download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart | 1. April 1966 | Nr. 150

Fannia scalaris Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae)

574.0643
S937

Von Willi Hennig, Stuttgart

SMITHSONIAN
MAY 18 1957
LIBRARIES

Mit 6 Abbildungen

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß der morphologische Unterschied zwischen den im Baltischen Bernstein vorkommenden Insektenarten und ihren rezenten Verwandten oft nur sehr gering ist. Aber nur in sehr wenigen Fällen sind gar keine Unterschiede gefunden worden. Als Beispiel dafür, daß rezente Arten schon im Bernstein vorkommen, werden nur *Euthyrrhapha pacifica* Coqu. (Blattidae), *Tetracha carolina* L. (Cicindelidae), *Nemadus colonoides* Kr. (Silphidae), *Petiolaria anomala* Blood & Kryger (Myrmaridae) und *Polyxenus lagurus* L. (Myriopoda) genannt. Der Beweis, daß sich die Nachkommen einer Art aus der Bernsteinzeit bis zur Gegenwart tatsächlich überhaupt nicht verändert haben, ist allerdings sehr schwer zu führen; denn es gibt ja auch in der rezenten Fauna ganze Gruppen von Arten, die nur schwer und nur etwa mit Merkmalen des männlichen Kopulationsapparates voneinander zu unterscheiden sind. Eine so genaue Untersuchung ist aber auch bei den am besten erhaltenen Bernsteineinschlüssen im allgemeinen nicht möglich. Man muß daher immer damit rechnen, daß selbst bei genauester Übereinstimmung in allen erkennbaren Merkmalen verborgene Unterschiede vorhanden sein könnten.

Noch wichtiger ist aber eine andere Überlegung: Selbst wenn sich zeigen sollte, daß in zahlreichen Merkmalen zwischen einer bestimmten Art A der Bernsteinzeit und einer bestimmten rezenten Art a vollkommene Übereinstimmung besteht, würde man nicht ohne weiteres schließen dürfen, daß die Art a alle rezenten Nachkommen der Bernsteinart A umfaßt. Es könnte ja doch sein, daß andere Nachkommen der Art A ihre Merkmale so verändert haben, daß sie in der Gegenwart nicht nur verschiedene Arten b, c, d ... bilden, sondern in einem System, das nach der morphologischen Ähnlichkeit klassifiziert, sogar in verschiedene Gattungen gestellt werden (vgl. dazu Abb. 1 bei Hennig 1965 b). Um zu entscheiden, ob diese Möglichkeit gegeben ist oder nicht, hat man zu untersuchen, ob die Übereinstimmung zwischen den Bernsteinfossilien A und der rezenten Art a ausschließlich ursprüngliche Merkmale betrifft oder ob auch Übereinstimmungen in (im Vergleich zu den Merkmalen anderer Arten: b, c, d ...) abgeleiteten Merkmalen vorhanden sind, die es unmöglich oder mindestens unwahrscheinlich machen, daß außer der Art a auch andere rezente Arten, b, c, d ..., von der Bernsteinart A abstammen.

Solche Untersuchungen sind meines Wissens bei keiner der oben genannten Arten aus dem Bernstein, die mit rezenten Arten identisch sein sollen, durchgeführt worden.

Bei dem nachstehend beschriebenen Männchen aus dem Baltischen Bernstein lassen sich keine Merkmale feststellen, die von denen der rezenten Art *Fannia scalaris* Fabr. verschieden wären. Das ist deswegen so bemerkenswert, weil die Übereinstimmung zwischen dem Männchen aus dem Bernstein und denen der rezenten Art *F. scalaris*

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

auch wenigstens zwei (im Vergleich zu sämtlichen Fanniinae) abgeleitete Merkmale betrifft, von denen man kaum annehmen kann, daß sie bei denjenigen Arten, denen sie fehlen, verlorengegangen sind.

Diese beiden Merkmale sind die Hakenborsten an der Mittelhüfte (cx_2) und der auffällige Höcker auf der Innenseite der Mittelschiene (t_2). Beides sind sekundäre Geschlechtsmerkmale, die nur beim Männchen vorhanden sind.

Die Hakenborsten der Mittelhüften sind an sich nicht auf *Fannia scalaris* beschränkt, sie kommen auch bei anderen Arten der *scalaris*-Gruppe vor, zu der nach Chillcott (1960) etwa 15 rezente Arten gehören. Wahrscheinlich sind sie in dieser *scalaris*-Gruppe entstanden. Auch Chillcott führt sie in seiner Übersicht der bei den Fanniinae auftretenden Merkmale unter den abgeleiteten („advanced") Merkmalen an. Die betreffenden Borsten fehlen bei einigen Arten der *scalaris*-Gruppe („*incisura*-Komplex"), und Chillcott nimmt wohl mit Recht an, daß sie hier primär fehlen und nicht etwa sekundär verlorengegangen sind.

Fannia scalaris ist die einzige Art der Fanniinae, bei der drei solche Hakenborsten vorhanden sind (vgl. Textfig. 6 bei Hennig 1955). Bei dem Männchen aus dem Bernstein ist allerdings nur eine zu erkennen. Das liegt aber daran, daß die Region der Mittelhüften hier weitgehend durch die darüber liegenden Tarsen verdeckt ist (Abb. 1 A). Aus der Lage der erkennbaren Borste muß man aber schließen, daß es nicht diejenige

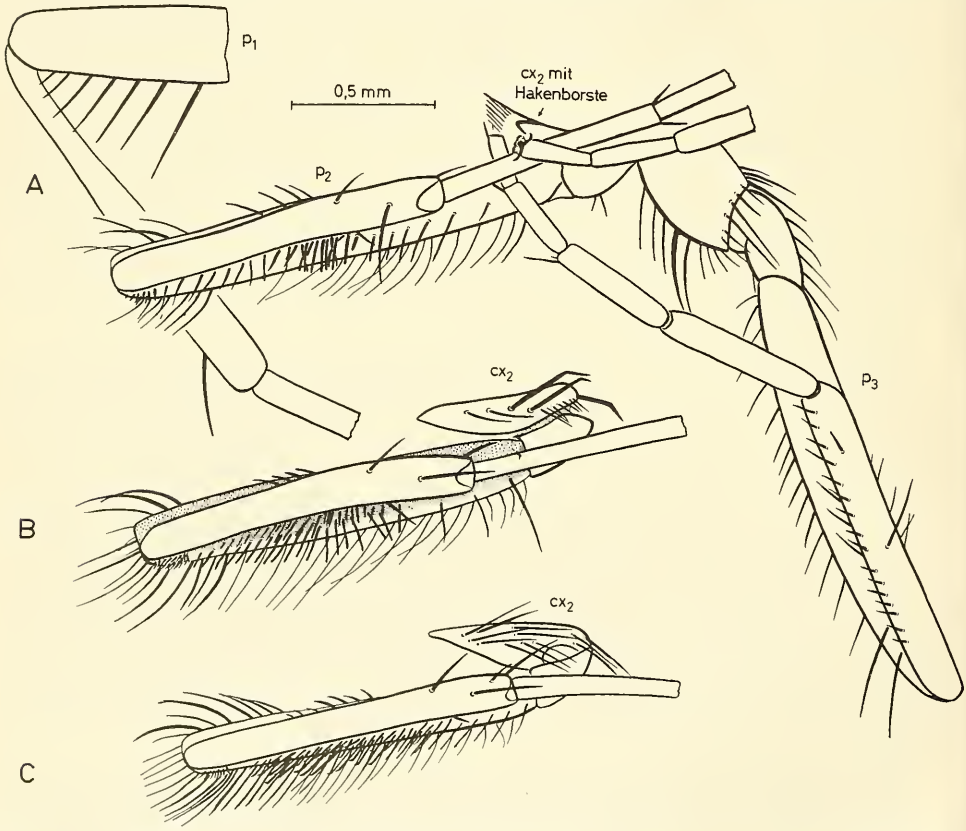

Abb. 1. A: Beine der rechten Körperhälfte des Männchens von *Fannia scalaris* aus dem Bernstein. B: Rechtes Mittelbein (p_2) eines rezenten Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. C: Rechtes Mittelbein (p_2) eines Männchens von *Fannia coracina* Loew (rezent). In den Teilfiguren B und C (rezente Exemplare) ist das Mittelbein ungefähr in der gleichen Lage gezeichnet wie bei dem Exemplar aus dem Baltischen Bernstein (Teilfig. A).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Borste ist, die bei den meisten Arten der *scalaris*-Gruppe als einzige vorhanden ist und die am Ende der Mittelhüften steht („1" in Textfig. 6 bei HENNIG 1955), sondern eine der beiden Borsten (wahrscheinlich „3") am Außenrande der Hüfte, die nur bei *scalaris* vorkommen.

Fannia scalaris und *F. coracina* Loew (eine andere Art der *scalaris*-Gruppe) sind auch die beiden einzigen Arten, nicht nur der *scalaris*-Gruppe, sondern der rezenten Fanniinae überhaupt, bei denen in der Distalhälfte der Mittelschiene auf der Innenseite ein charakteristischer Höcker vorhanden ist. Der Höcker von *coracina* (Abb. 2 C) unterscheidet sich allerdings ein wenig von dem von *scalaris* (Abb. 2 B). Bei dem Männchen aus dem Bernstein stimmt der Höcker (Abb. 2 A) bis in die feinsten Einzelheiten des Umrisses und der Bedörnelung mit dem von *scalaris* (Abb. 2 B) überein. Übrigens fehlen bei *F. coracina* die Hakendornen an den Mittelhüften, die bei *scalaris* wie bei dem Männchen aus dem Bernstein vorhanden sind.

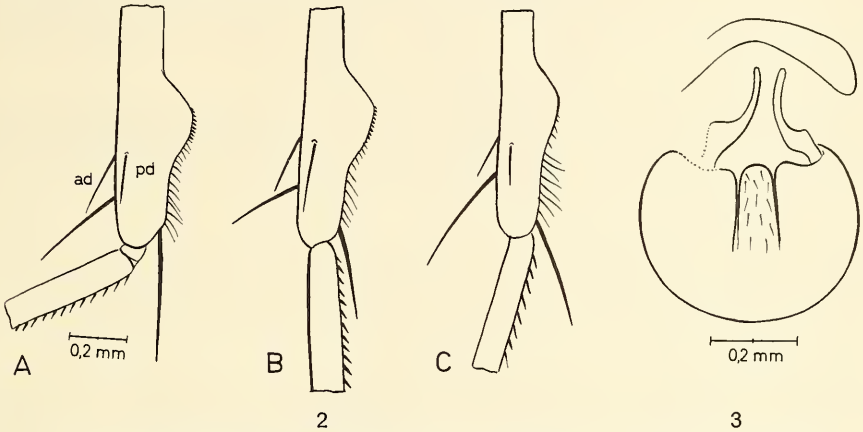

Abb. 2. Endabschnitt der Mittelschiene (t_2) des Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. (A: aus dem Bernstein, B: rezent).
Abb. 3. Hypopygium des Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. aus dem Bernstein.

Weiterhin ist für *scalaris* auch eine bestimmte Differenzierung der Beborstung auf der Unterseite der Mittelschenkel (f_2) charakteristisch, die, soweit erkennbar, in ganz gleicher Weise bei dem Männchen aus dem Bernstein, nicht aber bei *F. coracina* vorhanden ist (Abb. 1). Daß die Übereinstimmung zwischen dem Bernsteinfossil und den rezenten Männchen von *Fannia scalaris* auch in den anderen erkennbaren Merkmalen besteht, geht aus der weiter unten folgenden Beschreibung hervor.

Völlige Sicherheit darüber, daß zwischen der Art (Fortpflanzungsgemeinschaft), zu der das vorliegende Männchen zur Bernsteinzeit gehört hat, und der rezenten *Fannia scalaris* Fabr. wirklich keinerlei Unterschiede bestanden haben, und daß sich das Männchen aus dem Bernstein, wenn man es zum Leben erwecken könnte, wirklich in die von den rezenten Individuen der *Fannia scalaris* gebildete Fortpflanzungsgemeinschaft einfügen würde, läßt sich natürlich nicht gewinnen. Es sind bei dem Bernsteinfossil ja auch nicht alle Merkmale (z. B. Färbung und Bestäubung) erkennbar, an denen sich möglicherweise Unterschiede zeigen könnten. Aber die Unterschiede würden, wenn sie überhaupt vorhanden sind, doch nur äußerst geringfügig sein.

Ebensowenig läßt sich streng „beweisen", daß die rezente Art *Fannia scalaris* wirklich die Nachkommenschaft derjenigen Art umfaßt, zu der das Männchen aus dem Bernstein zu seiner Zeit gehört hat. Aber die Wahrscheinlichkeit ist so groß wie sie, den Umständen nach, nur immer sein kann. Es läßt sich kaum ein Fall denken, in dem eine solche Annahme mit größerer Sicherheit begründet werden könnte.

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY MAY 16 1967 LIBRARY

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Ebenso groß ist die Wahrscheinlichkeit, daß außer *scalaris* keine andere bekannte rezente Art zur Nachkommenschaft der in Frage stehenden Art aus der Bernsteinzeit gehört. Man müßte sonst annehmen, daß die speziellen Differenzierungen der Mittelbeine, die für die Bernsteinart so charakteristisch sind, zwar bei einigen ihrer Nachkommen (nämlich *scalaris*) erhalten, bei anderen aber verlorengegangen sind. Das ist sehr unwahrscheinlich.

Fannia scalaris ist eine sehr euryöke Art, deren Larven unter den verschiedensten Bedingungen leben können: Sie sind in Dünger, in Pilzen, in Wespen- und Vogelnestern, in toten und noch lebenden Landschnecken sowie in Schmetterlingsraupen gefunden worden. Die weite Verbreitung, die sie allerdings wohl sicher zum Teil der Verschleppung durch den Menschen verdankt, zeigt auch, daß die Art unter sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen leben kann. Sie ist von der Nordküste Skandinaviens bis nach Nordafrika und den Kanarischen Inseln verbreitet. Man kann sich unschwer vorstellen, daß eine solche Art die Veränderungen langer Zeiträume überdauern kann, ohne sich selbst zu verändern. *Fannia scalaris* ist wahrscheinlich ein „successful universalist" im Sinne von Mayr (1959).

Außerhalb der paläarktischen Region ist *Fannia scalaris* auch in Südaustralien, in Südafrika und im südlichen Südamerika, nicht aber in den eigentlichen Tropen gefunden worden. Wenn man annehmen darf, daß eine Art, die sich seit der Bernsteinzeit in ihren morphologischen Merkmalen nicht im geringsten verändert hat, auch in ihren ökologischen Ansprüchen unverändert geblieben sein wird, dann muß man schließen, daß sie auch während der Bernsteinzeit nicht in Gebieten mit tropischem Klima gelebt haben dürfte. Mit der Annahme, daß im Bernsteinwalde ein subtropisches oder warm gemäßigtes Klima herrschte (Ander 1942, p. 43), ist dagegen die heutige Verbreitung von *Fannia scalaris* wohl verträglich.

Der Nachweis von *Fannia scalaris* oder doch jedenfalls einer Art der *scalaris*-Gruppe im Baltischen Bernstein ist von großer Bedeutung, weil er (von den Glossinidae und Pupipara abgesehen) der einzige Fossilfund aus der Familie Muscidae s. l. (im Sinne von Hennig 1965 a) ist, mit dem sich etwas anfangen läßt. Er bestätigt zunächst die Annahme, daß das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Fanniinae und den übrigen „Unterfamilien" der Muscidae zur Bernsteinzeit bereits bestanden haben muß. Die Zugehörigkeit des Bernsteinfossils zu einer relativ untergeordneten Artengruppe der Fanniinae spricht sogar dafür, daß dieses Schwestergruppenverhältnis schon verhältnismäßig lange vor der Bernsteinzeit entstanden sein muß. Die Annahme, daß die Fanniinae, ebenso wie die übrigen „Unterfamilien" der Muscidae, eher den Familien als den Unterfamilien der sogenannten Acalyptratae und der Säugetiere entsprechen (Hennig 1965 a), ist demnach gut begründet.

Interessant ist auch eine andere Frage, auf die der Bernsteinfund einiges Licht wirft. Von den beiden Schwestergruppen, die man bei den Muscidae unterscheiden muß, umfassen die Fanniinae etwas über 200, die übrigen Muscidae aber wahrscheinlich mehr als 3000 beschriebene rezente Arten. Dieses Verhältnis wird sich auch durch künftige Neubeschreibungen nicht entscheidend ändern. Daraus ergibt sich die Frage, wie die so verschiedene Artenzahl der beiden Schwestergruppen zu erklären ist. Den Teilgruppen der Fanniinae (die auch und sicherlich richtiger als Familie bezeichnet werden) spricht man im allgemeinen nur den Rang von Gattungen oder Artengruppen einer einzigen Gattung zu, während man bei den Muscidae s. str. mehrere Unterfamilien und Tribus unterscheidet, von denen einige mehr Arten umfassen als die gesamten „Fanniinae".

Sind nun die Teilgruppen („Gattungen" und „Artengruppen") der Fanniinae ebenso alt wie die „Unterfamilien" der Muscidae s. str. und haben sie innerhalb einer gleich langen Entwicklungszeit nur entsprechend weniger Arten hervorgebracht als diese oder sind etwa alle rezenten Arten der Fanniinae auf eine gemeinsame Stamm-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

art zurückzuführen, die in viel späterer Zeit gelebt hat als die Stammarten der einzelnen Unterfamilien der Muscidae s. str.? In diesem Falle würde die Gesamtheit der rezenten Fanniinae, obwohl diese als Gesamtgruppe natürlich genauso alt sind wie ihre Schwestergruppe, die Muscidae s. str., doch nur einer Teilgruppe der Muscidae s. str. mit wahrscheinlich ähnlicher Artenzahl entsprechen, und man müßte, um den großen Unterschied in der Zahl der rezenten Arten bei den Fanniinae und den Muscidae s. str. zu erklären, annehmen, daß bei den Fanniinae im Gegensatz zu den Muscidae s. str. viele der in älterer Zeit (d. h. vor der Zeit, in der die letzte gemeinsame Stammart aller rezenten Arten lebte) entstandenen Arten ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Um von dem Bernsteinfunde her zu dieser Frage Stellung zu nehmen, müßte man die Stellung von *Fannia scalaris* im Stammbaum der Fanniinae mit hinreichender Genauigkeit kennen. CHILLCOTT (1960) hat einen Stammbaum („Dendrogram of relationships") der Fanniinae entworfen, mit dem ich mich schon an anderer Stelle (1965 a) auseinandergesetzt habe. Die Annahme, daß zwischen der *canicularis*-Gruppe (einschließlich der „Gattungen" *Platycoenosia, Piezura* und *Euryomma*) und den übrigen Arten der Gattung *Fannia* (einschließlich der „Gattung" *Coelomyia*) ein Schwestergruppenverhältnis besteht, ist zwar nicht völlig sicher begründet, aber doch recht wahrscheinlich. Dieses Schwestergruppenverhältnis müßte, da der Bernsteinfund zu einer der beiden Schwestergruppen gehört, bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sein.

In der zweiten Gruppe, die alle Fanniinae mit Ausnahme der *canicularis*-Gruppe umfaßt, unterscheidet CHILLCOTT wiederum zwei engere Schwestergruppen, die allerdings weniger gut begründet sind. Da aber eine der beiden von CHILLCOTT angenommenen Schwestergruppen die *scalaris*-Gruppe ist, zu der das vorliegende Bernsteinfossil gehört, ergibt sich zwangsläufig, daß dann, wenn wir annehmen, daß CHILLCOTTS Diagramm unrichtig ist, die Zahl der monophyletischen Teilgruppen der Fanniinae, die schon zur Bernsteinzeit existiert haben müssen, größer anzusetzen wäre als dann, wenn wir unterstellen, daß CHILLCOTTS Verwandtschaftsdiagramm richtig ist.

Die *scalaris*-Gruppe selbst umfaßt nach CHILLCOTT etwa 15 rezente Arten. Da von der Bernsteinart wohl die rezente Art *scalaris*, schwerlich aber alle rezenten Arten dieser Gruppe abgeleitet werden können (mindestens nicht der *incisura*-Komplex), muß man annehmen, daß selbst diese kleine *scalaris*-Gruppe zur Bernsteinzeit bereits mit mehreren Arten vertreten war, die zu Stammarten verschiedener rezenter Arten bzw. Arten-Komplexe dieser Gruppe geworden sind. Man kann natürlich von dem Alter der *scalaris*-Gruppe und ihrer Teilgruppen nicht ohne weiteres auf andere Gruppen schließen, von denen keine Funde aus dem Bernstein vorliegen. Es wäre aber recht merkwürdig, wenn nicht wenigstens für die eine oder andere Artengruppe dasselbe gelten sollte wie für die *scalaris*-Gruppe. Am wahrscheinlichsten ist das wohl für die *canicularis*-Gruppe.

CHILLCOTT (1960) hat auch einige Vorstellungen über die Ausbreitungsgeschichte der Fanniinae entwickelt. Er vertritt die Ansicht, daß der älteste Faunenaustausch zwischen der paläarktischen und der nearktischen Region, an dem schon einige wenige Artengruppen beteiligt waren, im späten Eocän stattgefunden hat. Diese Annahme steht in Einklang mit der aus dem Bernsteinfund abgeleiteten Folgerung, daß die Fanniinae im späten Eocän tatsächlich schon in einige Artengruppen — die Mindestzahl, zu der wir gezwungen werden, wenn wir das Verwandtschaftsdiagramm CHILLCOTTS zugrunde legen, ist 4 — aufgespalten waren.

Wir werden also von verschiedenen Erwägungen her zu der Annahme gezwungen, daß mindestens einige Artengruppen der Fanniinae ihrem Alter nach den „Unterfamilien" der Acalyptratae und den „Familien" der Säugetiere entsprechen. Die Systematik wird eines Tages Folgerungen aus dieser Erkenntnis ziehen müssen, zumal

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Chillcott gezeigt hat, daß die gegenwärtige Gattungseinteilung der Fanniinae die Verwandtschaftsverhältnisse nicht richtig zum Ausdruck bringt und die „Gattung" *Fannia* des gegenwärtigen Systems ohne Zweifel eine paraphyletische Gruppe ist.

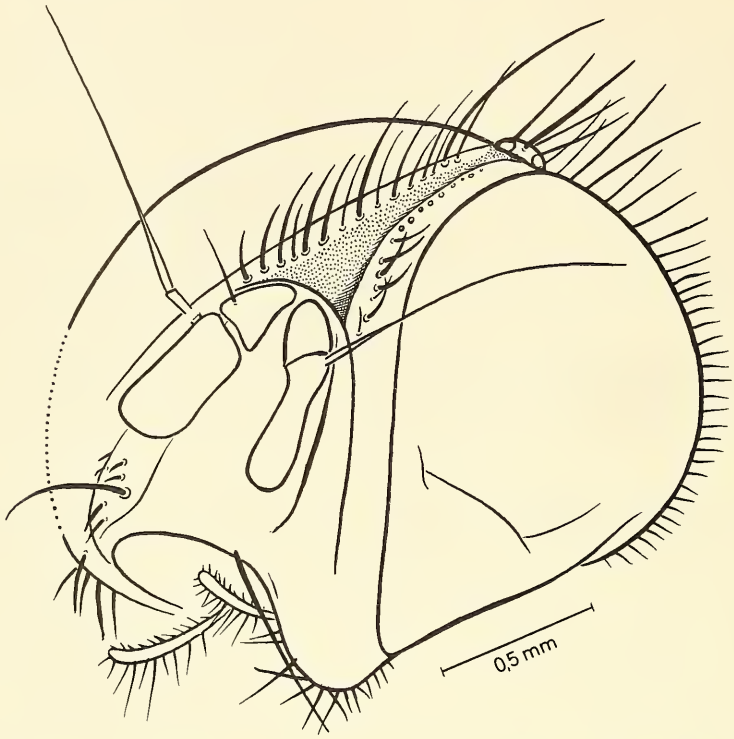

Abb. 4. Kopf des Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. aus dem Bernstein.

Beschreibung des vorliegenden Bernstein-Fossils

1 ♂ Nr. In. 22 305 im British Museum (Nat. Hist.), Dept. of Palaeontology, mit der Angabe „Dr. H. Loew Colln. Purch. July 1922".

Das Tier ist leider nicht in einem sehr befriedigenden Zustande in den Bernstein eingebettet worden. Die Flügel sind gekrümmt, gefaltet und teilweise zerrissen; die Beine liegen so, daß sie sich gegenseitig und Teile des übrigen Körpers verdecken; andere Körperabschnitte liegen unter großen Luftblasen verborgen. Kopf und Thorax sind tiefschwarz, so daß die Beborstung nur mit Mühe und nur durch die Ausnutzung verschiedener Beleuchtungseffekte erkennbar ist. Die Tergite des Abdomens sind teilweise aufgerissen. Außerdem ist der Bernstein selbst durch zahlreiche feine Staubpartikel getrübt und mit Luftspalten durchsetzt. Trotzdem sind bei sorgfältiger Untersuchung alle wichtigen Merkmale so sicher zu erkennen, daß ein Vergleich mit rezenten Individuen bis in Einzelheiten hinein durchführbar ist.

Der Kopf (Abb. 4 und 5) ist überall tiefschwarz. Von der silbernen Bestäubung der Orbiten und Wangen ist nichts erkennbar. In der Breite der Wangen und der Stirn scheinen keinerlei Unterschiede gegenüber rezenten Individuen zu bestehen. Die Anzahl, Länge und Ausdehnung der ori entspricht denen rezenter Individuen. Die in den beiden Abbildungen (Abb. 5 A und 5 B) erkennbaren Unterschiede liegen innerhalb der Variationsbreite der rezenten Art. Es wäre bei genügend langem Suchen sicherlich möglich, rezente Individuen zu finden, die in jeder Einzelheit mit dem Männchen aus dem Bernstein übereinstimmen. Länge und Form des 3. Fühlergliedes und die äußerst kurze, nur bei starker Vergrößerung erkennbare Behaarung der Fühlerborste wie bei

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

der rezenten Art. In der Länge, Form und Beborstung der Palpen ist ebensowenig ein Unterschied zu erkennen wie in der Beborstung des Vibrissenfeldes. Vom Rüssel ist nur ein kurzes Stück des Haustellums mit den Labellen erkennbar.

Thorax (Abb. 6 A) tiefschwarz, auf dem Mesonotum etwas glänzend. Länge der Grundbehaarung, der kaum differenzierten pra und Makrochaeten wie bei *scalaris*. Acr in zwei Reihen, zwischen denen in der Mittellinie eine einfache Reihe feinerer, nicht sehr zahlreicher Börstchen steht (Abb. 6 A) wie bei *scalaris*. Sternopleuren nicht erkennbar.

Flügel (Abb. 6 B—D) glashell. Der für die Fanniinae so charakteristische Verlauf der sc und der Analader (cu_{1b} + 1a) ist, ebenso wie die leichte Konvergenz der Endabschnitte von r_{4+5} und m_1 deutlich zu erkennen. Schüppchen und Halteren nicht sichtbar.

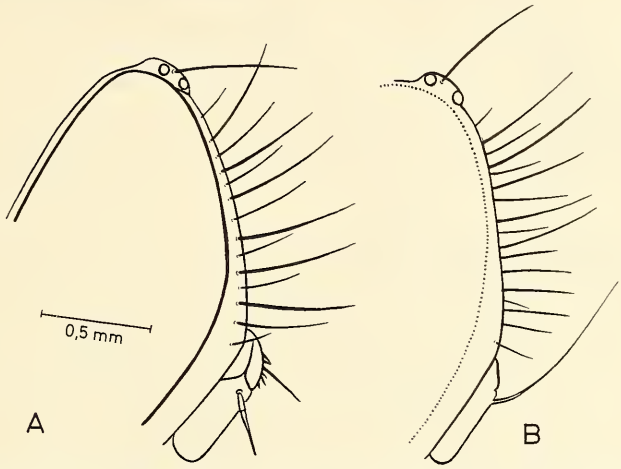

Abb. 5. Profilansicht des Kopfes (Vorderrand) von *Fannia scalaris* Fabr. (mit Frontorbitalborsten). A: rezentes Männchen. B: Männchen aus dem Bernstein.

Von der Zeichnung des Abdomens ist nichts zu erkennen. Die Verletzung der Tergite hat aber, wahrscheinlich schon vor der Einbettung des Tieres im Bernstein, eine Mazerierung bewirkt, die das Abdomen im durchfallenden Licht fast vollkommen durchsichtig erscheinen läßt. So ist nicht nur die schmale, streifenförmige Gestalt der vorderen Sternite, sondern auch das Hypopygium (Abb. 3) deutlich zu erkennen. Surstyli und Mesolobus weichen nicht im geringsten von rezenten Männchen von *scalaris* ab. Sogar der etwas korkzieherartige Processus bacilliformis (Chillcott) ist, wenn auch sehr undeutlich, zu erkennen.

Die Vorderbeine (Abb. 1 A) weichen nicht von *scalaris* ab. Die wahrscheinlich gelbe Aufhellung der t_1 ist deutlich; nur etwa das Distaldrittel ist undurchsichtig schwarz. Die Coxalregion der p_2 ist weitgehend durch die darüber gelegten Tarsen verdeckt. Durch eine sehr kleine Lücke ist eine Hakenborste mit aller Deutlichkeit zu erkennen (Abb. 1 A). Ihrer Lage nach kann es sich auf keinen Fall um die Hakenborsten am unteren Ende der cx_2 („1" in Textfig. 6 bei Hennig 1955), sondern nur um eine der beiden Borsten am Außenrande handeln. Da über der erkennbaren Hakenborste eine einfache Borste deutlich sichtbar ist, handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um die oberste Hakenborste („3" in Textfig. 6, l. c.). Die andere („2" in Textfig. 6, l. c.) ist leider nicht zu erkennen. Da aber Hakenborsten am Außenrande der cx_2 unter allen rezenten Fanniinae nur bei *Fannia scalaris* vorkommen, ist das Vorhandensein wenigstens einer solchen Borste bei dem Männchen aus dem Bernstein eine besonders ein-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

drucksvolle Übereinstimmung mit dieser rezenten Art. Die Mittelschenkel (f_2) sind nur auf der rechten Körperseite von unten her zu erkennen. Zu beiden Seiten der gegen den Schenkel gepreßten Tibia sind Reihen kräftiger Borsten vorhanden wie bei *scalaris*. In der hinteren Reihe stehen die Borsten distal der Mitte, dort wo der Höcker der Schiene (siehe unten) dem Schenkel anliegt, etwas dichter. Auch darin stimmt das Männchen aus dem Bernstein, bei dem im durchfallenden Licht jede einzelne Borste zu erkennen ist, mit rezenten Männchen von *scalaris* vollkommen überein. Von der

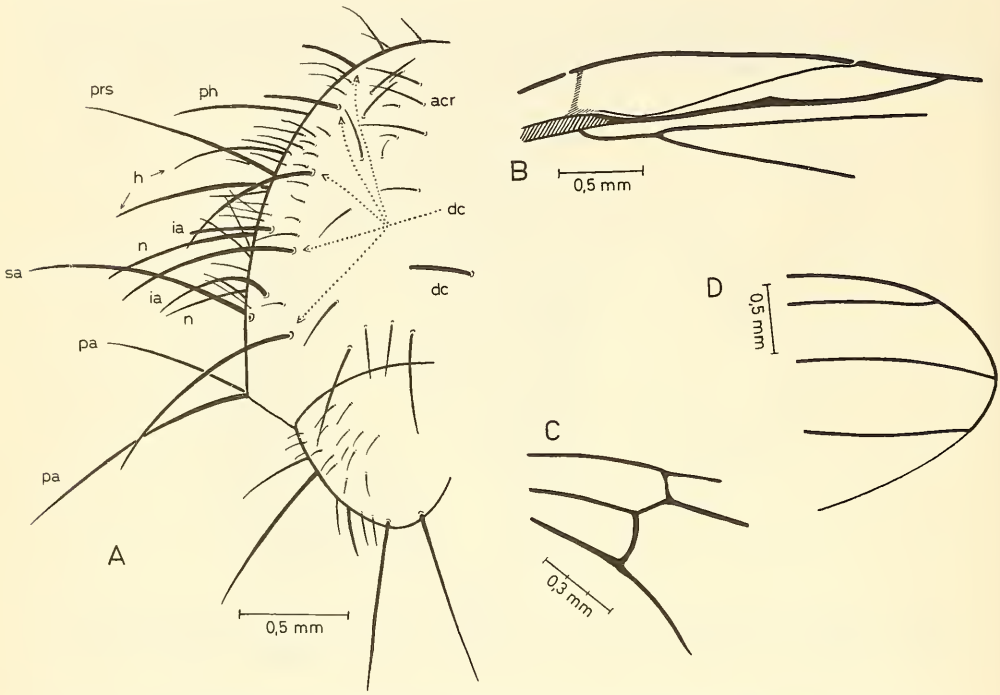

Abb. 6. *Fannia scalaris* Fabr. (♂) aus dem Baltischen Bernstein.
A: Thorax (Dorsalansicht, linke Hälfte). B: Vorderrand der proximalen Flügelhälfte. C: Region der Analzelle und -ader des Flügels. D: Flügelspitze.

rechten Mittelschiene (t_2; Abb. 2 A) ist die Distalhälfte in Seitenansicht erkennbar. Der hier auf der Innenseite vorhandene Höcker stimmt in allen Einzelheiten mit dem entsprechenden Höcker der rezenten Männchen von *scalaris* (Abb. 2 B) überein. Ein vergleichbarer Höcker ist unter den rezenten Arten nur bei *F. coracina* Loew (die ebenfalls in die *scalaris*-Gruppe gehört) vorhanden. Er ist aber bei *coracina* (Abb. 2 C) etwas gleichmäßiger gerundet, und die bei *scalaris* vorhandenen Dörnchen (Abb. 2 A, B) am oberen Teil des Innenrandes fehlen bei *coracina*. In Größe, Umriß und in der Ausstattung des oberen Innenrandes mit sehr kurzen Dörnchen stimmt der Höcker des Männchens aus dem Bernstein (Abb. 2 A) genau mit dem der rezenten *scalaris* und nicht mit *coracina* überein. Je eine Anterodorsal- und eine Posterodorsalborste ist auch bei dem Bernsteinfossil vorhanden.

Die sekundären Geschlechtsmerkmale am Mittelbein des Männchens von *scalaris* sind so charakteristisch, daß man allein an einem solchen Mittelbein die Art mit völliger Sicherheit erkennen könnte. Es ist daher besonders eindrucksvoll, daß genau die gleichen Merkmale (abgesehen davon, daß von den 3 Hakenborsten der cx_2 nur 1 erkennbar ist) auch bei dem Männchen aus dem Bernstein erkennbar sind.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Die Hinterbeine (Abb. 1 A) sind auf beiden Körperseiten von unten her zu erkennen. Die Haare auf der Innenseite der Hüften (cx_3) sind links deutlich. Die Beborstung der Schenkel (f_3) ist leider nur unvollkommen sichtbar, da die Schienen an die Schenkel angepreßt sind. Neben den Schienen sind im distalen Drittel nur einige lange av-Borsten erkennbar. Das sind auch die einzigen Borsten, die bei rezenten Männchen von *scalaris* auffallen, wenn man die Hinterbeine in die gleiche Stellung bringt, in der sie sich bei dem Bernsteinfossil befinden (Abb. 1 B). Die proximalen av-Borsten sind bei rezenten Exemplaren von *scalaris* kurz. Nichts spricht dagegen, daß sie auch bei dem Männchen aus dem Bernstein vorhanden, aber wegen der Lage der Schienen nicht sichtbar sind. Posteroventralborsten fehlen wahrscheinlich bei dem Bernsteinfossil wie bei rezenten Exemplaren. Da die Hinterschienen (t_3) bei dem Männchen im Bernstein etwas verschieden liegen, sind Einzelheiten der Beborstung zum Teil an der einen, zum Teil an der anderen besser erkennbar. Es scheinen keine Unterschiede zu den rezenten Individuen von *scalaris* zu bestehen, obwohl die Zahl der Borsten nicht ganz genau festgestellt werden kann. Einige av, eine Kammreihe von ad, 2 pd und wenige feine pv sind wie bei rezenten Individuen erkennbar.

Die Körperlänge ist wegen der Lage und teilweisen Beschädigung des Tieres nicht genau feststellbar. Der Kopfumriß deckt sich aber fast genau mit dem im gleichen Maßstabe gezeichneten Kopfumriß eines rezenten Männchens von *scalaris*. Es ist daher sicher, daß die Größe des Männchens aus dem Bernstein innerhalb der Variationsbreite der rezenten Art *scalaris* liegt.

Die so vollkommene Übereinstimmung des Bernsteinfossils mit einer rezenten Art läßt die Frage aufkommen, ob es sich bei dem Einschlußmittel wirklich um Bernstein und nicht vielleicht um Kopal handelt. Abgesehen von den äußeren Merkmalen (Aussehen, Färbung, Härte und Geruch beim Zurechtschneiden und -schleifen) ist die Annahme, daß es sich wirklich um Bernstein handelt, sicher dadurch begründet, daß im gleichen Block (jetzt zur Untersuchung durchgeschnitten) außer einer kleinen Dolichopodide noch mehrere der bekannten Sternhaare von Pflanzen (hauptsächlich Eichen) eingeschlossen waren, die nach Andrée (1951) zu den häufigsten Bernstein-Einschlüssen gehören. Außerdem stammt das Stück, das auch als „Amber, Baltic, Germany" beschriftet ist, aus der Sammlung Loew, aus der mir sonst keine Kopalstücke bekannt sind.

Crowson (1965) hat vor kurzem gefordert, daß in allen Fällen, in denen Bernstein-Inklusen mit rezenten (insbesondere mit rezenten europäischen) Arten identisch zu sein scheinen, der Verdacht geprüft werden sollte, ob es sich vielleicht um Fälschungen handelt.

"Wheeler (1914) in his study of amber ants, may have been deceived by artificial inclusions of modern European ants in amber, e. g. *Formica flori* and *Lasius schiefferdeckeri*." Aber ganz abgesehen davon, daß die beiden von Crowson genannten Ameisenarten nicht rezent, sondern ausschließlich aus dem Bernstein bekannt sind, spricht die Tatsache, daß Wheeler nicht weniger als 1022 Exemplare von *Formica flori* Mayr im Bernstein fand, und daß er *Lasius schiefferdeckeri* Mayr in einigen Fällen zusammen mit *Iridomyrmex geinitzi* Mayr (von der ihm 4539 Exemplare aus dem Bernstein bekannt waren) im gleichen Bernsteinblock feststellte, entschieden gegen die Annahme, daß er einer Täuschung zum Opfer gefallen ist. Wasmann (1929, Bernsteinforschungen 1, p. 57) fand *Formica flori* Mayr zusammen mit dem Holotypus von *Eopaussus balticus* im gleichen Bernsteinblock.

Für die Annahme, daß durch Fälschungen das Vorkommen rezenter Arten im Bernstein jemals vorgetäuscht worden ist, liegen meines Wissens bisher keine Gründe vor, und auch im vorliegenden Falle kann sie als völlig unbegründet gelten.

Anmerkung über andere fossile Anthomyiidae und Muscidae[1]

Die älteste unter dem Namen *Musca* beschriebene Art (*Musca lithophila* Germar 1839) aus dem Jura von Solnhofen ist eine Blattide (*Lithoblatta lithophila* Germar bei Handlirsch 1908, p. 530). *Remalia sphinx* Giebel 1856, ebenfalls aus dem Jura

[1] Genauere Literaturangaben für die Zitate aus älterer Zeit bei Handlirsch (1908).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

(Malm von England), wurde nach HULL (1945, Bull. Mus. Comp. Zool. 95, p. 345) zuerst als Muscide beschrieben. Das Fossil ist undeutbar, gehört aber sicherlich ebenfalls nicht zu den Muscidae.

Von den Arten, die SCUDDER (1877 und 1890) aus dem „Oligocän" (nach TOWNSEND aber: Paleocän) von Colorado unter dem Gattungsnamen „*Musca*" beschrieben hat, gehören *ascarides, bibosa, hydropica* und *vinculata* nach TOWNSEND (1942, p. 11, 13, 19) zu den Cuterebridae, Hypodermatidae und anderen Familien mit Hypopleuralborsten. Keine kann mit Sicherheit zu den Muscidae oder Anthomyiidae im heutigen Sinne gestellt werden. Auch für *Anthomyia winchesteri* COCKERELL 1920 (Proc. U. S. Nat. Mus. 57, p. 253) aus dem Green River - Eocän von Colorado muß das nach der ganz ungenügenden Beschreibung und Abbildung festgestellt werden.

Aus dem Baltischen Bernstein hat PRESL (1822) 4 Arten unter dem Gattungsnamen *Musca (longipes, resinosa, setosa, venosa)* beschrieben, die nach der damaligen Verwendung des Namens *Musca* aber ebensogut zu den Acalyptratae gehören können. Die Typen sind leider nicht aufzufinden (siehe dazu HENNIG 1965 b). Ebenso unbrauchbar sind die Hinweise auf „*Musca* spec." (SCHLOTHEIM 1820, SERRES 1824, BURMEISTER 1831, HELM 1896), „*Anthomyia* spec." (BURMEISTER 1831, HELM 1896), „Muscidae spec." (GRAVENHORST 1835) und „*Muscaria* spec." (BURMEISTER 1831, GIEBEL 1896) im Baltischen Bernstein.

Dagegen ist kaum zu bezweifeln, daß die 12 bis 14 Arten aus der Familie „Muscidae" und die 12 Arten aus der Gruppe „Anthomyiina", von denen LOEW (1850) angibt, daß er sie im Bernstein gefunden habe, wirklich zu den hier in Frage stehenden Familien gehört haben. Möglicherweise ist das oben unter dem Namen *Fannia scalaris* Fabr. beschriebene Exemplar das einzige, das aus dem Material LOEWS erhalten ist. Alle anderen Stücke sind verschollen (siehe HENNIG 1965 b).

MEUNIER (1899) erwähnt aus der Sammlung des Provinzialmuseums Königsberg 2 als „Muscidae" und „Anthom." bezeichnete Stücke mit den Nummern $\frac{79}{\text{VI. 15}}$ und $\frac{14660}{\text{VI. 8500}}$. Auch diese sind verschollen. In der Königsberger Sammlung habe ich sie vergebens gesucht. Die Art der von MEUNIER angegebenen Numerierung weist auf Präparate hin, die den Aufdruck „Phys. Oek. Ges." (Physikalisch-ökonomische Gesellschaft) tragen. Bei diesen Präparaten sind die Bernsteinstücke auf schmale Glasstreifen (Objektträger) geklebt. In sehr vielen Fällen sind aber heute nur noch diese Glasstreifen mit Etikettierung erhalten. Die Bernsteinstücke selbst sind abgeplatzt und verlorengegangen. Von den Nummern über 14 000 konnte keine einzige gefunden werden. Es ist also sehr unwahrscheinlich, daß die beiden von MEUNIER erwähnten Stücke erhalten sind.

HANDLIRSCH (1908) führt auch eine „*Stomoxys* spec." an, die GIEBEL (1846, p. 278) aus dem „? Tertiär" beschrieben haben soll. Aber GIEBEL erwähnt an der angegebenen Stelle in einem Kapitel, das sich mit der „dritten Periode" (Tertiär und Diluvium!) beschäftigt, nur einige Dipteren-Gattungen mit Angabe der Herkunft („Bernstein", „Mergel") und der Autoren, die sie erwähnt haben, und fügt dann ohne alle Angaben „*Aphritis. Muscaria. Oestrus. Stomoxya* (sic!). *Helophilus*" hinzu. Die Angabe, daß „*Stomoxys* spec." von GIEBEL aus dem Tertiär oder gar aus dem Bernstein (HANDLIRSCH 1921, p. 269) beschrieben worden sein soll, ist also durchaus irreführend. TOWNSEND (1921, Ins. Insc. Menstr. 9, p. 133) hat der angeblich von GIEBEL beschriebenen Art, offenbar aber ohne die Arbeit dieses Autors überhaupt angesehen zu haben, den Namen *Paleostomoxys giebelii* gegeben. Da sich bei GIEBEL keine Beschreibung findet, sind der Gattungs- wie der Artname TOWNSENDS eindeutige nomina nuda.

Später hat GIEBEL (1862) unter dem Namen *Eriphia setosa* eine weitere Muscide angeblich aus dem Bernstein beschrieben, die dann auch HANDLIRSCH (1908) unter den Bernstein-Fossilien anführt. Aber KLEBS (1910) hat nachgewiesen, daß die von

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

GIEBEL 1862 beschriebenen Insekten „nicht im Bernstein, sondern mit Sicherheit im Kopal liegen", und daß diese Kopaleinschlüsse wahrscheinlich ostindischer Herkunft sind. Daraufhin hat HANDLIRSCH später (1921, p. 269) „*Eriphia*" nur noch aus dem Quartär erwähnt.

Die Typen der von GIEBEL (1862) beschriebenen Insekten sind sämtlich erhalten. Sie befinden sich im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg, und wurden mir von Herrn Dr. G. AUMANN freundlicherweise zur Untersuchung überlassen. Der Typus von *Eriphia setosa* trägt, wie auch KLEBS (1910) angibt, die Nummer 4173 und, vielleicht in der Handschrift von KLEBS, die Bezeichnung „*Eriphia spinosa* Giebel, Type". Schon KLEBS (1910), der die Art irrtümlich unter den Hymenopteren anführt, nennt sie „*spinosa*", statt wie GIEBEL „*setosa*". Offenbar handelt es sich dabei um ein Versehen, das durch die etwa gleiche Wortbedeutung der beiden als Artnamen verwendeten Adjektiva verursacht wurde.

Der Typus gehört in die Gattung *Campylocera* der Familie Pyrgotidae (Acalyptratae). Bei dem geringen Alter des Kopals ist anzunehmen, daß „*Eriphia setosa* Giebel" (= *spinosa* Klebs, errore) mit einer rezenten (afrikanischen?) Art identisch ist. Da eine neuere Bearbeitung der Gattung *Campylocera* fehlt und mir hinreichendes Material nicht zur Verfügung steht, kann ich die Frage nicht endgültig klären. Wichtig ist in diesem Zusammenhange ja auch nur, daß *Eriphia setosa* Giebel aus dem Verzeichnis der fossilen Muscidae zu streichen ist.

Aus dem Oligocän von Europa und Nordamerika sind mehrere Anthomyiidae und Muscidae beschrieben worden, mit denen sich aber ebensowenig anfangen läßt wie mit den bereits erwähnten Arten. Das gilt für die von SCUDDER (1870) unter dem Familiennamen „Muscidae" angeführten, aber nicht beschriebenen und benannten Arten aus dem Oligocän des Green River in Wyoming ebenso wie für die von verschiedenen Autoren unter dem Gattungsnamen „*Anthomyia*" beschriebenen (*burgessi* Scudder 1890: British Columbia; *heymanni* Heyden 1870: Rott im Siebengebirge; *inanimata* Scudder 1890: British Columbia; *laminarum* Cockerell 1917: Florissant, Colorado; *pulcherrima* Meunier 1916: Aix-en-Provence). *Anthomyia pusilla* Förster 1891 (Brunstatt im Elsaß) ist nach THÉOBALD (1937) wahrscheinlich identisch mit der angeblichen Agromyzide *Phytomyza vetusta* Théob. und *Muscidites deperditus* Heyden 1866 (Hessen) gehört nach TOWNSEND (1942, p. 16) augenscheinlich zu den Tachinidae. Auch eine angeblich mit *Stomoxys* nahe verwandte Art ist aus dem Oligocän des Elsaß beschrieben worden (THÉOBALD 1937, Bull. mens. Soc. Sci. Nancy [N. S.] 2 bis, p. 246, pl. V, Fig. 13). Nach der beigegebenen Abbildung ist eine Deutung dieses Fossils nicht möglich. Ebenso unsicher ist die Deutung der vom gleichen Autor (1937, l. c., p. 354, pl. VII, Fig. 5, und pl. XXIII, Fig. 11) beschriebenen und abgebildeten „*Hydrotaea* (?) *maculipennis*" aus dem Oligocän von Aix-en-Provence. Die Art könnte zu einem guten Dutzend verschiedener Gattungen gehören. Nur ihre Zugehörigkeit zu *Hydrotaea* ist nach der Zeichnung (?) und dem Geäder des Flügels unwahrscheinlich.

Nicht besser steht es mit den aus dem Miocän beschriebenen Fossilien. Nur unter dem Familiennamen „Muscidae" erwähnt HANDLIRSCH (1908) eine Art aus dem Gabbro von Italien und eine weitere aus Radoboj (Kroatien); viele Arten sind nach SCUDDER (1881) in Florissant, Colorado, gefunden, aber nicht beschrieben worden. Die von LANGIUS 1708 (erwähnt bei TOWNSEND 1942, p. 19) aus Oeningen (Baden) angeführte *Musca* spec. ist ebensowenig deutbar wie die von verschiedenen Autoren unter dem Gattungsnamen „*Anthomyia*" beschriebenen Arten (*atavella* Cockerell 1913, Ent. News 24, p. 295: Florissant, Colorado; *atavina* Heer 1849, *latipennis* Heer 1849 und *morio* Heer 1849 aus Radoboj, Kroatien; *persepulta* Cockerell 1917, Proc. U. S. Nat. Mus. 52, p. 380: Florissant, Colorado).

Alle diese aus dem Tertiär beschriebenen Anthomyiidae und Muscidae sind bloße Namen für im Grunde genommen undeutbare Objekte, die uns nicht den geringsten

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Aufschluß über die Entwicklung der beiden Familien im Tertiär bringen. Ihre Einordnung in rezente Gattungen ist ganz unbegründet und irreführend.

Wirklich wichtig ist aber der Fund einer keineswegs ganz ursprünglichen Hippoboscide im Ober-Oligocän des Siebengebirges (*Lynchia rottensis* Statz) und mehrerer Glossinidae im Oligocän und unteren Miocän von Florissant, Colorado. Für diese hat Townsend (1942) die Gattungen *Cockerellitha (osborni* Cockerell 1909: Oligocän), *Lithoglossina (armatipes* Cockerell 1917: Miocän) und *Paloestrus (oligocaena* Scudder 1892 und *veterna* Cockerell 1916: beide frühes Miocän nach Townsend) errichtet. Streng genommen hätte allerdings aus dem Nachweis einer Hippoboscide im Oligocän schon zwingend gefolgert werden können, daß es zu dieser Zeit auch bereits Glossinidae gegeben haben muß.

Die Bedeutung dieser Funde wird nur dadurch etwas eingeschränkt, daß wir über die Verwandtschaftsbeziehungen der Glossinidae und Pupipara zu den Muscidae bisher nur recht unsichere Vorstellungen haben. Mit dieser Frage habe ich mich schon früher (1965 a) auseinandergesetzt. Aber selbst wenn wir darüber genauer Bescheid wüßten, würde uns das nur wenig Folgerungen über das Alter von Teilgruppen der Muscidae erlauben, die über das hinausgehen, was wir nach dem Verbreitungsbilde ohnehin annehmen müssen.

So bleibt uns nur die Hoffnung, daß sich weitere Arten aus den beiden Familien Anthomyiidae und Muscidae im Baltischen Bernstein finden werden, und daß der Fund eines Männchens von *Fannia (scalaris)* ein verheißungsvoller Anfang ist.

Mr. R. Baker (British Museum, Nat. Hist., Dept. of Palaeontology) schulde ich großen Dank dafür, daß er mir das in der vorliegenden Arbeit beschriebene Exemplar von *Fannia scalaris* aus dem Bernstein zur Verfügung stellte.

Literaturverzeichnis

Ander, K.: Die Insektenfauna des Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 38, p. 1—83, 1942.

Andrée, K.: Der Bernstein. Das Bernsteinland und sein Leben. Stuttgart 1951.

Bakkendorf, O.: A comparison of a Mymarid from Baltic amber with a recent species, *Petiolaria anomala* (Micro-Hym.). — Ent. Med. 25, p. 213—218, Kopenhagen 1948.

Chillcott, J. G.: A Revision of the Nearctic Species of Fanniinae. — Canad. Ent., Suppl. 14, p. 1—295, 1960.

Crowson, R. A.: Some Thoughts concerning the Insects of the Baltic Amber. — Proc. XIIth Intern. Congr. Ent., London 1964, p. 133, London 1965.

Giebel, Chr. G.: Palaeozoologie. Merseburg 1846.

— Wirbelthier und Insektenreste im Bernstein. — Zeitschr. gesamt. Naturwiss. 20, p. 311—321, 1862.

Handlirsch, A.: Die fossilen Insekten. — Leipzig 1908.

— Kapitel 7. Palaeontologie in Chr. Schröder, Handbuch der Entomologie III, Jena 1920—1921. (Die hier in Frage kommenden Dipterenfamilien pp. 269—270: 1921.)

Hennig, W.: 63 b. Muscidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Band VII. Stuttgart 1955—1964 (Fanniinae: p. 8—99, 1955).

— Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 141, p. 1—99, 1965 a.

— Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 145, p. 1—215, 1965 b.

Klebs, R.: Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schriften physik.-ökon. Gesellsch. Königsberg 51, p. 217—242, 1910.

Mayr, E.: Where are we? — Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol. 24, p. 1—14, 1959.

Meunier, F.: Révision des diptères fossiles types de Loew conservés au Musée provincial de Koenigsberg. — Misc. Ent. 7, p. 169—182, 1899.

Townsend, Ch. H. T.: Manual of Myiology, Part XII (Fossil forms and list of fossil localities: p. 7—22). Itaquaquecetuba 1942.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A [Biologie]

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: 150

Autor(en)/Author(s): Hennig Willi [Emil Hans]

Artikel/Article: Fannia scalaris Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae). 1-12