* mit den *Phryneidae* (und *Trichoceridae*) auf Symplesiomorphie, die Übereinstimmungen der *Mycetobiidae* mit den *Fungivoriformia* dagegen auf Synapomorphie beruhen. Zwar gibt es einige Übereinstimmungen zwischen den Larven der *Mycetobiidae* und *Phryneidae*, die sicher nicht auf Symplesiomorphie beruhen (z. B. das amphipneustische Tracheensystem). Sie lassen sich aber mit sehr viel größerer Wahrscheinlichkeit auf Konvergenz zurückführen — bedingt durch die evident übereinstimmende Lebensweise — als die Übereinstimmungen der *Mycetobiidae* und der *Fungivoriformia* s. str. (zu denen die *Phryneidae* nicht gehören).

Von den *Pachyneuridae* (siehe oben S. 299) unterscheiden sich die *Mycetobiidae* im Flügelgeäder dadurch, daß der Radialsektor nur 2 Äste besitzt (wie bei den *Phryneidae*). Das gilt aber zugleich für alle anderen noch zu besprechenden Familien der *Fungivoriformia*, mit denen die *Mycetobiidae* offenbar näher verwandt sind als mit den *Pachyneuridae*. Die von den beiden Ästen des Radialsektors gebildete Gabel ist bei den *Mycetobiidae* noch sehr lang. Das Geäder der *Mycetobiidae* stellt infolgedessen geradezu eine morphologische Zwischenstufe zwischen den *Pachyneuridae* und den übrigen Familien der *Fungivoriformia* s. str. dar, was ihrer Verwandtschaftsbeziehungen offenbar genau entspricht.

3. Die *Ditomyiidae* (Fig. 83, 84) sind vielleicht mit allen folgenden Familien wieder etwas näher verwandt als die *Mycetobiidae*. Die von den beiden Ästen des Radialsektors gebildete Gabel ist noch verhältnismäßig lang, länger als bei den noch zu besprechenden Familien, aber etwas kürzer als bei den *Mycetobiidae*. Verhältnismäßig ursprünglich (plesiomorph) ist bei den *Ditomyiidae* auch der Bau des Kopulationsapparates und der Thorakalsklerite (FISHER und SHAW in SHAW 1948). Auch die Larven sind stärker plesiomorph als alle anderen Familien: bei ihnen sind noch alle 8 Abdominalstigmen erhalten. Apomorph ist das Flügelgeäder durch die Verkürzung der *sc*, die weder die Costa noch den *r<sub>1</sub>* erreicht. Dadurch erweisen sich die *Ditomyiidae* als einheitliche Verwandtschaftsgruppe. In einigen Fällen kommt es auch zu einer Verschmelzung zwischen Media und Radialsektor in der Region, in der sich sonst die Querader *ta* befindet (proximal dieser Region ist die Media wie bei allen *Fungivoriformia* verblaßt). Diese Querader ist hier völlig unterdrückt. Das gilt für die rein neuseeländische Gattung *Nervijuncta* und die in Fig. 84 dargestellte „*Ditomyia*“ *conjecta* Freemann<sup>1)</sup>.

Man darf sich die Frage vorlegen, ob das eine reine Konvergenz zu den *Zelmiridae* (= *Ceroplatidae*) - *Macroceridae* ist, bei denen die gleiche Verschmelzung zum Grundplan des Geäders gehört, oder ob die Erscheinung auf eine nähere Verwandtschaft dieser Gruppen hinweist.

4. Die *Ceroplatidae*-*Macroceridae*, die von EDWARDS und FREEMAN (in verschiedenen Arbeiten) im Hinblick auf die große Übereinstimmung der Larven neuerdings in einer Gruppe zusammengefaßt werden („*Keroplatinae*“), die in der vorliegenden Arbeit *Zelmiridae* (Fig. 85—88) heißt, sind insofern stärker plesiomorph als die *Ditomyiidae*, als bei ihnen *sc* mit beiden Ästen vollständig ausgebildet ist und die Costa bzw. den *r<sub>1</sub>* erreicht. Dagegen sind sie stärker apomorph in der Ausbildung des Radialsektors. Der gemeinsame Stiel der Gabeläste ist viel länger als bei den *Ditomyiidae* und den anderen bisher besprochenen Familien. Der vordere Ast (*r<sub>4</sub>*) ist kurz. Er mündet entweder frei in die Costa oder in *r<sub>1</sub>* (*Apemon*, Fig. 88). Die Analader (*1a*) kann verkürzt sein (Fig. 86, *Zelmira*). Außerdem ist, wie erwähnt, bei allen Angehörigen dieser Gruppe die Media im Bereich der *tb* (die infolgedessen fehlt) mit dem Radialsektor verschmolzen.

Der Flügel der Gattung *Allactoneura* fügt sich so gut in dieses Bild ein (Fig. 87), daß man diese so verschieden beurteilte Gattung hier einordnen möchte. SHAW (1951) stellt *Allactoneura* (als Vertreterin einer eigenen Tribus *Allactoneurini*) zu den *Sciophilidae*. ROHDENDORF (1946) errichtet für sie eine eigene Familie *Allactoneuridae*, die er in die unmittelbare Verwandtschaft der *Fungivoridae* stellt. Nach dem Flügelgeäder (besonders nach der Ausbildung des Basalabschnittes der Media und der Stellung der

<sup>1)</sup> Es ist nicht recht einzusehen, warum diese Art nicht ebenfalls zu *Nervijuncta* gehören soll.

*tb*) kann *Allactoneura* aber mit keiner dieser beiden Familien (*Sciophilidae* und *Fungivoridae*) näher verwandt sein.

5. Verhältnismäßig unsicher sind auch die Verwandtschaftsbeziehungen der *Diadocidiidae* (Fig. 89—91).

Die am besten bekannte Gattung *Diadocidia* (Fig. 89) ist im Flügelgeäder relativ plesiomorph, was die Länge der Basalzelle (in der der verblaßte Wurzelabschnitt der *m* liegt), die vollständige Ausbildung der *sc<sub>1</sub>* und die Vollständigkeit der *1a* anbelangt. Die beiden Querader *ta* und *tb* stehen bei ihr etwa in einer Linie übereinander. Apomorph ist dagegen das Fehlen von *sc<sub>2</sub>* und vor allem die Einästigkeit des Radialsektors.

Zu den *Diadocidiidae* wird von TONNOIR & EDWARDS (1927) auch die umstrittene, nur mit wenigen Arten aus Neuseeland, Südafrika und dem baltischen Bernstein bekannte Gattung *Heterotricha* gestellt, die manche Autoren als Lycoriide betrachtet wissen wollen (siehe unten S. 311). Bei dieser Gattung (Fig. 90) sind *sc* und *1a* verkürzt. Vor allem aber ist durch Verlagerung des Gabelungspunktes von *cu<sub>1b</sub>* und *m<sub>4</sub>* in Richtung der Flügelwurzel die Querader *tb* in eine so schräge Lage gebracht worden, daß sie fast als der Wurzelteil des Media-Stammes erscheint.

Die gleiche Eigentümlichkeit besitzt auch die erst vor kurzem aus Chile beschriebene Gattung *Pterogymnus* (Fig. 91). Bei ihr ist aber, wie bei *Diadocidia* die *sc* vollständig ausgebildet. Die Analader (*1a*) ist aber wie bei *Heterotricha* verkürzt. Wichtig aber ist, daß bei ihr der Radialsektor zweitästig ist. Der 1. Ast ist sehr kurz und mündet in *r<sub>1</sub>*. Der Flügel ist infolgedessen sehr ähnlich dem der *Bolitophilidae* (*Bolitophilella*). Warum *Pterogymnus* trotzdem nicht zu den *Bolitophilidae* gehören kann, ist mir nicht bekannt.

6. Die *Bolitophilidae* (Fig. 92) bilden mit ihrem Flügelgeäder geradezu den Schlüssel für das Flügelgeäder aller noch folgenden Familien. Bei den sicher zu den *Bolitophilidae* gehörenden Gattungen *Bolitophila* (Fig. 92) und *Bolitophilella* ist die Subcosta gut ausgebildet, *sc<sub>2</sub>* ist erhalten. Der vordere Ast des Radialsektors ist kurz und mündet frei in die Costa (Fig. 92) oder in *r<sub>1</sub>* (*Bolitophilella*). Besonders interessant aber ist die Basalregion des Flügels. Hier ist die Gabelungsstelle von *cu<sub>1b</sub>* und *m<sub>4</sub>* weit nach der Flügelwurzel verschoben. Die Querader *tb* ist dadurch stark in die Länge gestreckt und in eine vollkommen horizontale Lage gebracht worden. Sie erscheint infolgedessen als glatte Verlängerung des basalen, verblaßten Abschnittes der *m*. Dieser basale, verblaßte Abschnitt der *m*, die Querader *tb* und der Gabelstiel von *m<sub>1</sub> + m<sub>2</sub>* bilden so scheinbar die aufeinanderfolgenden Abschnitte einer einheitlichen Längsader.

Diese Verhältnisse sind deswegen so besonders interessant, weil sie als Vorstufe dessen gelten können, was im Flügelgeäder der *Lycoriidae*, *Sciophilidae* und *Fungivoridae* noch weitergetrieben ist. Es muß ja bei der Betrachtung des Flügelgeäders dieser Familien auffallen, daß bei ihnen im Gegensatz zu allen anderen *Fungivoriformia* die *m-cu*-Querader (*tb*)

fehlt, ohne daß bei einer der zahlreichen Arten auch nur eine Spur von ihr nachweisbar ist. Ebenso auffällig ist, daß bei diesen, sonst so stark „abgeleiteten“ Familien der basale Abschnitt der *m* kräftig ausgebildet zu sein scheint, während er bei allen anderen Familien, selbst bei den so stark plesiomorphen *Pachyneuridae*, verblaßt ist. Die Möglichkeiten für die Auflösung dieser Schwierigkeiten (die sich auch in der phylogenetisch-systematischen Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der *Lycoriidae*, *Sciophilidae* und *Fungivoridae* auswirken würden) bietet nun das Flügelgeäder der *Bolitophilidae*: *Bolitophila* (Fig. 92) und *Ectrepesthoneura* (Fig. 94) zeigen, zunächst im Sinne einer rein morphologischen Stufen-, nicht im Sinne einer Ahnenreihe, die stufenweise Herausbildung des Flügelgeäders der *Lycoriidae-Sciophilidae-Fungivoridae*: Offenbar ist im Verlaufe der Entwicklung dieser Gruppe die Cubitalisgabel (Gabelungspunkt von *cu<sub>1b</sub>* und *m<sub>4</sub>*) noch weiter nach der Flügelbasis verschoben worden als bei *Bolitophila* und *Bolitophilella*. Der verblaßte Basalabschnitt der Media (*m*) ist dadurch ganz zurückgedrängt und die Querader *tb* in die ursprüngliche Lage dieses Abschnittes der *m* gerückt worden. Die Querader *tb* erscheint infolgedessen selbst als Basalabschnitt der *m*. Auch die Querader *ta* ist diesem Zuge gefolgt. Ihre Mündung in *m* liegt nicht mehr (wie z. B. bei den *Ditomyiidae*, *Diadocidia* und den meisten anderen in dieser Hinsicht plesiomorphen Familien) unter oder distal der Wurzel des Radialsektors, sondern ist in Richtung der Flügelwurzel verschoben. Diesen Zustand hat *Ectrepesthoneura* beibehalten (Fig. 94): Bei dieser Gattung ist die ursprüngliche Mündung von *tb* in den vorderen Ast der Cubitalisgabel (*m<sub>4</sub>*) erhalten geblieben. Bei den übrigen *Sciophilidae*, den *Fungivoridae* und den *Lycoriidae* dagegen (Fig. 95—103) hat sich diese Verbindung gelöst und die Cubitalis-Gabel sekundär verkürzt. Ob das dadurch geschehen ist, daß die beiden Äste der Gabel (*m<sub>4</sub>* und *cu<sub>1b</sub>*) im Basalabschnitt fortlaufend weiter miteinander verschmolzen sind, so daß der Gabelungspunkt sekundär wieder allmählich distalwärts wanderte (so wie das ähnlich ja auch oft bei anderen ursprünglich gegabelten Längsadern, z. B. beim Radialsektor, zu beobachten ist) oder ob die beiden Gabeläste ihre Verbindung zunächst verloren haben (wie z. B. bei *Rondaniella*, Fig. 97) und später, weiter distal, wieder miteinander verlötet wurden, diese Frage ist schwer zu entscheiden, aber auch nicht besonders wichtig.

Ganz analoge Vorgänge haben sich bei den *Itonididae* abgespielt. Auch diese Gruppe läßt sich nämlich, was das Flügelgeäder anbetrifft, an die *Bolitophilidae* anschließen, wie die folgende Besprechung (S. 311) zeigen soll.

Zu den *Bolitophilidae* wurde häufig auch die aus Neuseeland bekannte Gattung *Arachnocampa* (Fig. 93) gestellt, zu der der bekannte „New Zealand Glow Worm“ gehört. Die Gattung unterscheidet sich von *Bolitophila* und *Bolitophilella* durch die Einästigkeit des Radialsektors. Die einzige mir bekannte Abbildung des Flügels (TONNOIR & EDWARDS 1927) zeigt sowohl eine

*m-cu*-Querader (*tb*) wie auch einen deutlich ausgebildeten Basalabschnitt von *m*. Beide Merkmale sind, wie die vorstehende Besprechung zeigt, sonst bei den *Fungivoriformia* niemals nebeneinander vorhanden. Vor allem auf Grund der Larvenmorphologie ist auch eine Verwandtschaftsbeziehung zu den *Zelmiridae* angenommen worden. Aber bei allen anderen Arten dieser Gruppe ist der Radialsektor ebenfalls zweiästig, und vor allem ist der gemeinsame Stiel von  $m_1 + m_2$  an der Basis mit dem Radialsektor verschmolzen. Bei *Arachnocampa* ist das nicht der Fall. Die systematische Stellung von *Arachnocampa* bleibt also ungeklärt. Es sei auch darauf hingewiesen, daß mir auch die eventuellen Beziehungen einiger der zu den *Diadocidiidae* gestellten Gattungen nicht hinreichend geklärt erscheinen.

7. Eine einheitliche Verwandtschaftsgruppe bilden die *Sciophilidae*, *Fungivoridae* (*Mycetophilidae*) und *Lycoriidae* (*Sciaridae*) (Fig. 94—103). Die Besonderheiten ihres Flügelgeäders sind oben, bei den *Bolitophilidae*, ausführlich besprochen worden. Darüber hinaus ist ihnen noch gemeinsam, daß die Analader (*1a*) den Flügelrand nicht erreicht. Die bereits besprochene, aber in diese Gruppe gehörende Gattung *Ectrepesthoneura* (Fig. 94) steht dem Grundplan am nächsten.

Die enge Verwandtschaft der *Sciophilidae* und *Fungivoridae* ist allgemein anerkannt. FISHER (nicht veröffentlicht, zitiert bei SHAW 1948) ist nach Untersuchung der Kopulationsorgane der Ansicht „that the *Mycomyiini* arose next and gave rise to the *Ezechini* and *Mycetophilinae*. The *Sciophilini*, *Gnoristini* und *Leiini* were from the same stock.“ SHAW selbst schließt sich auf Grund seiner Untersuchung des Thorax dieser Auffassung an. Auch die Morphologie der Larven spricht dafür, daß die *Sciophilidae* und *Fungivoridae* zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, zu der aber wohl auch noch die *Lycoriidae* gehören (siehe unten).

Im Flügelgeäder ist für diese Gruppe, über das Gesagte hinaus noch charakteristisch, daß bei ihnen der vordere Ast des Radialsektors niemals frei in den Flügelrand mündet. Er mündet entweder, weit in Richtung nach der Flügelwurzel verschoben, dicht oder sehr dicht neben der Wurzel des Radialsektors in  $r_1$  (Fig. 95 u. 96) oder er fehlt ganz. Das ursprünglichste (am stärksten plesiomorphe) Geäder in dieser Gruppe zeigen die *Mycomyiini* (Fig. 95). Hier ist *sc* am Ende gegabelt und der vordere Ast des Radialsektors ist noch verhältnismäßig weit von der Wurzel des Radialsektors entfernt. In Weiterbildung des Grundplanes wird  $sc_2$  in Richtung der Flügelwurzel verlagert (*Neurotelia*, Fig. 99). Schließlich verschwindet dieser oft schon sehr blasse Gabelast ganz (*Rondaniella*, Fig. 97). In einigen Fällen wird dagegen  $sc_1$  zurückgebildet (*Docosia*, Fig. 98) oder *sc* verliert ihre Mündungen ganz und endet mehr oder weniger verkürzt frei in der Flügelfläche (*Novakia*, alle *Fungivoridae*). Der vordere Ast rückt ebenfalls im Verlaufe der Weiterbildung des Geäders, sehr dicht an die Wurzel des Radialsektors heran, oft noch weiter als bei der in Fig. 96 dargestellten *Monoclona*, und verschwindet schließlich sehr oft ganz (*Neu-*

*rotelia*, *Rondaniella*, *Docosia*, alle *Fungivoridae*). Bei *Novakia* (Fig. 100) fehlt die Querader *ta*. Der aus *tb* und dem Radialsektor gebildete scheinbare Längsaderzug (siehe oben S. 306—307) ist an der Stelle, an der *ta* stehen müßte, eine Strecke weit mit *r<sub>1</sub>* verschmolzen.

Weiteren Rückbildungen unterliegt der Gabelstiel (*Novakia*, Fig. 100) oder der vordere Ast (*m<sub>1</sub>*: *Neurotelia*, *Rondaniella*, Fig. 97 und 99) von *m<sub>1</sub>+m<sub>2</sub>*, ferner *m<sub>4</sub>* (*Monoclona*, Fig. 96) und *1a*, die z. B. bei *Rondaniella* und *Monoclona* ganz fehlt (Fig. 96, 97).

Viele dieser geschilderten Rückbildungsvorgänge sind zweifellos mehrfach, in verschiedenen engeren Verwandtschaftsgruppen unabhängig voneinander eingetreten. Sie dürfen nicht ohne weiteres zur Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den von ihnen betroffenen Formen führen. Auffällig ist aber, daß alle *Fungivoridae* in 2 deutlich apomor-

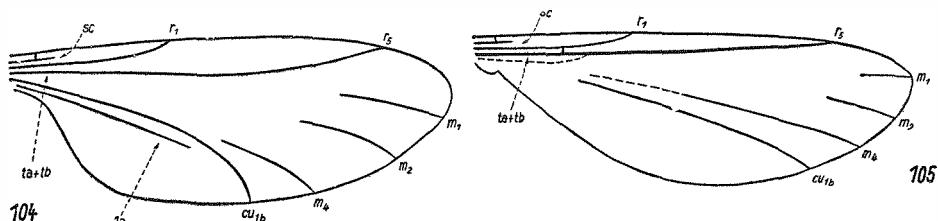


Fig. 104—105. *Fungivoriformia* (*Lygistorrhinidae* und *Manotidae*). 104: *Lygistorrhina* spec.; 105: *Manota* spec. Beide Figuren nach HENDEL 1938

phen Merkmalen übereinstimmen: in der Reduktion der *sc*, die immer frei im Flügel mündet und verkürzt ist, und in der Einästigkeit des Radialsektors. Da diese Familie auch sonst unbestritten als natürliche Verwandtschaftsgruppe gilt, darf angenommen werden, daß es sich bei den genannten Merkmalen um echte Synapomorphein, nicht um Konvergenzen handelt, die *Fungivoridae* also wirklich eine monophyletische Gruppe sind.

Nicht das gleiche gilt für die *Sciophilidae* der gegenwärtigen Systematik. Ihr Flügelgeäder legt den Verdacht nahe, daß es sich bei ihnen um eine auf Symplesiomorphie begründete Gruppenbildung handelt, daß also einige ihrer Unterfamilien oder Tribus mit den *Fungivoridae* näher verwandt sind. Diese Annahme legen ja auch schon die oben wiedergegebenen, auf Untersuchungen des Kopulationsapparates und der Thorakalsklерite begründeten Äußerungen von FISHER und SHAW nahe. Wahrscheinlich werden die „*Sciophilidae*“ als nicht-monophyletische Gruppe aufgelöst werden müssen.

In die Nähe der „*Sciophilidae*“ und *Fungivoridae* stellt Shaw (1951, p. 16) auch die *Lygistorrhinidae*. Die Thorakalmorphologie scheint ihm dafür zu sprechen, „that the affinities of *Lygistorrhina* are with those of the *Sciophilinae*, possibly being closest to the *Gnoristini*“. Das Flügelgeäder dieser kleinen Gruppe (Fig. 104) ist so stark reduziert, daß ihre

Verwandtschaftsbeziehungen danach nicht beurteilt werden können. Das Gleiche gilt für die *Manotidae* (Fig. 105), über deren Verwandtschaftsbeziehungen auch SHAW (1951) sich nicht äußert.

Stark umstritten sind die Verwandtschaftsbeziehungen der *Lycoriidae* (*Sciaridae*). EDWARDS hielt sie für nahe verwandt mit den *Leiini* (Teilgruppe der „*Sciophilidae*“). Auch FISHER (zitiert von SHAW 1948) hat auf Grund von Untersuchungen der Kopulationsorgane diese Auffassung vertreten. SHAW (1948) dagegen glaubt, „that the members of this subfamily are sufficiently distinct as to be in a group by themselves“. Er stellt sie daher als eigene Familie den „*Mycetophilidae*“ gegenüber, zu denen er, wie vielfach üblich, außer den *Fungivoridae* auch die meisten

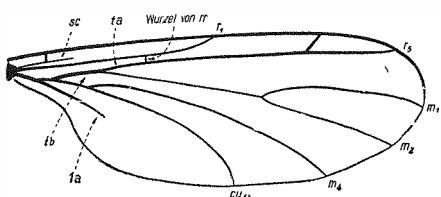


Fig. 106. *Cratyna* spec. (*Lycoriidae*; nach ENDERLEIN 1937)

bildung gleichen Ranges neben anderen anerkannt zu werden, kann in der phylogenetischen Systematik überhaupt nicht anerkannt werden (vgl. HENNIG 1953).

Mit den *Fungivoridae* stimmen die *Lycoriidae* (abgesehen von anderen Übereinstimmungen, die sie zugleich mit den „*Sciophilidae*“ teilen) darin überein, daß die *sc* verkürzt ist und frei in der Flügelfläche mündet und daß der Radialsektor einästig ist (Fig. 103). Man darf also die Frage aufwerfen, ob nicht die *Lycoriidae* mit den *Fungivoridae* am nächsten verwandt sind und ob zwischen beiden Familien nicht ein Schwestergruppenverhältnis anzunehmen ist. Gegen die von EDWARDS geäußerte Vermutung einer Verwandtschaft mit den *Leiini* braucht das nicht zu sprechen, da die Annahme ja sowohl für die *Lycoriidae* wie für die *Fungivoridae* zutreffen kann.

Dieser Auffassung scheint nur die Gattung *Cratyna* entgegenzustehen, bei der 2 Äste des Radialsektors vorhanden sind und der vordere sogar frei in die Costa mündet (Fig. 106). Das würde eine engere Verwandtschaft mit den *Fungivoridae* und auch mit den „*Leiini*“ ausschließen. Die *Lycoriidae* könnten dann allenfalls als Schwestergruppe der „*Sciophilidae*“ + *Fungivoridae* angesehen werden. Nach FREY (1942, p. 20, Fußnote) ist nun die Gabelung des Radialsektors bei „*Cratyna*“ vielleicht eine Monstrosität, die auch sonst gelegentlich auftritt. Dann würde also die Einästigkeit des Radialsektors auch zum Grundplan des Flügelgeäders der *Lycoriidae* gehören und der Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den *Fungivoridae* stünde vom Flügelgeäder her nichts im Wege.

anderen hier anerkannten Familien der „*Fungivoriformia*“ als Unterfamilien stellt. Nach dem Flügelgeäder (Fig. 103) zu urteilen (und ebenso auch nach der Morphologie der Larven!) ist dagegen die von EDWARDS und FISHER vertretene Auffassung bei weitem richtiger. Die Begründung, daß eine Gruppe „sufficiently distinct“ ist, um als Gruppen-

Zu den *Lycoriidae* stellen FREY (1942) und SHAW (1953) auch die Gattung *Heterotricha*. Nach ihrem Flügelgeäder gehört die Gattung aber zweifellos nicht hierher. TONNOIR & EDWARDS (1927) sind wohl im Recht, wenn sie *Heterotricha* zu den *Diadocidiidae* verweisen (siehe auch S. 306).

8. Die letzte engere Verwandtschaftsgruppe der *Fungivoriformia* bilden die *Corynoscelidae*, *Scatopsidae* und die sogenannten *Itonidoidea* (*Cecidomyioidea*). Im Grundplan des Flügelgeäders stimmen die Angehörigen dieser Verwandtschaftsgruppe, die in der vorliegenden Arbeit *Itonididae* genannt wird, in allen Punkten mit dem Grundplan der *Fungivoriformia* überein (siehe S. 298). Sie unterscheiden sich von diesem nur dadurch, daß in ihrem Flügelgeäder der Radialsektor stets nur 2 Äste hat (wie auch bei vielen anderen Teilgruppen der *Fungivoriformia*) und weiterhin dadurch, daß die Subcosta stets verkürzt ist und niemals den Flügelrand erreicht. Auch das ist bei nicht wenigen anderen *Fungivoriformia* der Fall.

Entscheidend für die Zugehörigkeit der *Corynoscelidae*, *Scatopsidae* und *Itonidoidea* zu den *Fungivoriformia* ist aber das Verblassen bzw. die Reduktion des Basalabschnittes der *m*; denn dieses höchst charakteristische Merkmal kommt in vergleichbarer Form bei einer anderen Teilgruppe der „*Nematocera*“ vor. Auch die schon bei den unter 6. und 7. besprochenen Familien der *Fungivoriformia* erwähnte Tendenz, den reduzierten Basalabschnitt von *m* durch die horizontal gelegte Querader *tb* zu ersetzen, ist im Grundplan des Geäders der *Corynoscelidae* + *Scatopsidae* + *Itonidoidea* schon sehr deutlich erkennbar und wird bei den mehr abgeleiteten (apomorphen) Familien bis zum Extrem getrieben.

Die *Scatopsidae* und *Corynoscelidae*, die manchmal auch als Unterfamilien ein und derselben Familie („*Scatopsidae*“) angesehen werden, sind bisher fast stets mit den *Bibionidae* in einer Gruppe höherer Ordnung (die z.B. „*Bibionoidea*“ genannt wird) zusammengefaßt worden. Gegen die Annahme einer näheren Verwandtschaft der *Corynoscelidae* und *Scatopsidae* und *Bibionidae* sind aber schwerwiegende Bedenken möglich. Die Imagines der 3 genannten Familien zeigen schon habituell keine besondere Ähnlichkeit. Ebensowenig lassen sich bei den Larven besondere Über-einstimmungen finden. Viel größer ist, bei den Imagines wie bei den Larven, die habituelle Ähnlichkeit zwischen den *Corynoscelidae*, *Scatopsidae* und *Itonidoidea*. Das Flügelgeäder beweist nun, daß dies auf engerer Verwandtschaft beruht.

Am nächsten stehen dem Grundplan dieser ganzen Gruppe, was das Flügelgeäder anbetrifft, die *Corynoscelidae* (Fig. 107, 108, 110). Sie sind am stärksten plesiomorph. Bei ihnen ist der Radialsektor zweiästig. Der kurze vordere Ast mündet frei in die Costa. Die Querader *tb* ist nur wenig schräg gestellt, die Cubitalisgabel nicht übermäßig weit in Richtung der Flügelwurzel verschoben. Auch die Analader (*1a*) ist kräftig ausgebildet. Sie erreicht den Flügelrand. Daneben zeigen die *Corynoscelidae* freilich auch einige apomorphe Merkmale (Autapomorphien bzw. Konver-

genzen zu anderen *Fungivoriformia*), im ganzen, wie auch in einzelnen Gattungen: Allen Gattungen gemeinsam ist das Fehlen der Querader *ta*. An ihrer Stelle ist der Gabelstiel von  $m_1 + m_2$  eine Strecke weit mit dem Radialsektor verschmolzen. Offenbar ist das eine Konvergenz zu anderen *Fungivoriformia* (*Ceroplatidae-Macroceridae, Allactoneura* usw.). Bei *Synneuron* (Fig. 110) ist der hintere Ast des Radialsektors dort, wo sonst der vordere Ast abzweigt, eine Strecke weit mit  $r_1$  verschmolzen. Der bei anderen Gattungen vorhandene vordere Ast des Radialsektors fehlt infolge dieser Verschmelzung bei *Synneuron*. Bei *Canthyloscelis* (Fig. 108) ist, offenbar infolge streckenweiser Verschmelzung der beiden Gabeläste, die Cubitalisgabel verkürzt, so daß die Querader nicht wie sonst allgemein in den vorderen Gabelast ( $m_4$ ), sondern in den gemeinsamen Gabelstiel mündet. Das ist eine Konvergenz zu einem Vorgange, der auch sonst häufig bei anderen Gattungen dieses ganzen Verwandtenkreises eintritt.

Die *Scatopsidae* (Fig. 109, 111) unterscheiden sich vom Grundplan des Flügelgeäders der ganzen Verwandtschaftsgruppe in folgenden Punkten: Der Radialsektor ist einästig. Der bei den *Corynoscelidae* vorhandene vordere Ast fehlt.

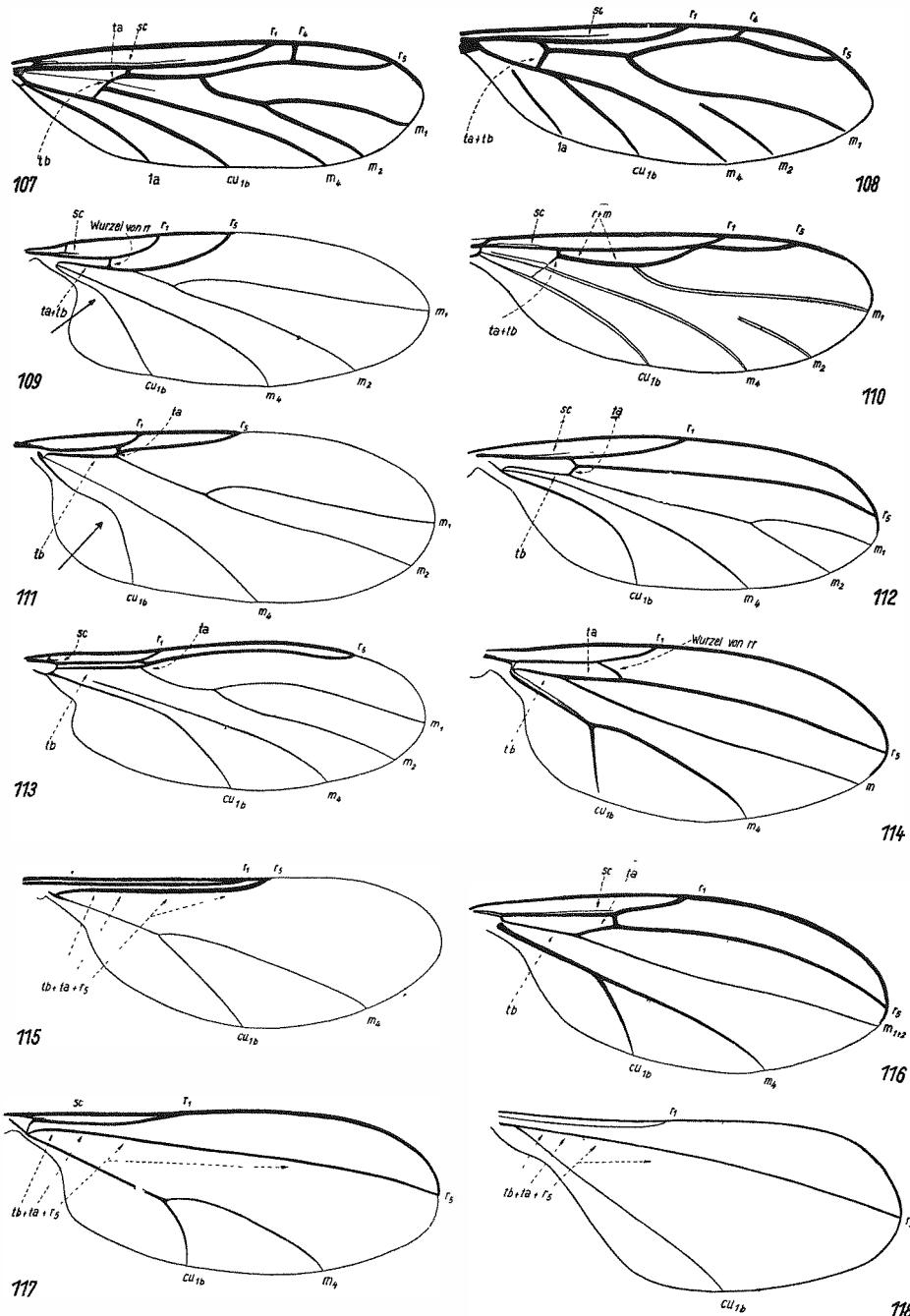
Die Gabelungsstelle von  $cu_{1b}$  und  $m_4$  ist stark nach der Flügelwurzel verschoben, die Querader *tb* dadurch stark schräg gestellt und fast in die Lage des ursprünglichen Basalabschnittes der *m* gerückt.

Die Analader (*1a*) fehlt.

Ursprünglicher als bei den *Corynoscelidae* ist das Geäder der *Scatopsidae* nur darin, daß eine Verschmelzung zwischen dem Gabelstiel von  $m_1 + m_2$  und dem Radialsektor offenbar ursprünglich nicht vorhanden ist. Sie tritt aber offenbar konvergent zu den *Corynoscelidae*, auch bei einigen *Scatopsidae* auf (*Ectaetia*, Fig. 109).

Die ursprünglichsten (am stärksten plesiomorphen) Gattungen der *Itonidoidea* werden auch in der Familie *Lestremiidae* vereinigt. Sie stehen im Flügelgeäder etwa auf der Stufe der *Scatopsidae*, sind weder stärker apomorph, noch stärker plesiomorph als diese: Die Media ( $m_1 + m_2$ ) ist vom Radialsektor getrennt und am Ende gegabelt, die Cubitalisgabel ist sehr stark nach der Flügelwurzel verschoben, die Querader *tb* dadurch fast horizontal gestellt und in die Lage des verschwundenen Basalabschnittes der Media geraten, die Analader (*1a*) fehlt (Fig. 112). Bei manchen *Lestremiidae* (Fig. 113) ist  $m_4$  von  $cu_{1b}$  getrennt, die Cubitalisgabel also

Fig. 107—118. *Fungivoriformia-Itonidoidea* (107—108, 110: *Corynoscelidae*; 109, 111: *Scatopsidae*; 112—118: *Itonidae*). 107: *Corynoscelis eximia* Boh. (nach DUDA 1928); 108: *Canthyloscelis antennata* Edw. (nach DUDA 1928); 109: *Ectaetia clavipes* Lw.; 110: *Synneuron annulipes* Lundstr. (nach DUDA 1928); 111: *Scatopse fuscipes* Meig.; 112: *Catocha* spec.; 113: *Lestremia cinerea* Meig.; 114: *Tetraxyphus atra* Meig.; 115: *Lasioptera?* *flexuosa* Winn.; 116: *Cordylomyia rufidis* Winn.; 117: *Asphondylia sarothonamni* Lw.; 118: *Miastor hastatus* Kieff. (nach KIEFFER 1913)



aufgelöst. Bei den echten Gallmücken (*Itonididae*) ist  $m$  einästig (Fig. 114) oder ganz verschwunden (Fig. 115, 117). Außerdem ist bei allen diesen Formen die Cubitalisgabel sekundär verkürzt. Offenbar sind hier die beiden Gabeläste ( $m_4$  und  $cu_{1b}$ ) bis zu der Stelle, die z. B. auch bei *Scatopsidae* oft durch eine Knickung im Verlaufe von  $cu_{1b}$  ausgezeichnet ist (Pfeil in Fig. 111) miteinander verschmolzen. Noch deutlich zu erkennen ist diese Entstehung des langen Gabelstieles der  $cu$  bei *Tetraxyphus* (Fig. 114). Die Kürze der Cubitalisgabel ist bei den *Itonididae* also nicht ein ursprünglicher, plesiomorpher (wie z. B. bei den *Bibionidae*), sondern ein sekundärer, apomorpher Zustand.

Die apomorphe Weiterbildung des Flügelgeäders kann bei den *Itonidae* noch weitergehen: Verkürzung des einzigen erhaltenen Astes des Radialsektors, so daß dieser nicht in der Nähe der Flügelspitze, sondern dicht neben  $r_1$  mündet (Fig. 115), Reduktion von  $m_4$  (d. h. Fortfall der Cubitalis-Gabel: Fig. 118), Reduktion der Wurzel des Radialsektors. Bei diesen Formen (das sind die meisten echten Gallmücken) verlaufen Radius ( $r_1$ ) und Radialsektor dann unverbunden nebeneinander. In dem scheinbaren Radialsektor ist allerdings nicht nur dieser, sondern auch die ganz horizontalgestellte  $tb$  (= der mit dem Cubitus verbundene scheinbare äußerste Basalabschnitt des Radialsektors) und die  $ta$  (= etwas weiter distalgelegener Abschnitt des scheinbar einheitlichen Radialsektors) enthalten (Fig. 117, 118).

Für die Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen der *Itonidoidea* sind diese Autapomorphien einzelner Gattungen oder Gattungsgruppen natürlich ohne Bedeutung. Die Annahme einer engen Verwandtschaft zwischen den *Itonidoidea*, *Scatopsidae* und *Corynoscelidae* kann durch sie nicht berührt werden. Schwerer zu beurteilen sind die engeren Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen 3 Gruppen. Von den 3 denkbaren Möglichkeiten (*Corynoscelidae* als Schwestergruppe der *Scatopsidae* + *Itonidoidea*; *Scatopsidae* als Schwestergruppe der *Corynoscelidae* + *Itonidoidea*; *Scatopsidae* + *Corynoscelidae* als Schwestergruppe der *Itonidoidea*) kann keine mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Für die Larven ist von TONNOIR (1927, siehe HENNIG 1948, p. 90) darauf hingewiesen worden, daß die Larve und Puppe von *Canthyloscelis* (*Corynoscelidae*) mehr mit den *Itonididae* als mit den *Scatopsidae* gemein habe. Nach dem Flügelgeäder würde man vielleicht eher an eine engere Verwandtschaft der *Scatopsidae* und *Itonidoidea* denken, da beide Gruppen einige engeren Übereinstimmungen zeigen (siehe oben S. 312), die man für echte Synapomorphien halten könnte. Nicht uninteressant ist es, daß es bei einigen Gattungen (*Tritozyga* und *Konisomyia*, siehe HENNIG 1948, p. 115) unsicher ist, ob sie zu den *Scatopsidae* oder den *Itonidoidea* gehören. Die Larven sind bei beiden leider nicht bekannt. CURRAN (1934) stellt sie, was vielleicht richtig ist, zu den *Itonididae*. Auf jeden Fall können sie nicht zu den *Corynoscelidae* gehören. Die engeren Verwandtschafts-

beziehungen, die die 3 genannten Gruppen miteinander verbinden, bleiben aber vorläufig unbekannt.

Wichtiger noch ist die Frage, welche Verwandtschaftsbeziehungen die hier in einer engeren Gruppe vereinigten *Corynoscelidae*, *Scatopsidae* und *Itonidoidea* mit den übrigen *Fungivoriformia* verbinden. ENDERLEIN (1936) faßt die genannten Gruppen mit den *Lycoriidae* in einer Verwandtschaftsgruppe „*Zygophthalmia*“ zusammen. Er stellt sogar die hier als *Lestremiidae* bezeichnete Gruppe als Unterfamilie zu den *Lycoriidae*. Das ist auf keinen Fall richtig. Die *Lestremiidae* („*Lestremiinae*“ im Sinne von ENDERLEIN) sind ebenso wie die „*Campylomyzidae*“ ENDERLEINS und seine *Heteropezidae* echte *Itonidoidea*. Sie haben auch im Larvenstadium (z.B. im Besitze der charakteristischen Spatula sternalis) echte synapomorphe Übereinstimmungen mit den echten Gallmücken (*Itonididae*). Damit wäre aber immer noch die Möglichkeit gegeben, daß die *Lycoriidae* diejenige Gruppe der *Fungivoriformia* sind, die mit den *Itonididea* (*Corynoscelidae* + *Scatopsidae* + *Itonidoidea*) am nächsten verwandt ist. Die Entscheidung über diese Frage hängt zugleich mit der etwas umstrittenen Stellung der *Lycoriidae* unter den *Fungivoriformia* zusammen (siehe S. 310). Gegen die Annahme einer nahen Verwandtschaft der *Lycoriidae* mit den *Itonididea* scheint mir neben der Imaginalmorphologie (bes. dem Flügelgeäder) auch die Morphologie der Larven zu sprechen: Die Larven der *Lycoriidae* stimmen überaus weitgehend mit den Larven gewisser „*Sciophilidae*“ überein. Sie haben im besonderen wie die Larven fast aller *Fungivoriformia* (mit Ausnahme der *Ditomyiidae*, *Mycetobiidae* und wahrscheinlich der *Pachyneuridae*, deren Larven nicht bekannt sind) das 8. Abdominalstigma verloren, während die Larven der *Itonididea* die volle Stigmengarnitur des Abdomens und meist ein besonders gut ausgebildetes 8. Abdominalstigma besitzen. Das spricht, ebenso wie das verhältnismäßig ursprüngliche (stark plesiomorphe) Flügelgeäder mancher *Corynoscelidae* und *Scatopsidae* sehr entschieden gegen die Möglichkeit, ein Schwesterngruppenverhältnis zwischen den *Itonididea* einerseits und den *Lycoriidae* oder einer anderen „abgeleiteteren“ Familie (etwa einer der oben unter Punkt 6 im Anschluß an die *Bolitophilidae* behandelten Familien) anzunehmen.

Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit darf man annehmen, daß im Laufe der Entwicklung des Stammes der *Fungivoriformia* zunächst die *Pachyneuridae*, dann die *Mycetobiidae* selbständig wurden, während alle anderen Familien eine einheitliche, monophyletische Gruppe bilden. Diese wurde dann später in 2 Hauptstämme gespalten, deren einem die *Bolitophilidae* + „*Sciophilidae*“ + *Lycoriidae* + *Fungivoridae*, deren anderem aber die *Corynoscelidae* + *Scatopsidae* + *Itonidoidea* (also die „*Itonididea*“) angehören.

Etwas unsicher bleibt, ob die Familien *Zelmiridae* (incl. *Macroceridae*), *Diadocidiidae* und *Ditomyiidae* einem der beiden genannten Stämme

angehören, oder ob sie vor deren Trennung selbstständig wurden. Das letztere ist wenigstens für die *Ditomyiidae* nicht ausgeschlossen. Für die *Zelmiridae* (+ *Macroceridae*) und *Diadocidiidae* möchte ich annehmen, daß sie dem Stämme der *Fungivoridea* angehören. Ich werde im folgenden die *Bolitophilidae*, *Zelmiridae* (+ *Macroceridae*), *Ditomyiidae*, *Diadocidiidae*, „*Sciophilidae*“, *Lycoriidae* und *Fungivoridae* unter dem Namen *Fungivoridea* zusammenfassen, betone aber ausdrücklich, daß es sich bei dieser Gruppe (im Gegensatz zu den *Itonididae*) möglicherweise um eine auf Symplesiomorphie begründete Einheit handelt und daß möglicherweise einige von diesen Familien mit den *Itonididae* näher verwandt sind als andere.

#### d) *Fungivoriformia* aus dem Mesozoikum (Fig. 119—146)

Unter den von früheren Autoren beschriebenen Arten müssen zunächst die folgenden, im Malm (Purbeck) von England beschriebenen Arten ausgeschieden werden, die nach HANDLIRSCH (1938, p. 161) wohl zu den „*Mycetophilidae*“ gehören:

<i>Asuba dubia</i> Brodie ( <i>Tanypus</i> ),	<i>Cecidomium grandaevum</i> Westwood
<i>Sama rustica</i> Brodie ( <i>Macrocerata</i> ),	<i>Thinna defossa</i> Brodie ( <i>Sciophila</i> )
<i>Bibionites priscus</i> Giebel ( <i>Macropeza</i> ),	<i>Sciophilopsis brodiei</i> Handlirsch <sup>1)</sup>

Die von diesen Formen vorliegenden Abbildungen sind zu ungenau, als daß sich damit auch nur das Geringste anfangen ließe.

Die einzigen mit einiger Sicherheit deutbaren mesozoischen *Fungivoriformia* hat ROHDENDORF (1938, 1946) beschrieben. ROHDENDORF faßt aber selbst in ein und derselben Gattung (z.B. *Pleciomima*) Arten zusammen, die so offensichtlich ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehören, daß bei der folgenden Besprechung zunächst keine Rücksicht auf die systematischen Entscheidungen ROHDENDORFS genommen werden kann. Ganz allgemein aber kann gesagt werden, daß ROHDENDORF aus dem unteren Dogger von Karatau eine größere Anzahl von Arten beschrieben hat, die mit völliger Sicherheit zu den *Fungivoriformia* gehören. Das Fehlen entweder des Basalabschnittes von *m* oder einer die *Media* mit dem Vorderaste der der Cubitalisgabel verbindenden Querader beweist, daß sie nicht zu den *Bibionidae* gehören, und daß sie auch nicht vor dem Zeitpunkte gelebt haben können, zu dem die Trennung der *Bibionidae* und der *Fungivoriformia* erfolgte. Im übrigen sind sichere *Bibionidae* ja aus dem unteren Dogger bekannt (S. 297), so daß die Existenz von *Fungivoriformia* zum gleichen Zeitpunkte von vornherein angenommen werden mußte.

Darüber hinaus läßt sich auch sagen, daß keines der von ROHDENDORF beschriebenen Fossilien mit Sicherheit zu den *Pachyneuridae* und den *Mycetobiidae* (oder deren Vorfahren, siehe S. 256) in Verbindung gebracht werden kann. Zwar beschreibt ROHDENDORF einige Formen mit anscheinend dreistufigen Radialsektor und stellt auch Beziehungen zwischen diesen

<sup>1)</sup> Von HANDLIRSCH selbst zu den „*Nematocera incertae sedis*“ gestellt.

und der Gattung *Pachyneura* her („*Eopachyneura*“). Diese Beziehungen können aber nur unter bestimmten Voraussetzungen angenommen werden, wie weiter unten (S. 327—328) noch genauer nachgewiesen werden soll.

Bei allen von ROHDENDORF beschriebenen Formen mit zweiästigem Radialsektor ist die Gabel deutlich kürzer als bei den *Mycetobiidae*. Sie haben den Zustand, auf dem die *Mycetobiidae* stehen geblieben sind, also bereits hinter sich gelassen. Die rezenten *Mycetobiidae* können von keinem der beschriebenen Fossilien mit 2-ästigem Radialsektor abstammen. Der untere Dogger darf also mit Sicherheit auch als die Zeit bezeichnet werden, in der die Abtrennung der *Pachyneuridae* und der *Mycetobiidae* vom Stamme der *Fungivoriformia* bereits erfolgt war.

Die von ROHDENDORF beschriebenen Fossilien mit 2- oder 1-ästigem Radialsektor können entweder zu den *Fungivoridae* oder zu den *Itonididae* gehören. Die genauere Einordnung der Fossilien ist viel schwieriger. Am schwierigsten ist sie ja erfahrungsgemäß immer bei den sehr plesiomorphen Formen, weil diese entweder in die Vorfahrenreihe der auch heute noch plesiomorphen Gruppen, ebensogut aber auch in die Vorfahrenreihe heute mehr apomorpher Gruppen gehören können, weil diese letzteren ja einen ähnlich plesiomorphen Vorzustand in der Vergangenheit durchlaufen haben müssen (siehe dazu S. 380). Mit einer einfachen Zuordnung der Fossilien zu denjenigen rezenten Gruppen, denen sie rein formal gleichen, wäre also gar nichts gewonnen. Es ist daher am zweckmäßigsten, in der folgenden Besprechung von den eindeutig apomorphen Formen auszugehen, weil diese ja wirklich nur zu den apomorphen (synapomorphen) rezenten Gruppen gehören können.

1. Ein eindeutig apomorphes Merkmal ist bei den rezenten *Fungivoridae* der Ersatz des verlorengegangenen Basalabschnittes von *m* durch die in seine Stellung gerückte Querader *tb*. Bei den betreffenden Formen ist scheinbar ein deutlich als Ader ausgebildeter Basalabschnitt von *m* vorhanden, dafür fehlt aber scheinbar die *tb* (siehe S. 308). Fossilien, die diesen Zustand zu zeigen scheinen, hat ROHDENDORF beschrieben:

*Pleciomima secunda* (Fig. 119) „Fam. *Pleciomimidae*“

*Lycorioplecia elongata* (Fig. 120) „Fam. *Pleciomimidae*“

*Paritonida brachyptera* (Fig. 121) „Fam. *Pleciomimidae*“

*Antefungivora prima* (Fig. 122) „Fam. *Pleciomimidae*“

Allen diesen Formen ist zugleich die Einästigkeit des Radialsektors gemeinsam. Auch das ist ein relativ apomorphes Merkmal. Nach dieser Merkmalskombination (scheinbares Fehlen der *tb* bei gleichzeitigem scheinbaren Vorhandensein des Basalabschnittes der *m*, Einästigkeit des Radialsektors) kommen als mögliche Verwandte gewisse *Itonididae*, gewisse „*Sciophilidae*“, die *Lycoriidae* und die *Fungivoridae* in Frage. ROHDENDORF selbst beurteilt die Verwandtschaft der genannten Fossilien recht verschieden. *Paritonida*, die einzige Form, bei der die *sc* verkürzt zu sein

scheint, wird von ihm in die Vorfahrenreihe der *Lestremiidae* und *Heteropezidae*, also zweier Teilgruppen der *Itonidoidea*, gestellt. Das ist deswegen sehr unwahrscheinlich, weil die Queraader *ta* bei *Paritonida* weit distal gestellt ist, während sie bei allen *Itonididea* ganz in der Nähe der Wurzel des Radialsektors steht und ihre Mündung in *m*, der Horizontalstellung der *tb* folgend, fast stets in Richtung der Flügelwurzel verschoben erscheint. Da dies schon bei sehr plesiomorphen *Itonididea* mit noch zweiteiligem Radialsektor und noch fast unveränderter Stellung der *tb* (und infolge-

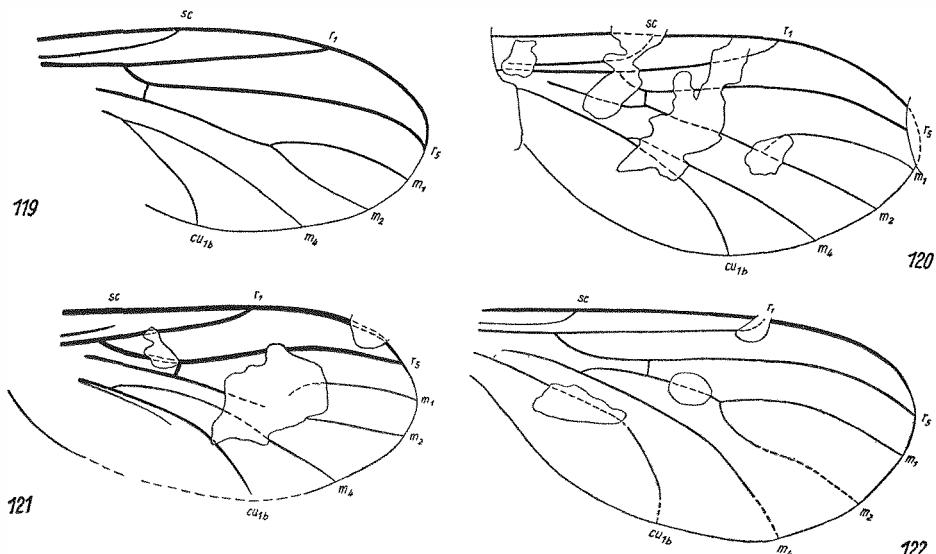


Fig. 119—122. *Fungivoriformia* aus dem Unteren Dogger von Turkestan. 119: *Pleciomima secunda* Rohd.; 120: *Lycorioplecia elongata* Rohd. 121: *Paritonida brachyptera* Rohd.; 122: *Antefungivora prima* Rohd. Sämtliche Figuren nach ROHDENDORF 1946

dessen erst recht bei den *Lestremiidae* und *Heteropezidae*) der Fall ist, muß die Zugehörigkeit von *Paritonida* zu den *Itonididea* als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden. Das gilt zugleich für alle anderen genannten Fossilien, von denen *Pleciomima* und *Lycorioplecia* (beide „*Pleciomimidae*“) von ROHDENDORF in die Ascendenz der *Itonididae* gestellt werden. Hier kommt, wenigstens bei *Pleciomima*, noch hinzu, daß die *sc* kräftig ausgebildet ist (bei *Lycorioplecia* ist die Mündung von *sc* nicht erkennbar). Bei allen *Itonididea* ist dagegen *sc* verkürzt. Ihre Vorfahren müssen zwar auch einst eine vollständige *sc* gehabt haben. Nach allem, was wir über die *Itonididae* wissen, ist hier aber die Verkürzung der *sc* der Horizontalstellung der *tb* und der Reduktion des Radialsektors zur Einästigkeit vorausgegangen. Hier ermöglicht also zwar nicht die Untersuchung eines Einzelmerkmals und seiner Veränderungen, sondern die Beachtung

der Reihenfolge, in der die phylogenetischen Merkmalsbewegungen innerhalb eines umfassenderen Merkmalskomplexes (des Flügelgeäders) erfolgt sind, die Entscheidung.

Nachdem die *Itonididea* also ausscheiden, kommen als mögliche Verwandte der genannten Fossilien nur die oben bezeichneten Familien der *Fungivoridea* in Frage. Die Einästigkeit des Radialsektors beweist, daß die Fossilien jedenfalls nicht die gemeinsamen Vorfahren der *Sciophilidae* + *Lycoriidae* + *Fungivoridae* gewesen sein können; denn einige rezente *Sciophilidae* haben ein stärker plesiomorphes Geäder (zweiästigen Radialsektor). Alle genannten Fossilien könnten aber zu gewissen Teilgruppen der *Sciophilidae*, zu den *Lycoriidae*, zu den *Fungivoridae* oder zu den gemeinsamen Vorfahren der *Lycoriidae* und *Fungivoridae* gehören. Die Möglichkeiten sind vor allem deswegen nicht genau zu bestimmen, weil die Systematik der betreffenden Familien, vor allem die der *Sciophilidae* und die Stellung der *Lycoriidae*, noch nicht hinreichend geklärt ist (siehe S. 309—310). Die *Lycoriidae* und *Fungivoridae* besitzen zwar eine verkürzte *sc*, doch könnten ja die genannten Fossilien Vorfahrenformen mit noch vollständiger *sc* sein, eine Möglichkeit, die hier nicht wie bei den *Itonididea* (siehe S. 318) ausgeschlossen werden kann. Verdächtig ist allerdings auch hier die relativ distale Stellung der *ta*.

ROHDENDORF stellt *Antefungivora* (Fig. 122) in die Vorfahrenreihe der *Diadocidiidae*. Das rückt eine andere Lösung in den Bereich der Möglichkeit. Mit den *Diadocidiidae* können die genannten Fossilien (darunter *Antefungivora*) nämlich dann nicht näher verwandt sein, wenn ROHDENDORFS Abbildungen richtig sind, weil bei den *Diadocidiidae* die *tb* in den Vorderast der Cubitalisgabel (*m<sub>4</sub>*) mündet. Auffallend ist nun, daß ROHDENDORF bei den *Pleciomimidae* (zu denen nach seiner Ansicht ja alle genannten Fossilien gehören) auch Fossilien unterbringt, bei denen das tatsächlich der Fall ist, die also wirklich Verwandte der *Diadocidiidae* sein können (siehe weiter unten S. 322). Das beweist, daß ROHDENDORF dem so wichtigen Verhalten der Querader *tb* nicht genügende Aufmerksamkeit gewidmet hat und berechtigt zu der Frage, ob das Geäder im Bereich dieser Querader von ROHDENDORF bei *Lycorioplecia elongata*, *Pleciomima secunda*, *Paritonida brachyptera* und *Antefungivora prima* wirklich richtig abgebildet worden ist. Ein ganz besonderes Gewicht bekommt diese Frage durch die Tatsache, daß ROHDENDORF 1938 und 1946 das Flügelgeäder ein und denselben Exemplares von *Antefungivora prima* (die von ihm angegebene Sammlungsnummer ist in beiden Fällen 2452/316) in ganz verschiedener Weise abbildet.

Jedenfalls wird man die Existenz der *Fungivoridae*, der *Lycoriidae* oder auch von Vorfahren des Stammes dem beide Familien angehören, im unteren Dogger nicht für erwiesen halten. Ganz unmöglich scheint das aber nicht, wie die Untersuchung der anderen von ROHDENDORF beschriebenen Fossilien zeigen wird, die zwar selbst ebenfalls nicht zu den genannten

Familien gehören können aber doch eine verhältnismäßig weitgehende Aufspaltung des Stammes der *Fungivoriformia* bereits im unteren Dogger beweisen.

2. Verhältnismäßig viele der von ROHDENDORF beschriebenen Fossilien stimmen darin überein, daß bei ihnen die Querader *tb* in relativ ursprünglicher Stellung (als Verbindung zwischen  $m_1 + m_2$  und  $m_4$ ) vorhanden und zugleich der Radialsektor einästig ist. Außerdem ist bei diesen Fossilien die *sc* vollständig entwickelt. Die Analader (*1a*) ist bei ROHDENDORF meist nicht gezeichnet.

Die vorstehende Kennzeichnung gilt unter der Voraussetzung daß einige defekte Abdrücke in den nicht sichtbaren Merkmalen wohl ursprünglich mit denjenigen besser erhaltenen Abdrücken übereinstimmten, denen sie in allen sichtbaren Merkmalen gleichen, für die folgenden Arten:

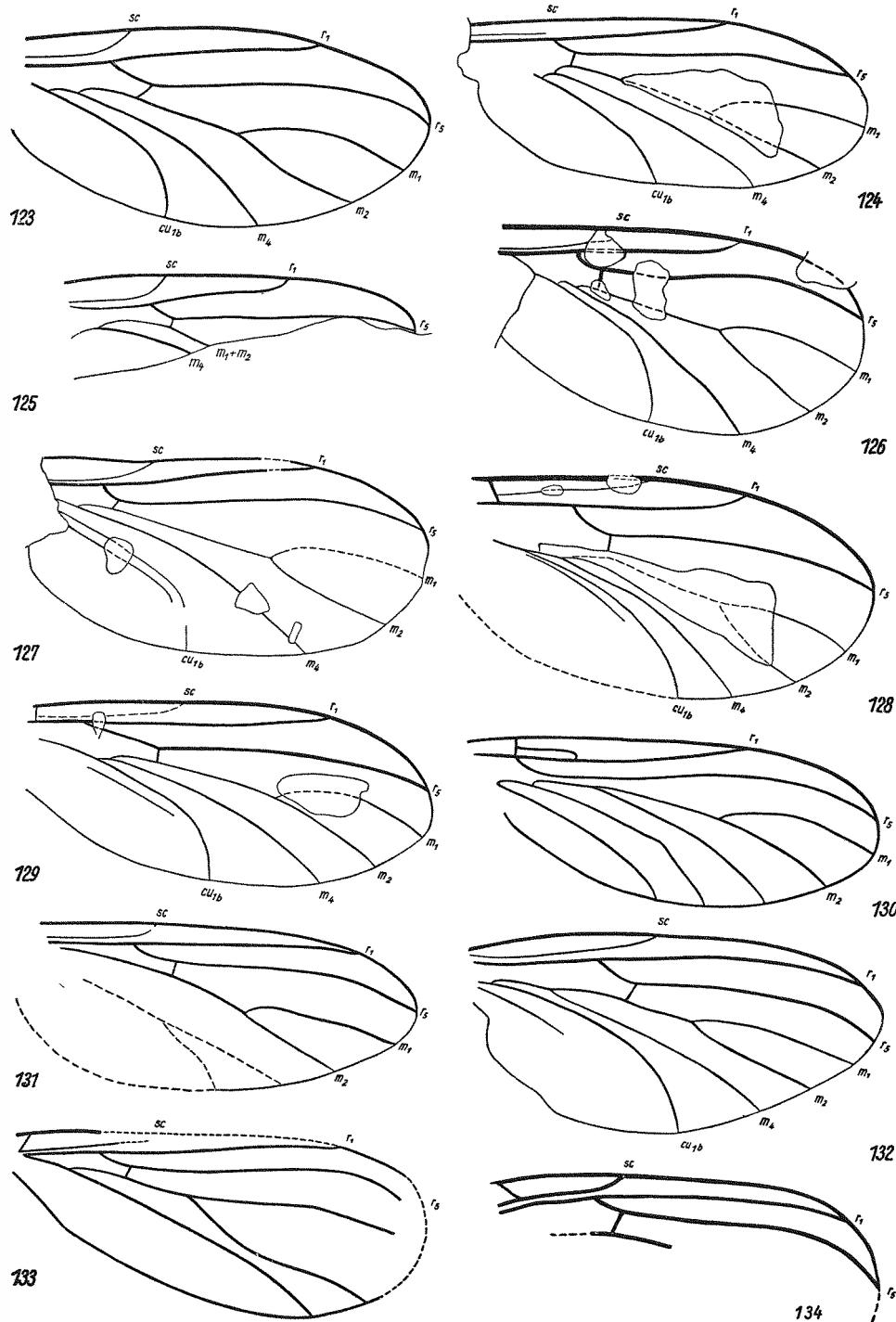
<i>Pleciomima sepulta</i> (Fig. 123)	<i>Mimallactoneura vetusta</i> (Fig. 129)
<i>Pleciomimidae-Pleciomiminae</i>	<i>Pleciomimidae-Mimalactoneurinae</i> ,
<i>Pleciomimella karatavica</i> (Fig. 124)	<i>Antiquamedia tenuipes</i> (Fig. 130)
<i>Pleciomimidae-Pleciomiminae</i>	<i>Pleciomimidae-Antefungivorinae</i> ,
<i>Lycoriomimella minor</i> (Fig. 125)	<i>Mimalycoria allactoneurooides</i> (Fig. 131)
<i>Pleciomimidae-Pleciomiminae</i> ,	<i>Allactoneuridae-Mimalycoriinae</i> ,
<i>Lycoriomimodes deformatus</i> (Fig. 126)	<i>Eboletina gracilis</i> (Fig. 132)
<i>Pleciomimidae-Pleciomiminae</i> ,	<i>Allactoneuridae-Fungivoritinae</i> ,
<i>Paralycriomima sororcula</i> (Fig. 127)	<i>Fungivorites latimedioides</i> (Fig. 133)
<i>Pleciomimidae-Pleciomiminae</i> ,	<i>Allactoneuridae-Fungitinae</i> ,
<i>Lycoriomima ventralis</i> (Fig. 128)	<i>Allactoneurisca indistincta</i> (Fig. 134) <sup>1)</sup>
<i>Pleciomimidae-Pleciomiminae</i> ,	<i>Allactoneuridae-Fungivoritinae</i> .

ROHDENDORF selbst stellt die betreffenden Formen, wie die vorstehende Tabelle zeigt, in ganz verschiedenen Verwandtschaftszusammenhang. Mit der Gattung *Allactoneura* kann, entgegen ROHDENDORFS Ansicht, keine der genannten Formen in Verbindung gebracht werden, denn sie alle sind stärker apomorph als *Allactoneura* im Fehlen des vorderen Astes des Radialsektors und andererseits fehlt ihnen jedes Anzeichen der für *Allactoneura* charakteristischen Verschmelzung zwischen Media und Radialsektor (siehe Fig. 87). Aus den gleichen Gründen kann keine der von

<sup>1)</sup> Diese Art führt ROHDENDORF nur in der Tabelle S. 41 in der Gattung *Allactoneurisca* an. In der Beschreibung (p. 80) heißt sie dagegen *Fungivorites indistinctus*.

Fig. 123—134. *Fungivoriformia* aus dem Unteren Dogger von Turkestan. 123: *Pleciomima sepulta* Rohd.; 124: *Pleciomimella karatavica* Rohd.; 125: *Lycoriomimella minor* Rohd.; 126: *Lycoriomimodes deformatus* Rohd.; 127: *Paralycriomima sororcula* Rohd.; 128: *Lycoriomima ventralis* Rohd.; 129: *Mimallactoneura vetusta* Rohd.; 130: *Antiquamedia tenuipes* Rohd.; 131: *Mimalycoria allactoneurooides* Rohd.; 132: *Eboletina gracilis* Rohd.; 133: *Allactoneurisca latimedia* Rohd.; 134: *Allactoneurisca indistincta* Rohd.

Sämtliche Figuren nach ROHDENDORF 1946



ROHDENDORF beschriebenen Fossilien mit den *Zelmiridae* (incl. *Macroceridae*) in Verbindung gebracht werden.

Die meisten der genannten Fossilien bringt ROHDENDORF in Beziehung zu einer „Verwandtschaftsgruppe“ seines Stammbaumentwurfes, in der er die *Diadocidiidae* mit den *Itonidoidea* zusammenfaßt. Das ist indessen keine natürliche Gruppenbildung, schon weil ROHDENDORF die *Scatopsidae* ausschließt. Die genauen Verwandtschaftsbeziehungen der *Diadocidiidae* sind zwar nicht klar (siehe S. 306). Für eine nähere Verwandtschaft mit den *Itonididea* lassen sich aber keine Gründe beibringen. Auch die propneustischen Larven der *Diadocidiidae* fügen sich eher den *Fungivoridea* ein.

Gegen die Annahme einer Verwandtschaft der angeführten Fossilien mit den *Itonididea* lassen sich genau die gleichen Gründe geltend machen, die oben bei der zuerst besprochenen Gruppe von Fossilien genannt wurden (S. 318). Aber insofern hat ROHDENDORF immerhin teilweise Recht, als wenigstens die *Diadocidiidae* die einzige Dipterengruppe sind, mit der die in Frage stehenden Fossilien aus dem unteren Dogger in Verbindung gebracht werden können. Die *Diadocidiidae* sind ja die einzige Gruppe, bei der die *tb*-Querader in relativ ursprünglicher Lage vorhanden ist und bei der zugleich der Radialsektor einästig ist. Von der rezenten Gattung *Diadocidia* unterscheiden sich die Fossilien (wenn man von der Unklarheit über die Ausbildung der Analader bei diesen Formen absehen) nur dadurch, daß der Gabelungspunkt von *cu<sub>1b</sub>* und *m<sub>4</sub>* weiter nach der Flügelwurzel verschoben ist und die Querader *tb* daher nicht wie bei *Diadocidia* senkrecht unter *ta* steht. Das ist aber erstens nur ein relativ geringfügiger Unterschied und zweitens gehört zu den *Diadocidiidae* ja wahrscheinlich auch die Gattung *Heterotricha*, die zwar heute nur in Neuseeland und Südafrika vorkommt, von der aber festzustehen scheint, daß sie noch zur Bernsteinzeit im Bereich der Nordkontinente verbreitet war. Von *Heterotricha* scheinen sich die Fossilien aus dem unteren Dogger nur durch die etwas ursprünglichere Ausbildung der *sc* zu unterscheiden, was ja aber in keiner Weise gegen die Annahme einer nahen Verwandtschaft spricht. Gegen die Zugehörigkeit der von ROHDENDORF aus dem unteren Dogger beschriebenen, oben angeführten Fossilien zu den *Diadocidiidae* wird sich also schwerlich etwas einwenden lassen, während sich stichhaltige Gründe für die Annahme einer Verwandtschaft mit irgendeiner anderen Dipterengruppe nicht erkennen lassen.

3. Eine weitere Gruppe bilden unter den von ROHDENDORF beschriebenen Fossilien aus dem unteren Dogger die folgenden Arten:

*Transversiplectia transversinervis*    *Eohesperinus martynovi* (Fig. 139)  
 (Fig. 135) „*Pleciofungivoridae*“,    „*Pleciofungivoridae*“,

*Prohesperinus abdominalis* (Fig. 136)    *Allactoneurites jurassicus* (Fig. 140)  
 „*Pleciofungivoridae*“,    „*Pleciofungivoridae*“,

*Pleciofungivora major* (Fig. 137)      *Mesosciophila venosa* (Fig. 141)  
 „,Pleciofungivoridae“, „,Allactoneuridae-Mesosciophilina“,  
*Pleciofungivora latipennis* (Fig. 138)      *Mesosciophilodes angustipennis* (Fig. 142)  
 „,Pleciofungivoridae“, „,Allactoneuridae-Mesosciophilinae“.

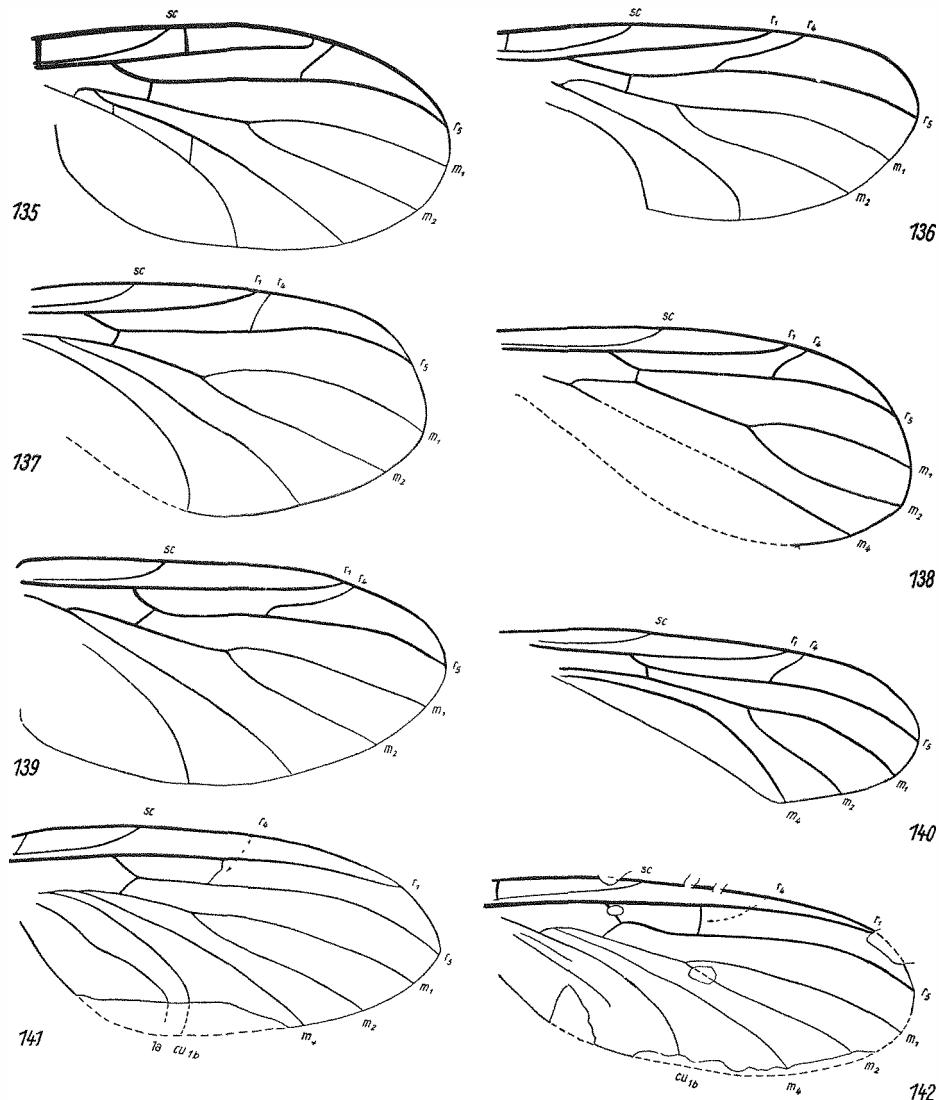


Fig. 135—142. *Fungivoriformia* aus dem Unteren Dogger von Turkestan. 135: *Transversiplexia transversinervis* Rohd.; 136: *Prohesperinus abdominalis* Rohd.; 137: *Pleciofungivora major* Rohd.; 138: *Pleciofungivora latipennis* Rohd.; 139: *Eohesperinus martynovi* Rohd.; 140: *Allactoneurites jurassicus* Rohd.; 141: *Mesosciophila venosa* Rohd.; 142: *Mesosciophilodes angustipennis* Rohd. Sämtliche Figuren nach ROHDENDORF 1946.

Auch bei dieser Fossiliengruppe ist die Querader  $tb$  in relativ ursprünglicher Lage vorhanden. Im Gegensatz zu der unter 2. genannten Gruppe aber ist der Radialsektor zweistig. Der vordere, hier also erhaltene Ast mündet frei in die Costa (*Pleciofungivoridae* ROHDENDORFS) oder in den  $r_1$  (*Allactoneuridae-Mesosciophilinae* ROHDENDORFS). Auch hier wieder muß festgestellt werden, daß Beziehungen zu der Gattung *Allactoneura* (die ROHDENDORF durch die Zuordnung zur Familie *Allactoneuridae* zum Ausdruck bringt) oder zu den *Zelmiridae-Macroceridae* nicht erkennbar sind. Das für diese Formen charakteristische apomorphe Merkmal der Verschmelzung von  $m$  und Radialsektor fehlt den Fossilien. ROHDENDORF selbst bringt die Fossilien teils („*Pleciofungivoridae*“) mit den *Ditomyiidae*, teils („*Allactoneuridae-Mesosciophilinae*“) mit den *Fungivoridae* in Verbindung. Dabei ist aber zu beachten, daß er zu den *Fungivoridae* offenbar auch die *Sciophilidae*, nicht aber die *Lycoriidae* rechnet.

Für die rezenten Arten der Gruppe, die ROHDENDORF *Fungivoridae* nennt, — das wären also die *Sciophilidae* und *Fungivoridae* der vorliegenden Arbeit, denen aber, im Gegensatz zu ROHDENDORF, wohl sehr wahrscheinlich auch die *Lycoriidae* angeschlossen werden müssen — ist charakteristisch die starke Verschiebung des Gabelungspunktes von  $m_4$  und  $cub$  nach der Flügelwurzel und die Ablösung der Querader  $tb$  von dieser Gabel. Außerdem gehört zum Grundplan dieser Gruppe die Einmündung des vorderen Astes des Radialsektors in  $r_1$ . Bei vielen rezenten Arten (manchen *Sciophilidae*, allen *Fungivoridae* und wenn, wie wahrscheinlich, die Gattung *Cratyna* auf eine Monstrosität begründet ist, auch bei allen *Lycoriidae*) ist zwar der Radialsektor einästig, doch ist dem offenbar der bei vielen *Sciophilidae* erhaltene Zustand voraufgegangen, in dem der vordere Ast in  $r_1$  mündete. Da nun aber bei den rezenten Arten dieser Gruppe eine Form vorhanden ist (*Ectrepesthoneura hirta* Winn., Fig. 94), bei der die Querader  $tb$  eben noch in den vorderen Ast der sehr stark nach der Flügelbasis verschobenen Cubitalisgabel mündet, so darf mit großer Sicherheit vermutet werden, daß die Einmündung des vorderen Astes des Radialsektors in  $r_1$  der Verschiebung der Cubitalisgabel nach der Flügelwurzel und jedenfalls der Loslösung der  $tb$  von dieser Gabel vorausgegangen ist. Die *Mesosciophilinae* ROHDENDORFS (Fig. 141, 142) können also sehr wohl die noch plesiomorphen Vorfahren der rezenten *Sciophilidae* + *Lycoriidae* + *Fungivoridae* gewesen sein. In eine Teilgruppe dieser Verwandtschaftsgruppe lassen sie sich aber nicht einordnen. Der untere Dogger müßte demnach als *Terminus-post-quem-non* für die Entstehung dieser Verwandtschaftsgruppe gelten. Er spielt aber nicht die gleiche Rolle für die Entstehung ihrer Teilgruppen.

Die *Pleciofungivoridae* ROHDENDORFS (Fig. 135—140) stehen, zunächst rein morphologisch betrachtet, in ihrem Flügelgeäder eindeutig auf der Stufe, die in der rezenten Fauna nur die *Bolitophilidae* beibehalten haben. ROHDENDORF verbindet sie zwar mit den *Ditomyiidae*. *Bolitophilidae* und

*Ditomyiidae* unterscheiden sich im Geäder nicht sehr stark. Der viel kürzere vordere Ast des Radialsektors weist den *Bolitophilidae*, ebenso wie die Larvenmerkmale, eine Stellung zwischen den *Ditomyiidae* und den *Sciophilidae* etc. an, d. h. die *Bolitophilidae* sind den letzteren wahrscheinlich näher verwandt. Viele von den Fossilien gleichen in der Gabelung des Radialsektors eher den *Bolitophilidae* als den *Ditomyiidae*, sind also anscheinend stärker apomorph als die letzteren. Da nun aber, wenn *Bolitophilidae* und gar Vorfahren der um die *Sciophilidae* zu gruppierenden Familien lebten, auch die Existenz von Vorfahren der *Ditomyiidae* vorausgesetzt werden muß, ist es durchaus möglich, daß sich unter den *Pleciofungivoridae* ROHDENDORFS solche finden. Möglicherweise käme *Prohesperinus* (Fig. 136) dafür in Frage, die eine relativ lange Gabel des Radialsektors zu besitzen scheint.

Die Tatsache, daß die Flügel gewisser fossiler „*Pleciofungivoridae*“ dem Flügel der rezenten *Bolitophilidae* gleichen, beweist nun freilich nicht, daß diese fossilen Formen nun wirklich alle in die Vorfahrenreihe der *Bolitophilidae* gehören. Es wurde ja oben festgestellt, daß die *Bolitophilidae* einen Zustand des Flügelgeäders bewahrt haben, den auch die Vorfahren der rezenten *Sciophilidae* + *Lycoriidae* + *Fungivoridae* und die Vorfahren der rezenten *Itonididea* durchlaufen haben müssen. Da nun Angehörige der zuerst genannten Verwandtschaftsgruppe aus dem unteren Dogger wahrscheinlich in den *Mesosciophilinae* vorliegen, wäre also die Frage zu prüfen, ob sich vielleicht unter den „*Pleciofungivoridae*“ auch Angehörige oder Vorfahren der *Itonididea* (neben solchen der *Bolitophilidae* und *Ditomyiidae*) befinden können.

ROHDENDORF hat die von ihm beschriebene *Protoscatopse jurassica* („Fam. *Protoscatopsidae*“, Fig. 58) als Ahnenform der *Scatopsidae* angesehen. Er zeichnet in seinem Stammbaumentwurf (Fig. 265) die *Corynoscelidae* und *Scatopsidae* als Schwesterngruppen und stellt *Protoscatopse* in die Vorfahrenreihe der *Scatopsidae*, die im unteren Dogger bereits von den *Corynoscelidae* getrennt gewesen seien. Wenn ROHDENDORF im Recht wäre, dann würde also der Fund von *Protoscatopse* die Existenz der *Itonididea*, einer Gruppe, die ROHDENDORF nicht als phylogenetische Einheit erkannt hat, im unteren Dogger beweisen.

Die Entscheidung hängt von der Deutung des Flügelgeäders ab. ROHDENDORF gibt an, daß bei *Protoscatopse* sc fehlt. Die kräftigen Längsadern in der Nähe des Vorderrandes deutet er als  $R$ ,  $RS_1$ ,  $RS_{2+3}$  und  $R_4$ , also als Radius und Äste des Radialsektors. Das ergibt große Schwierigkeiten, denn bei keiner rezenten Nematocerenform ist der Radialsektor, wenn er dreitästig ist, in der Weise gegabelt, wie das nach ROHDENDORFS Deutung bei *Protoscatopse* der Fall wäre. Stets ist bei rezenten Nematoceren mit dreitästigem Radialsektor der vordere Ast gegabelt, der hintere einfach.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Ausnahme vielleicht *Cramptonomyia* (siehe S. 292).

Dagegen wäre nach ROHDENDORF bei *Protoscatopse* der vordere Ast einfach der hintere gegabelt. In ROHDENDORFS Deutung könnte für die Zugehörigkeit von *Protoscatopse* zu den *Itonididea* nur die Tatsache sprechen, daß *sc* fehlt, dann nämlich, wenn man annehmen würde, daß sie nicht gänzlich fehlte, sondern nur verkürzt und schwach ausgebildet war und im Abdruck daher nicht zu erkennen ist. Gleichwohl wäre die Zuordnung von *Protoscatopse* zu den *Itonididea* auch dann unmöglich, da mit Sicherheit anzunehmen ist (siehe oben S. 311), daß bei den *Itonididea* der Radialsektor bereits zweiästig war, ehe die Verschiebung der Cubitalgabel, die Lösung der *tb* von dieser Gabel und die Verschmelzung der Media mit dem Radialsektor erfolgt war. Ganz abgesehen also von der Schwierigkeit bzw. Unmöglichkeit, die Gabelungsweise des angeblichen Radialsektors von *Protoscatopse* mit den Verhältnissen bei irgendeiner rezenten Nematocerenform in Einklang zu bringen, ergibt sich auch aus der sonstigen Betrachtung des Geäders, daß *Protoscatopse* nicht in die Ahnenreihe der *Itonididea* gehören kann.

Die Möglichkeit einer Lösung ist aber gegeben, wenn man das Geäder von *Protoscatopse* so deutet, wie es in Fig. 58 geschehen ist, d. h. wenn man die von ROHDENDORF als Radius gedeutete Ader als Subcosta ansieht. Dann ergibt sich für den Radialsektor Zweiästigkeit. Man braucht nicht anzunehmen, daß der zweiästige Radialsektor so weit distal aus dem Radius entspringt, wie es nach ROHDENDORFS Abbildung scheint. Radius und Radialsektor laufen wahrscheinlich eine Strecke weit so dicht nebeneinander her, daß sie im Abdruck wie eine einheitliche Längsader aussehen.

Auch bei Annahme dieser Deutung läßt sich *Protoscatopse* kaum zu den *Itonididea* stellen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Reduktion der Subcosta bei dieser Gruppe schon zu einer Zeit erfolgte, als das Flügelgeäder noch sehr viel ursprünglicher war als das von *Protoscatopse* (siehe S. 318).

Die Deutung legt aber den Gedanken nahe, daß *Protoscatopse* zu den *Tendipedidea* gehört, mit deren Flügelgeäder sie ja schon oberflächlich betrachtet ebenso gut übereinstimmt wie mit dem der *Scatopsidae*. Für einen näheren Vergleich kämen die *Melisinidae* (*Simuliidae*) oder die *Heleidae* (*Ceratopogonidae*) in Frage. Das Geäder von *Protoscatopse* würde dann etwa dem Zustande entsprechen, auf dem heute *Prosimulum* steht. Wollte man an eine nähere Verwandtschaft mit den *Heleidae* denken, dann würde das Geäder von *Protoscatopse* ( $r_4$  frei mündend) etwas ursprünglicher sein als das der rezenten *Heleidae*. Die Fühlerbildung legt vielleicht eher einen Gedanken an die *Melisinidae* nahe. In ROHDENDORFS Habitusabbildung von *Protoscatopse* erscheinen die Flügel zwar ziemlich schmal. Seine Flügelabbildung scheint aber zu zeigen, daß der Hinterrand besonders im Analfelde nicht gut erhalten und von ROHDENDORF rekonstruiert worden ist. Außerdem ist die Breite des Flügels der rezenten *Melisinidae* ja zweifellos ein abgeleiteter (apomorpher) Zustand, der bei den älteren Vorfahren nicht vorhanden gewesen zu sein braucht.

Im übrigen soll hier keinerlei nähere Entscheidung über die Verwandtschaftsbeziehungen von *Protoscatopse* getroffen werden.

Die Annahme einer Zugehörigkeit von *Protoscatopse* zu den *Tendipedidea* wäre übrigens recht folgenreich, da man dann die gleichzeitige Existenz mindestens der *Blepharoceridae*, *Culicidae*, *Thaumaleidae* und vielleicht sogar einiger Teilgruppen der *Tendipedidea* annehmen müßte. Das ist, nach dem Verbreitungsbilde der genannten Gruppen zu urteilen, nicht unwahrscheinlich, und das umso weniger als ja gute Gründe für die Annahme vorliegen, daß auch die *Fungivoriformia* zur gleichen Zeit bereits mit einer Reihe von Teilstämmen vorhanden waren. Außerdem scheinen, nach der Fühlerbildung zu urteilen, mindestens im Malm *Tendipedidae* oder *Culicidae* gelebt zu haben (siehe S. 289).

Jedenfalls läßt sich mit *Protoscatopse* die Existenz der *Itonididae* im unteren Dogger nicht beweisen. Deren Vorfahren könnten unter den *Pleciofungivoridae* ROHDENDORFS vorliegen oder sie dürften jedenfalls, da ihre Existenz zu dieser Zeit aus anderen Gründen wahrscheinlich ist, diesen *Pleciofungivoridae* im Geäder so ähnlich gewesen sein, daß man sie schwerlich von diesen unterscheiden könnte. Die hier, unter 3. besprochenen, in Fig. 135—142 dargestellten Fossilien beweisen aber die Existenz von mindestens 2 Teilstämmen der „*Fungivoridea*“ im unteren Dogger.

4. Bisher nicht erwähnt wurden die folgenden, ebenfalls von ROHDENDORF aus dem unteren Dogger von Karatau beschriebenen Fossilien:

- |   |                                 |
|---|---------------------------------|
| <i>Paraxymyia quadriradialis</i> (Fig. 143)   | („ <i>Paraxymyiidae</i> “)!     |
| <i>Polyneurisca atavina</i> (Fig. 144)        | („ <i>Pleciofungivoridae</i> “) |
| <i>Pleciofungivorella binervia</i> (Fig. 145) | („ <i>Pleciofungivoridae</i> “) |
| <i>Eopachyneura trisectoralis</i> (Fig. 146)  | („ <i>Pleciofungivoridae</i> “) |

Allen diesen Formen ist gemeinsam, daß der Radialsektor mehr als zweistig zu sein scheint, oder daß der Radialsektor doch mit der Costa oder mit  $r_1$  durch Geäderteile verbunden ist, von denen nach den Abbildungen ROHDENDORFS schwer zu sagen ist, ob es sich um Queradern oder Gabeläste des Radialsektors handelt. Entscheidend ist dabei, daß im Radialsektor, wenn er dreistig zu sein scheint (*Paraxymyia*, *Pleciofungivorella* und *Eopachyneura*) der vordere Ast einfach, der hintere gegabelt sein soll. Diese Gabelungsweise tritt, wie schon mehrfach betont wurde, bei keiner rezenten Nematocerenform auf. ROHDENDORF selbst bringt die von ihm zu den *Pleciofungivoridae* gestellten Formen in Beziehung zu den *Ditomyiidae*, die Gattung *Paraxymyia* dagegen in Verbindung mit den rezenten „*Axymyiidae*“. Dazu ist zu bemerken, daß er die *Axymyiidae* (bzw. die Gattung *Axymyia*) in seinem Stammbaumentwurf weit von der Gattung *Pachyneura* trennt, die er mit den „*Tipuloidea*“ in Verbindung bringt. Das ist auf keinen Fall richtig. *Pachyneura* gehört mit Sicherheit zu den *Fungivoriformia* (siehe auch oben S. 299). Es ist sehr wahrscheinlich, daß

*Axymyia*, wie EDWARDS und andere annehmen, zu der gleichen Familie *Pachyneuridae* gehört wie die Gattung *Pachyneura*.

Mit diesen *Pachyneuridae* kann *Paraxymyia* nur dann in Verbindung gebracht werden, wenn meine oben (S. 301) als Möglichkeit bezeichnete Deutung des Geäders der rezenten *Pachyneuridae* richtig ist. Dann könnte *Paraxymyia* tatsächlich eine Vorstufe des Flügelgeäders der rezenten Formen und auch der *Mycetobiidae* darstellen. Da aber nun aus dem Unteren Dogger sichere *Fungivoriformia* mit 2-ästigem (Bolitophiliden-

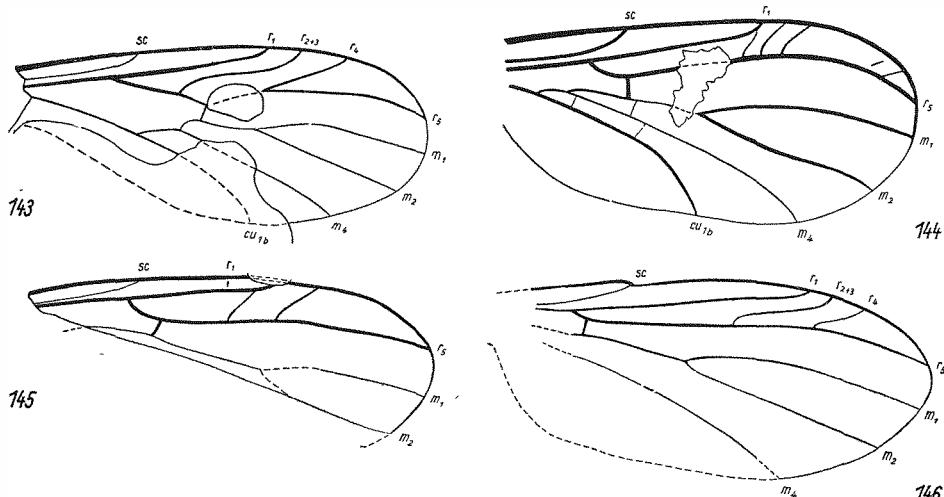


Fig. 143—146. *Fungivoriformia* aus dem Unteren Dogger von Turkestan. 143: *Paraxymyia quadriradialis* Rohd.; 144: *Polyneurisca atavina* Rohd.; 145: *Pleciofungivorella binervia* Rohd.; 146: *Eopachyneura trisectoralis* Rohd. Sämtliche Figuren nach ROHDENDORF 1946

stufe und Sciophilidenstufe) und 1-ästigem (Fungivoridenstufe) Radialsektor bekannt sind, muß (entsprechend den Ausführungen S. 383 und dem Schema Fig. 271) die gleichzeitige Existenz von starker plesiomorphen Formen (mit 3-ästigem Radialsektor), von denen die rezenten *Pachyneuridae* abstammen können, ohnehin vorausgesetzt werden. Die Frage, ob mit *Paraxymyia* diese Formen tatsächlich gefunden sind oder nicht, ist daher für das phylogenetische System und für die Beurteilung des Alters der einzelnen Stämme der *Fungivoriformia* ganz ohne Bedeutung. Ganz ähnlich bedeutungslos ist *Eopachyneura trisectoralis*, die aber als Ahnenform der rezenten *Pachyneuridae* gar nicht in Frage kommt.

Vor allem der Flügel von *Polyneurisca*, der in der Zahl der Queradern (im Bereich der Cubitalisgabel und des Radialsektors) keine Parallele unter rezenten Flügeln hat, sonst aber denen anderer „*Pleciofungivoridae*“ gleicht, die oben (S. 322 ff.) mit den *Bolitophilidae* und *Diadocidiidae* verglichen wurden, legt den Verdacht sehr nahe, daß ROHDENDORF hier Zufälligkeiten des Abdruckes, Sprünge oder dergleichen, für Queradern

bzw. Gabeläste des Radialsektors gehalten hat. Wenn die Abdrücke so unklar sind, wie die von ROHDENDORF gegebenen Tafelphotographien zu zeigen scheinen, wären solche Irrtümer nicht verwunderlich. Der gleiche Verdacht könnte auch auf *Plecofungivorella binervia* ausgedehnt werden. Ebenso könnte es sich aber natürlich wie bei *Eopachyneura* um Formen handeln, die ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen; denn solche muß es ja zweifellos auch gegeben haben. Für die Feststellung des Alters irgendwelcher Teilgruppen der *Fungivoriformia* sind die besprochenen Formen jedenfalls ganz ohne Bedeutung.

Zusammenfassend kann über die fossilen *Fungivoriformia* folgendes festgestellt werden:

1. Die ältesten *Fungivoriformia* sind aus dem Unteren Dogger von Karatau beschrieben worden (ROHDENDORF).
2. Die Existenz von Vertretern der die *Sciophilidae-Lycoriidae-Fungivoridae* umfassenden Verwandtschaftsgruppe im unteren Dogger kann als gesichert gelten (*Mesosciophilinae* ROHDENDORFS). Die Möglichkeit, daß bereits Teilstämme dieser Verwandtschaftsgruppe im unteren Dogger vorhanden waren, besteht, ist aber nicht sicher zu beweisen.
3. Fast ebenso wahrscheinlich ist die gleichzeitige Existenz der *Diadocidiidae* (größere Anzahl von Fossilien, S. 320).
4. Da es sich bei den unter 2. und 3. genannten Gruppen um solche mit relativ stark apomorphem Geäder handelt, muß die gleichzeitige Existenz weiterer Teilgruppen der *Fungivoriformia* angenommen werden, deren rezente Vertreter ein noch stärker plesiomorphes (ursprünglicheres) Geäder besitzen. Es sind dies die Familien *Pachyneuridae*, *Mycetobiidae*, *Ditomyiidae*, *Bolitophilidae* und die *Itonididea* (*Corynoscelidae* + *Scatopsidae* + *Itonidoidea*).
5. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß unter den von ROHDENDORF beschriebenen Fossilien des unteren Dogger sich auch Vertreter der unter 4. genannten Familien (am wahrscheinlichsten der *Bolitophilidae*, vielleicht auch der *Ditomyiidae* und *Pachyneuridae*) befinden. Bei den geringfügigen Unterschieden im Grundplane des Flügelgeäders der genannten Gruppen, ist das aber nicht mit Sicherheit zu entscheiden.
6. Da die Verwandtschaftsbeziehungen der *Zelmiridae-Macroceridae* und auch die der *Diadocidiidae* unsicher sind, und da auch nicht feststeht, welche Familiengruppe der *Fungivoriformia* als Schwestergruppe der *Itonididea* anzusehen ist, bleibt unsicher, ob Fossilien, deren Flügelgeäder dem der rezenten *Bolitophilidae* und *Ditomyiidae* ähnlich ist, nicht zugleich auch die Vorfahren einer der genannten Gruppen gewesen sein können.

In diesem Zusammenhange ist auch die Feststellung nicht uninteressant, daß Vertreter der bereits im Oberlias sicher nachgewiesenen *Phryneidae* im Dogger bisher nicht gefunden worden sind.

### 5. *Brachycera*

Das Flügelgeäder der *Brachycera* unterscheidet sich vom Grundplan des Dipterengeäders (vgl. S. 255) nur in wenigen Punkten:

Hinterer Ast der Subcosta ( $sc_2$ ) stark in Richtung der Flügelwurzel verschoben und in unmittelbarer Nähe von  $h$  (fast unter dieser) in  $r_1$  mündend<sup>1)</sup>

Radialsektor nur mit 3 freien Ästen:  $r_3$  und  $r_4$  münden gemeinsam.

Die beiden hinteren Äste des Radialsektors,  $r_4$  und  $r_5$ , bilden eine verhältnismäßig kurze Gabel; der Gabelungspunkt liegt verhältnismäßig weit distal von  $ta$ .

Die Mündungen von  $cu_{1b}$  und  $1a$  liegen verhältnismäßig dicht nebeneinander.

Hintere Analader ( $2a$ ) verkürzt; sie erreicht den Flügelrand nicht.

Die Weiterbildung des Grundplanes der *Brachycera* hat in vielen Verwandtschaftsgruppen unabhängig zu sehr ähnlichen Ergebnissen geführt.

#### a) *Tabaniformia*: Das Flügelgeäder der rezenten Formen

Unter der Bezeichnung *Tabaniformia* werden hier mehrere Familien zusammengefaßt, von denen keineswegs feststeht, daß sie wirklich näher miteinander verwandt sind. Der Verdacht, daß es sich um eine auf Symplesiomorphie begründete Gruppenbildung handelt, ist nicht von der Hand zu weisen. Vom Flügelgeäder her läßt sich die Frage leider nicht entscheiden.

1. Die *Rhagionidae* (Fig. 147—150) gelten recht allgemein als die in vieler Hinsicht ursprünglichste (am stärksten plesiomorphe) Gruppe der *Tabaniformia*. Der Grundplan ihres Geäders steht dem der *Brachycera* sehr nahe. Er unterscheidet sich von ihm nur dadurch, daß  $r_3$  (bzw. die freie,  $r_2$  mit  $r_4$  verbindende Wurzel von  $r_3$ ) fehlt. In einigen Fällen (Fig. 147, 148) ist aber noch deutlich zu erkennen, an welcher Stelle die Rückbildung erfolgte. Innerhalb der Familie kommt es bei verschiedenen Gattungen zu apomorphen Weiterbildungen des Grundplanes: Gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$  (Schließung der „Analzelle“: Fig. 149), Rückbildung von  $m_3$  (Fig. 150), gemeinsame Mündung von  $sc_1$  und  $r_1$  (Fig. 149) gemeinsame Mündung von  $m_3$  und  $m_4$  (Fig. 147). Verhältnismäßig plesiomorph sind auch die Larven der *Rhagionidae*. Apomorph ist dagegen die Fühlerbildung, worauf auch STEYSKAL (1953) mit Recht hinweist. Es scheint, daß hier eine Entwicklung eingeleitet wird, die für alle *Asiliformia* und *Muscomorpha* charakteristisch ist.

Es ist daher durchaus möglich, daß die *Rhagionidae* mit den *Asiliformia* und *Muscomorpha* näher verwandt sind, als meist angenommen wird, und daß die so oft betonten Übereinstimmungen mit den *Erinnidae* und den *Tabanidae* ausschließlich auf Symplesiomorphie beruhen. Diese Möglichkeit müßte sehr sorgfältig durch morphologische Unter-

<sup>1)</sup> Auffällig ist, daß bei *Conopidae* (siehe Fig. 260)  $sc_2$  in derselben Lage ist wie im Grundplan des Dipterengeäders. Jedenfalls ist die Lage von  $sc_2$  kein wichtiges Merkmal. Der freie Mündungsabschnitt von  $sc_2$  fehlt bei den *Brachycera* wie bei den meisten *Nematocera* außer *Nothoderus*.

suchungen geprüft werden. Das Flügelgeäder läßt eine Entscheidung leider nicht zu.

2. Auch die *Erinnidae* (*Xylophagidae*, Fig. 151, 152) weichen im Grundplan des Geäders nur dadurch von dem der *Brachycera* ab, daß  $r_3$  (wie bei den *Rhagionidae*) fehlt. Wie bei den *Rhagionidae* kann — als apomorphe (und zu den *Rhagionidae* konvergente) Weiterbildung — die Analzelle geschlossen sein (gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$ : Fig. 151). Im Larvenstadium besitzen die Arten der *Erinnidae* eine Reihe charakteristischer synapomorpher Übereinstimmungen, die sie eindeutig als monophyletische Gruppe erweisen. Leider verführt die Mißachtung der so wichtigen Unterscheidung zwischen symplesiomorphen und synapomorphen Übereinstimmungen auch neuere Autoren immer wieder zur Aufstellung ganz unmöglicher Gattungskombinationen. So unterscheidet z.B. STEYSKAL (1953) ebenso wie vor ihm andere Autoren 2 Familien: *Erinnidae* (= *Xylophagidae*) und *Coenomyiidae*. Die *Erinnidae* hält er für verwandt mit den *Stratiomyidae*, die *Coenomyiidae* für verwandt mit den *Tabanidae*. Von den bei STEYSKAL unter den *Erinnidae* aufgeführten Gattungen gehören nun *Solva* und *Xylomyia* ganz sicher zu den *Stratiomyidae*, wahrscheinlich auch *Nematocephalopsis* (siehe unten S. 333). *Erinna* und *Rhachicerus* gehören, wie die Morphologie der Larven eindeutig beweist, einer Verwandtschaftsgruppe an, zu der auch *Coenomyia* gehört. Die Larven der anderen von STEYSKAL teils zu den *Erinnidae*, teils zu den *Coenomyiidae* gestellten Gattungen sind bisher leider nicht bekannt. Es ist aber möglich, daß auch die Gattungen *Atherimorpha*, *Austrolepis*, *Heterostomus* (sämtlich *Erinnidae* bei STEYSKAL), *Anacanthaspis*, *Arthroceras*, *Arthropheas*, *Arthroteles*, *Stratioleptis*, *Glutops*, *Bequaertomyia* und *Bolbomyia* in diese, von mir *Erinnidae* genannte Verwandtschaftsgruppe gehören. Man wird für einige von ihnen vielleicht die Entdeckung der Larven abwarten müssen, um entscheiden zu können, ob sie zu den *Erinnidae* (incl. *Coenomyiinae*) oder den *Rhagionidae* gehören. Die von STEYSKAL zu den „*Coenomyiidae*“ gestellte Gattung *Pelecorrhynchus* gehört dagegen zweifellos zu den *Tabanidae* (siehe unten S. 333).

Von vielen Autoren (z. B. MALLOCH 1932, LINDNER 1924/25) werden die *Erinnidae* von den *Rhagionidae* nicht als besondere Familie getrennt. Es ist aber wahrscheinlich, daß die zwischen beiden Familien bestehenden Übereinstimmungen nur als Symplesiomorphien zu deuten sind, und daß die *Erinnidae* mit den *Stratiomyidae* näher verwandt sind. Das Flügelgeäder erlaubt hier keine Entscheidung. Die Tatsache, daß *Solva* bzw. *Xylomyia* zu den *Stratiomyidae* und nicht zu den *Erinnidae* gehören, wird davon nicht berührt.

3. Das Flügelgeäder der *Pantophtalmidae* (*Acanthomeridae*, Figur 153), einer artenarmen neotropischen Gruppe, unterscheidet sich vom Grundplan der *Erinnidae* und *Rhagionidae* nur dadurch, daß einerseits  $m_3$  und  $m_4$ , andererseits  $cu_{1b}$  und  $1a$  vor der Mündung miteinander verschmel-

zen. Eine Entscheidung über die engeren Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe ermöglicht weder das Flügelgeäder noch die Morphologie der Larven. Vielleicht könnte deren holzbohrende Lebensweise auf eine nähere Verwandtschaft mit den *Erinnidae* hinweisen. Eine so enge

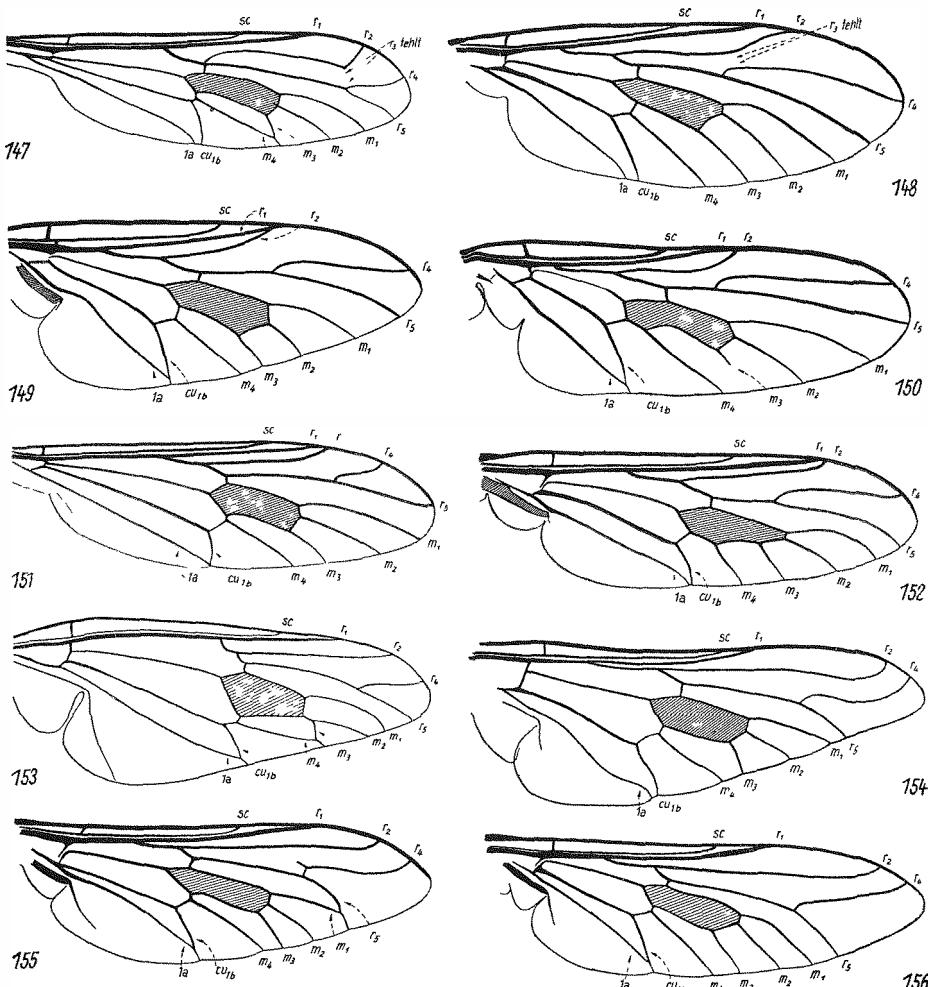


Fig. 147—156. *Tabaniformia* (147—150: *Rhagionidae*; 151—152: *Erinnidae*; 153: *Pantophthalmidae*; 154—156: *Tabanidae*). 147: *Lamproxomyia pallida* Meig.; 148: *Rhagio scolopaceus* Lw.; 149: *Atherix ibis* Fabr.; 150: *Spaniopsis clelandi* Ferg.; 151: *Erinna atra* Meig.; 152: *Coenomyia ferruginea* Scop.; 153: *Lycops zoos* End. (nach ENDERLEIN 1931); 154: *Pelecorrhynchus personatus* Walk.; 155: *Pangonia maculata* Rossi; 156: *Tabanus bromius* L.

Verwandtschaftsbeziehung zu den *Stratiomyiidae*, wie sie MACKERRAS & FULLER (1942) annehmen, besteht ganz sicher nicht<sup>1)</sup>.

4. Das Flügelgeäder der *Tabanidae* (Fig. 154—156) unterscheidet sich im Grundplan nicht von dem der bisher besprochenen Familien. Bei manchen Formen (Fig. 155) ist ein Rest von  $r_3$  als rückläufiger Aderanhänger nahe der Wurzel von  $r_4$  vorhanden. Es ist kaum zu entscheiden, ob es sich hierbei um ein echtes Rudiment von  $r_3$  handelt, oder ob, wie das so häufig geschieht, der alte Trakt von  $r_3$  sekundär wieder belebt wurde und nun durch den erwähnten Aderstumpf wieder erkennbar geworden ist. Die apomorphe Weiterbildung des Geäders ist bei den *Tabanidae* nur sehr geringfügig:  $cu_{1b}$  und  $1a$  können eine gemeinsame Mündung haben (bei den meisten Formen außer *Pelecorrhynchus*), ebenso  $r_5$  und  $m_1$  (*Pangonia*).

Die ursprünglichste (am stärksten plesiomorphe) Gattung der *Tabanidae* ist *Pelecorrhynchus*, eine in Australien und Neonotis vorkommende Gattung. Das beweist auch die von MACKERRAS & FULLER (1942) beschriebene Larve. Die Gattung gehört bestimmt nicht zu den „*Coenomyiidae*“ wie STEYSKAL (1953) annimmt. MACKERRAS & FULLER trennen *Pelecorrhynchus* als Vertreter einer besonderen Familie, *Pelecorrhynchidae*, von den *Tabanidae*. Über die Berechtigung dieser Maßnahme soll hier nicht gesprochen werden. Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen *Pelecorrhynchus* und den übrigen *Tabanidae* entspricht aber recht genau dem Verwandtschaftsverhältnis, daß zwischen den „*Solvidae*“ und den *Stratiomyiidae* s. str. besteht (siehe unten).

5. Die *Stratiomyiidae* (Fig. 157—161) sind trotz ihrer hohen Artenzahl schon allein auf Grund der Larvenmorphologie sehr leicht als monophyletische Gruppe zu erweisen. Auch im Grundplan des Flügelgeäders zeigen sie gegenüber dem Grundplan der *Brachycera* einige apomorphe Besonderheiten, die trotz ihrer Geringfügigkeit alle Angehörigen dieser Gruppe leicht als solche erkennen lassen:

$cu_{1b}$  ist vor der Mündung mit  $1a$  verschmolzen und zeigt einen sehr charakteristischen nach der Flügelspitze zu bauchig konvexen Verlauf.

Die Randader (Costa) endet in der Nähe der Flügelspitze, wenig hinter der Mündung von  $r_5$ .

Die Stratiomyiidenform mit dem am stärksten plesiomorphen Geäder ist *Solva* (incl. *Xylomyia*), mit der wahrscheinlich auch die mir unbekannte Gattung *Nematoceropsis* nahe verwandt ist. Das Geäder dieser „*Solvinae*“ (Fig. 157) weicht, abgesehen von den beiden oben genannten Merkmalen, noch kaum vom Grundplan der übrigen *Tabaniformia* ab. Insbesondere ist bei ihnen die Randader auch hinter der Mündung von  $r_5$ , um den ganzen Hinterrand des Flügels herum noch blaß und andeutungsweise vorhanden, während sie bei den übrigen *Stratiomyiidae* hinter  $r_5$

<sup>1)</sup> STEYSKAL (1953) hat anscheinend die Arbeit von ENDERLEIN übersiehen: ENDERLEIN, G., Klassifikation der Pantophthalmiden. — Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1931, p. 361—376, 1931.

stets völlig fehlt. Außerdem sind die *Solvinae* die einzige Teilgruppe der *Stratiomyiidae*, bei der der Basalabschnitt von *m* noch deutlich ausgebildet ist. Bei den übrigen Teilgruppen ist er, ähnlich wie bei den *Fungivoridae*, verblaßt.

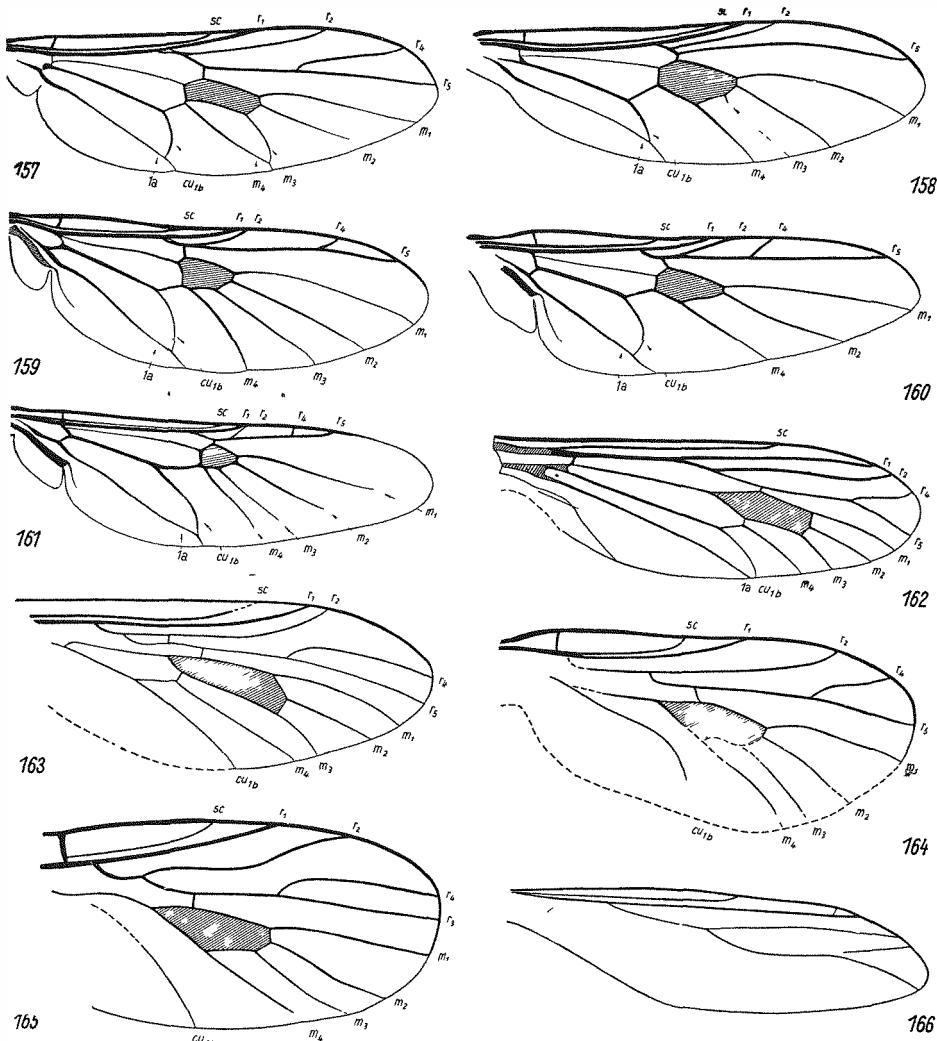


Fig. 157—166. *Stratiomyiidae* (157: *Solvidae*; 158—161: *Stratiomyiidae*; zur Beurteilung der aus dem Unteren Dogger von Turkestan beschriebenen, in Fig. 162—166 dargestellten Formen vgl. den Text S. 369). 157: *Solva marginata* Meig.; 158: *Chiromyza vittata* Wied.; 159: *Cibotogaster fumipennis* Kert.; 160: *Craspedometopon frontale* Kert.; 161: *Hermione locuples* Lw.; 162: *Archirhagio obscurus* Rohd.; 163: *Protorhagio capitatus* Rohd.; 164: *Rhagionempis tabanicornis* Rohd.; 165: *Palaeostratiomyia pygmaea* Rond.; 166: *Archisargus pulcher* Rohd. Fig. 162—166 nach ROHDENDORF 1938

Eine autapomorphe Besonderheit besitzen die *Solvinae* allerdings in der gemeinsamen Mündung von  $m_3$  und  $m_4$  (Fig. 157).

Die Weiterbildungen, die der Grundplan des Geäders bei den *Stratiomyiidae* erfährt, sind Besonderheiten einzelner Teilgruppen und ihre genauere Untersuchung wird sich zweifellos als aufschlußreich bei der Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familie erweisen. Für die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse, die die *Stratiomyiidae* mit anderen Teilgruppen der „*Tabaniformia*“ verbinden, sind sie aber ohne Bedeutung. Sie betreffen das Heranrücken der Äste des Radialsektors und des Radius an *sc*, das Verblassen des hinter dem Radialsektor gelegenen Geäders, Verkleinerung der Diskoidalzelle und ihr Heranrücken an den Vorderrand des Flügels, Verkürzung und eventuell völliges Verschwinden von  $m_3$ , Rückzug aller Äste der Media (incl.  $m_4$ ) vom Flügelrande, Aufhebung der Gabelung von  $m_4 + m_5$  (infolgedessen Zweiästigkeit des Radialsektors).

Die genauerer Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Teilgruppen der „*Tabaniformia*“ sind nicht leicht zu bestimmen. Das Flügelgeäder liefert kaum Anhaltspunkte. Andere Erwägungen lassen aber die Annahme zu, daß der von MACKERRAS & FULLER (1942, p. 32) vorgelegte Stammbaumentwurf in seiner Grundlage richtig ist. Danach wären 2 engere Verwandtschaftsgruppen zu unterscheiden, von denen die eine die *Rhagionidae*, *Pelecorrhynchidae* und *Tabanidae* s. str., die andere die *Erinnidae* (*Xylophagidae*, incl. *Coenomyiidae*), die *Pantophtalmidae* und die *Stratiomyiidae* (incl. *Solvidae* = *Xylomyiidae*) umfaßt. Im einzelnen aber muß dieser Stammbaumentwurf zweifellos berichtigt werden. Vor allem ist sicher, daß die *Pantophtalmidae* mit den *Stratiomyiidae* s. str. nicht näher verwandt sind, als die „*Chiromyzinae*“ und die „*Xylomyiidae*“. Die *Solvidae* (= *Xylomyiidae*, oben als Unterfamilie bewertet), „*Chiromyzinae*“ und *Stratiomyiidae* s. str. bilden sicher eine engere monophyletische Gruppe, in die die *Pantophtalmidae* nicht als Teilgruppe gehören. CRAMPTON (1942) nimmt übrigens an, daß die *Pantophtalmidae* mit den *Tabanidae* näher verwandt sind. Das ist nicht besonders wahrscheinlich, doch soll diese Frage hier nicht weiter untersucht werden. Die *Xylophagidae* (*Erinnidae*) bilden wahrscheinlich mit den „*Coenomyiidae*“ ebenfalls eine monophyletische Gruppe, so daß die „*Coenomyiidae*“ (jedenfalls die Gattung *Coenomyia*) mit den *Stratiomyiidae* nicht näher verwandt sind als die *Erinnidae* (*Xylophagidae*). Außerdem bleibt die Stellung der *Rhagionidae* fraglich (siehe S. 330).

#### b) *Asiliformia*: Das Flügelgeäder der rezenten Formen

Zu dem *Asiliformia* gehören mehrere sehr artenreiche Dipterenfamilien, die nicht von allen Autoren für nahe verwandt gehalten werden. Die Annahme, daß sie gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden, läßt sich kaum aus der Übereinstimmung des Flügelgeäders begründen. Sie

stützt sich auf andere Erwägungen. In meiner Bearbeitung der Larvenformen (III, 1952) habe ich die *Asiliformia* mit den *Tabaniformia* in einer übergeordneten Gruppe „*Tabanomorpha*“ zusammengefaßt. Heute bin ich (mit anderen Autoren) der Ansicht, daß die *Asiliformia* mit den „*Muscomorpha*“ näher verwandt sind, und daß die Übereinstimmungen mit den *Tabaniformia*, die mich zur Bildung der Gruppe „*Tabanomorpha*“ veranlaßten, als Symplesiomorphien zu deuten sind.

Im Grundplan ihres Geäders unterscheiden sich die *Asiliformia* nicht vom Grundplan des Brachycerengeäders. Ihr Flügelgeäder ist also ursprünglicher (stärker plesiomorph) als das der *Tabaniformia*. Das beruht vor allem auf dem Vorhandensein von  $r_3$ , der allerdings niemals frei, sondern stets gemeinsam mit  $r_4$  in den Flügelrand mündet. Die beiden genannten Äste des Radialsektors sind stets über eine lange Strecke miteinander verschmolzen. Auffällig ist allerdings, daß es keineswegs die nach ihren sonstigen Merkmalen ursprünglich (plesiomorph) gebauten Formen sind, bei denen  $r_3$  erhalten ist. Man wird zur Erklärung dieser Tatsache an Spezialisationskreuzungen denken müssen. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ist aber auch anzunehmen, daß mindestens in einigen Fällen der Besitz von  $r_3$  kein ursprüngliches, von den Vorfahren übernommenes Merkmal ist, sondern die alte Flügelstruktur (das alte „Bett“ von  $r_3$ ) sekundär wieder belebt wurde. Vergleichbare Erscheinungen treten ja auch bei Nematoceren auf (siehe *Heleidae*, S. 283; *Melisinidae*, S. 285). Bei den *Asiliformia* spricht für diese Deutung vor allem die Tatsache, daß die Neigung zur Ausbildung „überzähliger“ Queradern und von Aderstümpfen an den Biegungen der Längsadern auch sonst in dieser Gruppe besonders häufig in Erscheinung tritt (siehe *Nemestrinidae*, S. 343; *Bombyliidae*, S. 350), und wohl ebenfalls mindestens zum Teil als Wiederbelebung alter Strukturen der Flügelfläche zu verstehen ist.

Die Weiterbildung des Grundplanes führt in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auf nachweislich konvergenten Wegen zu manchmal verblüffend ähnlichen Endergebnissen. Die Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen auf Grund von Übereinstimmungen im Flügelgeäder ist daher bei den *Asiliformia* nicht einfach.

1. Die *Therevidae* (Fig. 167, 168) werden oft als die „primitivste Gruppe“ der „*Heterodactyla*“ (das sind im wesentlichen meine „*Asiliformia*“) bezeichnet. Das ist, wenn überhaupt, nur mit großen Einschränkungen wichtig. Es gibt Gruppen, die in der Ausbildung des Flügelgeäders, im Bau der Larven und auch in der Morphologie der Tarsen (Homoeodaktylie) stärker plesiomorph sind als die *Therevidae*.

Im Grundplan des Flügelgeäders unterscheiden sich die *Therevidae* vom Grundplan der *Asiliformia* durch das Fehlen von  $r_3$ , durch die gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$  (Analzelle geschlossen) und dadurch, daß  $m_3$  und  $m_4$  dicht nebeneinander münden. In den meisten Fällen haben sogar auch diese beiden Adern eine gemeinsame Mündung (Fig. 168).

2. Die *Omphralidae* (*Scenopinidae*, Fig. 169, 170) sind zweifellos mit den *Therevidae* nahe verwandt. Beide Familien werden oft in einer Gruppe vereinigt (*Therevoidea*). Ihre Larven sind praktisch kaum zu unterscheiden. Das Flügelgeäder der *Omphralidae* dagegen ist ziemlich stark apomorph und nicht ganz leicht zu deuten. Synapomorph mit den *Therevidae* ist das Fehlen von  $r_3$  und die gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$  (geschlossene Analzelle). Die Besonderheiten der *Omphralidae* können als Weiterbildungen des Therevidengeäders gedeutet werden: Die Costa reicht nur bis zur Mündung von  $m_1$ , am Hinterrande des Flügels ist sie zurückgebildet. Die Media ist nur mit einem freien Ast ausgebildet. In dem aus der oberen Ecke der Diskoidalzelle entspringenden Aste ist wohl zweifellos  $m_1$  enthalten. Ob aber  $m_2$  mit  $m_1$  verschmolzen ist, oder ob  $m_2$  spurlos verschwunden ging, wird sich kaum entscheiden lassen. In dem aus der unteren Ecke der Diskoidalzelle entspringenden Aste ist wohl zweifellos  $m_4$  enthalten (bzw.  $cu_{1a} + m_4$  wie bei allen Dipteren). Da  $m_3$  in dieser ganzen Verwandtschaftsgruppe meist eine gemeinsame Mündung mit  $m_4$  hat, darf wohl angenommen werden, daß die Rückbildung von  $m_3$  auch bei den *Omphralidae* über diesen Zwischenzustand gegangen ist. Die gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$  ist bei den *Omphralidae* länger als bei den *Therevidae*;  $cu_{1b}$  hat, ähnlich wie bei den *Stratiomyidae*, einen charakteristisch gewölbten Verlauf. Bei *Pseudatrichia* (? *Heteromphrale*) mündet  $m_1$  in  $r_5$  (Fig. 170).

Gegen eine nahe Verwandtschaft mit den *Therevidae* spricht jedenfalls nichts im Flügelgeäder der *Omphralidae*.

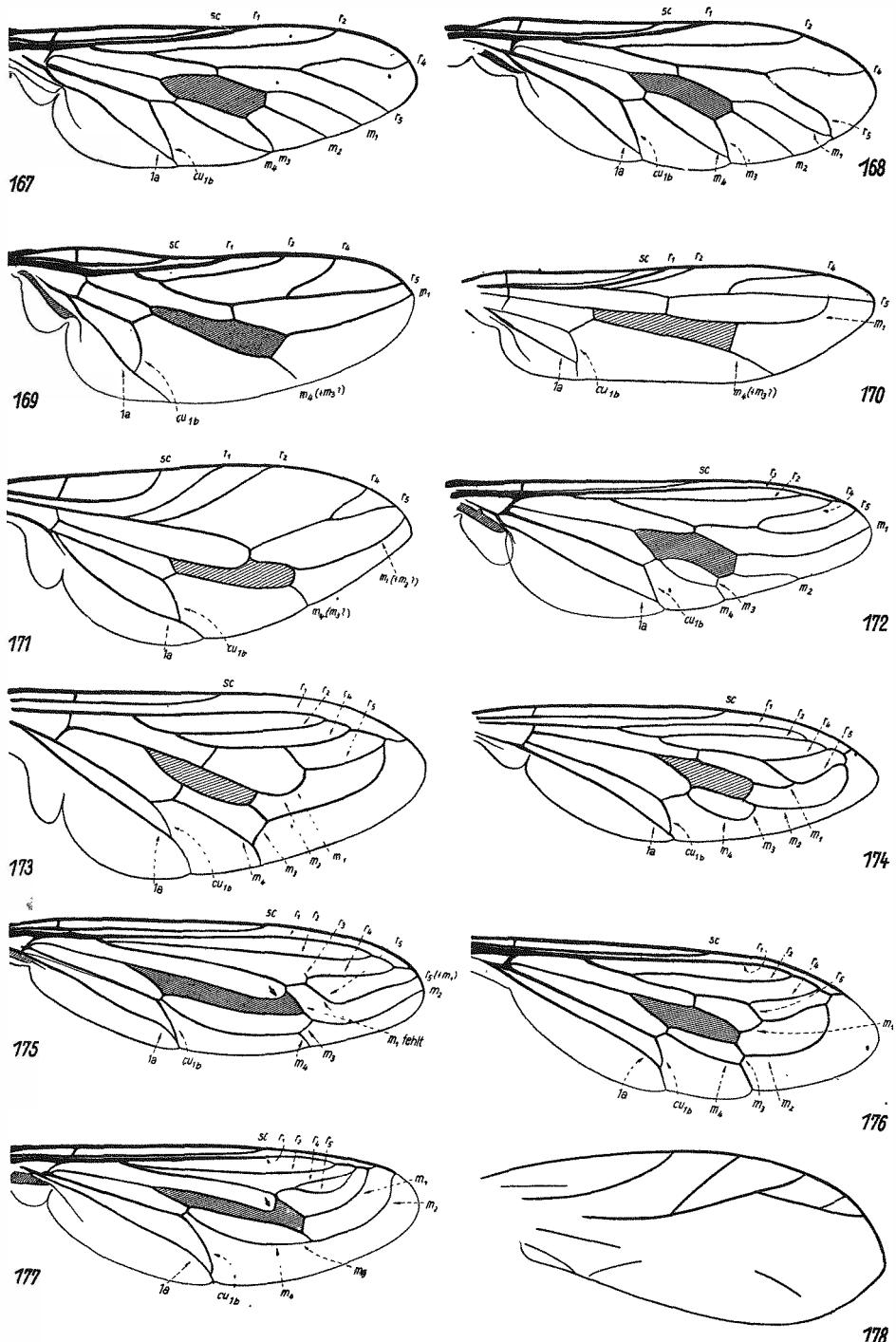
3. Die Verwandtschaftsbeziehungen der *Apioceridae* (Fig. 171—174) werden verschieden beurteilt. HENDEL vereinigt sie mit den *Therevidae* und *Omphralidae* in einer Gruppe („*Therevoidea*“). Die meisten Autoren jedoch halten die *Apioceridae*, *Mydaiidae* und *Asilidae* für näher miteinander verwandt. CRAMPTON (1942) vereinigt diese 3 Familien in einer Gruppe „*Asiloidea*“, die er den „*Therevoidea*“ (*Therevidae* und *Omphralidae*) gegenüberstellt. Das Flügelgeäder spricht deutlich für eine nähere Verwandtschaft mit den *Therevidae* und *Omphralidae*, wie sie HENDEL annimmt. Es weicht in folgenden Punkten vom Grundplan der *Asiliformia* (und zugleich auch vom Grundplan der *Asilidae*) ab:

$r_3$  fehlt (synapomorph mit *Therevidae* und *Omphralidae*)

$m_3$  mündet gemeinsam mit  $m_4$  (synapomorph mit *Therevidae* und *Omphralidae*)<sup>1)</sup>

$cu_{1b}$  und  $1a$  haben gemeinsame Mündung: Analzelle geschlossen (synapomorph mit *Therevidae* und *Omphralidae*).

<sup>1)</sup> Diese Charakterisierung trifft insofern nicht ganz zu, als im Grundplan der *Therevidae*  $m_3$  und  $m_4$  getrennt münden. Die Mundungen beider Adern liegen aber auch hier dicht nebeneinander (Fig. 167) und bei den meisten *Therevidae* sind sie an der Mündung verschmolzen. Die übereinstimmende Tendenz ist also unverkennbar.



Eine Art, die dem Grundplan des Geäders in allen Punkten nahesteht, ist mir nicht bekannt. Die Weiterbildung des Grundplanes führt zu großen Übereinstimmungen teils mit den *Omphralidae*, teils mit den *Mydaidae*. Bei *Apiocera maritima* Hardy (Fig. 171) münden zwar alle Äste des Radialsektors frei, doch ist bei dieser Art nur ein freier Ast der Media vorhanden. Das Geäder gleicht infolgedessen außerordentlich dem der *Omphralidae* (Fig. 169), was teils als Symplesiomorphie (freie Mündung der Äste des Radialsektors), teils als Konvergenz (Rückbildung von  $m_3$  und  $m_2$ ) zu deuten ist. Bei den übrigen Formen ist die Neigung zum Verschmelzen der ursprünglich freien Äste des Radialsektors und der Media mit dem Radius ( $r_1$ ) unverkennbar. Rein formal kann man das so deuten, daß die Enden der einzelnen Äste des Radialsektors und der Media in Richtung der Mündung von  $sc$  umgebogen werden und auf diese Weise zur Mündung in die vor ihnen liegenden Längsadern gebracht werden. So kommt  $r_2$ ,  $r_4$  (Fig. 172 schließlich  $r_5$  zur Mündung in  $r_1$  und  $m_1$  und  $m_2$  zur Mündung in  $r_5$  (Fig. 173, 174). Der gemeinsame Mündungsabschnitt von  $m_3$  und  $m_4$  kann rückgebildet werden (Fig. 174). Die große Übereinstimmung mit den *Mydaidae*, die dadurch entsteht, kommt auch in manchen Gattungsnamen (*Rhaphiomidas*, *Neorhaphiomidas*) zum Ausdruck. Von der erst kürzlich beschriebenen Larve wird angegeben, daß sie morphologisch eine gewisse Zwischenstellung zwischen den *Asilidae* und den *Therevidae* einnimmt (siehe HENNIG 1952). Man kann das so deuten, daß die Übereinstimmungen mit den *Asilidae* auf Symplesiomorphie, die Übereinstimmungen mit den *Therevidae* (und *Omphralidae*) auf Synapomorphie beruhen und kommt dann, ebenso wie bei der Deutung des Flügelgeäders zur Annahme einer näheren Verwandtschaft der *Apioceridae* mit den *Therevidae* und *Omphralidae*.

4. Die *Mydaidae* (Fig. 175—177) sind bisher wohl stets für nahe Verwandte der *Asilidae* gehalten worden. Im Flügelgeäder zeigen sie aber bemerkenswerte Übereinstimmungen mit den *Apioceridae*. Der Grundplan zeigt folgende Abweichungen gegenüber dem Grundplan der *Asiliformia* (und damit gleichzeitig auch gegenüber dem der *Asilidae*):

$r_2$  und  $r_4$  münden nicht frei in den Flügelrand, sondern in  $r_1$ .

$m_1$  mündet nicht frei in den Flügelrand, sondern in eine vor ihm liegende Längsader ( $r_5$  oder  $r_1$ )

$m_3$  und  $m_4$  haben gemeinsame Mündung.

Fig. 167—178. *Asiliformia* (167—168: *Therevidae*; 169—170: *Omphralidae*; 171—174: *Apioceridae*; 175—177: *Mydaidae*; 178: fossile Form aus dem Unteren Dogger von Turkestan; zur Beurteilung vgl. den Text S. 369). 167: *Thereva nobilitata* Fabr.; 168: *Chrysanthemia chrysanthemi* Fabr.; 169: *Omphrale fenestralis* Lw.; 170: *Pseudatrichia chilensis* Kröb. (nach KRÖBER 1928, verbessert nach dem Typus im Deutschen Entomologischen Institut); 171: *Apiocera maritima* Hardy (nach CAZIER 1941); 172: *Apiocera bigoti* Macq.; 173: *Megascelus nigricornis* Phil. (nach CAZIER 1941); 174: *Neorhaphiomidas hardyi* Norr. (nach CAZIER 1941); 175: *Rhopalit paulseni* Phil.; 176: *Dolichogaster nigricornis* Phil.; 177: *Mitrodetus dentitarsis* Macq.; 178: *Protomphrale martynovi* Rohd. aus dem Unteren Dogger von Turkestan; nach ROHDENDORF 1938)

Alle Längsadern bis einschließlich  $m_2$  münden vor der Flügelspitze,  $c_{u_1}$  und  $I_a$  haben gemeinsame Mündung (Analzelle geschlossen).

In den Punkten 3 und 5 stimmen die *Mydidae* mit dem Grundplan des *Apioceridengeäders* überein. Aber auch sämtliche anderen genannten Merkmale entsprechen einer Tendenz, die ebenso bei den *Apioceridae* auftritt. Diese Übereinstimmung zwischen den beiden Familien wird noch viel auffälliger, wenn man die Weiterbildung des Grundplanes der *Mydidae* verfolgt: Die Endabschnitte der Längsadern (bis einschließlich  $m_2$ ) erscheinen wie bei den *Apioceridae* in Richtung auf die Mündung von *sc* umgebogen und zeigen die Neigung, ebenso wie das schon im Grundplan mit den Adern  $r_2$ ,  $r_4$  und  $m_1$  der Fall ist, in die jeweils vor ihnen gelegene Längsader zu münden. So mündet außer  $r_2$  und  $r_4$  oft auch  $r_5$  in  $r_1$  (Fig. 176);  $r_4$  und  $r_5$  können auch gemeinsam in  $r_1$  münden (Fig. 177). Außer  $m_1$  kann auch  $m_2$  in  $r_5$  (und dann mit diesem gemeinsam in  $r_1$ ) münden (Fig. 175), wie das schon CAZIER (1941) richtig erkannt hat. Auch der gemeinsame Endabschnitt von  $m_3$  und  $m_4$  kann wie bei manchen *Apioceridae* fehlen (Fig. 177). In einigen Fällen kann  $r_3$  als kurzer Aderstumpf an der Basis von  $r_4$  vorhanden sein (Fig. 175). Ob es sich hier um ein echtes Rudiment, oder um eine Reaktivierung des alten Traktes von  $r_3$  handelt („Atavismus“) ist schwer zu sagen.

Die übereinstimmende Tendenz in der Weiterbildung des Geäders bei den *Apioceridae* und *Mydidae* ist unverkennbar. In manchen Punkten ist bereits im Grundplan der *Mydidae* ein fortgeschrittenes Stadium erreicht als im Grundplan der *Apioceridae*: im Gegensatz zu diesen münden  $r_2$ ,  $r_4$  und  $m_1$  bei den *Mydidae* niemals frei. Infolgedessen führt auch die Entwicklung bei den *Mydidae* in mancher Beziehung weiter als bei den *Apioceridae*. Die Drehung der Endstrecken der Äste des Radialsektors und der Media um eine Achse, die etwa in der Mündung von *sc* liegt, führt auch zu einer Stauchung und Drehung der Diskoidalzelle bzw. zu einer Knickung des Basalabschnittes der Media, der die Diskoidalzelle nach vorn begrenzt. *Rhopalia* (Fig. 175) und *Mitrodetus* (Fig. 177) können formal-morphologisch als 2 aufeinanderfolgende Stadien dieses Prozesses angesehen werden.

Wenn auch die zum Teil großen Übereinstimmungen zwischen einzelnen Gattungen der *Mydidae* und der *Apioceridae* zweifellos durch Konvergenz entstanden sind, so ist doch die übereinstimmende Tendenz in der Weiterbildung des Grundplanes des Geäders bei beiden Familien nicht zu verken-nen. Ähnliche Tendenzen sind, in Ansätzen, zwar auch bei den *Asilidae* und den *Nemestrinidae* vorhanden. Sie bleiben aber weit hinter dem zurück, was *Mydidae* und *Apioceridae* an Übereinstimmungen zeigen. Es fällt schwer, diese weitgehenden Übereinstimmungen für bloße Konvergenzen zu halten, und die Frage ist berechtigt, ob die *Mydidae* mit den *Apioceridae* oder, vorsichtiger, mit den *Therevoidea* nicht doch näher verwandt

sind, als bisher angenommen wird. Nicht uninteressant ist in diesem Zusammenhange, daß schon LATREILLE (nach SACK in LINDNER 1934) die ihm bekannten *Mydaidae* in die Gattung *Thereva* einordnete. Zweifellos sind auch die Übereinstimmungen zwischen den *Mydaidae* und den *Asilidae* groß. Die Larven z.B. sind bisher praktisch nicht zu unterscheiden. Es ist aber die Frage, ob nicht vieles davon wie bei den *Apioceridae* als Symplesiomorphie gedeutet werden muß.

5. Das Flügelgeäder der *Asilidae* (Fig. 179—184) ist im Grundplan ursprünglicher (stärker plesiomorph) als das aller bisher besprochenen

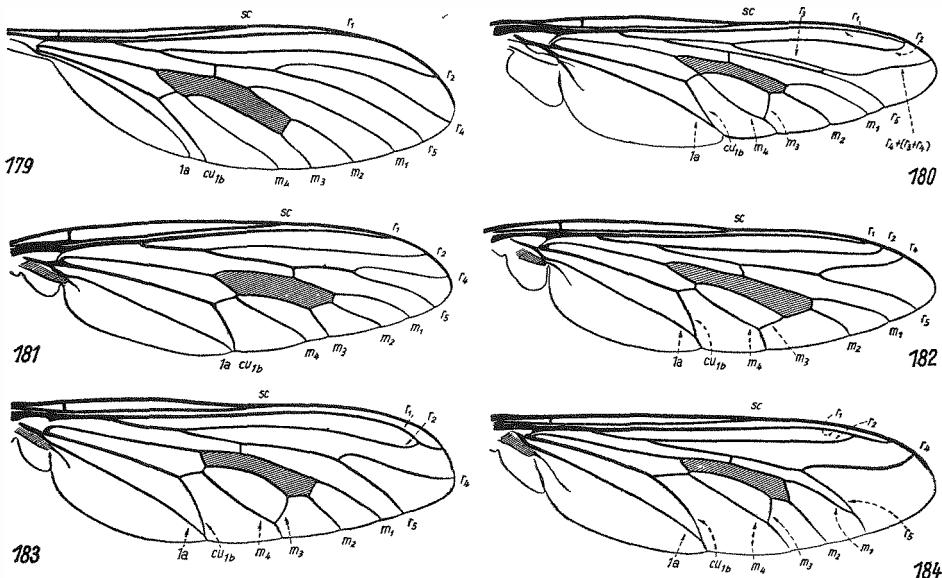


Fig. 179—184. *Asilidae*. 179: *Leptogaster cylindrica* Deg.; 180: *Promachus leoninus* Lw.; 181: *Heteropogon scoparius* Lw.; 182: *Bathyphogon brachypterus* Macq.; 183: *Laphria marginata* Lw.; 184: *Dasythrix grisea* Herm.

Familien der *Brachycera*. Es unterscheidet sich nicht vom Grundplan der *Asiliformia* und damit auch nicht vom Grundplan der gesamten *Brachycera*: weder die Adern  $cu_{1b}$  und  $1a$ , noch  $m_3$  und  $m_4$  haben im Grundplan der *Asilidae* eine gemeinsame Mündung. Außerdem ist  $r_3$  vorhanden. Allerdings kommt es bei der Weiterbildung des Grundplanes zur Ausbildung von Merkmalen, die auch bei den verschiedensten anderen Familien auftreten: Wegfall von  $r_3$  (Fig. 179, 181—184), gemeinsame Mündung von  $r_1$  und  $r_2$  (Fig. 180, 183, 184), von  $r_5$  und  $m_1$  (Fig. 184), von  $m_3$  und  $m_4$  (Fig. 180, 182—184), von  $cu_{1b}$  und  $1a$  (Fig. 180, 182—184). Alles dies sind Konvergenzen zu dem, was auch in anderen Verwandtschaftsgruppen bei der Weiterbildung des Flügelgeäders erreicht werden kann. Im Ganzen aber wird der Grundplan des Flügelgeäders bei den *Asilidae* bei weitem

nicht so stark abgewandelt wie etwa bei den *Omphralidae*, *Apioceridae* und *Mydaidae*.

Etwas auffällig ist die Tatsache, daß  $r_3$  nur bei einer Gruppe von Gattungen (*Promachus* und Verwandte) vorhanden ist, die sonst im Flügelgeäder keineswegs besonders plesiomorphe (ursprüngliche) Merkmale zeigt (geschlossene Analzelle, gemeinsame Mündung von  $m_3$  und  $m_4$ ), während  $r_3$  bei sonst recht plesiomorphen Formen (offene Analzelle, weit getrennte Mündungen von  $m_3$  und  $m_4$ ) fehlt. Man darf daher die Frage stellen, ob  $r_3$  bei der Gattung *Promachus* und ihren Verwandten wirklich als ursprüngliches Merkmal erhalten, oder ob er als „Atavismus“ durch „Reaktivierung“ seines alten Traktes sekundär wieder aufgetreten ist. Gegen eine solche Annahme spricht, daß  $r_3$  bei *Promachus* etc. durchaus nicht als kurzes, queraderartiges Verbindungsstück zwischen  $r_2$  und  $r_4$  vorhanden ist, wie in vielen anderen Fällen, sondern ursprünglichen, längsaderartigen Charakter hat. So wird man doch wohl lieber annehmen, daß  $r_3$  bei der Gattung *Promachus* und ihren Verwandten wirklich erhalten ist und die apomorphen Merkmale (geschlossene Analzelle, gemeinsame Mündung von  $m_3$  und  $m_4$ ) auf die Rechnung von „Spezialisationskreuzungen“ stellen.

6. Eine engere Verwandtschaftsgruppe innerhalb der *Asiliformia* bilden die *Nemestrinidae*, *Cyrtidae* und *Bombyliidae*. Nicht von allen Autoren wird das anerkannt. Die enge Verwandtschaft der *Nemestrinidae* und *Cyrtidae* ist zwar unbestritten. Aber die Zugehörigkeit der *Bombyliidae* zu dieser Gruppe wird nur von verhältnismäßig wenigen Autoren angenommen. Im allgemeinen werden die *Nemestrinidae* und *Cyrtidae* mit den *Tabaniformia* als *Homoeodactyla* zusammengefaßt, während die *Bombyliidae* mit den *Therevidae*, *Asilidae* etc. zu den „*Heterodactyla*“ gestellt werden. So verfahren HENDEL (in KÜKENTHAL-KRUMBACH 1936—38), STEYSKAL (1953) und G. H. HARDY (1953), um nur einige Autoren aus neuester Zeit zu nennen. Demgegenüber hat EDWARDS (siehe HENNIG 1952) unter Hinweis auf ältere Autoren sich für die nahe Verwandtschaft der *Nemestrinidae*, *Cyrtidae* und *Bombyliidae* ausgesprochen, und ich bin ihm ebenso wie CRAMPTON (1942) in dieser Annahme gefolgt.

Das Flügelgeäder spricht für die Einheitlichkeit der von den *Nemestrinidae*, *Cyrtidae* und *Bombyliidae* gebildeten Verwandtschaftsgruppe. Auf einige dieser Annahme scheinbar entgegenstehende Gründe werde ich bei der Besprechung der *Bombyliidae* zurückkommen. Der Grundplan des Flügelgeäders der Gesamtgruppe weicht nur geringfügig vom Grundplan der *Asiliformia*, und damit zugleich der gesamten *Brachycera* ab:  $m_3$  mündet niemals frei, sondern stets gemeinsam mit  $m_4$  in den Flügelrand.

Dieses einzige synapomorphe Merkmal der *Nemestrinidae*, *Cyrtidae* und *Bombyliidae* im Flügelgeäder tritt zwar auch bei vielen anderen Gruppen der *Asiliformia* auf. Aber hier geht offenbar die Verschmelzung der Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$  der Verschmelzung der Mündungen von  $m_3$

und  $m_4$  voraus, während bei der Gruppe *Nemestrinidae-Cyrtidae-Bombyliidae* eine offene Analzelle (getrennte Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$ ) zum Grundplan des Geäders gehört und die Schließung der Analzelle (die auch hier vorkommt) offenbar der Verschmelzung von  $m_3$  und  $m_4$  folgt.

Dem Grundplan der Gesamtgruppe am nächsten kommt das Geäder der *Nemestrinidae* (Fig. 185—199). Hier gehören vor allem der Besitz von  $r_3$ , die offene Analzelle (getrennte Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$ ) und die den ganzen Flügel umziehende Randader zum Grundplan des Flügelgeäders. Auch das Vorhandensein von  $tb$  (des wahrscheinlichen Wurzelabschnittes von  $m_4$ ) ist ein plesiomorphes Merkmal des Nemestrinidengeäders. In anderer Hinsicht zeigen die *Nemestrinidae* aber auch autapomorphe Besonderheiten. Eine recht charakteristische Eigentümlichkeit dieser Familie ist eine auffällige Geäderlinie, die zwischen der Wurzel des Radialsektors und der Mündung von  $m_4$  liegt: Der Wurzelabschnitt des Radialsektors, der Wurzelabschnitt von  $r_4 + r_5$  (von seiner Abzweigung aus dem gemeinsamen Stamm des Radialsektors bis zur  $ta$ ), die Querader  $ta$ , der Wurzelabschnitt von  $m_1 + m_2$  (von  $ta$  bis zur  $tp$ ), der Wurzelabschnitt von  $m_2$ , der kurze freie Abschnitt von  $m_3$  und  $m_4$  (bzw. die gemeinsame Mündungsstrecke von  $m_3$  und  $m_4$ ) liegen in einer ziemlich geraden Linie, deren Endpunkte durch den Abzweigungspunkt des Radialsektors einerseits, die Mündung von  $m_4$  andererseits bezeichnet werden. Diese Linie tritt besonders deswegen so stark hervor, weil die Querader  $tp$  fehlt und infolgedessen  $m_3$  über eine kurze Strecke ihres Verlaufes mit  $m_2$  verschmolzen ist. Die Flügelzelle  $M_3$  überragt infolgedessen die vor ihr liegende Diskoidalzelle in Richtung nach der Flügelspitze,  $m_1$  und  $m_2$  entspringen aus dem Distalrande dieser Zelle und  $m_3$  entspringt scheinbar aus  $m_2$ , so daß  $m_3$  wie eine kurze,  $m_2$  und  $m_4$  verbindende Querader aussieht. Das ist offenbar ein autapomorphes Merkmal der *Nemestrinidae*, das weder bei den *Cyrtidae* noch bei den *Bombyliidae* im Grundplan des Geäders vorhanden ist. Etwas vergleichbares ist, offenbar durch Konvergenz, nur bei den *Mydaidae* eingetreten.

Die Weiterbildung des Grundplanes führt bei den *Nemestrinidae* zum Teil zu höchst eigenartigen Geäderformen, deren Deutung nur möglich ist, wenn man den Ausgangszustand (Grundplan) des Geäders dieser Familie und die allgemeinen Tendenzen seiner Weiterbildung stets sorgfältig im Auge behält. Den Schwierigkeiten, die einer ohne diese Voraussetzungen unternommenen Deutung entgegenstehen, ist meines Erachtens z. T. auch G. H. HARDY (1946) erlegen, der sich besonders eingehend mit dem Flügelgeäder der *Nemestrinidae* beschäftigt hat.

Besondere Beachtung, vor allem bei dem genannten Autor, hat die große Zahl von Queradern gefunden, die bei manchen *Nemestrinidae* zwischen verschiedenen Längsadern auftreten. Im allgemeinen beschränken sich diese Queradern auf einen Flügelbezirk, der distal von der oben bezeichneten, zwischen der Wurzel des Radialsektors und der Mündung

von  $m_4$  sich erstreckenden Linie liegt (Fig. 189). In einigen Fällen sind solche Queradern auch in der Zelle  $M_3$  und zwischen  $cu_{1b}$  und dem Flügelrande vorhanden (*Nemestrellus abdominalis* Oliv. bei SACK in LINDNER, *Nemestrinidae*, Taf. I, Fig. 1). Auf dieses System überzähliger Queradern hat G. H. HARDY seine „Reticulation Theory of Venation“ begründet.

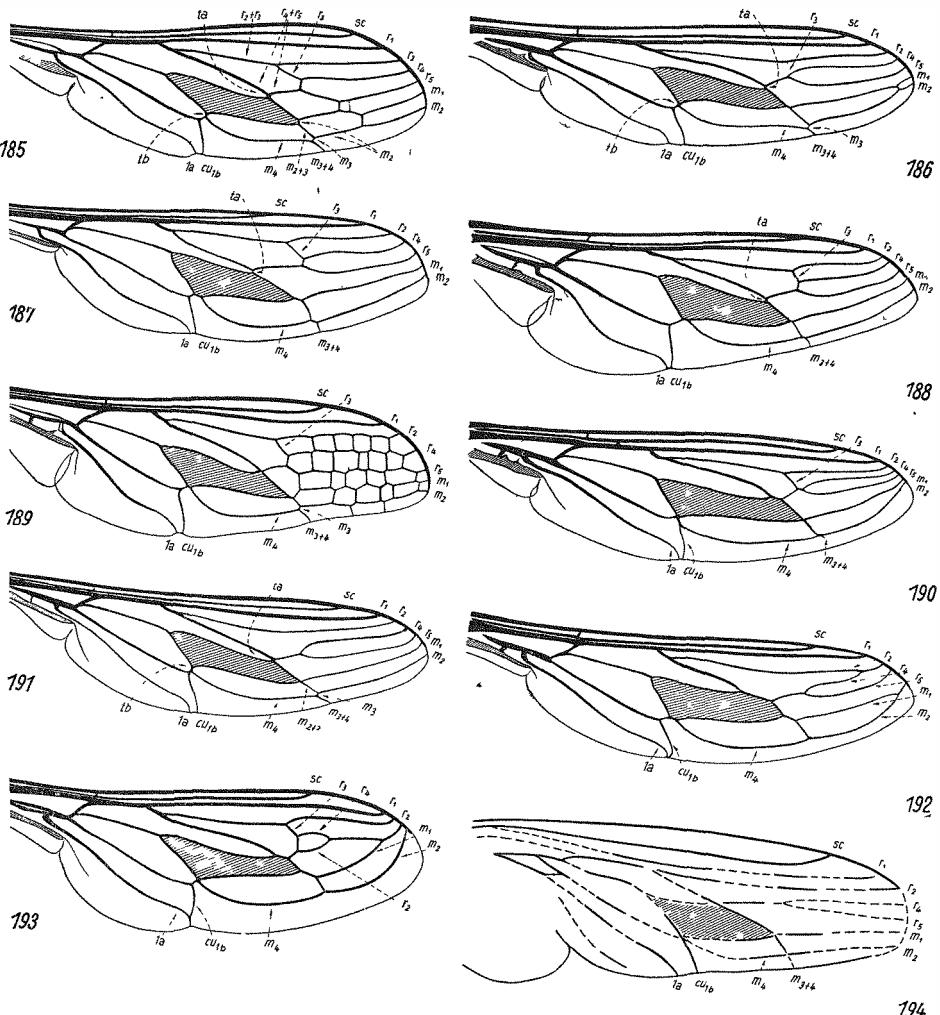


Fig. 185—194. *Nemestrinidae*. 185: *Hirmoneura bellula* Phil.; 186: *Hirmoneura obscura* Meig.; 187: *Symmictoides simplex* Lw.; 188: *Rhynchocephalus fasciatus* Macq.; 189: *Nemestrinus aegyptianus* Wied.; 190: *Neorhynchocephalus tauscheri* Fisch.; 191: *Trichophthalma barbarossa* Big.; 192: *Stenopteromyia bolivari* Strobl; 193: *Fallenia fasciata* Fabr.; 194: *Prohirmoneura jurassica* Handl. aus dem Malm von Bayern (nach HANDLIRSCH 1908)

Nach dieser Theorie soll ein netzförmiges Geäder den Ausgangszustand bilden („original reticulate venation“) von dem aus Adern in verschiedener Weise rückgebildet werden („veins disappear in an irregular manner from the original reticulate venation“), so daß dadurch die verschiedenen vom Zustande des netzartigen Geäders abweichenden Geäderformen entstehen („bringing about varied vein patterns“; HARDY 1951). Es ist sehr wohl möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich, daß die „überzähligen“ Queradern der *Nemestrinidae*, ebenso wie ja auch die „normalen“ Elemente, des Geäders Beziehungen zu einer alten Grundstruktur der Flügelfläche haben (Archedictyon nach TILLYARD). Sehr unwahrscheinlich aber ist es, daß die große Zahl der Queradern bei manchen *Nemestrinidae* einen ursprünglichen (plesiomorphen Zustand) darstellen. Es handelt sich hier bestenfalls um eine Wiederbelebung alter Strukturen, wie sie ja auch sonst nicht gerade selten zu beobachten und in der vorliegenden Arbeit bei der Besprechung mehrerer Familien angenommen worden ist (siehe bes. *Heleidae*, *Melusinidae*). Eine besondere Bedeutung für die Feststellung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen kommt diesem Queradersystem sicherlich nicht zu.

An sonstigen apomorphen Weiterbildungen des Geäders der *Nemestrinidae* sind vor allem die folgenden zu nennen:

1. Die Randader (Costa) kann hinter der Flügelspitze verblassen (Fig. 193).
2. Die Analzelle kann geschlossen sein ( $cu_{1b}$  und  $1a$  mit gemeinsamer Mündung; Fig. 193).
3. Die Endabschnitte der Äste des Radialsektors und der Media können in Richtung auf die Mündung von  $m_1$  gedrängt werden, so daß ein ganz ähnlicher Prozeß zu beobachten ist, wie er oben bei den *Apioceridae* und *Mydidae* beschrieben wurde. Im Verlaufe dieser Entwicklung können:
  - a)  $r_5$  und  $m_1$  in  $r_4$  (bzw. in die gemeinsame Endstrecke von  $r_3$  und  $r_4$ ) münden, so daß  $r_3$ ,  $r_4$ ,  $r_5$  und  $m_1$  dann also eine gemeinsame Mündung haben (Fig. 193),
  - b)  $r_4$  und  $r_2$  und ebenso  $m_1$  und  $m_2$  eine gemeinsame Mündung haben (Fig. 192).
4.  $r_3$  kann in den gemeinsamen Stamm von  $r_4 + r_5$ , statt in  $r_4$  münden (Fig. 190).
5.  $r_3$  kann ganz verloren gehen (Fig. 191, 192).
6.  $tb$  und der freie, queraderartige Abschnitt von  $m_3$  können fehlen (Fig. 188).
7. Das in den Flügelrand mündende Endstück von  $m_4$  (bzw.  $m_{3+4}$ ) kann fehlen (Fig. 190, 192, 193).

Besonders schwer zu deuten ist das Geäder von *Nycterimyia* (Fig. 195) und *Nycterimorpha*, (Fig. 197) bei denen einige wichtige Äste des Radialsektors und der Media ganz verschwunden sind. Ich muß auf diese beiden Gattungen etwas näher eingehen, weil meine Auffassung vom Schicksal

von  $r_3$  und  $r_2$  bei den Brachyceren unhaltbar wäre, wenn HARDYs (1946a) Deutungen der beiden genannten Gattungen richtig wären. Bei beiden ist nur ein freier Ast der Media vorhanden (abgesehen von  $m_4$ ), den HARDY wohl richtig als  $m_2$  deutet. Wie der Verlust von  $m_1$  entstanden ist, läßt sich schwer sagen. Wahrscheinlich ist die Gabelung von  $m_1 + m_2$  aufgehoben wie *Trichopsidea* (Fig. 199) und *Stenopteromyia* (Fig. 192) zu zeigen scheinen, bei denen  $m_1$  und  $m_2$  bereits eine kürzere oder längere gemeinsame

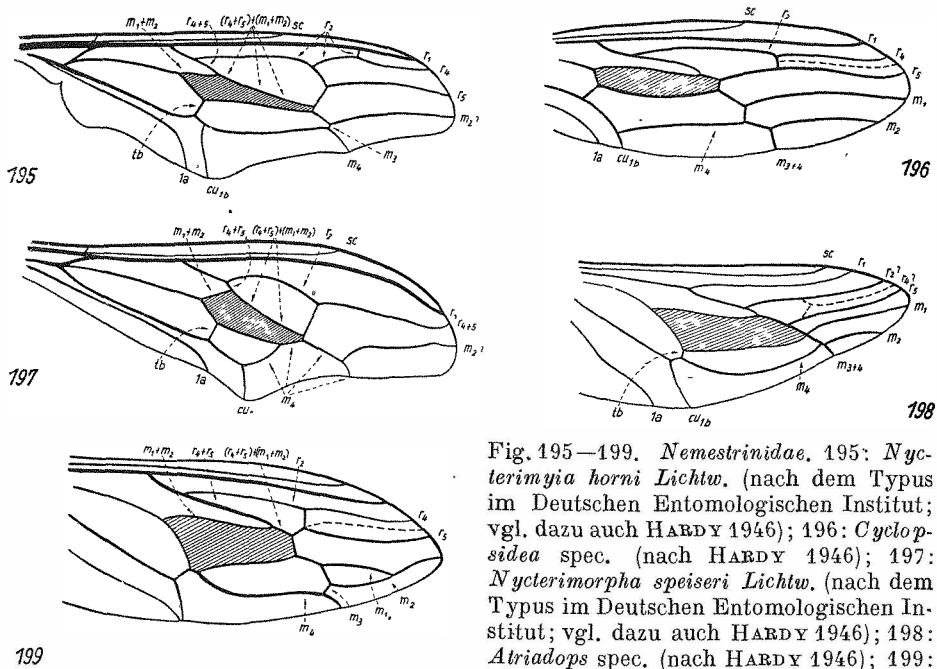


Fig. 195-199. *Nemestrinidae*. 195: *Nycterimyia horni* Lichtw. (nach dem Typus im Deutschen Entomologischen Institut; vgl. dazu auch HARDY 1946); 196: *Cyclopssidea* spec. (nach HARDY 1946); 197: *Nycterimorpha speiseri* Lichtw. (nach dem Typus im Deutschen Entomologischen Institut; vgl. dazu auch HARDY 1946); 198: *Ariadops* spec. (nach HARDY 1946); 199: *Trichopsidea* spec. (nach HARDY 1946)

Mündungsstrecke haben. Es ist aber auch möglich, daß  $m_1$  oder  $m_2$  auf andere Weise weggefallen sind. Bei *Nycterimyia* und bei *Nycterimorpha* ist  $r_4 + r_5$  eine Strecke weit mit  $m_1 + m_2$  verschmolzen, so daß beide gemeinsam am Vorderrande der Diskoidalzelle entlang laufen. Erst kurz vor dem Ende der Diskoidalzelle trennt sich  $r_4 + r_5$  wieder von  $m_1 + m_2$ . Bei *Nycterimyia* ist  $r_4$  nach seiner Trennung von  $r_5$  eine Strecke weit mit  $r_2$  verschmolzen unter Rückbildung von  $r_3$ , der ja sonst als scheinbare Querader  $r_2$  mit  $r_4$  verbindet. Der Endabschnitt von  $r_2$  trennt sich später wieder von  $r_4$  (bzw.  $r_{3+4}$ ), mündet aber nicht frei in den Flügelrand, sondern in  $r_1$ , wie HARDY richtig gesehen hat. Der Hauptfehler HARDYs liegt darin, daß er die als  $r_4$  zu deutende Ader (die ja bei allen Brachyceren eigentlich die gemeinsame Endstrecke von  $r_3$  und  $r_4$  ist) als  $R_3$ , eine zwischen „ $R_3$ “ und  $r_5$  liegende Falte aber anscheinend als  $r_4$  gedeutet hat. Diese Falte

mag das alte „Bett“ von  $r_4$  bezeichnen, die Ader selbst aber ist von da nach vorn abgewandert.

Das Geäder von *Nycterimorpha* (Fig. 197) läßt sich als Weiterbildung dessen von *Nyctemyia* ansehen, wenn man annimmt, daß die in meiner Abbildung von *Nyctemyia* (Fig. 195) als  $r_4$  bezeichnete Längsader und das in  $r_1$  mündende Endstück von  $r_2$  weggefallen sind.

Bei der Deutung von *Nycterimorpha* ist HARDY von allem dadurch irregeführt worden, daß er  $r_1$  nicht erkannt hat. Der Typus von *Nycterimorpha speiseri* im Deutschen Entomologischen Institut zeigt einwandfrei, daß die von HARDY<sup>1)</sup> als  $R_3$  bezeichnete Ader in Wirklichkeit  $r_1$  ist. Die von HARDY als  $R_{1+2}$  bezeichnete Ader ist *sc*, die von HARDY als *Sc* bezeichnete Ader ist nicht vorhanden!

Es ist nicht in allen Fällen (auch z.B. bei *Atriadops* und *Trichopsidea*) mit Sicherheit zu entscheiden, ob der eine oder andere fehlende Ast des Radialsektors durch Reduktion weggefallen oder durch Verschmelzung mit einem anderen Aste „unsichtbar geworden“ ist. Für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen der *Nemestrinidae* ist das aber durchaus ohne Bedeutung. Genauere Untersuchungen werden aber noch viel zur Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Nemestrinidae* beitragen können! Für die Annahme, daß bei *Nemestrinidae*, wie HARDY annimmt, ein frei in den Flügelrand mündender Ast  $r_3$  des Radialsektors vorhanden wäre, findet sich nicht der geringste Anhaltspunkt. Gerade die *Nemestrinidae* zeigen im Gegenteil, daß  $r_3$  und  $r_4$  in der Endstrecke ihres Verlaufes bei den *Brachycera* stets verschmolzen sind.

Die *Cyrtidae* (*Acroceridae*, *Oncodidae*) (Fig. 198—209) zeigen im Grundplan des Geäders alle Merkmale, die oben (S. 243) für die aus den *Nemestrinidae-Cyrtidae-Bombyliidae* gebildete Verwandtschaftsgruppe angegeben wurden, d. h. sie weichen vom Grundplan der *Brachycera* nur dadurch ab, daß die Zelle  $M_3$  geschlossen ist. Darin stimmen sie also auch mit den *Nemestrinidae* überein. Sie weichen von dieser Familie (abgesehen vom Fehlen der für diese Familie angegebenen Autapomorphien) dadurch ab, daß die Analzelle geschlossen ist. Das kommt auch bei manchen *Nemestrinidae* vor, bei den *Cyrtidae* aber gehört es zum Grundplan des Geäders. Eine höchst eigentümliche Besonderheit der *Cyrtidae* ist die über eine weite Strecke hingehende Verschmelzung von  $r_4 + r_5$  mit  $m_1 + m_2$  und mit der Anfangsstrecke von  $m_1$ . Diese Eigentümlichkeit bedarf einer etwas eingehenderen Beschreibung. Schon eine nur oberflächliche Betrachtung des Flügels (z.B. Fig. 202, 203) zeigt, daß er anscheinend 2 Radiomedianqueradern (zwischen Radialsektor und Media) besitzt. Es ist daher nicht nur hinter der Diskoidalzelle eine geschlossene Flügelzelle vorhanden ( $M_3$  in Fig. 202, 203), sondern auch vor ihr ( $R_3$  in Fig. 202, 203). Das kommt sonst bei Dipteren kaum vor und wirft die Frage auf, welche der beiden „Radio-

<sup>1)</sup> 1946, Proc. Linn. Soc. N. S. W. 70, p. 143, Fig. 2.

medianqueradern“ denn der bei anderen Dipteren einfach vorhandenen *ta* entspricht.

Den Schlüssel für die Deutung liefern einige Nemestrinidengattungen, wie *Nycterimyia* und *Nycterimorpha*. Auch bei diesen (Fig. 195, 196) ist vor der Diskoidalzelle eine geschlossene Zelle vorhanden, die ebenfalls durch 2 scheinbare Radiomedianqueradern begrenzt ist. Wie oben beschrieben, entsteht diese Zelle aber durch Verschmelzung von  $r_4 + r_5$  mit  $m_1 + m_2$ , die sonst bei Dipteren allein den Vorderrand der Diskoidalzelle bildet. Die scheinbaren Radiomedianqueradern sind die freien Teile (vor und hinter der Verschmelzungsstrecke) von  $r_4 + r_5$ , während *ta*, die eigentliche Radiomedianquerader infolge der erwähnten Verschmelzung ver-

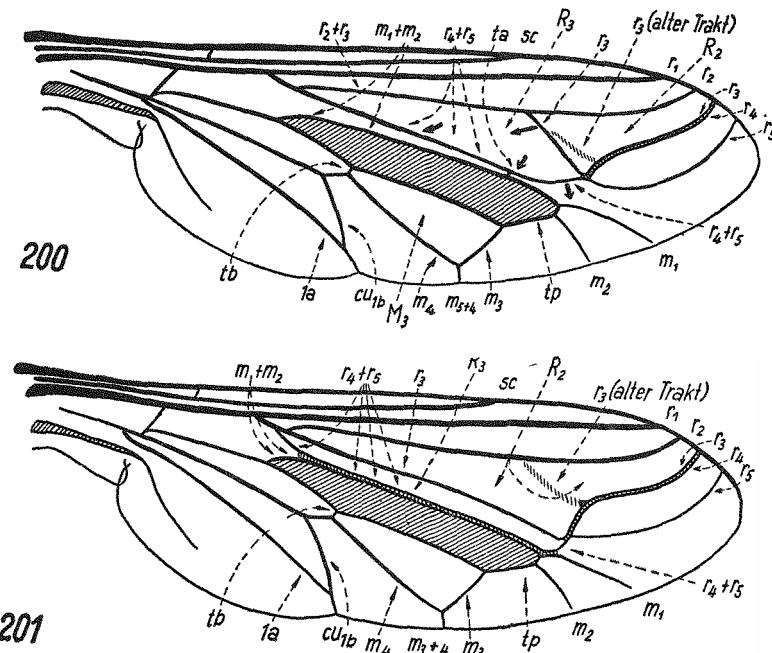


Fig. 200—201. *Cyrtidae*. Schemata zur Erläuterung einer Hypothese über die Entstehung des Flügelgeäders der *Cyrtidae*. Fig. 200: Ausgangszustand (vgl. mit Fig. 190):  $r_3$  in annähernd normaler Lage, aber Mündung nicht in  $r_4$ , sondern in den gemeinsamen Gabelstiel  $r_4 + r_5$ ;  $r_4 + r_5$  verhältnismäßig dicht an den Vorderrand ( $m_1 + m_2$ ) der Diskoidalzelle herangerückt, aber mit diesem noch durch die Radiomedianquerader (*ta*) verbunden. Die starken Pfeile bezeichnen die Richtung, in der  $r_3$  und  $r_4 + r_5$  verlagert werden, bis der in Fig. 201 dargestellte Zustand erreicht ist. Fig. 201: Grundplan des Geäders der *Cyrtidae* (vgl. mit Fig. 202 und 203):  $r_4 + r_5$  endgültig an den Vorderrand ( $m_1 + m_2$ ) der Diskoidalzelle herangerückt und mit diesem verschmolzen; Radiomedianquerader (*ta*) daher völlig unterdrückt; die beiden scheinbaren Radiomedianqueradern sind die freibleibenden Wurzel- bzw. Endabschnitte von  $r_4 + r_5$ ;  $r_3$  ist in das alte Bett von  $r_4 + r_5$  eingerückt und hat dieses reaktiviert; das alte Bett von  $r_3$  ist durch einen kurzen Aderstumpf reaktiviert

schwunden ist. Diese Verschmelzung entsteht ja an der Stelle, an der  $ta$  sonst die beiden Längsadern  $r_4 + r_5$  und  $m_1 + m_2$  verbindet.

Die gleiche Erklärung dürfte nun auch für die Cyrtidae zutreffen. Sie liefert geradezu die einzige sinnvolle Deutung für das eigenartige Geäder

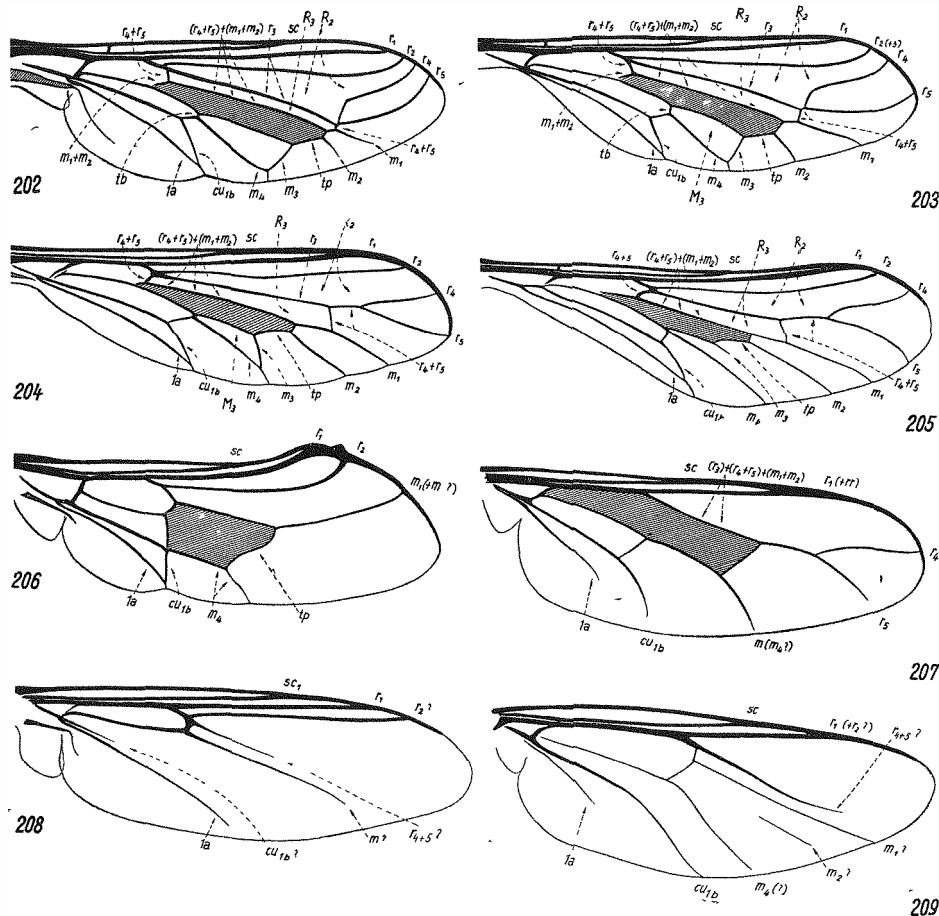


Fig. 202—209. Cyrtidae. 202: *Lasia aenea* Phil.; 203: *Eulonchus tristis* Lw.; 204: *Cyrillus pusillus* Mcq.; *Opsebius diligens* O.S.; 206: *Pterodontia misella* O.S.; 207: *Acrocera convexa* Cole; 208: *Philopota aenea* Meig.; 209: *Oncodes zonatus* Erichs.

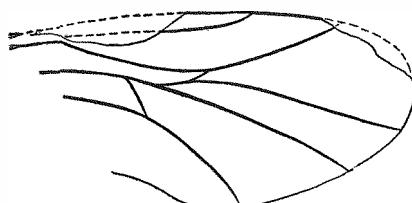


Fig. 210. *Protocyrtus jurassicus* Rohd. aus dem Unteren Dogger von Turkestan (nach ROHDENDORF 1938) Beurteilung siehe S. 369

dieser Familie. Die Besonderheiten der *Cyrtidae* liegen nur darin, daß die Verschmelzungsstrecke noch länger ist als bei den genannten *Nemestrinidae*, und daß sie in Richtung der Flügelspitze über die Diskoidalzelle auf den Anfangsteil von  $m_1$  übergreift. Außerdem ist  $r_3$  bei den *Cyrtidae* viel länger als bei den *Nemestrinidae*:  $r_2$ ,  $r_3$  und  $r_4 + r_5$  entspringen bei den *Cyrtidae* fast in einem Punkte aus dem Wurzelabschnitt des Radialsektors. Das läßt sich aber leicht durch eine Verschiebung der Abzweigungsstelle von  $r_3$  in Richtung der Flügelwurzel erklären, und eine solche Annahme bietet nicht die geringste Schwierigkeit, da vergleichbare Verschiebungen auch sonst häufig genug bei Dipteren vorkommen.

Die vorstehende Deutung des Geäders (vgl. dazu Fig. 200 und 201), die meines Wissens bisher noch von keinem Autor vertreten worden ist, liefert zugleich eine neue Stütze für die Annahme einer nahen Verwandtschaft zwischen den *Nemestrinidae* und *Cyrtidae*, die ja auch aus anderen Gründen wahrscheinlich und schon häufig vertreten worden ist (siehe z.B. STEVSKAL 1953).

Wie die *Nemestrinidae*, so zeigen auch die *Cyrtidae* zum Teil sehr weitgehende Umbildungen des Grundplanes ihres Flügelgeäders:

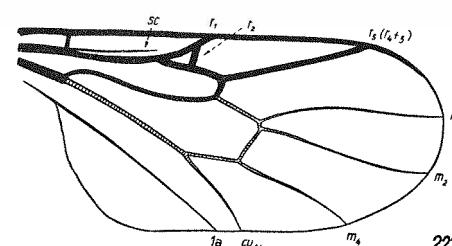
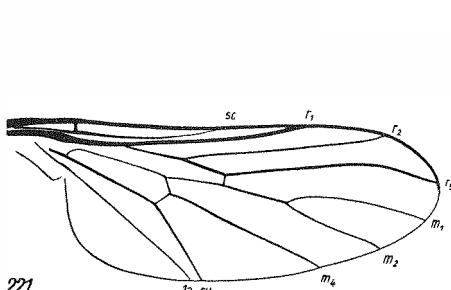
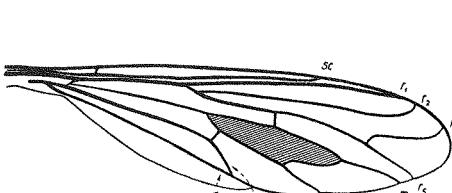
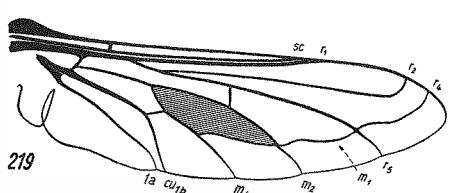
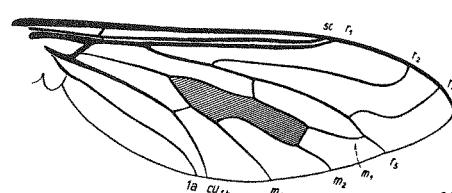
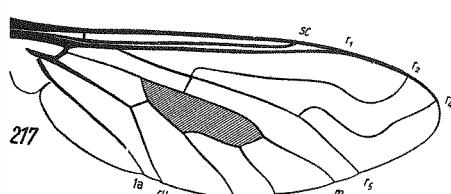
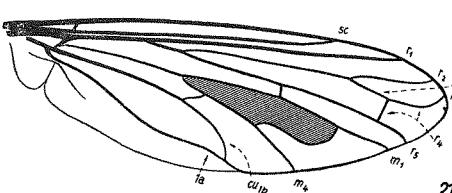
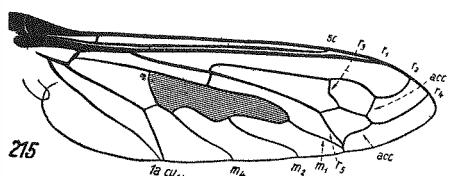
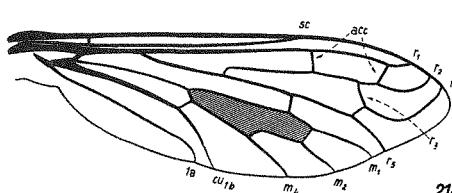
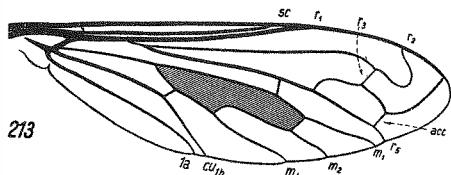
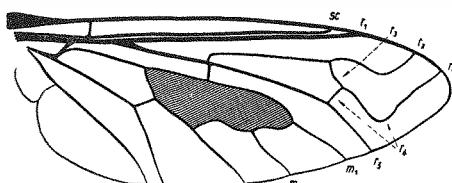
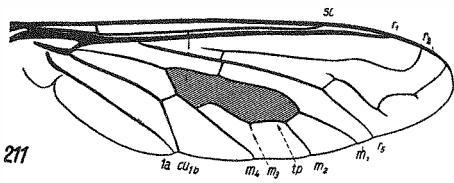
1. Rückzug der Äste der Media vom Flügelrande (Fig. 202). Wenn  $m_3$  von diesem Vorgange betroffen wird, kommt es zur Öffnung der Zelle  $M_3$  (Fig. 205).

2. Der Wegfall von Längs- und Queradern kann so weit gehen, daß es in Ermangelung von morphologischen Zwischenstufen sehr schwierig wird, die einzelnen erhalten gebliebenen Adern zu identifizieren (Fig. 206 bis 209).

3. Auch die Randader kann hinter dem Radialsektor verblassen (Fig. 208).

Die *Bombyliidae* (Fig. 211—222) stehen dem Grundplan des Geäders der von den *Nemestrinidae-Cyrtidae-Bombyliidae* gebildeten Verwandtschaftsgruppe näher als die *Cyrtidae*. Das kommt vor allem darin zum Ausdruck, daß die Analzelle (im Gegensatz zu den *Cyrtidae*) offen ist. Außerdem ist *ta* vorhanden; die für die *Cyrtidae* so charakteristische Verschmelzung zwischen  $r_4 + r_5$  und  $m_1 + m_2$  findet nicht statt. In beiden Punkten stimmen die *Bombyliidae* also mit den *Nemestrinidae* überein (symplesiomorphe Übereinstimmung). Sie unterscheiden sich von diesen, und damit zugleich vom Grundplan der ganzen, oben bezeichneten Verwandtschafts-

Fig. 211—222. *Bombyliidae*. 211: *Argyramoeba oedipus* Fabr.; 212: *Exoprosopa stupidula* Rossi; 213: *Ligyra lugubris* Rond.; 214: *Henica longirostris* Wied.; 215: *Hyperalonia bombyliformis* Mac Leay; 216: *Toxophora maculata* Wied.; 217: *Thyridanthrax afer* Fabr.; 218: *Callistoma fascipennis* Macq.; 219: *Heterostylum robustum* O.S.; 220: *Systropus excisus* End.; 221: *Cyrtosia meridionalis* Rond.; 222: *Glabellula nobilis palaestinensis* Engel (nach ENGEL 1933)



gruppe dadurch, daß  $m_3$  und mit ihr auch die geschlossene Flügelzelle  $M_3$  fehlt. Daß von den ursprünglich 3 freien Ästen der Media  $m_3$  weggefallen ist, scheint der Flügel von *Argyramoeba oedipus* F. zu beweisen, der an Stelle von  $m_3$  einen kurzen Aderstumpf zeigt (Fig. 211). Die Richtung dieses Aderstumpfes dürfte auch andeuten, daß  $m_3$  bei den Vorfahren der *Bombyliidae*, bei denen diese Ader noch vollständig erhalten war, eine gemeinsame Mündung von  $m_4$  hatte, daß also wie bei den *Nemestrinidae* eine geschlossene Zelle  $M_3$  vorhanden war. Auch die zweimalige Knickung in der distalen Begrenzung der Diskoidalzelle bei *Toxophora maculata* Wied. (Fig. 216) dürfte die ursprüngliche Lage von  $m_3$  und  $m_2$  (bei der genannten Art fehlt auch  $m_2$ ) andeuten.

Es ist übrigens nicht gesagt, daß der Aderstumpf im Flügel von *Argyramoeba oedipus* wirklich ein echtes Rudiment von  $m_3$  sein muß. Die Tatsache, daß gerade bei der genannten Art an mehreren Biegungen und Winkelungen des Geäders Aderstümpfe vorhanden sind, legt die Annahme nahe, daß auch der „Stumpf von  $m_3$ “ wohl eher eine sekundäre Bildung ist. Das ändert aber nichts an der Deutung, denn sehr wahrscheinlich handelt es sich um Reaktivierung einer alten Flügelstruktur, eben des alten „Bettes“ von  $m_3$ . Es ist nicht ausgeschlossen, daß ähnlich auch das Auftreten von  $r_3$  bei verschiedenen, anscheinend nicht näher miteinander verwandten Gattungen zu erklären ist. Möglicherweise ist auch hier, wenigstens bei einigen,  $r_3$  nicht unmittelbar von den Vorfahren übernommen worden, sondern als Neubildung im alten „Bette“ von  $r_3$  sekundär wieder aufgetreten.

#### Weiterbildungen des Grundplanes betreffen:

1. Verbiegungen einzelner Adern (besonders  $r_2$  und  $r_4$ , Fig. 211).
2. Auftreten von Aderstümpfen an diesen Biegungen und von „überzähligen“ Queradern (zwischen  $r_1$  und  $r_2$  bei *Henica longirostris*, Fig. 214, zwischen  $r_2$  und  $r_4$  bei *Hyperalonia bombyliformis* MacLeay, Fig. 215) und zwischen  $r_4$  und  $r_5$  (bei derselben Art, Fig. 215).
3. Verschmelzen von  $m_1$  und  $r_5$ , so daß beide Adern gemeinsam münden (Fig. 215, 218, 219, 220).
4. Rückbildung von  $r_4$  bzw. Aufhebung der Gabelung von  $r_4 + r_5$ : Radialsektor infolgedessen zweiästig (Fig. 221).
5. Rückbildung der Diskoidalzelle (bzw. der sie distal abschließenden Ader): (Fig. 221, 222).
6. Verblassen der Randader hinter der Flügelspitze (Fig. 221).
7. Rückbildung von  $m_2$ : Einästigkeit der Media (Fig. 220, 216).
8. Schließung der Analzelle (gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$ ): (Fig. 216, 220).
9. Einmündung von  $r_2$  in  $r_1$  (Fig. 222) und schließliche Rückbildung von  $r_2$ : *Empidideicus*, Fig. 2).
10. Rückbildung von  $sc$  (*Glabellula*, *Empidideicus*, Fig. 222, 2).

Diese Weiterbildungen des Grundplanes führen oft zu erstaunlichen Übereinstimmungen mit den Flügeln anderer Familien, selbst mit *Nematoocera* (Fig. 1, 2, siehe auch S. 357). Ich bin überzeugt, daß eine genauere Durcharbeitung des Geäders noch viel zur Aufklärung der noch vielfach dunklen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der *Bombyliidae* wird beitragen können.

Die *Bombyliidae* werden, wie erwähnt, nicht allgemein für nahe Verwandte der *Nemestrinidae* und *Cyrtidae* gehalten. Das Flügelgeäder dieser 3 Familien zeigt zwar einige Übereinstimmungen (siehe S. 342), die als Synapomorphien gelten können. Diese sind im ganzen aber doch so geringfügig, daß sie auch anders, als Konvergenzen, gedeutet werden können. Gegen die Annahme einer näheren Verwandtschaft der 3 genannten Familien wird eingewendet, daß die *Nemestrinidae* und *Cyrtidae* homoeodaktyl, die *Bombyliidae* heterodaktyl seien. Die Homoeodaktylie ist aber zweifellos ein plesiomorphes Merkmal, muß bei der Erörterung von Verwandtschaftsbeziehungen also außer Betracht bleiben. Die Heterodaktylie könnte zwar echte Synapomorphie sein, es ist aber ebenso denkbar, daß sie bei mehreren Verwandtschaftsgruppen konvergent entstanden ist. Dafür könnte die Tatsache sprechen, daß die Entwicklung über die Heterodaktylie hinaus zum vollständigen Verlust auch der Pulvillen führen kann. Das ist nachweisbar konvergent bei mehreren Verwandtschaftsgruppen geschehen: bei manchen *Bombyliidae* und bei der Therevidengattung *Caenophenomyia*. Warum sollte also nicht auch die Heterodaktylie selbst schon polyphyletisch entstanden sein? HARDY (1953) gibt für die „*Tabanoidea*“ (einschließlich *Nemestrinidae* und *Cyrtidae*) an: „laterally swinging claspers“, für die „*Asiloidea*“ dagegen „vertically swinging claspers“. Es scheint aber, daß die horizontale Bewegungsweise der männlichen Gonopoden ein plesiomorphes Merkmal ist, da es auch bei den echten *Tabaniformia* und bei den *Nematocera* vorkommt. Dieses Merkmal müßte also bei der Erörterung ebenso ausscheiden wie die Homoeodaktylie. Außerdem handelt es sich hier um sehr einfache und noch etwas undurchsichtige Unterschiede, von denen auch bezweifelt werden mag, ob sie durchgehend zutreffen.

Die Hauptstütze für die Annahme einer näheren Verwandtschaft der *Bombyliidae* mit den *Nemestrinidae-Cyrtidae* bilden wohl die Larven und ihre parasitische Lebensweise. Es scheint auch, daß durchaus nicht alle Übereinstimmungen der Larven auf Konvergenz infolge der übereinstimmend parasitischen Lebensweise zurückgeführt werden können (siehe HENNIG 1952). Die habituelle Ähnlichkeit der Imagines ist z. T. beträchtlich und die Rüsselbildung würde ebenfalls eine genauere vergleichende Untersuchung lohnen. Alles in allem muß zugegeben werden, daß die genauen Verwandtschaftsbeziehungen der *Bombyliidae* noch nicht mit aller Sicherheit geklärt sind. Die Gründe, die für die Annahme sprechen, daß die *Nemestrinidae-Cyrtidae* und *Bombyliidae* zusammen eine mono-

phyletische Gruppe bilden, scheinen mir aber gewichtiger als das, was für die Annahme einer näheren Verwandtschaft der *Nemestrinidae-Cyrtidae* mit den *Tabaniformia* und einer näheren Verwandtschaft der *Bombyliidae* mit den *Asiliformia* angeführt werden könnte. Im übrigen scheint auch die Fühlerbildung gegen eine nähere Verwandtschaft der *Nemestrinidae* und *Cyrtidae* mit den *Tabaniformia* zu sprechen.

### c) *Muscomorpha*: Das Flügelgeäder der rezenten Formen

In dieser Gruppe habe ich (1952) in Übereinstimmung mit einigen älteren Autoren und entgegen der herrschenden Ansicht die *Empididae-Dolichopodidae* und die *Cyclorrhapha* vereinigt. Hierfür war vor allem die Morphologie der Larven maßgebend. Das Flügelgeäder spricht jedenfalls nicht gegen diese Auffassung.

In seinem Grundplan weicht es nur in 2 Punkten vom Grundplan der *Brachycera* (siehe S. 330) ab:

Die Analzelle ist geschlossen ( $cu_{1b}$  und  $I_a$  mit gemeinsamer Mündung)

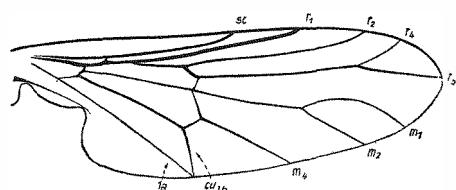


Fig. 223. *Hilarimorpha singularis* Egg.  
(*Hilarimorphidae*)

Media nur 2-ästig: offenbar ist  $m_4$  durch Heranrücken an den Hinterrand der Diskoidalzelle und unter Reduktion der „Querader“  $t_b$  und der Zelle  $M_3$  der ganzen Länge nach mit  $m_3$  verschmolzen (vgl. auch Fig. 267).

Diese verhältnismäßig geringfügigen Synapomorphien helfen in

der schwierigen Frage nach den näheren Verwandtschaftsbeziehungen der *Muscomorpha*, d. h. in der Frage nach ihrer Schwestergruppe, nicht viel weiter. Die Entscheidung hängt hier wesentlich mit von den Vorstellungen ab, die man von den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Asiliformia* hat und außerdem davon, ob man die *Muscomorpha* überhaupt als monophyletische Gruppe anerkennen kann. Sie kann daher erst in einem späteren Zusammenhange erörtert werden (siehe unten S. 373).

Innerhalb der *Muscomorpha* sind ohne Zweifel 2 Schwestergruppen zu unterscheiden: die *Empidiformia*, für die auch der ältere Name *Orthogenya* vorliegt, und die *Musciformia*, die unter dem Namen *Cyclorrhapha* allgemein bekannt sind.

1. Die nahe Verwandtschaft der beiden in der Gruppe *Empidiformia* (*Orthogenya*) vereinigten Familien ist bisher meines Wissens von keinem Autor bestritten worden. Der Grundplan ihres Flügelgeäders weicht nicht von dem der *Muscomorpha* ab.

1a. Das gilt zugleich für die *Empididae* (Fig. 224—233), die unter allen *Muscomorpha* das ursprünglichste Geäder besitzen. Allerdings sind alle Merkmale des Grundplanes kaum bei einer Empididengattung vorhanden.

Wohl alle Gattungen und Arten zeigen in der einen oder anderen Hinsicht apomorphe Weiterbildungen des Grundplanes:  
Rückbildung der Costa am Hinterrande des Flugels.

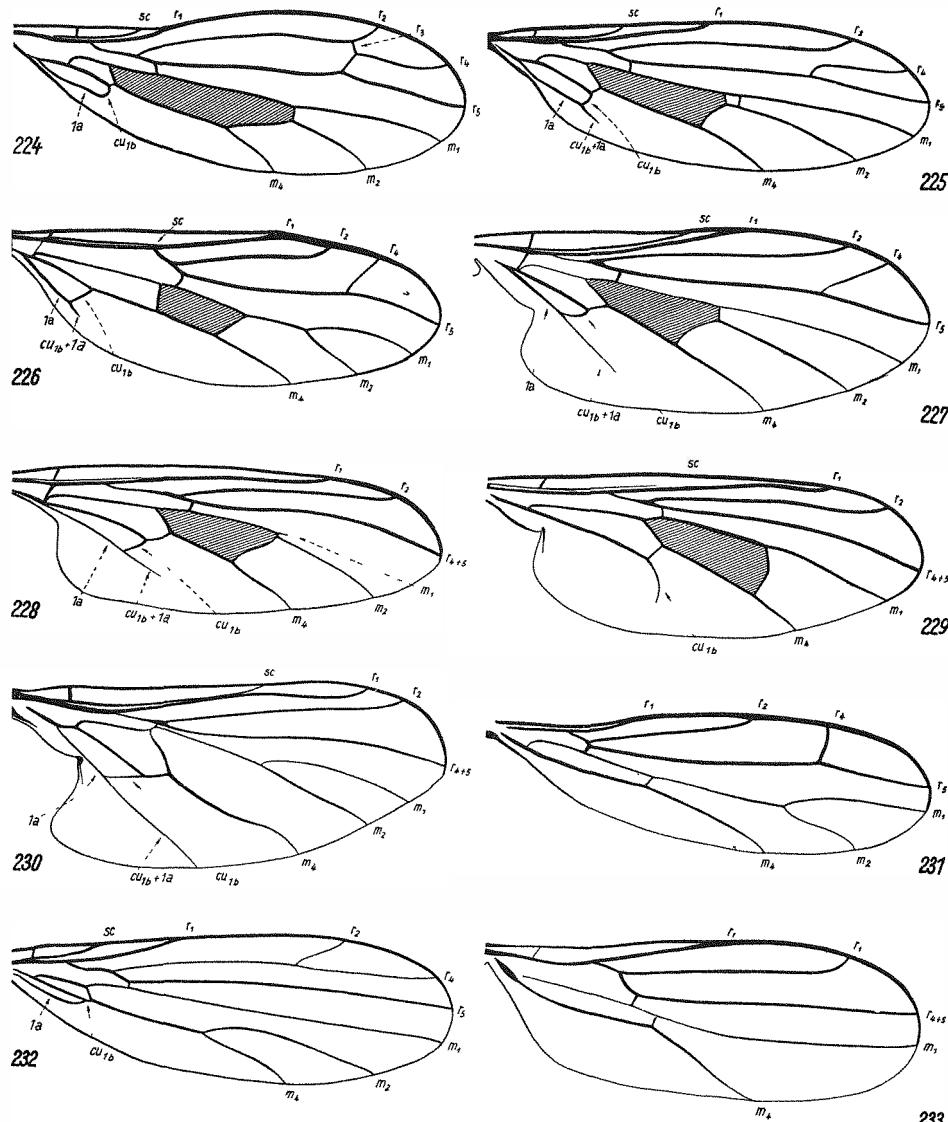


Fig. 224—233. *Empididae*. 224: *Dolichocephala irrorata* Fall.; 225: *Clinocera inermis* Lw.; 226: *Chelifera melanocephala* Hal.; 227: *Gloma fuscipennis* Meig.; 228: *Leptopeza flavipes* Meig.; 229: *Hybos culiciformis* Fabr.; 230: *Bicellaria nigra* Meig.; 231: *Hemero-dromia raptoria* Meig.; 232: *Asymphylloptera discrepans* Coll. (nach COLLIN 1933)

Verkürzung und Rückbildung der Endstrecke von  $sc$ , die dann nicht mehr in die Costa mündet (Fig. 226, 229).

Rückbildung von  $r_3$  (dieser Ast ist nur bei *Dolichocephala irrorata* vorhanden: Fig. 224).

Rückbildung von  $r_4$  und infolgedessen Zweistigkeit des Radialsektors (Fig. 228—230, 233).

Rückbildung Diskoidalzelle bzw. der sie distal abschließenden Querader (Fig. 230, 231, 233).

Media wird einästig. Das geschieht bei *Leptopeza* (Fig. 228) offenbar durch Rückbildung von  $m_1$ , da diese hier noch als kurzer Stumpf vorhanden ist. In anderen Fällen (Fig. 229, 233) kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, wie die Einästigkeit der Media entstanden ist. Manchmal bilden  $m_1$  und  $m_2$  eine langgestreckte Gabel. Das kommt bei

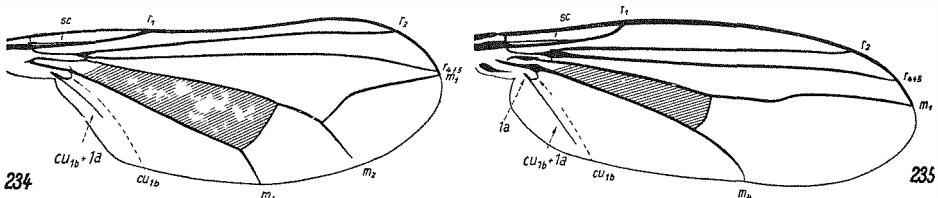


Fig. 234—235. *Dolichopodidae*.  
Fig. 234: *Sciopus albifrons* Meig.; 235: *Dolichopus picipes* Meig.

Formen vor, bei denen die Diskoidalzelle erhalten ist (Fig. 226), wie auch bei solchen, bei denen sie fehlt (Fig. 230, 231).

Die in  $1a$  mündende  $cu_{1b}$  wird oft rückläufig, der untere Winkel der Analzelle dadurch stumpfwinkelig (Fig. 226—228).

Die gemeinsame Mündungsstrecke von  $cu_{1b}$  und  $1a$  ist meist verkürzt und erreicht den Flügelrand nicht.

Schließlich kann die Analzelle (und damit natürlich auch  $1a$  und  $cu_{1b}$ ) ganz fehlen (Fig. 231). Bei *Hybos culiciformis* fehlt offenbar nur  $1a$ , so daß  $cu_{1b}$  frei in der Flügelfläche mündet (Fig. 229).

Das eigenartigste Flügelgeäder unter den *Empididae* zeigt wohl *Asymphylloptera discrepans* Collin (Fig. 232). Hier scheint, im Gegensatz zu allen anderen *Brachycera*, der vordere Ast des Radialsektors gegabelt, der hintere einfach zu sein. Den Schlüssel zum Verständnis dieses Geäders liefert aber wohl die Gattung *Dolichocephala* (Fig. 224). Bei *Asymphylloptera* dürfte durch Rückbildung des Wurzelteiles von  $r_4$  die gemeinsame Endstrecke von  $r_{3+4}$  mit Hilfe der Wurzel von  $r_3$  an  $r_2$  angegliedert zu sein, so daß auf diese Weise eine Konvergenzbildung zum Geäder vieler *Nematocera* entstanden ist. Auf ganz ähnliche Weise ist bei *Asymphylloptera* offenbar  $m_2$  an  $m_4$  angegliedert. Ähnliche

Erscheinungen treten auch bei den nahe verwandten *Dolichopodidae* auf (siehe unten).

1b. Von großem Interesse ist auch die Gattung *Hilarimorpha* (Fig. 223), die bald zu den *Rhagionidae*, bald zu den *Empididae* gestellt wird. CRAMPTON (1942, p. 116) hält es auch für möglich, daß sie zu den *Bombyliidae* gehört. Sie ist verhältnismäßig apomorph im Fehlen der Diskoidalzelle, stärker plesiomorph als alle anderen *Empididae* dagegen im Bau der Analzelle: diese ist nicht oder nur sehr kurz gestielt,  $cu_{1b}$  und  $1a$  münden am Flügelrande in einem Punkte oder besitzen nur eine sehr kurze gemeinsame Endstrecke. Gegen eine Verwandtschaft mit den *Rhagionidae* spricht das Fehlen von  $m_3$  (deren beginnende Rückbildung allerdings auch bei der Rhagionidengattung *Spania* zu beobachten ist) und die Fühlerbildung. HENDELS Auffassung (1936—38 in KÜKENTHAL-KRUMBACH), nach der *Hilarimorpha* (als Vertreter einer besonderen Familie *Hilarimorphidae*) zwischen die *Bombyliidae* und *Empididae* zu stellen sei, ist wohl insofern nicht ganz richtig, als unmittelbare Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen beiden Familien schwerlich bestehen (siehe S. 373). Wahrscheinlich sind die *Hilarimorphidae* eine plesiomorphe Schwestergruppe aller übrigen *Empididae*. In diesem Falle wäre HENDEL (l. c.) im Recht, der sie an den Anfang der *Empidoidea* stellt. Die Kenntnis der Larven wäre von großer Wichtigkeit.

1c. Die nahe Verwandtschaft der *Dolichopodidae* (Fig. 234—235) mit den *Empididae* ist schwerlich zu erkennen. Sie kommt auch in der großen Übereinstimmung der Larven zum Ausdruck. Gegenüber den *Empididae* (bzw. dem Grundplan des Empididenflügels) ist das Flügelgeäder der *Dolichopodidae* außerordentlich apomorph:

Die Costa reicht nur bis zur Mündung von  $m_1$ ; sie fehlt also am Hinterrande des Flügels.

Der Radialsektor ist 2-ästig.

Die Media ist nur in dem bei wenigen Formen (*Sciopus*, Fig. 234) verwirklichten Grundplane 2-ästig, sonst stets 1-ästig (wohl  $m_1$  erhalten).

Die Wurzel von  $m_3 + m_4$  (proximaler Abschluß der Diskoidalzelle) ist höchstens rudimentär vorhanden (*Sciopus*, Fig. 234); meist fehlt sie.

Die Analzelle ist sehr klein, die abschließende  $cu_{1b}$  konvex, mit ihrem Endabschnitt also rückläufig.

Die Analader (d. h. die gemeinsame Endstrecke von  $cu_{1b}$  und  $1a$ ) erreicht den Flügelrand nicht.

Die *sc* erreicht den Flügelrand nicht; sie mündet frei in der Flügelfläche oder in  $r_1$ .

HARDY hat 1946 eine eigenartige Erklärung für die Zweiästigkeit des Radialsektors der *Dolichopidae* gegeben. Im Hinblick auf einen rückläufigen Aderanhang nahe der Wurzel von  $m_1$  bei *Dolichopus zickzack* Wied., bei der Gattung *Vaalimyia* und bei „various South American Species of

*Chrysosomatinae*“ (deren Namen er leider auch bei seinen Abbildungen nicht angibt) nimmt er an, daß  $r_5$  bei den *Dolichopodidae* (und ebenso z.B. bei den *Sciadoceridae*) mit  $m_1$  verschmolzen ist, und daß das freie Verbindungsstück zwischen der Wurzel von  $r_5$  und der gemeinsamen Endstrecke  $r_5 + m_1$  zurückgebildet wurde, bis auf den erwähnten Aderstumpf mancher Gattungen. Der hintere Ast des Radialsektors wäre dann als  $r_4$ , der scheinbare vordere Ast der Media als  $r_5 + m_1$  zu bezeichnen. Später scheint HARDY diese Deutung aufgegeben zu haben. Er erwähnt sie jedenfalls in seiner Arbeit von 1953 nicht und bezeichnet die Adern hier so wie üblich, und wie in den Fig. 234 u. 235 der vorliegenden Arbeit.

Die starke Apomorphie des Geäders der *Dolichopodidae* und die verhältnismäßig große morphologische Lücke, die es vom Grundplan des Empididengeäders trennt, lassen die Frage entstehen, ob *Dolichopodidae* und *Empididae* wirklich Schwesterngruppen sind. Es wäre immerhin denkbar, daß eine der Teilgruppen der *Empididae* näher mit den *Dolichopodidae* verwandt ist, als andere, daß also sie und nicht die *Empididae* im ganzen als Schwesterngruppe der *Dolichopodidae* angesehen werden müßte. Die Entscheidung in dieser Frage würde aber eine genauere Kenntnis der *Empididae* voraussetzen.

Eine andere Frage betrifft das Verhältnis der *Dolichopodidae* zu den *Cyclorrhapha*. Das Flügelgeäder der *Dolichopodidae* stimmt ja ganz auffallend mit dem mancher Cyclorrhaphenformen überein. Die Frage liegt daher nahe, ob es sich dabei um echte Synapomorphie handeln könnte. In der Tat sind ja auch häufig genug Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den *Dolichopodidae* und bestimmten Cyclorrhaphenfamilien angenommen worden. Aber die Tatsache, daß einerseits die *Cyclorrhapha* wohl sicher eine monophyletische Gruppe sind und daß andererseits *Dolichopodidae* und *Empididae* mancherlei Übereinstimmungen zeigen (auch in der räuberischen Lebensweise und in den Paarungsgewohnheiten der Imagines) spricht wohl mehr dafür, daß auch die *Empidiformia* (*Dolichopodidae* und *Empididae*) als monophyletische Gruppe anzusehen sind.

2. Es ist oft versucht worden, eine polyphyletische Entstehung der so arten- und formenreichen Gruppe der *Cyclorrhapha* nachzuweisen. Ich bin überzeugt, daß alle diese Versuche scheitern müssen. Schon die Larvenform der *Cyclorrhapha*, und insbesondere ihr Cephalopharyngealskelett, ist ein so charakteristisches Gebilde, daß ihre polyphyletische Entstehung als unwahrscheinlich bezeichnet werden muß.

Im Bauplan des Flügelgeäders stimmen die *Cyclorrhapha* mit den *Empidiformia* überein in der geschlossenen Analzelle und im Fehlen von  $M_3$  und  $tb$ . In beiden Merkmalen weichen die *Empidiformia* und die *Cyclorrhapha* übereinstimmend vom Grundplan der *Brachycera* und auch der *Asiliformia* ab. Darüber hinaus fehlt bei den *Cyclorrhapha* stets auch  $r_3$ , der im Grundplan der *Empidiformia* vorhanden ist. Allerdings ist  $r_3$  auch bei dieser Gruppe nur selten, und möglicherweise sogar nur als

„Atavismus“ vorhanden, so daß diesem Unterschiede eine große Bedeutung nicht zukommt. Der Radialsektor ist bei allen *Cyclorrhapha* 2-ästig, die Gabelung von  $r_4 + r_5$  aufgehoben. In allen übrigen Merkmalen weichen die Teilgruppen der *Cyclorrhapha* voneinander ab.

2a. Am problematischsten sind die Verwandtschaftsbeziehungen der *Musidoridae* (*Lonchopteridae*) Fig. 236—239). Sie weichen in folgenden Punkten vom Grundplan der *Cyclorrhapha* ab:

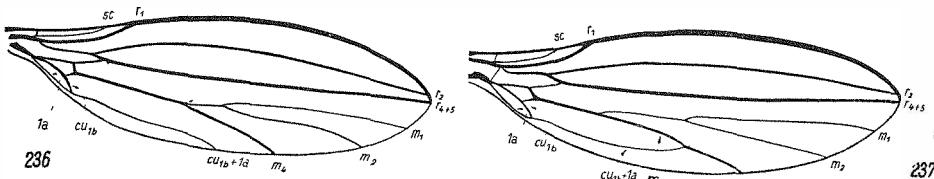


Fig. 236—237. *Musidoridae*. 236: *Musidora strobli* de Meij. ♂, Fig. 237: dieselbe Art ♀

Die Diskoidalzelle fehlt; offenbar durch Reduktion des zwischen *ta* und *tp* gelegenen Abschnittes von  $m_1 + m_2$  (zur Erklärung vergleiche Fig. 238 und 239).

Die Analzelle ist sehr kurz.

Die gemeinsame Endstrecke von  $cu_{1b}$  und *1a* mündet beim ♀ nicht in den Hinterrand des Flügels, sondern in  $m_4$ . Dieser Sexualdimorphismus ist durchaus einzigartig unter den Dipteren.

Gewisse Plesiomorphien der Larve haben dazu geführt, die *Musidoridae* als Schwestergruppe („*Anatriata*“) der Gesamtheit aller übrigen *Cyclorrhapha* („*Atriata*“) gegenüberzustellen. Im Flügelgeader sind die *Musidoridae* nicht plesiomorph. Es ist aber auffällig, daß die Rückbildung der Diskoidalzelle offensichtlich in ganz anderer Weise erfolgt als bei manchen *Clythiidae*, bei den *Sciadoceridae* und *Phoridae*: Hier erfolgt sie offenbar durch Verschiebung der Querader *tp* in Richtung nach der Flügelwurzel. Das Fehlen der Diskoidalzelle bei den *Musidoridae* und bei den *Phoridae* ist also offensichtlich keine echte Synapomorphie, sondern Konvergenz. Die Sonderstellung der *Musidoridae* wird dadurch unterstrichen.

2b. Eine monophyletische Gruppe bilden ohne Zweifel die *Clythiidae*, *Sciadoceridae* und *Phoridae* (incl. *Termitoxeniidae*). Auch nach dem

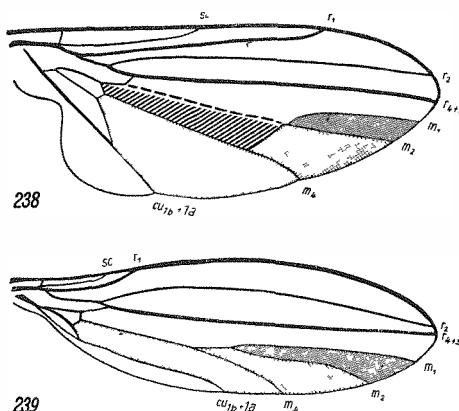


Fig. 238—239. Schemata zur Erläuterung des Flügelgeaders der *Musidoridae*. Der Ausgangszustand (Fig. 238) entspricht etwa dem in Fig. 240 dargestellten Flügel von *Platypezina connexa* Wahlb.

Flügelgeäder ist das anzunehmen. Übereinstimmend ist bei allen diesen Gruppen (die als „*Phoridae*“ oder *Hypocera* zusammengefaßt werden) die Tendenz zur Rückbildung der Diskoidalzelle. Dem Grundplan des Geäders dieser Gruppe am nächsten stehen die *Clythiidae* (*Platypezidae*, Fig. 240—245). Sie unterscheiden sich vom Grundplane nur dadurch, daß

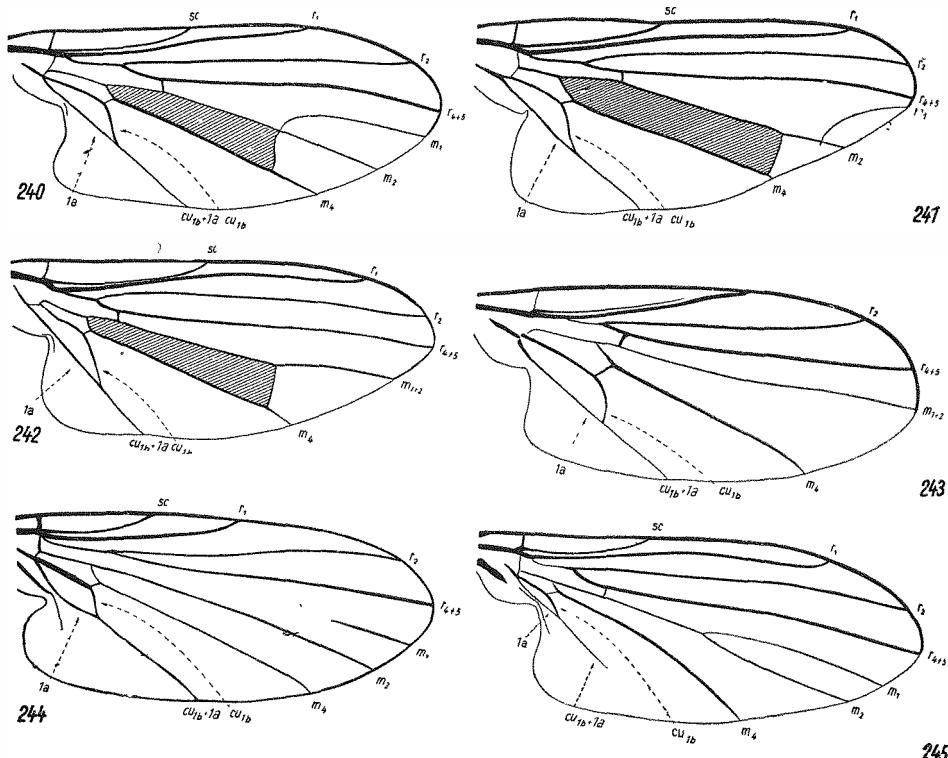


Fig. 240—245. *Clythiidae*. 240: *Platypezina connexa* Wahlb.; 241: *Clythia fasciata* Meig.; 242: *Callimyia speciosa* Meig.; 243: *Platycnema pulicaria* Zett.; 244: *Microsania pectinipennis* Meig. (nach CZERNY 1930); 245: *Opetia nigra* Meig.

die Costa am Hinterrande des Flügels (hinter der Mündung von  $m_1$  bzw.  $r_{4+5}$ ) fehlt. Allerdings ist bei *Opetia* eine Spur von Verstärkung des Flügelhinterrandes noch zu erkennen.

Die einzelnen Gattungen der *Clythiidae* zeigen allerdings verschiedene apomorphe Weiterbildungen des Grundplanes:

Die Subcosta kann etwas verkürzt sein und vor ihrer Mündung verschwinden (Fig. 243).

Radius ( $r_1$ ) und 1. Ast des Radialsektors ( $r_2$ ) werden von ihrer ursprünglichen Mündung in der Nähe der Flügelspitze weg in Richtung nach der Mündung von *sc* verschoben (Fig. 243).

Die Gabeläste der Media ( $m_1$  und  $m_2$ ) entspringen nicht getrennt aus der Diskoidalzelle, sondern von einem gemeinsamen Stiel distal der Diskoidalzelle (Fig. 241).

Die Diskoidalzelle kann verschwinden (Fig. 243, 245).

Die Media kann einästig werden und zwar sowohl bei Formen, bei denen die Diskoidalzelle erhalten ist (Fig. 242), wie bei solchen, bei denen sie fehlt (Fig. 243).

Die Analzelle kann verkürzt werden und zwar durch konvexe Wölbung (Fig. 243) wie auch durch einfache Verkürzung (Fig. 245) von  $cu_{1b}$ .

Die gemeinsame Endstrecke von  $cu_{1b}$  und  $1a$  kann sich von ihrer Mündung in den Flügelrand zurückziehen.

Erwähnung verdient im Hinblick auf die *Sciadoceridae* und *Phoridae* die Tatsache, daß bei den Formen mit reduzierter Diskoidalzelle der Gabelungspunkt der Media die Neigung zeigt, in Richtung der Flügelwurzel zu wandern.

Die beiden übrigen Familien der *Phoridae* (*Sciadoceridae* und *Phoridae*) sind enger miteinander verwandt. Ihr Flügelgeäder zeigt die folgenden synapomorphen Übereinstimmungen:

Die Subcosta mündet in  $r_1$ .

Die Äste des Radius und Radialsektors sind viel kräftiger als die hinter ihnen liegenden Längsadern.

Die Mündungen des Radialsektors und des Radius werden von der Flügel spitze weg in Richtung nach der Flügelwurzel verlagert, viel stärker als das auch bei manchen *Clythiidae* der Fall ist.

Die Analzelle wird noch stärker verkürzt als bei manchen *Clythiidae*.

Der Gabelungspunkt von  $m_1$  und  $m_2$  wird noch stärker nach der Flügelwurzel verlagert als bei manchen *Clythiidae*.

Die Querader  $ta$  wird in Richtung der Flügelwurzel verschoben bis nahe an den Ursprung von  $r_{4+5}$ .

Die  $tp$  ist stark nach der Flügelwurzel verschoben und steht unter  $ta$  (bei den *Phoridae* ist sie ganz verschwunden).

Das Flügelgeäder der *Sciadoceridae* (Fig. 247) und die Ansichten, die über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Familie geäußert worden, sind außerordentlich interessant, denn sie beleuchten mit beispielhafter Klarheit die gegenwärtige Lage in der Systematik.

Mit Recht stellt SCHMITZ (1929, p. 5) fest: „... the importance of the *Sciadocera* wing is not its likeness to the Phorid wing, but in that it shows us the first stage of the changing over of a Platypezid wing to a Phorid wing.“

Die Flügel von *Opetia nigra* (*Clythiidae*, Fig. 246), *Sciadocera (Archiphora) patagonia* (*Sciadoceridae*, Fig. 247) und der *Phoridae* (Fig. 248, 249) bilden eine fast ungebrochene Stufenreihe (Morphokline) vom Stadium eines Clythiiden- bis zu dem eines Phoridenflügels. Der einzige Punkt, in dem *Opetia* stärker apomorph ist als *Sciadocera*, ist das Fehlen von  $tp$ .

Diese ist aber bei anderen *Clythiidae* vorhanden. Der Grad der morphologischen Ähnlichkeit zwischen dem Flügel von *Opetia* und *Sciadocera* ist dabei sehr deutlich größer als der zwischen *Sciadocera* und den *Phoridae*. Es ist daher sehr bezeichnend, wenn SCHMITZ (l. c., p. 7) über die *Sciadoceridae* schreibt: „Family of the *Aschiza chaetophora* (= *Hypocera*)

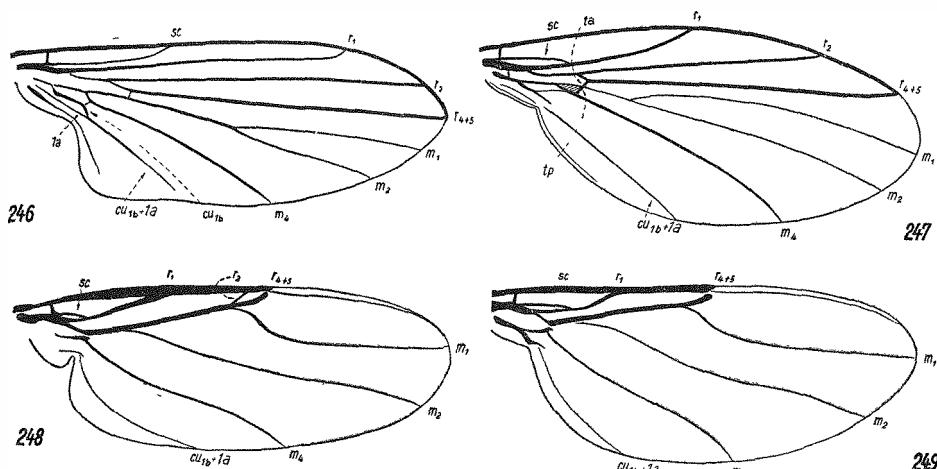


Fig. 246—249. *Phoridae* (246: *Clythiidae* zum Vergleich; 247: *Sciadoceridae*; 248 bis 249: *Phoridae*). 246: *Opetia nigra* Meig. (nach SCHMITZ 1929); 247: *Sciadocera (Archiphora) patagonica* Schmitz (nach SCHMITZ 1929); 248: *Aneurina thoracica* Meig.; 249: *Phora stictica* Msig.

intermediate between *Phoridae* and *Platypezidae*, but on the whole more closely related to the latter.“ Hier äußert sich die Aequivokation verschiedener Verwandtschaftsbegriffe. Will man unter „verwandt“ (= „related“) die Formverwandtschaft verstehen, so ist SCHMITZS Feststellung ohne Zweifel richtig, denn die morphologische Übereinstimmung zwischen *Sciadoceridae* und *Clythiidae* (*Platypezidae*) ist sicher viel größer als die zwischen den *Sciadoceridae* und den *Phoridae*.

Will man mit „verwandt“ (= „related“) aber die phylogenetische Verwandtschaft verstehen, so ist hierfür nicht der Grad der morphologischen Übereinstimmung, sondern die Feststellung synapomorpher Übereinstimmung maßgebend als Indikator einer zeitlich späteren Trennung der synapomorph übereinstimmenden Gruppen. Dann aber sind die *Sciadoceridae* nicht mit den *Clythiidae*,

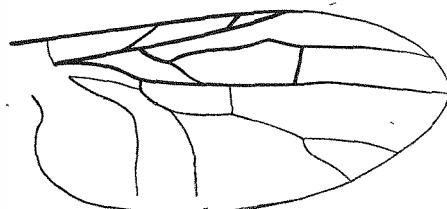


Fig. 250. „*Archiphora*“ *ancestris* Rohd. aus dem Unteren Dogger von Turkestan (nach ROHDENDORF 1938) Beurteilung siehe S. 369

hierfür nicht der Grad der morphologischen Übereinstimmung, sondern die Feststellung synapomorpher Übereinstimmung maßgebend als Indikator einer zeitlich späteren Trennung der synapomorph übereinstimmenden Gruppen. Dann aber sind die *Sciadoceridae* nicht mit den *Clythiidae*,

sondern mit den Phoridae „more closely related“, denn die *Sciadoceridae* bilden tatsächlich zwar nicht den ersten möglichen, wohl aber den ersten real bekannten Schritt („first step“) zur Ausbildung der *Phoridae*. Die *Sciadoceridae* und *Phoridae* hatten wahrscheinlich eine Stammart gemeinsam, die nicht zugleich die Stammart der *Clythiidae* war. Die letzteren waren als Zweig des Stammbaumes schon vorher selbstständig.

Dieses Beispiel zeigt auch zugleich deutlich, daß bei den Kontroversen verschiedener Systematiker über die systematische Zusammenfassung bestimmter Gruppen vielfach nicht tatsächliche Meinungsverschiedenheiten oder Schwierigkeiten bei der Feststellung von Synapomorphien die Ursache sind, sondern Unklarheiten über den Begriff der „Verwandtschaft“ und über das, was man im System eigentlich zum Ausdruck bringen will! Im vorliegenden Falle sind die *Sciadoceridae* eindeutig mit den *Phoridae* näher verwandt als mit den *Clythiidae*, wofür übrigens auch die Morphologie der Larven spricht.

Die *Phoridae* (Fig. 248, 249) weichen noch viel stärker, aber in gleicher Richtung, vom Grundplane des Geäders ab als die *Sciadoceridae*: Die Subcosta ist eng gegen  $r_1$  gedrückt und mit diesem im Endabschnitt nahtlos verschmolzen.

Die Mündung der Äste des Radialsektors ist eng an die Mündung von  $r_1$  herangerückt. Sie sind beide sehr kurz und nur wenig von ihrer Mündung voneinander getrennt. In den meisten Fällen ist  $r_2$  (der vordere Ast) gänzlich verschwunden, so daß der Radialsektor einästig ist.

Der Gegensatz zwischen dem sehr verstärkten Radius und Radialsektor und den sehr blassen dahinter liegenden Längsadern ist noch viel augenfälliger als bei den *Sciadoceridae*.

Die Gabelung ist der Media so eng an den Radialsektor gerückt, daß der Gabelungspunkt selbst nicht sichtbar ist und die beiden Äste der Media ( $m_1$  und  $m_2$ ) selbstständig aus dem Radialsektor zu entspringen scheinen. Diesen beiden Ästen läuft  $m_4$  parallel.

Die Querader  $tp$  ist nicht deutlich erhalten. Nach SCHMITZ wäre sie in einem kurzen Aderstumpf an der Basis von  $m_4$  zu suchen.

Die Analzelle fehlt, eine Analader (wahrscheinlich die gemeinsame Endstrecke von  $cu_{1b}$  und  $1a$ ) ist mehr oder weniger deutlich vorhanden.

2c. Eine weitere monophyletische Gruppe („*Syrphidea*“) bilden offenbar die *Dorilaidae* und *Syrphidae*. Das ist allgemein anerkannt. Im Flügelgeäder gibt es zwischen diesen beiden Familien nur geringfügige Synapomorphien:

Die Costa reicht nur bis zur Mündung von  $m_1$ .

$m_1$  und  $m_2$  entspringen mit einem gemeinsamen Stiel aus der Diskoidalzelle.  $m_2$  erreicht den Flügelrand nicht.

Die *Dorilaidae* (*Pipunculidae* Fig. 251—253) haben eine lange Analzelle (mit nur sehr kurzer gemeinsamer Mündungsstrecke von  $cu_{1b}$

und 1a). Sie sind darin stärker plesiomorph als die *Clythiidae*. Die apomorphen Abweichungen vom gemeinsamen Grundplan der *Syrphidea* sind bei den einzelnen Gattungen der *Dorilaidae* verschieden:

Die Media ist in vielen Fällen einästig (infolge Rückbildung von  $m_2$  (Fig. 252, 253). Sie kann auch fast ganz fehlen. Auch die Diskoidalzelle (bzw. die sie abschließende Querader *tp*) kann fehlen (Fig. 253).

Recht eigenartig ist das Flügelgeäder der *Syrphidae* (Fig. 254 bis 261). Ein verhältnismäßig stark plesiomorpher Zug ist die lange Analzelle: Die gemeinsame Mündungsstrecke von  $cu_{1b}$  und 1a ist nur kurz. Als apomorphe Weiterbildung des Grundplanes der *Cyclorrhapha* ist im

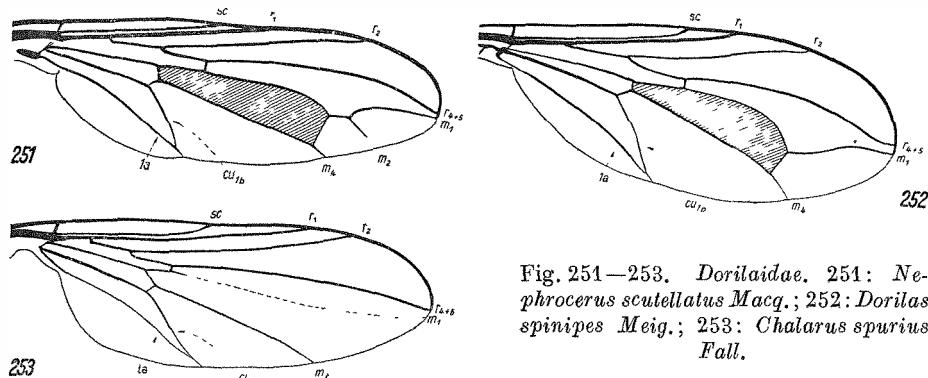


Fig. 251—253. *Dorilaidae*. 251: *Nephrocerus scutellatus* Macq.; 252: *Dorilas spinipes* Meig.; 253: *Chalarus spurius* Fall.

Geäder der *Syrphidae*  $m_1$  an der Mündung stets mit  $r_{4+5}$  verschmolzen. Die geschlossene Zelle  $R_5$  ist also das charakteristische apomorphe Merkmal, in dem sich die *Syrphidae* vom Grundplan der *Cyclorrhapha* und auch von dem der *Syrphidea* unterscheiden.

ENDERLEIN (1936) und andere Autoren haben die Ansicht vertreten, daß am Aufbau der sogenannten „Spitzenquerader“, die den distalen Abschnitt der Zelle  $R_5$  bildet, nicht nur  $m_1$ , sondern auch  $r_5$  beteiligt ist. Die Abschlußquerader der Diskoidalzelle müßte nach ENDERLEINS Abbildungen dann  $m_2$  sein. Mir scheint diese Deutung unhaltbar. Vielmehr dürfte der hintere Ast des Radialsektors bei den *Syrphidae* wie bei allen *Cyclorrhapha* einästig sein. Wahrscheinlich ist diese Einästigkeit durch Aufhebung der Gabelung von  $r_4 + r_5$  entstanden. Mit diesem hinteren, einfachen Aste des Radialsektors ist  $m_1$  bei den *Syrphidae* stets (bei anderen *Cyclorrhapha* nicht ganz selten) am Ende verschmolzen. Einen sehr ursprünglichen (plesiomorphen) Zustand zeigt noch *Nausigaster* (Fig. 255; vergleiche mit Fig. 251):  $m_2$  ist hier (wie auch bei anderen *Syrphidae*) noch vorhanden. Er hat zusammen mit  $m_1$  einen gemeinsamen Stiel, der aus der oberen Ecke der Diskoidalzelle entspringt. ENDERLEIN hält (ähnlich wie LOWER 1951) diesen gemeinsamen Stiel für den von

$r_5 + m_1$  (z.B. bei *Psarus*, Fig. 210). Bei den meisten *Syrphidae* ist  $m_2$  ebenso wie der Endabschnitt von  $m_4$  verkürzt, oft ganz verschwunden.

Recht charakteristisch für die *Syrphidae* ist die „Vena spuria“. Sie hat, ebenso wie das verhältnismäßig häufige Auftreten von Aderstümpfen

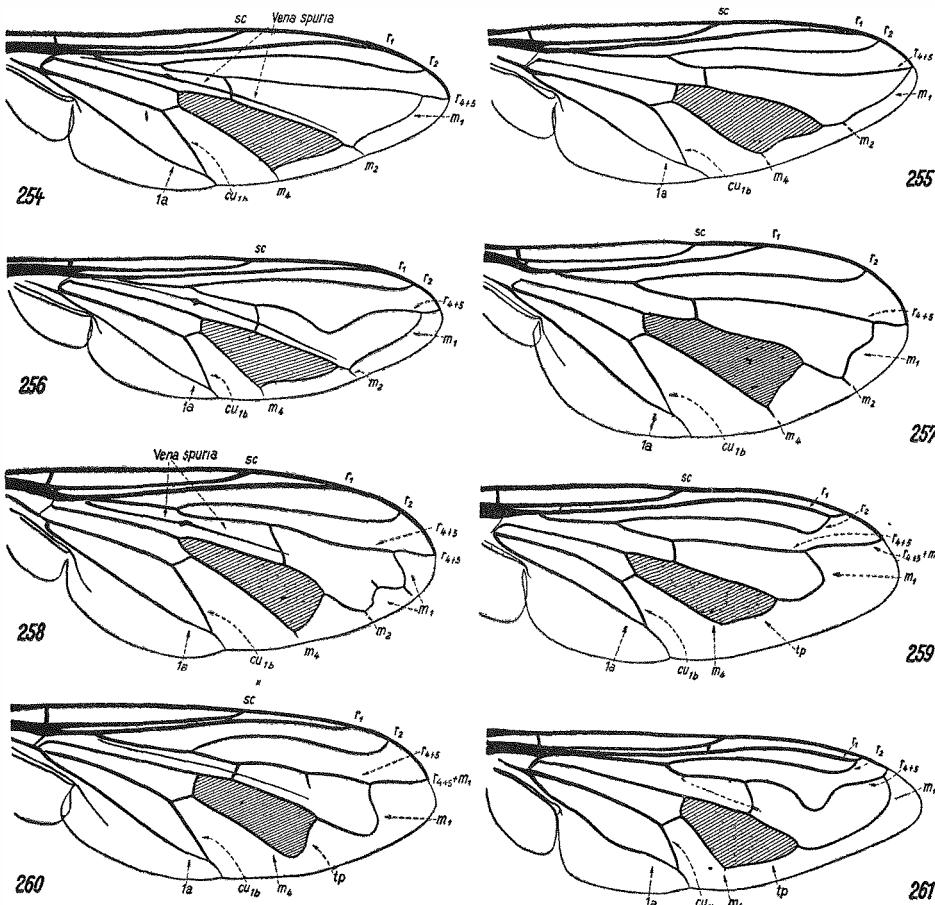


Fig. 254—261. *Syrphidae*. 254: *Syrphus ribesii* L.; 255: *Nausigaster haemorrhoidalis* Phil.; 256: *Didea fasciata* L.; 257: *Pipizella virens* Fabr.; 258: *Eumerus latitarsis* Macq.; 259: *Volucella bombylans* L.; 260: *Microdon devius* L.; 261: *Lathyrophthalmus aeneus* Wied.<sup>1</sup>

an verschiedenen Längs- und Queradern einige Autoren zu meines Erachtens ganz unhaltbaren Deutungen des Syrphidengeäders geführt (G. H. HARDY 1947, GOFFE 1947, LOWER 1951). So betrachtet LOWER (1951) die Vena spuria als  $r_5$ . Ihre Fortsetzung wäre nach ihm die „Spitzenquerader“, die in der vorliegenden Arbeit (Fig. 254—261) als  $m_1$  bezeichnet ist. Ich bin dagegen der Ansicht, daß in gewissem Sinne

VIGNON & SÉGUY (1929) im Recht sind, die in der Vena spuria  $m_a^+$  sehen. Allerdings handelt es sich nur um das alte „Bett“ dieser Ader in der Flügelmembran. Die Ader selbst ist bei allen Eumetabola mit  $r_5$  verschmolzen (siehe S. 251). Bei den *Syrphidae* dagegen ist dieses „alte Bett von  $m_a^+$  reaktiviert worden, so daß es oft wieder durch eine echte Ader belegt scheint. Wenn man diese sekundär aufgetretene Aderstruktur aber als  $m_a^+$  oder als  $r_5$  bezeichnet, kommt man zu Folgerungen, die verglichen mit dem, was man sonst über die Phylogenie der *Cyclorrhapha* weiß, ganz unverständlich bleiben müssen.

Zweifellos steht die „Reaktivierung des alten Bettes von  $m_a^+$  in einer gewissen Beziehung zur Reaktivierung alter Strukturen der Flügelmembran, die sich im Auftreten verhältnismäßig zahlreicher Aderanhänge und auch in der Verbindung und Winkelung einiger Längsaderstrecken (Fig. 258) zeigt, die offenbar dem Zwange der Flügelflächenstrukturen folgt. Sie wird auch die Ablenkung von  $m_1$  aus ihren ursprünglichen geraden Verlauf und ihre Einmündung in  $r_{4+5}$  mit bewirkt haben.“

Leider hat die steigende Beachtung alter Faltenbildungen des Flügels und deren Beziehungen zum Geäder statt zu einer Klärung oft zu Vorstellungen geführt, die man fast nur noch chaotisch nennen kann. Der Grundfehler, dem die meisten Autoren meines Erachtens verfallen, besteht darin, daß sie stichprobenweise passende morphologische „Zwischenstufen“ zusammenstellen, um die Identität oder Homologie bestimmter Strukturen zu beweisen, statt die Merkmalsbewegungen im Bereich der einzelnen, eindeutig erkennbaren phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen zu verfolgen, was allerdings nur unter ständiger Berücksichtigung der „Deviationsregel“ geschehen kann. Der andere Weg kann nicht zum Ziele führen, weil er die Tatsache außer Acht läßt, daß der Nachweis irgendeiner Identität, und somit auch der „morphologischen Identität“ („Homologie“), grundsätzlich nicht an das Aussehen oder die räumliche Lage der in Frage stehenden Strukturen, sondern an den lückenlosen Zusammenhang in der Zeit gebunden ist, mag der Nachweis eines solchen Zusammenhangs praktisch auch nur mittelbar und mit beschränkter Wahrscheinlichkeit möglich sein. Die große Bedeutung der Faltenbildungen für den Verlauf des Flügelgeäders ist in der vorliegenden Arbeit oft betont worden. Wenn die Beziehungen bestimmter Flügelfalten zu gewissen Längs- und Queradern aber kritiklos, und d. h. ohne Verfolgung der schrittweisen Veränderungen, zu deren „Identifizierung“ benutzt wird, dann kann das „Ergebnis“ nur verwirrend und nicht klarend sein.

2d. Das Flügelgeäder der *Conopidae* (Fig. 262—263) weicht im Grundplan nicht von dem des Grundplanes der *Cyclorrhapha* ab (siehe S. 354). Eine bestimmte Aussage über die Verwandtschaftsbeziehungen der *Conopidae* erlaubt das Geäder nicht. Nach anderen, nicht im Flügelgeäder liegenden Merkmalen ist es wahrscheinlich, daß die *Conopidae* zu

den *Schizophora* gehören, also mit den *Acalyptata* und *Calyptata* näher verwandt sind als mit den *Syrphidae*. Von einem gewissen Interesse für die Deutung der zwischen den *Schizophora* und den *Syrphidea* bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen ist die Tatsache, daß bei manchen *Conopidae* (Fig. 262) wie bei den *Syrphidae* eine Vena spuria vorhanden ist, und daß weiterhin eine Gabelung der Subcosta kurz vor der Mündung erfolgt wie ebenfalls bei manchen *Syrphidae*. Die Verschmelzung von  $m_1$  und  $r_{4+5}$  bei manchen *Conopidae* ist (ebenso wie das gleiche Merkmal

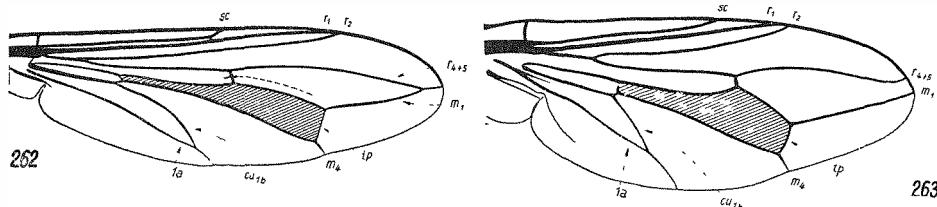


Fig. 262—263. *Conopidae*. 262: *Conops flavipes* L.; 263: *Sicus ferrugineus* L.

mancher *Acalyptata* und *Calyptata*) wohl als Konvergenz zu den *Syrphidae* anzusehen.

2. Der Grundplan des Geäders der *Acalyptata* und *Calyptata* entspricht dem der *Conopidae*. Seine Weiterbildung hat vor allem die Verkürzung der Analzelle zur Folge, die aber bei manchen *Tylidae* noch ebenso lang ist, wie bei den *Conopidae*. Eine genauere Untersuchung des Geäders und seiner Entwicklungstendenzen liefert zwar auch bei den *Acalyptata* und *Calyptata* wertvolle Hinweise auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Teilgruppen. Da aber das Geäder bei diesen Formen doch sehr einfach gebaut ist, sind die Unterschiede nur relativ geringfügig und Konvergenzen so häufig, daß die Darstellung ber Verwandtschaftsbeziehungen sich hier noch weniger als bei den bisher besprochenen Gruppen auf das Flügelgeäder allein stützen darf. Ich sehe daher hier von einer Besprechung des Flügelgeäders der *Acalyptata* und *Calyptata* ab, zumal auch aus dem Mesozoikum keine Fossilien beschrieben worden sind, die zu einer dieser Gruppen gehören könnten.

#### d) *Brachycera* aus dem Mesozoikum

Im Gegensatz zu den *Nematocera* sind *Brachycera* aus dem Mesozoikum bisher nur sehr spärlich bekannt. Die älteste beschriebene Form ist *Protobrachyceron liasinum* Handl. (Fig. 264) aus dem Oberlias von Mecklenburg. Die Gabelungsform des Radialsektors und das Vorhandensein der Diskoidalzelle beweist unbezweifelbar ihre Zugehörigkeit zu den *Brachycera*. Wichtig ist die Dreiästigkeit des Radialsektors. Der Basalabschnitt von  $r_3$ , der bei den *Brachycera*  $r_2$  mit  $r_4$  (bzw. mit der gemeinsamen Mündungsstrecke von  $r_3$  und  $r_4$ ) nach Art einer Querader verbindet,

(siehe S. 330) fehlt also bei *Protobrachyceron*. Diese „Gattung“ hat also bereits ein relativ abgeleitetes Geäder. Wenn das Vorhandensein von  $r_3$  bei manchen rezenten *Asilidae*, *Nemestrinidae* etc. tatsächlich ein ursprüngliches Merkmal ist und „ $r_3$ “ hier nicht etwa sekundär wieder aufgetreten ist, dann können diese Formen also nicht von *Protobrachyceron* abstammen. Neben ihr müssen im Oberlias dann noch andere, stärker plesiomorphe Brachycerenformen gelebt haben.

Die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen von *Protobrachyceron* sind nach dem Flügelgeäder allein nicht festzustellen. Nach HANDLIRSCH stimmt der Flügel „auffallend mit *Rhachicerus*“ überein. Ebensogut kann aber *Protobrachyceron* auch zu einer anderen Teilgruppe der *Tabaniformia* oder in die Vorfahrenreihe verschiedener *Asiliformia* gehören. Über die Bestätigung der an sich ja schon fast sicheren Annahme, daß im Oberlias *Brachycera* gelebt haben, hinaus hat *Protobrachyceron* also keine Bedeutung.

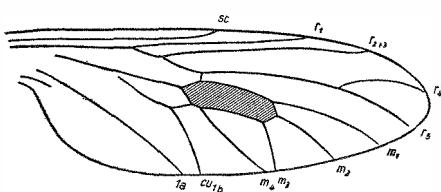
Von größtem Interesse ist dagegen *Prohirmoneura jurassica* Handl. aus dem Malm (Lithogr. Kalk) von Eichstätt (Fig. 194). Die Abbildung HANDLIRSCHS, die leider zu großen Teilen auf Rekonstruktion beruht, zeigt in der Tat unverkennbare Ähnlichkeiten mit den

Fig. 264. *Protobrachyceron liasinum* aus dem Ober-Lias von Mecklenburg (nach HANDLIRSCH 1938)

*Nemestrinidae*. Da diese Familie, trotz zahlreicher ursprünglicher (plesiomorpher) Züge, im Flügelgeäder wie in der Lebensweise hochspezialisiert ist, wäre ihr Nachweis im Malm von großer Bedeutung für unsere Vorstellungen vom Alter mehrerer Brachycerengruppen, wenn deren genaue Verwandtschaftsbeziehungen erst einmal sicherer geklärt sein werden.

Für die Existenz mehrerer Brachycerenstämme bereits im Jura scheinen auch die von ROHDENDORF aus dem unteren Dogger von Karatau beschriebenen Fossilien zu sprechen. Leider halten die meisten der von ROHDENDORF angenommenen Verwandtschaftsbeziehungen einer kritischen Prüfung nicht stand. Vor allem die Gabelungsweise des Radialsektors und der allgemeine Habitus beweisen bei den meisten von ihnen immerhin die Zugehörigkeit zu den *Brachycera*. Da  $r_3$  in keinem Falle erhalten zu sein scheint, gilt auch für die von ROHDENDORF beschriebenen Formen mit sonst ursprünglich (plesiomorph) gebautem Geäder das, was oben über *Protobrachyceron* gesagt wurde.

Bei *Rhagionempis tabanicornis* (Fig. 164), *Archirhagio obscurus* (Fig. 162) und *Protorhagio capitatus* (Fig. 163) münden  $m_3$  und  $m_4$  ebenso wie  $cu_{1b}$  und  $1a$  getrennt. Dies ist ein relativ ursprüngliches (plesiomorphes) Merkmal. ROHDENDORF stellt die 3 genannten Formen zu den *Rhagionidae*. Das ist durchaus möglich. Es ist aber nicht einzusehen, warum sie



nicht auch die Vorfahren aller *Tabaniformia* oder einzelner Teilgruppen oder die der *Therevidae-Omphralidae* oder die der *Empidiformia* oder anderer *Muscomorpha* sein können. Das Flügelgeäder erlaubt wegen seiner starken Plesiomorphie (siehe darüber unten S. 381) keine Entscheidung.

Die Fühlerbildung bei *Archirhagio* scheint nach ROHDENBERGS Abbildung allerdings demjenigen der *Vermileoninae* ähnlich zu sein, bei denen ROHDENDORF die Gattung auch einordnet. Da die Fühlerbildung der *Rhagionidae* (incl. *Vermileoninae*) relativ apomorph ist, scheiden wenigstens die *Stratiomyiidea* und die *Tabanidae* als mögliche nähere Verwandte von *Archirhagio* aus. Aber die Zugehörigkeit zu den *Empidiformia* (bzw. allgemeiner: zu den *Muscomorpha*) kann auch auf Grund dieses Merkmals nicht ausgeschlossen werden, denn für die *Muscormorpha* müssen Vorfahren angenommen werden, die weder im Flügelgeäder noch in der Fühlerbildung wesentlich von gewissen *Rhagionidae* (und von *Archirhagio*) verschieden waren.

Das Flügelgeäder der von ROHDENDORF zu den *Omphralidae* gestellten *Protomphrale martynovi* (Fig. 178) ist nur ungenügend erkennbar. Nach ROHDENDORFS Beschreibung ist der Radialsektor „charakteristisch dichotomisch in 4 Äste verzweigt“. Das würde beweisen, daß *Protomphrale* nicht zu den *Omphralidae* gehören kann; denn das Geäder dieser Familie ist eindeutig vom Grundplan der *Therevidae* abzuleiten, bei dem der Radialsektor nicht vierästig ist (siehe oben S. 336). Einen Radialsektor mit 4 freien Ästen gibt es bei den *Brachycera* überhaupt nicht. Die Fühlerbildung von *Protomphrale* scheint nach ROHDENDORFS Abbildung zwar derjenigen der *Omphralidae* ähnlich zu sein. Wenn das aber als Hinweis auf die Zugehörigkeit zu den *Omphralidae* aufgefaßt werden soll, kann das Flügelgeäder von *Protomphrale* nicht zutreffend dargestellt sein.

Von den beiden Arten, die ROHDENDORF für *Stratiomyiidae* hält (*Archisargus pulcher*, Fig. 166: „ohne Zweifel eine echte Stratiomyide“; *Palaeostriatomyia pygmaea*, Fig. 165: „von allen anderen bekannten Stratiomyiiden weit entfernt“), zeigt keine auch nur eines von den charakteristischen Geädermerkmalen dieser Gruppe.

Ähnlich steht es bei *Protocyrtus jurassicus* (Fig. 210), die ROHDENDORF in eine eigene Familie „*Protocyrtidae*“ stellt. Hier würde schon ROHDENDORFS Angabe „Sc ganz fehlend“ gegen eine Verwandtschaft mit den *Cyrtidae* sprechen.

Für die „*Archiphoridae*“ (einige Art: *Archiphora*<sup>1)</sup> *ancestrix*) nimmt ROHDENDORF eine „ausgesprochene Verwandtschaft“ mit rezenten Phoridaen“ an. Die Familie bildet nach seiner Ansicht „ein deutliches Bindeglied zwischen der rezenten Familie *Phoridae* und anderen (*Empididae*),

<sup>1)</sup> Der Gattungsname *Archiphora* ist übrigens praeokkupiert.

indem sie deren Vorfahrengruppe repräsentiert“. Das ist keinesfalls richtig. Phylogenetische Bindeglieder zwischen den *Empididae* und *Phoridae* kann es gar nicht geben (siehe S. 359). Die *Phoridae* stehen deutlich in einem Schwestergruppenverhältnis zu den *Sciadoceridae* und die

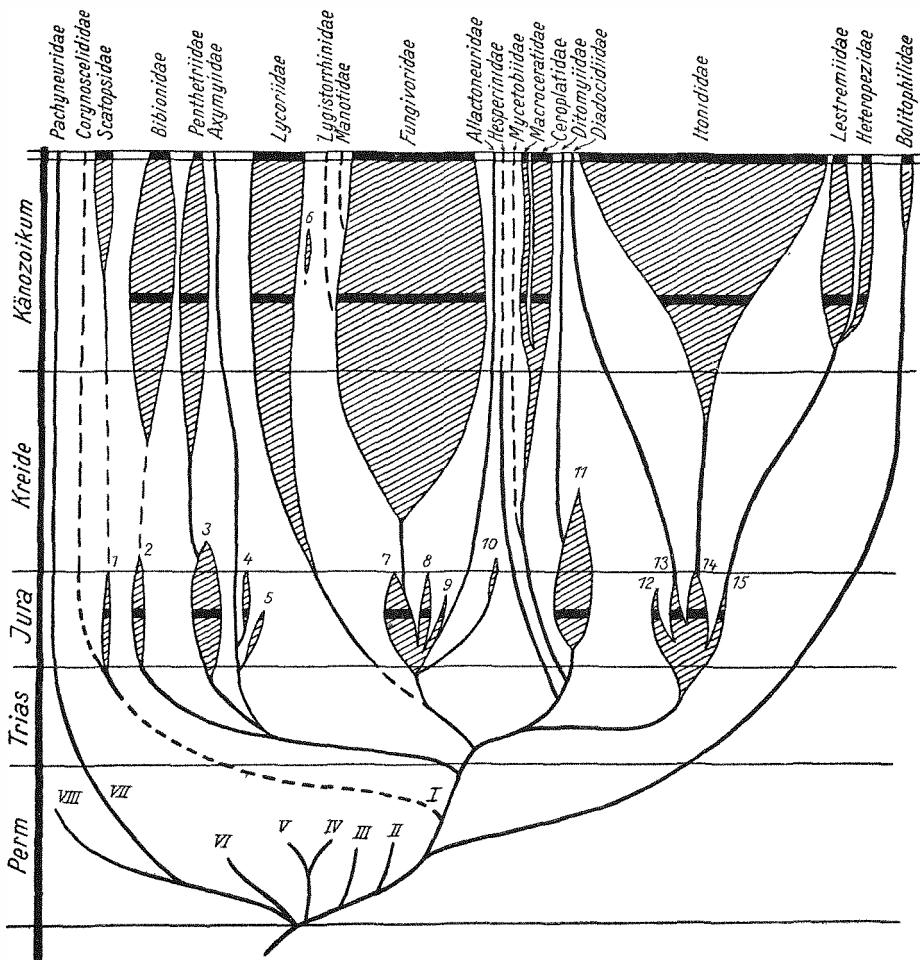


Fig. 265. Stammbaum der Dipterenfamilien nach ROHDENDORF 1946, zum Vergleich mit den Figuren 266 und 272. Die römischen Ziffern bezeichnen die von ROHDENDORF angenommenen übergeordneten Gruppen: I Oligoneura, II Phryneoidea, III Brachycera, IV Tendipedoidea, V Culicoidea, VI Psychodoidea, VII Pachyneuroidea, VIII Tipuloidea. Mit arabischen Ziffern sind die von ROHDENDORF angenommenen fossilen Familien und Unterfamilien bezeichnet: 1 Proscatopsidae, 2 Protobionidae, 3 Protopleciidae, 4 Paraxymyiidae, 5 Eopleckiidae, 6 Necromyzidae, 7 Mesosciophilinae, 8 Mimalycoriinae, 9 Fungivoritinae, 10 Mycetophilidae, 11 Pleciofungivoridae, 12 Mimallactoneurinae, 12 Antefungivorinae, 14 Pleciomiminae, 15 Paritonidinae

Schwestergruppe beider wiederum sind die *Clythiidae*. Das Geäder von *Archiphora* ist, so wie es ROHDENDORF zeichnet, keine Vorstufe des Phoridengeäders. Es scheint mir übrigens, daß es weder richtig gezeichnet noch richtig gedeutet ist.

Die übrigen von WEYENBERGH, DE BORRE und BRODIE (meist aus dem Malm) beschriebenen *Brachycera* (siehe HANDLIRSCH 1908) sind undeutbar.

So bleiben als einzige sichere Feststellungen über die *Brachycera* des Mesozoikum,  
daß diese Gruppe mit Sicherheit aus dem Oberlias nachgewiesen ist (*Protobrachyceron*),  
daß im Oberlias schon Formen mit nicht ganz ursprünglichem Brachycerengeäder gelebt haben (*Protobrachyceron*) und  
daß im Malm wahrscheinlich die Verwandtschaftsgruppe bereits nachgewiesen ist, zu der die rezenten Nemestrinidae gehörten (*Prohirmoneura*).

### III. Verwandtschaftsbeziehungen der besprochenen Dipterengruppen (Zusammenfassung)

Die Untersuchung des Flügelgeäders der wichtigsten Dipterenfamilien hat, unter Berücksichtigung anderer morphologischer Merkmale, zu Vorstellungen über die phylogenetische Verwandtschaft dieser Familien und Familiengruppen geführt, die in Fig. 266 dargestellt sind. Diese Darstellung erfordert noch einige erläuternde Bemerkungen. In ihr sind die wichtigsten morphologischen Merkmale so eingetragen, daß erkennbar wird, welche Übereinstimmungen als echte Synapomorphien, welche als Konvergenzen angesehen werden. So läßt sich feststellen, auf welchen Grundlagen die vertretenen Anschauungen von der phylogenetischen Verwandtschaft der großen Dipterengruppen beruhen. Eingetragen sind nur die apomorphen Merkmale. Selbstverständlich gehört zu jedem apomorphen Zustande eines Merkmals, formal betrachtet als Alternative, sein plesiomorpfer Vorzustand. Beispielsweise gehört zu dem in Fig. 266 eingetragenen Merkmal „Querader *tp* fehlt (Diskoidalzelle offen)“ der plesiomorphe Vorzustand, bzw. die plesiomorphe Alternative „Querader *tp* vorhanden (Diskoidalzelle geschlossen)“ und dieses Merkmal ist ja auch bei zahlreichen Dipterenfamilien vorhanden, in der Fig. 266 aber nicht ausdrücklich eingetragen. Trotzdem ist erkennbar, welche Familien dieses Merkmal besitzen: alle diejenigen, bei denen unter dem angegebenen apomorphen Zustande keine Markierung eingetragen ist. Alle diese Familien sind hinsichtlich des genannten Merkmals plesiomorph („symplesiomorph“). So läßt Fig. 266 zugleich auch den Umfang der morphologischen Übereinstimmung zwischen den berücksichtigten Familien erkennen. Große morphologische Übereinstimmung (einen hohen Grad morphologischer Ähnlichkeit) zeigen (natürlich nur hinsichtlich der berücksich-

tigten Merkmale) sowohl Familien, bei denen wenige Eintragungen vorhanden sind (z.B. *Phryneidae* und *Trichoceridae*) als auch Familien mit einer großen Zahl von Eintragungen in entsprechenden Merkmalen (z.B. die Familien der *Fungivoriformia*). Bedeutungsvoll sind nur die letzteren; bei den ersteren beruht die Übereinstimmung auf Symplesiomorphie. Allerdings ist bei den Familien, die in einer großen Zahl von Eintragungen übereinstimmen, noch zu entscheiden, ob die Ähnlichkeit auf Konvergenz oder ob sie auf echter Synapomorphie beruht. Wo Konvergenz angenommen wird, sind die Eintragungen bei den betroffenen Familien isoliert. Bei Annahme echter Symplesiomorphie sind sie miteinander verbunden. Die Tabelle lässt auch deutlich erkennen, wie sehr die Feststellung von Übereinstimmungen oder Unterschieden von der Anwendung des Begriffes „Merkmal“ im Einzelfalle abhängt. In der Tabelle ist das apomorphe Merkmal „Diskoidalzelle fehlt (offen)“ bei den Familien der *Fungivoriformia*, bei den *Musidoridae*, *Phoridae* und noch anderen Familien als vorhanden angezeichnet. Die genannten Familien stimmen in diesem „Merkmal“ also überein. Die Öffnung bzw. der Verlust der Diskoidalzelle geschieht aber in recht verschiedener Weise: bei den Familien der *Fungivoriformia* erfolgt sie offenbar durch Verlust der abschließenden Querader *tp*, bei den *Phoridae* durch Heranrücken dieser Querader an die Flügelwurzel und darauf folgenden Verlust, bei den *Musidoridae* aber durch Verlust des zwischen *ta* und *tp* gelegenen Abschnittes von  $m_1 + m_2$ . Im vorliegenden Falle ist auf diese Unterschiede keine Rücksicht genommen, weil das für die Folgerungen, die sich daraus ergaben, nicht besonders

Fig. 266. Verwandtschaftsbeziehungen der in der vorliegenden Arbeit behandelten Dipterengruppen. Zur Erklärung siehe den Text S. 371—373. Durch waagerechte Klammern sind nur diejenigen Gruppenbildungen höherer Ordnung zusammengefaßt, die mit großer Sicherheit als monophyletische Gruppen angesehen werden können. Für einige der am Kopf des Diagramms gebrauchten Gruppennamen sind auch andere Namen gebräuchlich: *Polyneura* für *Tipuliformia*, *Orthogonya* für *Empidiformia*, *Cyclorrhapha* für *Musciformia*, *Eremoneura* für *Muscomorpha*. Die aus technischen Gründen stark gekürzten Merkmalsbezeichnungen am linken Rande des Diagramms bedürfen in folgenden Fällen der Erläuterung: 2. Larven-Mandibeln vertikal gestellt und beweglich; 4. *r<sub>3</sub>* mündet in *r<sub>4</sub>* oder fehlt; 5. Imaginal-Mandibeln fehlen; 6. *r<sub>2</sub>* mündet in *r<sub>1</sub>*; 7. *r<sub>2+3</sub>* auf *r<sub>4</sub>* verschoben; 8. *r<sub>2+3</sub>* (ungegabelt im Gegensatz zu 6.!) mündet in *r<sub>1</sub>*; 10. Radialsektor (*rr*) 2-ästig (die morphologische Deutung der beiden Äste ist offen gelassen, vergl. S. 299); 11. Der vordere Ast (*rr<sub>1</sub>*) des 2-ästigen Radialsektors mündet in *r<sub>1</sub>*; 12. Radialsektor (*rr*) 1-ästig, der vordere Ast ist verloren gegangen; 14. *m<sub>3</sub>* und *m<sub>4</sub>* mit gemeinsamer Mündung, Zelle *M<sub>3</sub>* daher geschlossen; 19. *cu<sub>1b</sub>* und *1a* mit gemeinsamer Mündung, Analzelle daher geschlossen; 20. Costa am Hinterrande des Flügels reduziert; 22. Bei den Larven fehlt das 8. Abdominalstigma; 25. und 26. *L.* Abkürzung für Larven; 28. *sc* mündet in *r<sub>1</sub>*; 29. *m<sub>1</sub>* und *m<sub>2</sub>* entspringen mit gemeinsamem Stiel aus der Diskoidalzelle (*M*); 31. *m<sub>1</sub> + m<sub>2</sub>* ungegabelt. 32. An der Stelle der sonst vorhandenen Querader *ta* sind der hintere Ast des Eadialsektors (*r<sub>5</sub>*) und der vordere Ast der Media (*m<sub>1</sub> + m<sub>2</sub>*) miteinander verschmolzen; 33. *m<sub>2</sub>* und *m<sub>3</sub>* entspringen mit gemeinsamem Gabelstiel aus der Diskoidalzelle (*M*); 34. *m<sub>1</sub>* mündet in *r<sub>5</sub>*. In allen Fällen sind nur die Merkmale des Grundplanes der einzelnen Familien berücksichtigt! Für die Ziffern hinter den Gruppennamen vergl. Fig. 272

wichtig erschien. In anderen Fällen kann eine sehr sorgfältige Untersuchung darüber, was eigentlich als „Merkmal“ anzusehen ist, sehr wichtig werden.

Die Tatsache, daß nur verhältnismäßig wenige Merkmale eingetragen sind, soll nicht bedeuten, daß diese etwa wichtiger wären als andere, die nicht berücksichtigt sind. Die Beschränkung ergab sich einmal durch die Rücksichtnahme auf die wesentlichen Ziele der vorliegenden Arbeit; zum anderen wurde sie einfach dadurch erzwungen, daß andere Merkmale nur stichprobenweise untersucht sind und ihr Vorhandensein oder Fehlen bei vielen Familien nicht genau bekannt ist. Erwähnt werden muß schließlich auch, daß in die Tabelle nur die Merkmale des Grundplanes eingetragen sind. Man darf also nicht annehmen, daß z.B. bei denjenigen Familien, die nach der Tabelle eine geschlossene Diskoidalzelle besitzen, eine solche stets vorhanden ist. Sie gehört hier vielmehr nur zum Grundplan des Geäders. Die Abbildung stellt also, selbstverständlich, nichts Endgültiges, sondern nur eine Diskussionsgrundlage dar.

Nicht alle Eintragungen bzw. alle Deutungen sind gleich gut begründet. Im einzelnen geht das aus der Besprechung der verschiedenen Familien- und Familiengruppen S. 259—367 hervor. Diese sollen nur durch einige wenige Bemerkungen noch ergänzt werden.

Unbestreitbar scheint mir der monophyletische Charakter der *Cycloorrhapha* und ebenso unbestreitbar die Tatsache, daß die *Muscomorpha* eine monophyletische Gruppe sind. Nicht ganz sicher begründet ist dagegen der monophyletische Charakter der *Asiliformia*. Schon die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Teilgruppen, die bei den *Asiliformia* unterschieden werden, sind nicht ganz klar. Weiterhin ist denkbar, daß die eine oder andere dieser „Teilgruppen“ mit den *Muscomorpha* näher verwandt ist, mit diesen also auch systematisch enger zusammengefaßt werden muß. Welche das aber sein könnte, ist schwer zu sagen. Für die *Bombyliidae* könnte sprechen, daß auch bei ihnen *tb* zurückgebildet wird und anstelle von  $m_3$  und  $m_4$  im Bereich der Diskoidalzelle nur eine Längsader vorhanden ist. Aber das ist eine recht geringfügige Übereinstimmung mit den *Muscomorpha*. Die Tatsache, daß die genannten Merkmale bei den *Muscomorpha* offenbar auf echter synapomorpher Übereinstimmung beruhen, besagt noch nicht, daß ihr Auftreten auch bei anderen Gruppen so zu deuten ist bzw. eine nähtere Verwandtschaft mit den *Muscomorpha* beweist. Außerdem kommt dieses Merkmal auch bei den *Omphralidae* vor, die überhaupt in mehrfacher Hinsicht, nicht nur im Flügelgeäder, große Übereinstimmung (in apomorphen Merkmalen) mit den *Muscomorpha* zeigen. Trotzdem kann eine nähtere Verwandtschaft der *Omphralidae* und *Muscomorpha* wohl sicher ausgeschlossen werden. Die *Omphralidae* bilden zusammen mit den *Therevidae*, wie auch allgemein angenommen wird, eine monophyletische Gruppe. Für eine nähtere Verwandtschaft der *Asilidae* und *Muscomorpha* könnte die Tatsache

sprechen, daß die für die letzteren so charakteristische Rückbildung der Gonopoden und ihr Ersatz durch Surstyli = Paralobi auch bei den *Asilidae* (freilich nicht bei allen) festzustellen ist. Die Frage kann jedenfalls zur Zeit nicht entschieden werden. Die verhältnismäßig große Übereinstimmung sehr plesiomorpher *Muscomorpha* mit den *Rhagionidae*, ist doch vielleicht so zu deuten, daß *Asiliformia* und *Muscomorpha* Schwestergruppen sind und daß keine der Teilgruppen der *Asiliformia* mit den *Muscomorpha* näher verwandt ist.

Auch die *Tabaniformia* sind nicht ganz einfach zu beurteilen. Das in Fig. 266 als Synapomorphie eingetragene Fehlen von  $r_3$  ist ein zu geringfügiges Merkmal, auf das man umso weniger Gewicht legen wird, als es auch sonst häufig genug (sogar bei den meisten *Brachycera*) auftritt, so daß es immerhin auch bei den *Tabaniformia* leicht durch Konvergenz entstanden sein könnte. Selbst die Möglichkeit, daß  $r_3$  bei denjenigen Brachyceren, bei denen dieser Ast des Radialsektors vorhanden ist, als „Atavismus“ (Reaktivierung des alten „Bettes“ dieser Ader) zu deuten ist, läßt sich ja nicht mit Sicherheit ausschließen.

Von großem Interesse ist hier die Fühlerbildung, die allerdings leider noch nicht hinreichend genau untersucht ist. Unter den *Stratiomyiidea* gibt es nicht wenige Formen mit noch vielgliedrigen, nematocerenartigen Fühlern. Kommt es hier zu einer Verkürzung der Fühler, dann erfolgt diese so, daß mehrere Glieder der Geißel zu einem komplexen, scheinbar einheitlichen „3.“ Gliede zusammengefaßt werden, das dann noch einen Endgriffel oder eine „Endborste“ tragen kann. Die *Stratiomyiidea* zeigen also wenigstens in dieser Hinsicht eine synapomorphe Tendenz, die von der der übrigen *Brachycera* verschieden ist. Es scheint, daß auch die *Tabanidae* dieser Tendenz folgen. Bei den *Asiliformia* (darunter auch den *Nemestrinidae* und *Cyrtidae*, selbstverständlich auch den *Bombyliidae*) scheint die Verkürzung der Fühlergeißel dagegen in der Weise zu erfolgen, daß zuerst aus den distalen Gliedern eine mehr oder weniger einheitliche Fühlerborste oder ein Endgriffel gebildet wird, und das 3. Glied als Einzelglied als Träger dieser Endborste (bzw. des Endgriffels) erhalten bleibt. Es scheint, daß die *Rhagionidae* dieser Tendenz unterworfen sind. Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse dürfte sich lohnen.

Eine monophyletische Gruppe, über die nicht diskutiert zu werden braucht, bilden zweifellos auch die *Brachycera* in ihrer Gesamtheit.

Unter den *Nematocera* sind in Fig. 266 drei große Verwandtschaftsgruppen unterschieden. Am problematischsten ist hier die Gruppe, in der *Culiciformia* und *Bibionomorpha* zusammengefaßt sind. In der Annahme, daß diese beiden zuletzt genannten Gruppen eine monophyletische Einheit bilden, stimme ich mit einer älteren Auffassung von CRAMPTON überein. Was das Flügelgeäder anbetrifft, so stützt sich diese Auffassung auf die Annahme, daß bei beiden Gruppen der Radialsektor im Grundplan dreiestrig ist, wobei die Dreiestrigkeit durch Aufhebung der Gabelung von

$r_2 + r_3$  erreicht wurde. Dieser Ausgangszustand könnte bei den „*Protorhynchidae*“ des Oberen Lias erhalten sein. Die Weiterbildung dieses Zustandes wäre dann bei verschiedenen Teilgruppen unabhängig, fast in allen Fällen (abgesehen vielleicht von den *Phryneidae* und möglicherweise auch *Bibionidae*) aber in gleicher Weise erfolgt: durch Heraufwandern von  $r_{2+3}$  auf  $r_4$ . Immerhin darf noch nicht als gesichert gelten, daß die *Culiciformia* mit den *Bibionomorpha* näher verwandt sind als mit den *Psychodiformia*.

Was die *Psychodiformia* anbetrifft, so scheint die nahe Verwandtschaft der *Tanyderidae* und *Psychodidae* nicht zweifelhaft. Von der Zugehörigkeit der *Liriopoeidae* zu den *Psychodiformia* bin ich nicht ganz so fest überzeugt.

Sehr schwierig ist die Frage, in welchem Verwandtschaftsverhältnis die *Tipuliformia* zu den bereits besprochenen Gruppen stehen. Als Schwestergruppe der *Tipuliformia* kommen, wenn man zunächst von den Brachycera absieht, die folgenden Gruppen in Frage:

1. die gesamten übrigen *Nematocera*;
2. die *Psychodiformia* (unter Ausschluß, eventuell auch unter Einschluß der *Culiciformia*);
3. die *Bibionomorpha* (wiederum unter Ein- oder Ausschluß der *Culiciformia*).

Die zuletzt genannte Möglichkeit ist meines Wissens bisher nicht vertreten worden. Sie mag angedeutet sein durch die verschiedene Beurteilung der *Trichoceridae*, die manchmal zu den *Tipuliformia*, manchmal aber auch zu den *Bibionomorpha* gestellt worden sind. Von den beiden an erster Stelle genannten Möglichkeiten entspricht die erste der von RÖNDENDORF (1946) in seinem Stammbaumentwurf (Fig. 265), die zweite der von HARDY (1950) in seinem „Diagram of Phylogeny“ (siehe S. 258) zum Ausdruck gebrachten Auffassung.

Eine 4., hier nicht berücksichtigte Möglichkeit vertrat HENDEL (1928): In seinem Stammbaumentwurf bilden die *Culiciformia* die Schwestergruppe der *Tipuliformia*. Später (1938) scheint HENDEL diese Ansicht aufgegeben zu haben, denn er spricht dann davon, daß „der ganze Nematocerenstock der *Culicoidea*“ am besten „an Vorfahren der *Phryneoidea*“ anzuschließen sei. Das wäre also die auch von mir vertretene Auffassung. Es bleiben also praktisch nur die beiden ersten der oben aufgezählten Möglichkeiten bestehen. Eine sichere Entscheidung halte ich zunächst nicht für möglich. Vielleicht spricht mehr dafür, die *Tipuliformia* als Schwestergruppe aller übrigen *Nematocera* anzusehen. Das wäre die zuerst genannte, von HARDY (1950) vertretene Auffassung, der schon früher andere Autoren (z.B. EDWARDS) zuneigten. Die *Psychodiformia* neigen wie die *Bibionomorpha* zum Verlust der 2. Analader (die nur selten bei *Tanyderidae* schwach vorhanden ist), zur Reduktion der Diskoidalzelle und anscheinend zur Aufhebung der Gabelung von  $r_2 + r_3$ ) und damit

zu einer Dreiästigkeit des Radialsektors, bei der  $r_4$  und  $r_5$  zunächst erhalten bleiben. Diese Tendenzen treten zwar auch bei *Tipuliformia*, hier aber nur schwach und z. T. sehr selten (Rückbildung von 2a) auf. Nach WHITE (1949) hätten die *Tipuliformia* in „zytologischer Hinsicht mehr mit den Neuropteroid ancestors“ der gesamten Dipteren gemein als alle anderen Dipterengruppen. Bedenklich an dieser Feststellung ist aber die Tatsache, daß sie nur für die „*Tipuloidea*“ im engeren Sinne gelten soll, während die *Limoniidae* nach WHITE mit den *Psychodidae* und *Culiciformia* übereinstimmen sollen. Am monophyletischen Charakter der *Tipuliformia* ist aber nicht zu zweifeln, und die „*Tipuloidea*“ im engeren Sinne sind in mancher Hinsicht (z. B. im Flügelgeäder) ohne jeden Zweifel viel stärker abgeleitet (apomorph) als die *Limoniidae*. Das spricht sehr dafür, daß die „cytological evidence“ von WHITE eben doch noch nicht richtig gedeutet ist. Unterstrichen wird das auch dadurch, daß nach WHITE die *Thaumaleidae* zu den *Bibionomorpha* gehören sollen, während doch kein Zweifel bestehen kann (siehe S. 282), daß sie zu den *Culiciformia-Tendipedidea* gehören.

Die Frage wird noch komplizierter durch die *Brachycera*. Wie sind sie an die *Nematoocera* anzuschließen, welches ist ihre Schwestergruppe? Es besteht heute viel Neigung, die *Bibionomorpha* dafür zu halten. RÖNDENDORF (1946), WHITE (1949) und HARDY (1950) stimmen darin über ein, und auch die Äußerungen anderer Autoren könnte man so auffassen. Aber die Erörterungen, auch diejenigen CRAMPTONS (1942), leiden stark unter theoretischen Unklarheiten.

Als Beispiel sei HENDEL (1938 in KUKENTHAL-KRUMBACH) zitiert: Nach seiner Auffassung „muß man den Ursprung der orthorrhaphen Brachyceren unter den Vorfahren der Nematoceren suchen, vermutlich dort, wo *Phryneidae*, *Fungivoridae* und *Bibionidae* zusammenlaufen“ (p. 1876). Aber dort „wo *Phryneidae*, *Fungivoridae* und *Bibionidae* zusammenlaufen“ sind nicht die „Vorfahren der Nematoceren“, sondern die der *Bibionomorpha*! Wie ist nun HENDELS Auffassung wirklich, da in seiner Aussage zwei sich widersprechende Feststellungen enthalten sind?

Zweifellos zeigen die *Brachycera* große Ähnlichkeit mit den *Bibionomorpha*, insbesondere mit den *Phryneidae*. Zur Bekräftigung mag darauf hingewiesen werden, daß bei SÉGUY (1926, p. 6, Fig. 31) der Flügel einer Brachycerenform (Therevide? Rhagionide?) als Flügel von „*Rhyphus*“ (*Phryneidae*) abgebildet ist. Aber ich kenne kaum eine Übereinstimmung zwischen den beiden genannten Gruppen (*Brachycera* und *Bibionomorpha*), von der mit einiger Sicherheit angenommen werden könnte, daß sie auf Synapomorphie beruht. Nach WHITE (1949) wäre „loss of Chiasmata in the male“ ein solches Merkmal: „The possibility that loss of chiasmata in the male originated on several distinct occasions in the phylogeny of the Diptera (i. e. that the character is a polyphyletic one) seems to us an extremely remote one“.

Nach WHITE zeigen aber auch die *Blepharoceridae* und die *Thaumaleidae* dieses Merkmal. Da nun, wie mehrfach schon betont wurde, an der

Zugehörigkeit der *Thaumaleidae* zu den *Culiciformia* nicht zu zweifeln ist, gelten hier die gleichen Bedenken gegen die Stichhaltigkeit der von WHITE gegebenen Deutungen, die schon bei der Beurteilung der *Limoniidae* vorgebracht werden mußten. Viele Übereinstimmungen zwischen den *Brachycera* und den *Bibionomorpha* beruhen sicher auf Symplesiomorphie. Das zeigt schon die Tatsache, daß die *Phryneidae* auch große Übereinstimmungen mit den *Trichoceridae* besitzen. Auch nach WHITE stimmen die *Bibionomorpha* („*Bibionoidea*“) in mancher Hinsicht zytologisch ebenso wie die *Tipuliformia* mit den „Neuropteroid ancestors“ der Dipteren überein („*X & Y without pairing segment, showing „distance“ pairing*“). Sie sind eben in mancher Hinsicht stärker plesiomorph als andere Nematocerengruppen und so ist es kein Wunder, daß sie auch große Übereinstimmungen mit plesiomorphen *Brachycera* zeigen.

Das einzige Merkmal im Flügelgeäder, das dafür sprechen könnte, daß die *Brachycera* nicht die Schwestergruppe aller Nematoceren sind, ist die Rückbildung von  $2a$ . Darin stimmen die *Brachycera* mit den *Psychodiformia*, *Bibionomorpha* und natürlich den *Culiciformia* überein. Aber es ist die Frage, ob es sich wirklich um echte Synapomorphie handelt. Das Merkmal ist zu geringfügig, als daß man darauf weittragende Schlüsse aufbauen möchte. Außerdem ist es nicht ganz sicher, ob Länge und kräftige Ausbildung der  $2a$  bei den *Tipuliformia* wirklich ganz ursprüngliche Merkmale sind.

So scheint mir jedenfalls bisher kein Beweis dafür erbracht, daß die eine oder andere Teilgruppe der *Nematocera* mit den *Brachycera* näher verwandt ist und als deren Schwestergruppe angesehen werden muß. Es bleibt nach wie vor die Möglichkeit bestehen, daß auch die *Nematocera* wie die *Brachycera* eine monophyletische Gruppe sind, und daß beide in einem echten Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen.

In Fig. 267 ist die Entwicklung des Flügelgeäders bei den wichtigsten Dipterengruppen dargestellt.

Die Fig. 266, deren Erläuterung und Begründung die vorstehenden Bemerkungen dienen sollten, bildet auch die Grundlage für den Stammbaumentwurf (Fig. 272), in den die wichtigen Fossilien aus dem Mesozoi-kum eingetragen sind. Auch zu diesem Stammbaumentwurf sind einige Erläuterungen nötig.

Es mag auffallen, daß die Fossilien zur Begründung der angenommenen Verwandtschaftsbeziehungen im Vorstehenden nicht stärker herangezogen worden sind. Das hat seine guten Gründe. Die Fossilien haben, ganz allgemein, eine doppelte Bedeutung für die Systematik (siehe HENNIG 1950): Sie können die Entwicklung und Entwicklungsrichtungen einzelner Merkmale und die Reihenfolge, in der die Umbildung verschiedener Merkmale erfolgt ist, klären helfen und dadurch die morphologische Methode der Stammbaumforschung unterstützen.

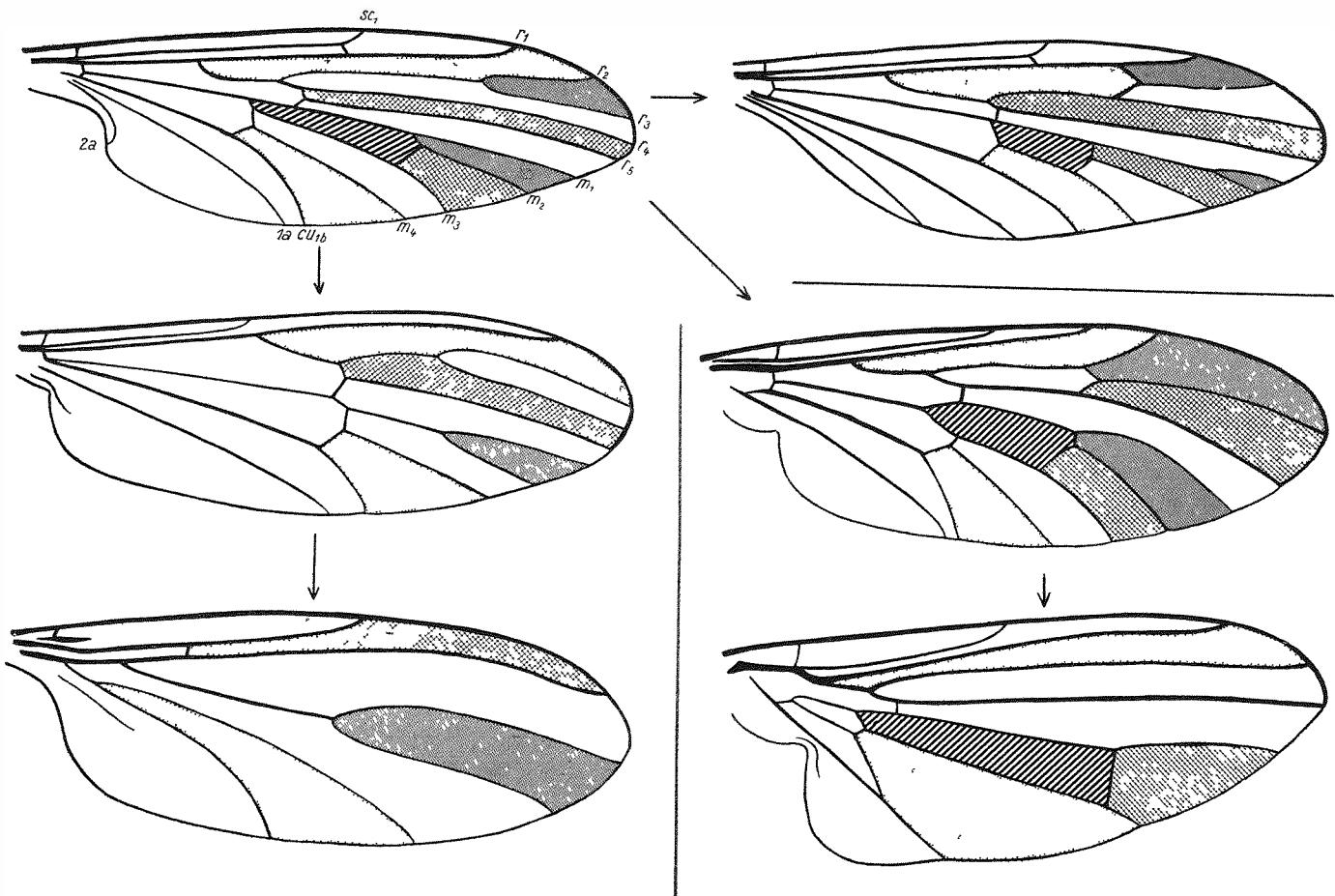


Fig. 267. Schematische Darstellung der hauptsächlichsten Entwicklungsrichtungen des Flugelgeaders der wichtigsten Dipterengruppen: links oben Ausgangszustand (Grundplan, entsprechend etwa dem Geader der Tanyderidae), rechts daneben: *Tipuliformia*, links unten: *Bibionomorpha*, rechts unten *Brachycera*

So können z. B. die „*Protorhyphidae*“ und die Gattung *Eoplecia* des oberen Lias vielleicht zeigen, in welcher Weise die Gabelungsform des Radialsektors der rezenten Bibionomorpha zu deuten ist (siehe S. 301).

Diese Bedeutung haben die Fossilien aber nur dort, wo mehr oder weniger lückenlose Übergangsreihen vorliegen oder wo sie sich eindeutig in eine zwischen rezenten Arten, mit denen sie nachweisbar verwandt sind, bestehende Lücke einfügen. Wenn nur Stichprobenfunde und nur Ausschnitte aus dem gesamten Merkmalsgefüge der Organismen bekannt sind, fällt diese Bedeutung der Fossilienfunde mehr oder weniger vollständig weg. Aus diesem Grunde sind auch die genannten „*Protorhyphidae*“ und „*Eoplecia*“ nur sehr bedingt verwendbar.

Trotzdem bleiben die Fossilienfunde für die Systematik von großer Bedeutung, auch und gerade dann, wenn sie diese „merkmalsphylogenetische“ Aufgabe deswegen nicht erfüllen können, weil sie stärker mit rezenten Formen übereinstimmen. Sie können dann mehr oder weniger bestimmte Schlüsse auf das Alter bestimmter Verwandtschaftsgruppen ermöglichen. Ihre Bedeutung für diese Teilfrage der Stammbaumforschung und der Systematik ist teils größer, teils geringer als oft angenommen wird. Das sei an einem bestimmten Beispiel und an Hand der Fig. 268 bis 271 erläutert.

In Fig. 268A ist ein beliebiger Stammbaumausschnitt schematisch dargestellt. Aus Gründen, die hier nicht wiederholt zu werden brauchen, muß angenommen werden, daß sich die Verwandtschaftsverhältnisse aller rezenten Arten oder Artengruppen nach diesem Schema darstellen lassen. Unter Beschränkung auf die Hauptgruppen *a*, *b* und *c* läßt sich nun feststellen, daß zur Darstellung des Stammbaumes die Kenntnis zweier Zeitpunkte wichtig ist, die in Fig. 268A als  $t_1$  und  $t_2$  bezeichnet sind:  $t_1$  bezeichnet das Entstehungsalter der Gruppen *a* und (*b* + *c*),  $t_2$  das Entstehungsalter der Gruppen *b* und *c*. Gruppen, die gleiches Entstehungsalter haben, sind im System, mindestens wenn sie zugleich Schwestergruppen sind, mit dem gleichen Rang einzustufen. Aus der Fig. 268A geht aber auch hervor, daß die Stammlinien der rezenten Teilgruppen etwa der Gruppe *a* nicht im Zeitpunkte  $t_1$  zusammenlaufen, sondern in einem späteren

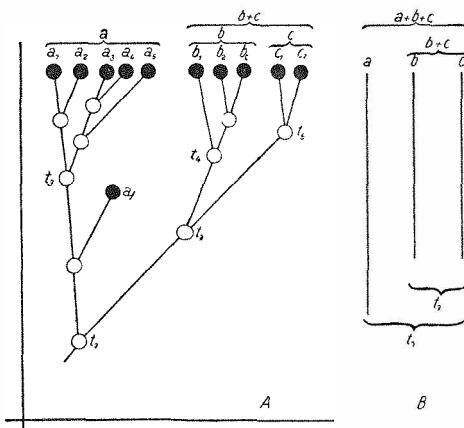


Fig. 268A und B. Schemata zur Erläuterung der Begriffe „Entstehungsalter“ und „Gliederungsalter“ einer monophyletischen Gruppe im Hinblick auf die Bewertung der Fossilien (vgl. dazu den Text S. 379 ff. und Fig. 269—271)

Zeitpunkte, der in Fig. 268A als  $t_3$  bezeichnet ist. Genauer gesagt ist dies der Zeitpunkt, in dem die Stammlinien der ältesten rezenten Teilgruppen zusammenlaufen. Das sollte selbstverständlich sein, denn das Entstehungsalter einer Gruppe  $a$  muß natürlich höher sein als das ihrer Teilgruppen. Den in Fig. 268A als  $t_3$  bezeichneten Zeitpunkt nenne ich kurz das Gliederungsalter der Gruppe  $a$ .

Unter dem Gesichtspunkte, daß das Gliederungsalter ( $t_3$ ) einer Gruppe  $a$  natürlich mit dem Entstehungsalter einiger ihrer Teilgruppen (hier der Gruppen  $a_1 + a_2$  bzw.  $a_3 + a_4 + a_5$ ) identisch ist, scheint die Unterscheidung zwischen dem Entstehungsalter und dem Gliederungsalter zunächst überflüssig und vielleicht sogar verwirrend. Sie ist aber wichtig, weil der zeitliche Abstand, der zwischen  $t_1$  und  $t_3$  liegt, sich morphologisch oft — nicht immer — in morphologischen Unterschieden ausdrückt, die zwischen dem Grundplan der rezenten Vertreter einer Gruppe (hier der Gruppe  $a$ ) und dem Grundplan der rezenten Vertreter ihrer Schwestergruppe (hier der Gruppe  $b + c$ ) bestehen.

Bei der Beurteilung von Fossilienfunden werden nun oft nur diese morphologischen Unterschiede bewertet. Ein Fossilienfund wird z.B. nur dann der Gruppe  $a$  zugeordnet, wenn er auch den morphologischen Bauplan der rezenten Vertreter dieser Gruppe zeigt. Fällt er dagegen morphologisch in die durch die Zeitpunkte  $t_1$  und  $t_3$  begrenzte Lücke, so gilt er als Vertreter einer eigenen Gruppe. Das kann zu schwerwiegenden Mißverständnissen führen — und führt erfahrungsgemäß oft zu solchen — wenn das „Alter“ einer Gruppe angegeben werden soll: Für Gruppen, deren Bauplan durch eine große morphologische Lücke von dem ihrer Schwestergruppe getrennt ist, wird oft ein zu geringes „Entstehungsalter“ angegeben: eben deswegen, weil die Fossilien, die die morphologische Lücke ausfüllen, nicht als Vertreter dieser Gruppe angesehen werden. Es ist dies eine Konsequenz der morphologisch-typologischen im Gegensatz zur phylogenetischen Denkweise, die der phylogenetischen Forschung sehr abträglich sein kann.

Wie schon in der Einleitung betont, ist in der vorliegenden Arbeit anders verfahren worden: zu einer Gruppe  $a$  sind alle die Fossilien gerechnet, die mit den rezenten Vertretern dieser Gruppe näher verwandt sind als mit rezenten Vertretern anderer Gruppen. Zur Gruppe  $a$  sind also beispielsweise ohne Einschränkung auch solche fossilen Arten gerechnet, die der Art  $a_f$  in Fig. 268A entsprechen würden.

Aus dieser Überlegung ergibt sich auch, daß es für die Systematik nicht unbedingt nötig ist, die genauen Beziehungen fossiler Formen zu ihren rezenten Verwandten zu kennen, also etwa mit Sicherheit zu wissen, ob sie in deren direkte Aszendenz gehören oder als „Seitenzweige des Stammbaumes“ ( $a_f$  in Fig. 268A) zu gelten haben. Sie bezeichnen auf jeden Fall einen *Terminus-post-quem-non* für das Entstehungsalter ( $t_1$ ) ihrer Gruppe und zwar im einen wie im anderen Falle mit gleicher Sicherheit.

Die Daten, die zum Entwurf eines Stammbaumes für eine bestimmte Gruppe im Sinne des in Fig. 268A dargestellten Schemas nötig sind, können im Laufe der systematischen Arbeit nur schrittweise gewonnen werden. Eine wichtige Vorstufe ist dann erreicht, wenn die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen 3 Gruppen (und auf 3 Gruppen kommt das letzten Endes immer hinaus: siehe HENNIG 1953) in der Weise bekannt sind, wie es in Fig. 268B dargestellt ist. Dieser Stufe entspricht teilweise das in Fig. 266 für die Dipteren entworfene Schema der Verwandtschaftsbeziehungen. Es kommt nun darauf an, diese Vorstufe des Stammbaumentwurfes in die Zeitskala der Erdgeschichte einzuordnen. Bekannt ist ja für die Gruppen *a*, *b* und *c* zunächst nur die relative Lage der Zeitpunkte  $t_1$  und  $t_2$ , die in Fig. 268B durch Klammern dargestellt sind. Es entsteht nun die Aufgabe, die absolute, nicht nur die relative Lage der Zeitpunkte  $t_1$  und  $t_2$  zu ermitteln, d. h. die Klammern der Fig. 268B durch Punkte in der Zeitskala der Erdgeschichte im Sinne der Fig. 268A zu ersetzen. Dafür gibt es mehrere Hilfsmittel (s. HENNIG 1950). Hier ist nur die Möglichkeit, die Aufgabe mit Hilfe von Fossilienfunden zu lösen, zu besprechen.

Diese Möglichkeit ist an eine sorgfältige Berücksichtigung der Deviationsregel gebunden. Diese besagt ja, ganz allgemein, daß von 2 Schwestergruppen die eine erfahrungsgemäß oft hinsichtlich ihres ganzen Bauplanes oder auch nur hinsichtlich einzelner Merkmale sich vom gemeinsamen Ausgangszustande weiter entfernt hat (stärker apomorph entwickelt hat) als die andere, die stärker plesiomorph geblieben ist. Es sei angenommen, daß in Fig. 268 die Gruppen *a*, *b*, und *c* in der angegebenen Reihenfolge Träger apomorpher Merkmale des Flügelgeäders sind. Weiterhin seien die Gruppenbezeichnungen *a*, *b* und *c* durch die Familiennamen *Clythiidae* (*a*), *Sciadoceridae* (*b*) und *Phoridae* (*c*) ersetzt. Wie oben (S. 359—363 und Figuren 246—249) dargestellt, sind die *Sciadoceridae* (*b*) im Flügelgeäder stärker apomorph als die *Clythiidae* (*a*) und die *Phoridae* (*c*) wieder stärker apomorph als die *Sciadoceridae*. Die Identifizierung der Gruppen mit dem Schema ist also gerechtfertigt.

Es sei nun angenommen, etwa aus dem Oberen Jura (Zeitpunkt  $t_x$  in Fig. 269—271) sei ein Flügel bekannt, der mit dem Flügel rezenter *Clythiidae* (etwa Fig. 241) genau übereinstimmt.

Die allgemeine Praxis geht nun dahin, auf Grund solcher Übereinstimmungen den fossilen Flügel ohne Bedenken den *Clythiidae* zuzuordnen, deren Existenz im Oberen Jura damit bewiesen wäre. Da nun aber die *Clythiidae* das am stärksten plesiomorphe Flügelgeäder der gesamten in Frage stehenden Verwandtschaftsgruppe (*a* + *b* + *c*) besitzen, beruht die Übereinstimmung zwischen dem fossilen Flügel und dem der rezenten *Clythiidae* auf Symplesiomorphie und beweist somit keine nähere Verwandtschaft. In Fig. 269A—D ist dargestellt, welche Deutungsmöglichkeiten sich für einen solchen Flügel vom Zeitpunkte  $t_x$  ergeben: er kann wirklich in die Gruppe *Clythiidae* (*a*) gehören (A), er kann der gemeinsamen Stammart der

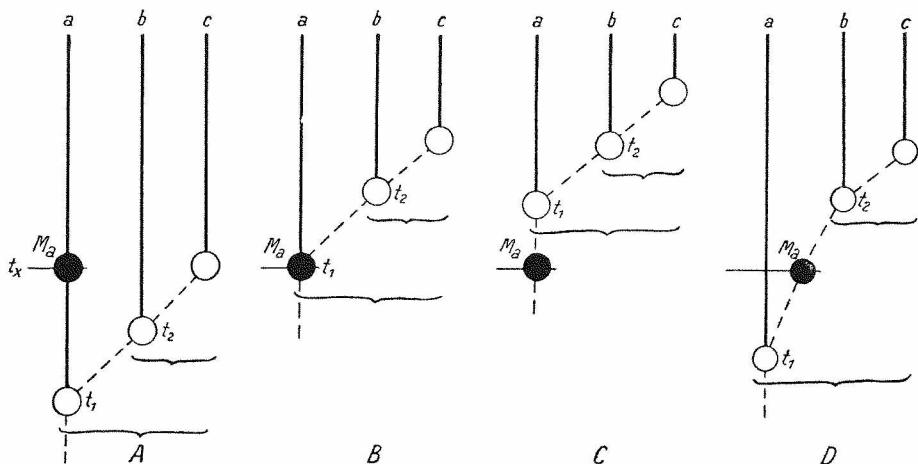


Fig. 269—271. Schemata zur Bewertung der Fossilien (die Abkürzungen entsprechen denen in Fig. 268; vgl. den Text S. 381—385).

Fig. 269 A—D: Ein Fossilfund (schwarzer Kreis) aus der Zeit  $t_x$ , der in seinen Merkmalen mit der relativ plesiomorphen rezenten Gruppe  $a$  übereinstimmt (daher  $M_a$ ), kann für keine der Gruppen  $a$ ,  $b$  oder  $c$  die Existenz zur Zeit  $t_z$  wahrscheinlich machen

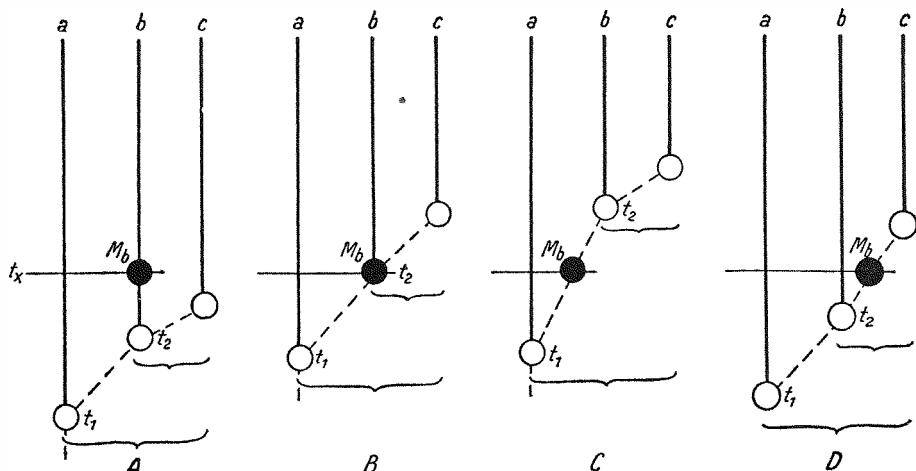


Fig. 270 A—D. Ein Fossilfund (schwarzer Kreis) aus der Zeit  $t_x$ , der in seinen Merkmalen mit der relativ zu  $a$  apomorphen, relativ zu  $c$  plesiomorphen rezenten Gruppe  $b$  übereinstimmt (daher  $M_b$ ), bestimmt den Zeitpunkt  $t_x$  als Terminus-post-quem-non für die Entstehung ( $t_1$ ) des Schwesterngruppenverhältnisses  $a/b + c$ . Er beweist für den Zeitpunkt  $t_x$  zwar nicht die Existenz der Gruppe  $b$  (mit der er in seinen Merkmalen übereinstimmt!), wohl aber die der Gruppe  $a$ .

Gesamtgruppe ( $a + b + c$ ) angehören (B), er kann einer Vorstufe dieser Stammart angehören (bei der wohl die Merkmale des Flügelgeäders aber noch nicht andere Eigentümlichkeiten dieser Stammart erreicht waren: C), oder er kann der Gruppe *Sciadoceridae + Phoridae* =  $b + c$  angehören und eine Stufe bezeichnen, auf der diese Gruppe sich wohl schon von den *Clythiidae* abgetrennt, im Flügelgeäder aber noch nicht verändert hatte (D). Ein solcher Fund würde also gar nichts über die gesuchte zeitliche Lage der Punkte  $t_1$  und  $t_2$  auszusagen imstande sein: Beide Punkte könnten zeitlich vor (A) oder hinter (C)  $t_x$  liegen,  $t_1$  könnte mit  $t_x$  zusammenfalls (B) oder  $t_1$  könnte vor,  $t_2$  könnte hinter  $t_x$  liegen (D).

Etwas günstiger wäre die Lage der Dinge, wenn zum gleichen Zeitpunkte  $t_x$  („Oberer Jura“) ein Flügel gefunden würde, der mit dem rezenten *Sciadoceridae* ( $b$ ) übereinstimmte; denn das Geäder dieser Gruppe ist stärker apomorph als das der *Clythiidae* ( $a$ ). Die Möglichkeiten, die sich dann ergeben würden, sind in Fig. 270 A—D dargestellt. Auch ein solcher Flügel dürfte nicht ohne weiteres zu den *Sciadoceridae*

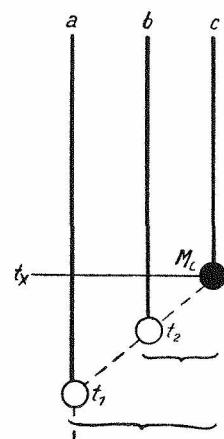


Fig. 271: Ein Fossilfund (schwarzer Kreis) aus der Zeit  $t_x$ , der in seinen Merkmalen mit der apomorphen Gruppe  $c$  übereinstimmt (daher  $M_c$ ), erweist den Zeitpunkt  $t_x$  als Terminus-post-quem-non der Entstehung der Schwestergruppenverhältnisse  $a/b + c$  ( $t_1$ ) und  $b/c$  ( $t_2$ )

*ridae* gestellt werden. Er würde aber gestatten, den Zeitpunkt  $t_x$  („Oberer Jura“) als den „Terminus-ante-quem“ (nicht nur als den „Terminus-post-quem-non!“) für den Zeitpunkt  $t_1$  zu bestimmen.<sup>1)</sup>

Am günstigsten wäre der Fund eines mit den *Phoridae* übereinstimmenden Flügels (Fig. 271). Ein solcher Flügel würde nur dieser Gruppe angehören können, da sie das am stärksten apomorphe Geäder innerhalb der Gesamtgruppe besitzt. Er würde es erlauben, den Zeitpunkt  $t_x$  („Oberer Jura“) als „Terminus-ante-quem“ für  $t_1$  und  $t_2$  zu bestimmen.

Diese Überlegungen zeigen, daß Fossilien, die nur relativ plesiomorphe Merkmale zeigen, für die Systematik nur von relativ geringer Bedeutung sind (Fig. 269), daß die Bedeutung von Fossilien mit relativ apomorphen Merkmale aber sehr groß sein kann (Fig. 271), weil sie nicht nur die Existenz derjenigen Gruppe belegen, der sie angehören, sondern darüber hinaus auch die gleichzeitige Existenz anderer Gruppen mit starker plesiomorphe Merkmale beweisen können: im angeführten Beispiel würde ja angenommen werden müssen, daß zu dem Zeitpunkte  $t_x$ , der einen fossilen

<sup>1)</sup> Das gleiche würde gelten, wenn der gefundene Flügel eine Zwischenstufe zwischen dem Flügel der *Clythiidae* und *Sciadoceridae* darstellen sollte.

Phoridenflügel geliefert hat, auch Vertreter der relativ starker plesiomorphen *Sciadoceridae* und *Clythiidae* gelebt haben müssen, ganz abgesehen von Vertretern noch relativ starker plesiomorpher Gruppen. Es ergibt sich

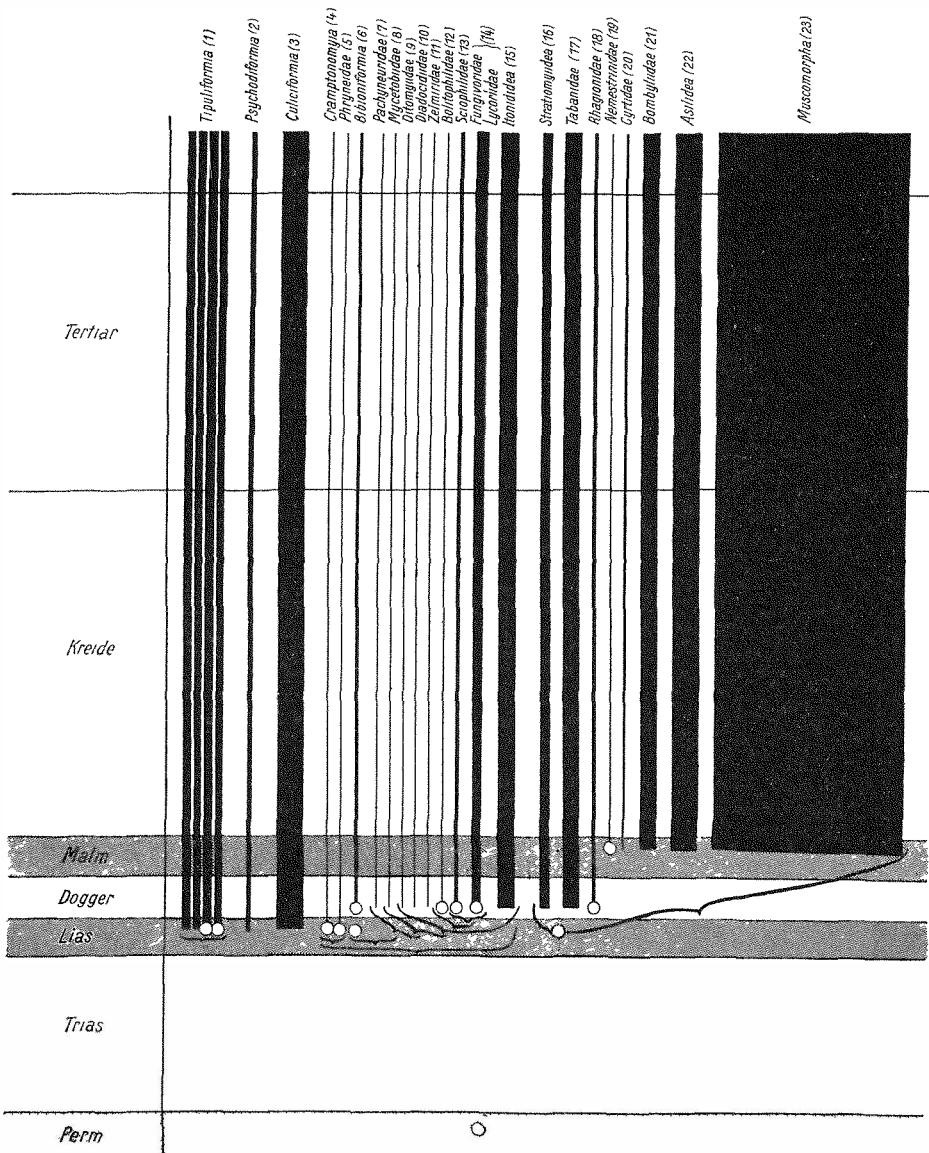


Fig. 272. Entstehungsalter der in der vorliegenden Arbeit behandelten Dipterengruppen, soweit dieses nach Fossilfunden aus dem Mesozoikum feststellbar ist. Die hinter den Gruppennamen in Klammern beigefügten Ziffern entsprechen den gleichlautenden Ziffern im Verwandtschaftsdiagramm (Fig. 266)

die zunächst paradox erscheinende Folgerung, daß günstige Fossilienfunde nicht nur etwas aussagen über die Existenz der Gruppe, der sie angehören, sondern ebenso viel über die gleichzeitige Existenz von Gruppen, denen sie bestimmt nicht angehören können. Das ist gewiß keine neue Erkenntnis. Die Möglichkeiten, die sie unter sorgfältiger Berücksichtigung der Deviationsregel bietet, sind aber kaum hinreichend ausgeschöpft. Statt dessen wird die Bedeutung plesiomorpher Formen oft überschätzt. Das alles gilt freilich nur, wenn Konvergenz oder Rückläufigkeit der Entwicklung ausgeschlossen werden kann. Über die damit zusammenhängenden Fragen soll aber hier nicht gesprochen werden.

Fossilienfunde aus der als Beispiel gewählten, die *Clythiidae*, *Sciadoceridae* und *Phoridae* umfassenden Verwandtschaftsgruppe liegen leider nicht vor. Die Erörterungen über das Alter verschiedener Teilgruppen der *Tipuliformia* (siehe S. 267, 271) und der *Bibionomorpha* (siehe z. B. S. 329) beruhen aber auf ganz entsprechenden Überlegungen. Wenn in diesen Fällen nicht noch genauere Angaben über das Alter einzelner Teilgruppen gemacht werden können, so beruht das auf der Tatsache, daß die Systematik hier noch nicht genügend durchgearbeitet ist und die Verwandtschaftsbeziehungen nicht mit so großer Sicherheit bekannt sind wie in der als Beispiel gewählten Gruppe.

#### IV. Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, C. P., The interpretation of the radial field of the wing in the Nematocerous Diptera, with special reference to the *Tipulidae*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **52**, 42—72, 1927a.  
 —, *Cylindrotomidae*, in: Genera Ins., **187**, 1927b.  
 —, A comparison of the systems of nomenclature that have been applied to the radial field of the wing in the Diptera. Trans. IV. Intern. Congr. Ent. Ithaca, p. 700—707, 1929.  
 —, A new genus and species of Bibionid Diptera. Bull. Brooklyn ent. Soc., **26**, 7—11, 1931.  
 —, *Tanyderidae*, *Ptychopteridae*, *Trichoceridae*, *Anisopodidae*, *Tipulidae*, in: Guide to the Insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or True Flies, Fasc. 1. State of Connecticut. State geol. nat. Hist. Survey Bull. **64**, 183—486, 1942.  
 —, A new genus and species of net-winged midge from Madagascar. Mém. Inst. scient. Madagascar (E), **1**, 227—230, 1952.  
 D'ANDRETTA JR., C. & D'ANDRETTA, M. V., Espécies neotropicais da família *Simuliidae* Schiner II. *Lutzsimulium cruzi* n. gen. e n. sp. e nova concepção da nervação das asas dos Simuliídeos. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, **45**, 667—677, 1947.  
 CAZIER, A., A generic review of the family *Apioceridae* with a revision of the North American species. Amer. Midland Nat., **25**, 589—691, 1945.  
 COMSTOCK, J. H., The wings of insects. Ithaca, N. Y. 1918.  
 CRAMPTON, G. C., A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the Psychodoid Diptera, with remarks on the relationships of the Nematocera. Ent. News, **37**, 33—38, 65—70, 1926.  
 —, The external morphology of the Diptera, in: Guide to the Insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or True Flies, Fasc. 1. State of Connecticut. State geol. nat. Hist. Survey Bull. **64**, 10—165, 1942.

- CURRAN, G. H., The Families and Genera of North American Diptera. New York, 1934.
- DUDA, O., *Bibionidae* in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil 4, Stuttgart, 1930.
- EDWARDS, F. W., *Deuterophlebia mirabilis* gen. et sp. n., a remarkable Dipterous Insect from Kashmir. Ann. Mag. nat. Hist., (9) **9**, 379—387, 1922.
- , A note on the jurassic Dipteron, *Platyura fittoni*, Brodie. Ann. Mag. nat. Hist., (9) **9**, 269—270, 1922.
  - , Notes on the Dipterous family *Anisopodidae*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) **12**, 475—493, 1923.
  - , The phylogeny of Nematocerous Diptera, a critical review of some recent suggestions. Verh. III. Intern. Ent. Kongr. Zürich 1925, **2**, 111—130, 1926.
  - , *Blepharoceridae*, in: Dipt. Patag. S. Chile, **2**, 33—75, 1929.
  - , *Bibionidae*, I. c., 77—88, 1930.
  - , *Simuliidae*, I. c., 121—154, 1931.
  - , *Culicidae*, Gen. Ins., Fasc. **194**, 1932.
- EDWARDS, F. W. & KEILIN, D., Fam. *Protorhyphidae*, *Anisopodidae*, *Pachyneuridae*, *Trichoceridae*, Gen. Ins., Fasc. **190**, 1928.
- ENDERLEIN, G., Klassifikation der Pantophthalmiden. Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1931, p. 361—376, 1931.
- , Zweiflügler, Diptera, in: Tierwelt Mitteleuropas VI., Ins., **3**, p. XVI, 1—XVI, 259, 1936.
- FREY, R., Entwurf einer neuen Klassifikation der Mückenfamilie *Sciaridae*. Notul. ent., **22**, 5—44, 1942.
- FRIEND, R. B., Taxonomy, Wing Venation, in: Guide to the Insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or True Flies, Fasc. 1, State of Connecticut. State geol. nat. Hist. Survey Bull., **64**, 166—174, 1942.
- GOFFE, E. R., The wing venation of *Syrphidae*. Ent. Mo. Mag., **83**, 225—239, 1947.
- HANDLIRSCH, A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1908.
- , Zur Phylogenie und Flügelmorphologie der Ptychopteriden. Ann. Naturhist. Hofmus. Wien, **23**, 263—272, 1909.
  - , Neuere Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, paläogeographische und allgemeine biologische Probleme, I. Teil. Ann. Naturhist. Mus. Wien, **48**, 1—140, 1937.
  - , Dasselbe, II. Teil. I. c., **49**, 1—240, 1938.
- HARDY, G. H., Miscellaneous Notes on Australian Diptera XI. Evolution of characters in the Order: Venation of the *Nemestrinidae*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **70**, 137—146, 1946a.
- , Miscellaneous notes... XII. *Cyrtidae*, *Dolichopodidae* and *Phoridae*. I. c., **71**, 65—71, 1946b.
  - , Miscellaneous notes... XIII. The Origin of the Vena spuria. I. c., **72**, 229—232, 1947.
  - , The Reticulation theory of wing venation in Diptera. Journ. Soc. Brit. Ent., **4**, 27—36, 1951a.
  - , The phylogeny of Diptera. Ent. Mo. Mag., **87**, 140—141, 1951b.
  - , The phylogeny of Diptera 2. *Dolichopodidae*. I. c. **89**, 7—11, 1953.
  - , Reduction of the median field in the wing venation of Diptera. I. c., **90**, 2—3, 1954.
- HENDEL, F., Zweiflügler oder Diptera II: Allgemeiner Teil, in: Tierwelt Deutschlands, **11**. Teil, Jena, 1928.
- , Diptera in: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie, **4**. Band, 2. Hälfte, 2. Teil, p. 1729—1998, 1936—1938.
- HENNIG, W., Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, Berlin, 1950.
- , Die Larvenformen der Dipteren, I—III, Berlin, 1948—1952.

- HENNIG W., Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Ent., **3**, Sonderheft, p. 1—85, 1953.
- KITAKAMI, S., The *Deuterophlebiidae* of Japan. Annot. zool. Jap., **17**, 487—513, 1938.
- LINDNER, E., *Rhagionidae* in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **20**, Stuttgart, 1925.
- LOWER, H. F., The evolution of the radio-medial area in the wings of the Muscoidea Acalyptrata. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **76**, 71—82, 1951.
- MACKERRAS, J. M. & FULLER, M. E., The genus *Pelecorrhynchus*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **67**, 9—76, 1942.
- MALLOCH, J. R., *Rhagionidae*, in: Dipt. Patag. S. Chile, **5**, 199—235, 1932.
- MANI, M. S., Considerations on phylogeny and evolution in some Diptera-Nematocera with special reference to the *Itonidae*. Proc. nat. Acad. Sci. India Allahabad, **20**, 1—47, 1950.
- MANNHEIMS, B. J., *Tipulidae*, in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **15**, Stuttgart, 1951.
- MARSHALL, J. F., The British Mosquitoes. London, 1938.
- MARTINI, E., *Culicidae*, in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **11 & 12**, 1929—1931.
- MATHESON, R., *Culicidae*, in: Guide to the Insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or True Flies, Fasc. 2. State of Connecticut. State geol. nat. Hist. Survey Bull., **68**, 1—48, 1945.
- PAULIAN, R., Faune des eaux douces de Madagascar II. Larves de *Blepharoceridae*. Mém. Inst. Sci. Madagascar, (E) **4**, 431—441, 1953.
- PEUS, F., *Cylindrotomidae*, in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **17**, Stuttgart, 1952.
- PIERRE, C., *Tipulidae*, in: Gen. Ins., Fasc. **186**, 1926.
- REMANE, A., Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1952.
- ROHDENDORF, B. B., Zweiflügelige Insekten aus dem Mesozoikum von Karatau I., Trudy paleontol. Inst., **7**, 29—67, 1938.
- , The evolution of the wing and the phylogeny of Oligoneura (Diptera, Nematocera). l. c., **13**, 1—108, 1946.
- SACK, P., *Mydidae*, in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **23**, Stuttgart, 1934.
- SCHMITZ, H., *Sciadoceridae* and *Phoridae*, in: Dipt. Patag. S. Chile, **6**, 1—42, 1929.
- , *Phoridae* in: LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **33**, Stuttgart, 1938.
- SÉGUIN, E., Diptères Brachycères. Faune de France, **13**, 1926.
- , Sur la présence, chez les Diptères, de la médiane postérieure vraie, et sur la régression qui subit la médiane haute chez les Syrphides. Bull. Soc. ent. France 1929, p. 226 bis 230, 1929.
- SHAW, F. R., A contribution to the phylogeny of the *Mycetophilidae*. Ann. ent. Soc. Amer., **41**, 189—199, 1948.
- , A review of some of the more important contributions to our knowledge of the systematic relationships of the *Sciaridae*. Proc. Hawaii. ent. Soc., **15**, 25—32, 1953.
- SHAW, F. R. & M. M., Relationships of certain genera of Fungus gnats of the family *Mycetophilidae*. Smithson. Misc. Coll., **117**, no. 3, p. 1—23, 1951.
- SMART, J., The Classification of the *Simuliidae*. Trans. Roy. Ent. Soc. London, **95**, 463—528, 1945.
- STEYSKAL, G. C., A suggested classification of the lower Brachycera. Ann. ent. Soc. Amer., **46**, 237—242, 1953.
- SNODGRASS, R. E., Principles of insect morphology. London, 1935.

- TILLYARD, R. J., The Panorpoid Complex, Part 3: The Wing-Venation. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **44**, 533—718, 1919.  
 —, Alleged rhaetic craneflies. Nature, **116**, 676—677, 1925.  
 —, Permian Diptera from Warner's Bay, N. S. W. Nature, **123**, 778—779, 1929.  
 —, The Panorpoid Complex in the British Rhaetic and Lias. Fossil Insects, No. 3. London (B. M.), 1933.  
 —, A new upper triassic Insect bed in Queensland. Nature, **138**, 719—720, 1936.  
 —, The ancestors of the Diptera. Nature, **139**, 66—67, 1937.  
 TOKUNAGA, M., A morphological study of a Nymphomyiid fly. Philipp. Journ. Sci., **56**, 127—214, 1935.  
 TONNOIR, A. L. & EDWARDS, F. W., New Zealand Fungus Gnats. Trans. Proc. N. Zeal. Inst., **57**, 747—878, 1927.  
 VIGNON, P., Introduction à de nouvelles recherches de morphologie comparée sur l'aile des insectes. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, **6**, 89—123, 1929.  
 —, L'aile primitive des Diptères. Enc. Ent. B II, Dipt., **6**, 142—143, 1932.  
 VIGNON, P. & SÉGUY, E., Sur la présence de la nervure médiane haute chez les Dipières. Compt. Rend. Ac. Sci. Paris, **188**, 1699—1702, 1929.  
 WIELAND, G. R., Rhaetic crane-flies from South America. Amer. Journ. Sci., (5) **9**, 21—28, 1925.

## Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius L.* und *Semiothisa liturata Cl.* auf vergleichend-biozönotischer Grundlage

Von WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

### II. Über die Faktoren, die die Populationsdichteunterschiede der beiden Spannerarten in verschiedenen Kiefernwaldtypen außerhalb einer Massenvermehrung verursachen

(Mit 2 Textfiguren)

	Inhalt	Seite
Einleitung, Aufgabenstellung und Arbeitsmethodik . . . . .	389	
I. Biocönologische Analyse . . . . .	395	
A. Allgemeines . . . . .	395	
B. Raumstruktur-Untersuchungen . . . . .	396	
1. Abiotische Raumstruktur (Lage; Makroklima und Bodenverhältnisse; Bestandesklima und Bodenverhältnisse). . . . .	396	
2. Biotische Raumstruktur (Bestandesalter, Bestandesgröße, Baumhöhe, Stammdurchmesser, Ertragsklasse und Kronenschluß; Bestandesnadelmasse) . . . . .	401	
C. Inventar-Untersuchungen . . . . .	404	
1. Floristische Artenaufnahme . . . . .	405	
2. Faunistische Artenaufnahme . . . . .	408	
D. Korrelationsstruktur-Untersuchungen . . . . .	412	
1. Puppenstadium (Ausgangs- und Endpopulation; Vernichtungsfaktoren) .	413	
2. Falterstadium (Ausgangspopulation; Vermehrungsfaktoren; Vernichtungsfaktoren) . . . . .	423	