

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

5. August 1965

Nr. 145

## Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 319 Abbildungen

### Inhaltsübersicht

	Seite
I. Einleitung . . . . .	1
II. Erforschungsgeschichte . . . . .	2
Tabellarische Übersicht über die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Acalyptratae . . . . .	4
III. Theoretische Grundlagen und allgemeine Ergebnisse der Untersuchung . . . . .	5
1. Vorbemerkungen . . . . .	5
2. Die ökologischen Verhältnisse im Bernsteinwald . . . . .	8
3. Die phylogenetische Entwicklung der Acalyptratae seit der Bernsteinzeit . . . . .	12
a) Geographische Verbreitung . . . . .	12
b) Merkmalsentwicklung und Artspaltung . . . . .	13
b 1. Voraussetzungen der Untersuchung: Die Einordnung der Fossilien in das phylo- genetische System . . . . .	14
b 2. Gestaltänderung: Ausmaß der Merkmalstransformationen . . . . .	16
b 3. Gestaltänderung: Die Entwicklung einzelner Merkmale bei den Acalyptratae . . . . .	24
b 4. Speziation: Ausmaß der Artspaltung seit der Bernsteinzeit . . . . .	27
4. Vergleich zwischen Acalyptratae und Säugetieren: Grundsätzliches über die Vergleichbar- keit systematischer Kategorien bei verschiedenen Tiergruppen . . . . .	29
IV. Beschreibung der im Bernstein gefundenen Arten . . . . .	36
V. Bestimmungstabelle für die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Acalyptratae . . . . .	207
VI. Zusammenfassung . . . . .	212
VII. Literaturverzeichnis . . . . .	213

### I. Einleitung

Die vorliegende Untersuchung kann als Ergänzung meiner Arbeit über die Familien der Diptera Schizophora (1958) angesehen werden. Sie verdankt ihr Zustandekommen übrigens einem Zufall. Ursprünglich beabsichtigte ich nur, meine zusammenfassende Arbeit über das System der Muscidae (im Druck) durch eine Untersuchung der aus dieser Familie beschriebenen Fossilien abzurunden, um dadurch Anhaltspunkte für die Beurteilung des geologischen Alters ihrer wichtigsten monophyletischen Teilgruppen zu bekommen. Die Aussichten schienen günstig, weil nach HANDLIRSCH (1921, p. 269—270) nicht weniger als 11 Arten der „Unterfamilie Muscinae“ und 1 Art der „Unterfamilie Stomoxydinae“ aus dem Bernstein bekannt sein sollten. Zu meiner großen Überraschung brachte die Durchsicht aller nur erreichbaren europäischen Bernsteinsammlungen nicht ein einziges Exemplar aus den Familien Muscidae und Anthomyiidae zutage. Wohl aber fand ich bei dieser Gelegenheit etwa 75 Einschlüsse, die zur Gruppe der Acalyptratae gehören. Schon die oberflächliche Beurteilung dieser Fossilien ließ erkennen, daß deren genauere Bearbeitung unerwartete und wichtige Ergebnisse bringen würde. Ich stellte daher andere Pläne zugunsten dieser Arbeit zurück.

wurzel ist leider bei keinem der vorliegenden Exemplare ganz deutlich zu erkennen. Insbesondere gilt das für die Alula, die aber nicht anders entwickelt zu sein scheint als bei rezenten Arten. Das Axillarfeld ist abgerundet, nicht hervortretend. Die nur im Basalabschnitt deutliche Analader, die sich in eine Falte fortsetzt, läuft dem Hinterende annähernd parallel. Alle Schienen mit deutlichen dorsalen Praeapikalborsten.

Die Körperfärbung erinnert bei einigen Exemplaren deutlich an die charakteristische rotgelbe Färbung rezenter *Drosophila*-Arten, bei anderen ist sie dunkler.

Körperlänge: etwa 2,7 mm.

### Familie Chloropidae

Die bisherigen Meldungen über das Vorkommen der Chloropidae im Bernstein sind etwas undurchsichtig.

Loew (1850) gab an: „Ich glaube, die Gattungen . . . *Chlorops* mit Sicherheit erkannt zu haben.“ Aber 1861 bezeichnete er das Vorkommen der „Oscinidae“ im Bernstein nur als „ziemlich gesichert“. Er war sich über die Zugehörigkeit der von ihm als Chloropidae gedeuteten Inkluden zu dieser Familie also doch nicht ganz sicher. MEUNIER (1895) schrieb über die Chloropiden des Bernsteins: „On connaît le genre *Chlorops*, Meigen (1803). J'ai trouvé le genre *Oscinis*, Latreille (1804). LOEW a confondu ces diptères avec *Chlorops*.“ Auf MEUNIER geht offenbar die Angabe von HANDLIRSCH (1921) zurück, der bei den Chloropidae „2 Arten aus dem Bernsteine“ verzeichnet und die Gattungen „*Oscinis* Latr., *Chlorops* Meig.“ nennt. Später hatte MEUNIER (1899, p. 178) noch auf eine weitere Chloropide aufmerksam gemacht, die sich in einem Bernsteinstück zusammen mit *Empis bulbivostis* Loew befinden sollte. Bei diesem, seither nicht wieder aufgefundenen Stück konnte er nicht entscheiden, ob es sich um „un vrai *Chlorops* Meig. ou un *Oscinis* Latr.“ handelte. Mit *Oscinis* Latr. ist in diesen alten Meldungen offenbar *Oscinella* gemeint. Möglicherweise gehört auch *Agromyza aberrans* Meunier (1904) zu den Chloropidae (siehe S. 125).

Artbeschreibungen liegen (abgesehen von der zweifelhaften *Agromyza aberrans*) bisher nicht vor.

An diesen alten Meldungen wäre nur interessant zu wissen, ob sie sich auch auf Tiere mit den Merkmalen der Unterfamilie Chloropinae bezogen haben können, da diese als monophyletische Gruppe gut begründet ist. Die Beantwortung der Frage, ob

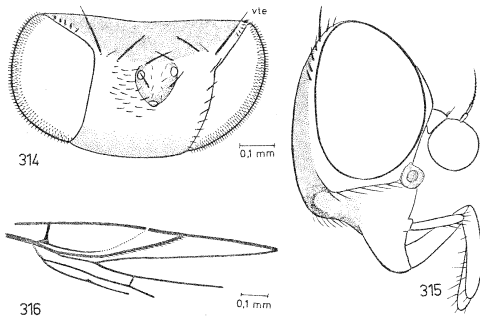


Abb. 314—316. *Protoscinella electrica* n. sp. Holotypus. 314: Stirnansicht des Kopfes; 315: Kopfprofil; 316: Ausschnitt aus dem Flügelgädder (hinterer Abschnitt der Flügelbasis stark gewölbt).

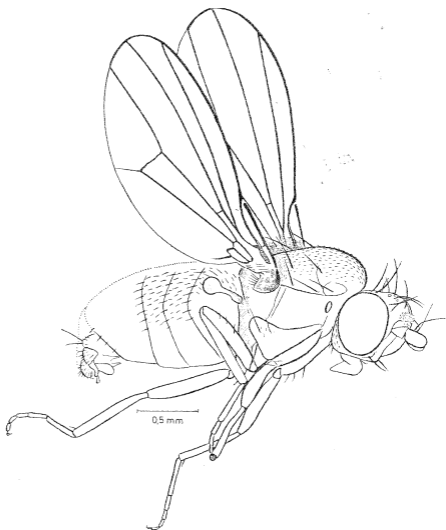


Abb. 285. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Habitus.

#### Familie Diastatidae (Drosophiloidea)

An der Zugehörigkeit der beiden nachstehend unter dem Gattungsnamen *Pareuthychaeta* beschriebenen Arten zu den Drosophiloidea besteht kein Zweifel. Beide besitzen das charakteristische abgeleitete Grundplanmerkmal dieser Gruppe: die prokline Frontorbitalborste. Das Merkmal kommt zwar auch bei anderen Gruppen der Cyclorhapha (Calyptatae, einigen Milichiidae und Aulacigastridae) vor, aber diese können nach den übrigen Merkmalen ausgeschlossen werden.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, in welche Teilgruppe der Drosophiloidea die Bernsteinformen gehören. Als engere monophyletische Gruppen sind die Camillidae, Ephyridae, die Curtonotidae und die Drosophilidae gut begründet (siehe HENNIG 1958).

Bei den vorliegenden Bernsteinfossilien ist keines der für diese Gruppen charakteristischen abgeleiteten Grundplanmerkmale vorhanden. Demnach käme für sie nur Zugehörigkeit zu den Diastatidae in Frage. Aber die diagnostischen Merkmale dieser Familie haben ausschließlich plesiomorphen Charakter: Unter dem Namen Diastatidae werden diejenigen Arten der Drosophiloidea zusammengefaßt, denen die abgeleiteten Grundplanmerkmale der übrigen Familien noch fehlen. Auch das Fehlen des 7. Abdominalstigmas im männlichen Postabdomen, das von mir (1958) als apomorphes Merkmal der Diastatidae genannt wurde, kann nicht als solches gelten, denn dieses Stigma ist nach McALPINE (1962) bei *Campichoeta* vorhanden. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Diastatidae eine paraphyletische Gruppe sind, ist trotzdem sehr gering. Immerhin wäre es sehr wünschenswert, wenn die Annahme von der Monophylie auch dieser Familie der Drosophiloidea durch eingehendere Untersuchungen einwandfrei begründet werden könnte.

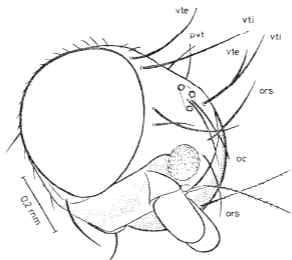


Abb. 286. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Kopf schräg von vorn.

Unter diesen Umständen läßt sich nicht sicher begründen, daß die vorliegenden Bernsteinfossilien mit den rezenten Diastatidae näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen Familie der Drosophiloidea, selbst wenn sie die diagnostischen Merkmale der rezenten Diastatidae besitzen. Sie könnten in die Stammgruppe einer anderen Familie oder sogar in die Stammgruppe der gesamten Drosophiloidea genauso gut gehören wie in die der Diastatidae. Daß ich sie trotzdem zu den Diastatidae und nicht zu einer der anderen Familien stelle, beruht auf den folgenden Überlegungen: Wenn meine Vorstellungen von den Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den verschiedenen Familien der Drosophiloidea (HENNIC 1958, p. 662, Fig. 324) richtig sind, dann folgt aus dem Nachweis der Gruppe Curtonotidae — Drosophilidae (siehe *Electrophortica*, S. 202) und der Gruppe Camillidae — Ephydridae (siehe *Protocamilla*, S. 195) im Bernstein, daß es zur Bernsteinzeit auch Diastatidae bereits gegeben haben muß. Deren tatsächlicher Nachweis im Bernstein würde also nur bestätigen, was man ohnehin annehmen muß. Da nun die vorliegenden Tiere (*Pareuthychaeta*) die abgeleiteten Merkmale der im Bernstein durch andere Arten nachgewiesenen Familien nicht besitzen, und da ihre Merkmale die Zugehörigkeit zu den Diastatidae wenn nicht beweisen, so doch auch nicht ausschließen, so hat die Annahme, daß sie tatsächlich zu dieser Familie gehören, wohl am

meisten für sich. Zum mindesten ist es diejenige Annahme, die keinerlei Folgerungen nach sich ziehen kann, zu denen man nicht aus dem Nachweis anderer Familien im Bernstein ohnehin kommen müßte.

Die beiden aus dem Bernstein vorliegenden, unter dem Gattungsnamen *Pareuthychaeta* zusammengefaßten Arten unterscheiden sich in einigen Merkmalen nicht unerheblich voneinander. Sie stimmen aber miteinander in der Ausbildung der Frontorbitalborsten überein, und sie scheinen in diesem Merkmal stärker abgeleitet zu sein als alle rezenten Diastatidae. Das schließt aber ja die Möglichkeit ihrer Zugehörigkeit zur Stammgruppe dieser Familie (als „Seitenzweige“, die ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen) nicht aus.



Abb. 287. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂. Flügel. Costaldörnschen vorhanden, aber in der abgebildeten Lage des Flügels nicht erkennbar.

Über die Entwicklung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea habe ich (1958, p. 513) eine Hypothese entwickelt, nach der die proklinat Frontorbitalborste auf verhältnismäßig breiten Scheitelplatten zwischen den eigentlichen (reklinaten) ors und dem Augenrande entstanden ist durch Verstärkung und Verlängerung eines der Börstchen, die oft an dieser Stelle zu finden sind. Später wäre sie vor die ors und noch später nach innen verschoben worden. Da bei *Pareuthychaeta* aus dem Bernstein die proklinat Frontorbitalborste vor der reklinaten steht, wäre diese Gattung nach der skizzierten Hypothese in diesem Merkmal stärker abgeleitet als alle rezenten Diastatidae, bei denen die proklinat Borste (noch) außen neben den reklinaten steht. Nun könnte man vielleicht die etwas auffällige Tatsache, daß bei allen Drosophiloidea aus dem Bernstein (Diastatidae, Camillidae, Drosophilidae) die proklinat vor den (bzw. der) reklinaten steht, für die meine Hypothese widerlegende Annahme ins Feld führen, daß dies die ursprüngliche Stellung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea sei, und daß von dieser Lage aus die proklinat Borste entweder nach außen (rezente Diastatidae; viele Ephyridae) oder nach innen (viele Drosophilidae) verschoben worden sei. Meiner Ansicht nach spricht gegen diese Annahme, daß bei den fossilen Diastatidae nur eine reklinat Frontorbitalborste, bei den übrigen aber (ebenso wie bei vielen rezenten Drosophiloidea) 2 vorhanden sind, von denen die vordere mehr oder weniger reduziert (bedingt, wie es scheint, durch die Verschiebung der reklinaten Borste) sein kann. Das Vorhandensein von 2 reklinaten Borsten halte ich für den ursprünglicheren Zustand. Bei der rezenten *Euthychaeta spectabilis* Loew (Diastatidae) hat das Männchen 1, das Weibchen dagegen 2 reklinat Frontorbitalborsten. Da im Falle von Sexualdimorphismus die Weibchen den ursprünglicheren Merkmalszustand bewahrt zu haben pflegen, spricht auch das dafür, daß bei den Drosophiloidea (und bei den Diastatidae im besonderen) mehr als 1 reklinat ors zum Grundplan gehört. Man kann daher auch die Stellung der proklinaten ors vor der reklinaten bei *Pareuthychaeta* nicht als ein ursprüngliches Merkmal ansehen.

Abgesehen von den Frontorbitalborsten scheint *Pareuthychaeta* auch in der Ausbildung der Alula stärker abgeleitet zu sein als mindestens die rezente Gattung *Euthy-*

*chaeta*: Hier ist (ebenso wie bei anderen Drosophiloidea) noch eine breite, wohl entwickelte Alula vorhanden, während diese bei *Pareuthychaeta* (ähnlich wie bei den meisten rezenten Diastatidae) zu einem schmalen Streifen reduziert ist.

Es ist also nicht möglich, rezente Diastatidae von den im Bernstein gefundenen Arten abzuleiten. Diese dürften ausgestorben sein ohne Nachkommen zu hinterlassen. Man muß daher annehmen, daß es zur Bernsteinzeit (wenn auch nicht notwendigerweise im Bernsteinwalde) noch mindestens 1 weitere Art gegeben hat, von der die rezenten Diastatidae abstammen. Merkwürdig ist, daß *Pareuthychaeta minuta* in der Ausbildung des 3. Fühlergliedes recht gut mit der rezenten Gattung *Campichoeta* übereinstimmt, während die Fühler von *P. electrica* eher mit denen von *Euthychaeta* übereinstimmen. Wollte man daraus aber etwa auf eine nähere Verwandtschaft der beiden Bernsteinarten mit den genannten rezenten Gattungen schließen, dann wäre die Annahme von Konvergenz in der Entwicklung der Frontorbitalborsten (Konvergenz bei *minuta* und *electrica*, wenn man die Ausbildung der Borsten bei diesen beiden Arten als abgeleitet ansieht, wie es oben geschehen ist; Konvergenz bei den rezenten Diastatidae, wenn man das Vorhandensein von 2 reklinaten ors als abgeleitet ansehen wollte) und auch in der Entwicklung der Alula auf keine Weise zu umgehen. Das ist nicht sehr wahrscheinlich. Vielleicht können die erwähnten Übereinstimmungen zwischen den Bernsteinarten und verschiedenen rezenten Gattungen in einzelnen Merkmalen aber als mittelbare Stütze für die Annahme ihrer Zugehörigkeit zu den Diastatidae (nämlich als unabhängige Manifestierung gewisser in dieser Familie wirksamer Entwicklungstendenzen) angesehen werden.

In der rezenten Fauna sind die Diastatidae mit etwa 20 Arten fast ausschließlich holarktisch (1 Art in Costa Rica, eine weitere in Argentinien) verbreitet.

#### Gattung *Pareuthychaeta novum genus*

Die Gattung weicht von allen rezenten Diastatidae dadurch ab, daß nur 1 reklinate Frontorbitalborste vorhanden ist und daß die proklinate ors vor dieser steht.

*Species typica*: *P. electrica* n. sp.

#### ✓ *Pareuthychaeta electrica nova spec.* (Abb. 285—289)

*Holotypus*: 1 ♂ ohne Nummer, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Kopf (Abb. 286) mit konvergierenden (gekreuzten) pvt, langen und kräftigen vte, vti, oc, 1 reklinaten und 1 proklinaten ors. Die proklinate ors steht verhältnismäßig weit vor der reklinaten und dem Augenrande nicht merklich näher als diese. Die Fühler sind nach vorn gestreckt. Das ist aber wahrscheinlich nur eine Folge der Einbettung im Bernstein. Das 3. Glied ist oval, etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit. 2. Fühlerglied nur mit 1 Dorsalborste. Wangen linienartig schmal. Auch die Backen sind schmal. Eine lange und kräftige Vibrisse ist vorhanden. Gesicht mit einer nur sehr flachen Aufwölbung in der Mitte. Fühlerborste ziemlich kurz, aber deutlich behaart.

Thorax mit 1 h, 1 prs, 2 n, 2 dc, 1 sa, 2 pa (die hintere viel kürzer und schwächer als die vordere), 2 Paar sc (laterale erheblich länger und kräftiger als die gekreuzten apikalen). Eine Propleuralborste ist nicht zu erkennen. Meso- und Pteropleura nackt. Sternopleura (Abb. 288) mit einigen kurzen Härchen und 2 Sternopleuralborsten nahe am Oberrande, von denen die vordere kürzer und schwächer ist als die hintere.

Flügel (Abb. 287) nicht sehr von dem der rezenten Gattung *Euthychaeta* verschieden. Der Axillarlappen ist aber viel stärker abgerundet als bei dieser Gattung. Die Analader ist kürzer und etwas gebogen. Sie liegt dem Flügelrande näher als bei *Euthychaeta* und läuft diesem parallel. In diesen Merkmalen gleicht sie der Gattung *Campichoeta* (siehe Abbildungen bei McALPINE 1962). Von dieser Gattung unterscheidet sie aber die Stellung der hinteren Querader (tp): diese ist nicht kürzer als der Endabschnitt von  $m_2$ . Eine Alula ist nicht entwickelt. Möglicherweise ist sie nach hinten umgeschlagen; doch ist nichts davon zu erkennen. Wahrscheinlich ist sie, wenn überhaupt, nur als schmaler

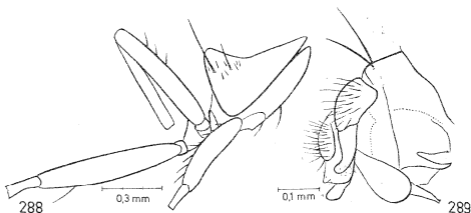


Abb. 288 und 289. *Pareuthychaeta electrica* n. sp. Holotypus, ♂.  
288: Sternopleura und Schenkel aller 3 Beine einer Körperseite; 289: Hypopygium.

Streifen entwickelt. Hinter der h ist keine Spur einer Costabuchstelle vorhanden. Am Vorderrande des Flügels sind in Abständen einige kurze Costaldörnchen wie bei der folgenden Art vorhanden. Von der Seite aus, von der der Flügel gezeichnet ist (Abb. 287), sind sie aber nicht zu erkennen. Das Hypopygium (Abb. 289) ist frei. Paralobi ähnlich wie bei *Euthychaeta*, aber am Ende nach innen gebogen. An ihrer Basis ist eine Grenzlinie gegenüber dem Epandrium zu erkennen. Sie waren also wahrscheinlich frei beweglich.

An allen Schienen sind wohlentwickelte dorsale Praeapikalborsten vorhanden.  
Körperlänge: etwa 2,6 mm.

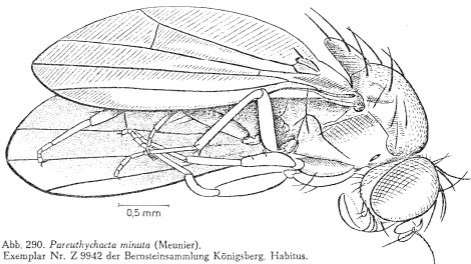


Abb. 290. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier).  
Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Habitus.

✓ *Pareuthychaeta minuta* (Meunier) (Abb. 290—296)

1904 MEUNIER, Feuille jeunes Naturalistes 35 (= IV. sér., 5), p. 24, Fig. 4, 5 (Habitus, Vorder-tarsen): *Helomyza*.

Lectotypus: 1 ♀ Nr. Z 9942, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg.

Das zweite von MEUNIER erwähnte Exemplar (Nr. 215) ist nicht aufzufinden und wahrscheinlich nicht erhalten. Damit wird das einzige vorhandene Exemplar zum Lectotypus.

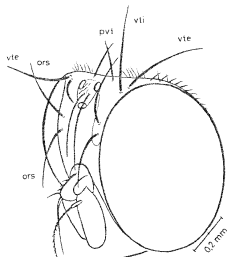


Abb. 291. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Kopf (Schrägaufsicht auf die Stirn).

Abb. 292. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Kopfprofil. ↗

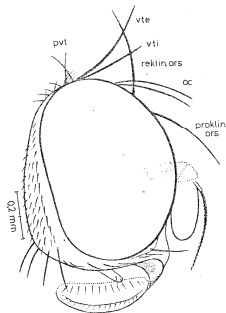
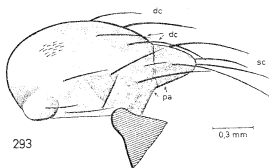
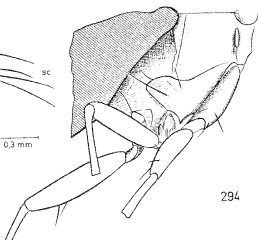


Abb. 295. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Flügel. Die Fläche des Flügels ist etwas konvex nach oben gewölbt.



293

0,3 mm



294

Abb. 293 und 294. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. 293: Thorax schräg von oben; 294: Pleuren des Thorax und Schenkel aller Beine der rechten Körperseite.



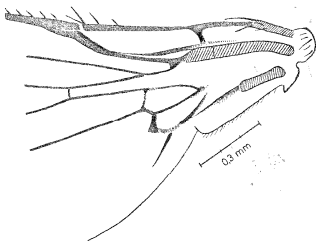


Abb. 296. *Pareuthychaeta minuta* (Meunier). Exemplar Nr. Z 9942 der Bernsteinsammlung Königsberg. Flügelbasis. Endabschnitt von sc mit  $r_1$  verschmolzen. Alula schmal.

Die Art ist der vorstehend beschriebenen so ähnlich, daß man annehmen könnte, es handle sich um das Weibchen dieser Art. Dagegen sprechen aber einige Unterschiede, die wahrscheinlich nicht auf Sexualdimorphismus zurückzuführen sind:

Das 3. Fühlerglied ist knapp 2mal so lang wie breit. Im Bau der Fühler (Abb. 292) ähnelt die Art der rezenten Gattung *Campichoeta*. Im Flügel (Abb. 295, 296) scheint die Basalquerrader (tb) etwas schwächer ausgebildet zu sein als bei *electrica*. Hinter der h hat die Costa eine schwache Stelle; sie ist aber hier nicht eigentlich unterbrochen. Eine schmale, streifenförmige Alula ist deutlich zu erkennen.

Körperlänge: etwa 2,5 mm.

#### Familie Camillidae

Die Zuordnung der nachstehend beschriebenen Art zu den Camillidae beruht auf etwas komplizierten Überlegungen. Keinerlei Zweifel besteht an der Tatsache, daß sie zu der von den Camillidae und Ephyridae gebildeten Verwandtschaftsgruppe gehört; die für diese charakteristischen abgeleiteten Merkmale (siehe HENNIG 1958) sind vorhanden. Zwischen den beiden genannten Familien besteht ziemlich sicher ein Schwestergruppenverhältnis. Um diese Annahme mit völliger Sicherheit zu begründen, müßten aber ebenso wie für die Ephyridae so auch für die Camillidae abgeleitete Grundplanmerkmale nachgewiesen werden. Das ist aber bisher noch nicht geschehen. In allen hinsichtlich ihrer Entwicklungsstufe deutbaren Merkmalen, in denen sich die Camillidae von den Ephyridae unterscheiden, sind die Camillidae ursprünglicher als diese. Das wiegt, soweit nur die rezenten Arten in Betracht kommen, nicht schwer; denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß einige der wenigen (81) und einander sehr ähnlichen Arten der rezenten Gattung *Camilla* (der einzigen Gattung der Camillidae) mit den Ephyridae näher verwandt sind als die anderen. Bei der Beurteilung von Fossilien aber ist der Umstand, daß von den Camillidae keine abgeleiteten Merkmale bekannt sind, bedeutungsvoll: Fossilien mit den diagnostischen Merkmalen der rezenten Camillidae könnten ebensogut in die Stammgruppe der Camillidae + Ephyridae gehören.

Das Verbreitungsbild, die hohe Artenzahl und die große Vielgestaltigkeit der Ephyridae in Morphologie und Lebensweise sprechen allerdings dafür, daß diese Familie bereits verhältnismäßig lange vor der Bernsteinzeit entstanden ist, auch wenn

sie bisher aus dem Bernstein noch nicht nachgewiesen wurde.<sup>1</sup> Damit aber wird es auch wahrscheinlich, daß Fossilien aus der Bernsteinzeit mit den diagnostischen Merkmalen der Camillidae wirklich zu dieser Familie und nicht etwa in die Stammgruppe der Camillidae + Ephydriidae gehören. Mit morphologischen Gründen kann das zur Zeit allerdings bestenfalls aus der Stellung der Frontorbitalborsten gestützt werden: Wenn meine Hypothese über die Entwicklung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloida (1958 und oben S. 190) richtig ist, dann sind die Ephydriidae wenigstens darin ursprünglicher als die Camillidae, daß in ihrem Grundplan die proklineate ors noch außerhalb der reklinaten (d. h. näher am Augenrande) steht. Bei den Camillidae wäre sie (ebenso wie konvergent auch bei manchen abgeleiteten Ephydriidae und bei den Drosophilidae) nach vorn gerückt. Darauf, daß dies bei den Camillidae tatsächlich unabhängig von der parallelen Entwicklung, die sich bei den Ephydriidae vollzogen hat, geschehen ist, könnte vielleicht die Tatsache hinweisen, daß zwischen der proklineaten und der kräftigen reklinaten ors hier noch ein feines Börstchen steht, das als Rudiment einer 2., für den Grundplan der Drosophiloida anzunehmenden (siehe oben S. 190) reklinaten ors gedeutet werden könnte. Bei den Ephydriidae ist dagegen stets nur 1 reklinaten ors vorhanden, auch wenn die proklineate ors nicht vor dieser, sondern näher am Augenrande steht. Das könnte man so deuten, daß bei den Ephydriidae die vordere reklinaten ors, im Gegensatz zu den Camillidae, vollständig verlorenging, ehe die proklineate ors nach vorn und innen verschoben wurde. Aber diese Annahmen über die Entwicklung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloida sind noch in hohem Maße spekulativ und daher wenig beweiskräftig. Immerhin stimmt *Protocamilla* in der Ausbildung ihrer Stirnborsten auf das Genaueste mit den rezenten Camillidae überein. Auch das feine reklinaten Börstchen zwischen der proklineaten und der kräftigen reklinaten ors ist vorhanden. Wahrscheinlich spricht das doch für die Zugehörigkeit von *Protocamilla* zu den Camillidae.

Die wenigen (8) rezenten Arten der Familie sind bisher fast ausschließlich aus Europa bekannt. Eine dieser Arten wurde vor kurzem auch in Nordamerika (eingeschleppt?) gefunden (McALPINE 1960 b). Außerdem scheint nur noch eine Art aus Afrika (*C. africana* Bezzi) mit Sicherheit in die Familie zu gehören. Über die Lebensweise ist bisher nichts bekannt.

Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Protocamilla* und bestimmten rezenten Arten lassen sich nicht nachweisen. *Protocamilla* dürfte in die Stammgruppe der Camillidae gehören. In der Ausbildung der basalen Querader (tb) des Flügels und der dorsalen Praeapikalborsten aller Schienen scheint sie etwas ursprünglicher zu sein als die rezenten Arten. Der sehr ausgeprägte Sexualdimorphismus scheint aber zu beweisen, daß diese nicht von ihr abgeleitet werden können, denn über einen solchen Sexualdimorphismus ist bei rezenten Camillidae meines Wissens nichts bekannt. *Protocamilla succini* dürfte ausgestorben sein, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

✓ *Protocamilla succini* novum genus, nova spec. (Abb. 297—306)

Holotypus und Paratypen: 2 ♂♂, 1 ♀ Nr. In. 22204, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.) London: Dr. H. Loew Coll., Purch'd. F. A. B. Lord, July 1922.

Alle 3 Tiere in einem Bernsteinblock von etwa 1 cm<sup>2</sup> Oberfläche, mit einem Zettel „mein“ (in Loew's Handschrift) und (in Bleistift) „*Anthomyza*“ (vielleicht in Loew's Handschrift).

Paratypus: 1 ♀ „Ostpreußen, Min. Mus.“ im Zoolog. Museum Kopenhagen.

Kopf (Abb. 298, 299) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Auf dem vorderen Teil der Stirn sind feinste Härchen zu erkennen wie bei *Camilla*. Wie bei *Camilla* sind konvergierende pvt, vte, vti, oc, 1 kräftige reklinaten und, vor dieser, 1 kräftige pro-

<sup>1</sup> Loew (1850) führt zwar *Ephydra* unter den Gattungen an, die er im Bernstein „mit Sicherheit erkennt zu haben“ glaubt und nennt (1861) die „Ephydrinidae“ unter den Familien, deren Vorkommen im Bernstein er für „ziemlich gesichert“ hielt. Es ist aber möglich bzw. wahrscheinlich, daß er die nachstehend unter dem Namen *Protocamilla succini* beschriebene Art vor sich hatte.

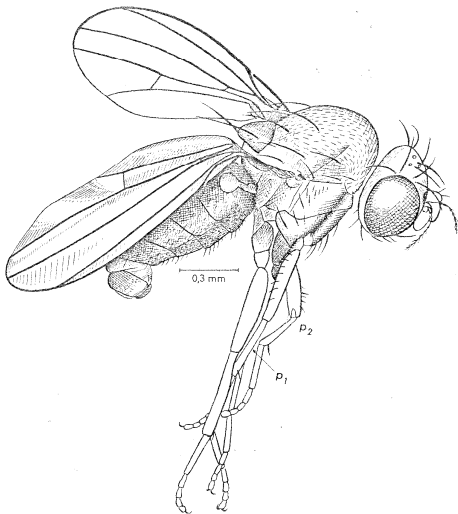


Abb. 297. *Protocamilla succini* n. sp. Paratypus ♀ (Zoologisches Museum Kopenhagen). Habitus.

klinate ors vorhanden. Zwischen beiden ors steht ein feines, nach oben gerichtetes Börstchen. Die Scheitelplatten liegen dem Augenrande an. Backen anscheinend schmaler als bei *Camilla*. Die Borsten am Unterande der Backen sind im Gegensatz zu *Camilla* durchweg kürzer und schwächer als die einzige Vibrisse. Fühler (Abb. 302 B) nach unten gerichtet, 3. Glied elliptisch, etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit. Die Fühlerborste ist oben und unten gleichmäßig kurz gefiedert. Bei *Camilla* ist sie dagegen nach DUDA (1934) „oberseits mit basal langen, apikalwärts rasch kürzer werdenden, gedrängt stehenden Strahlen besetzt, unterseits gleichmäßig sehr kurz behaart“.

Thorax (Abb. 300, 301) mit 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa (die hintere etwas kürzer und schwächer als die vordere), 2 dc und 2 (Paar) sc. Eine Propleuralborste ist vorhanden, aber meist schwer zu erkennen: sie ist nur bei einem der 4 vorliegenden Tiere auf der linken Körperseite ganz deutlich. Auf der Mesopleura ist am unteren Hinterrande eine

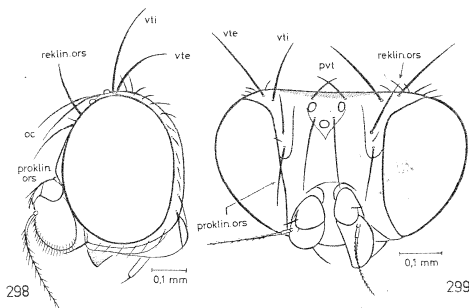


Abb. 298 und 299. *Protocamilla succini* n. sp. 298: Kopfprofil ( $\delta$  Nr. In. 22 204, British Meuseum). 299: Stirnsicht des Kopfes ( $\text{Q}$  des Zoologischen Museums Kopenhagen). Fühler von weißlichen Trübungen verschleiert. Stirn vollkommen glatt, ohne Härchen.

längere und kräftigere Borste vorhanden, an die sich einige kürzere anschließen. Sternopleura schwach behaart. Von den beiden kräftigen Sternopleuralborsten am oberen Hinterrande ist die vordere kaum kürzer und schwächer als die hintere. Davor ist noch eine kurze Borste vorhanden. Beborstung des Thorax also wie bei *Camilla*.

Flügel (Abb. 302 A, 304) mit 2 Costabruchstellen. *sc* im Endabschnitt verblaßt. Am Vorderrande des Flügels sind, wie bei *Camilla*, in regelmäßigen Abständen etwas kräftigere Börstchen vorhanden. Diese sind aber kurz und nicht bei allen Flügeln deutlich zu erkennen. Costa bis zur Mündung von  $m_1$  entwickelt. Analader fehlt. Auch die Analzelle hat genau dieselbe Form wie bei der rezenten Gattung *Camilla*. Eine Basalquerader (*tb*) ist offenbar vorhanden. Bei den Bernstein-Acalyptraten ist es zwar manchmal schwer, mit Sicherheit zu entscheiden, ob *tb* als wirkliche Ader ausgebildet ist oder nur als Falte, die vielleicht nur durch Verschmutzung oder weil der Flügel an der betreffenden Stelle abgeknickt ist, stärker in Erscheinung tritt. Ähnliches gilt für die Begrenzung der Analzelle und Teile der Analader. Bei *Protocamilla* scheint aber *tb* tatsächlich als Ader entwickelt zu sein, und wüßte man nicht, daß *tb* bei der rezenten Gattung *Camilla* fehlt (bzw. nur als Falte entwickelt ist), dann würde man gar nicht auf den Gedanken kommen, zu fragen, ob sie bei *Protocamilla* vielleicht nur scheinbar als deutliche Ader in Erscheinung tritt. Die Alula ist bei keinem der vorliegenden Tiere erkennbar. Sie ist bei allen Flügeln nach innen umgeschlagen, so daß nicht festgestellt werden kann, ob ihre Breite etwa von der bei der rezenten Gattung *Camilla* abweicht.

Dorsale Praeapikalborsten sind an allen Schienen, bei *Camilla* dagegen nur an den  $t_2$  vorhanden. Bei *Protocamilla* sind sie an den  $t_1$  und  $t_2$  sehr deutlich zu erkennen, aber wohl auch an den  $t_3$  vorhanden.

Beim Männchen ist zwischen Praeabdomen (5. Segment) und Hypopygium ein Segmentkomplex erkennbar. Es ist aber natürlich nicht zu entscheiden, ob wie bei der rezenten Gattung *Camilla* tatsächlich nur einer vorhanden ist oder ob ein selbständiges

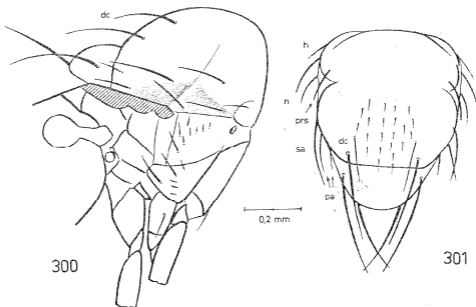


Abb. 300 und 301. *Protocamilla succini* n. sp. Paratypus, ♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen. Thorax (300: Seitenansicht; 301: Dorsalansicht).

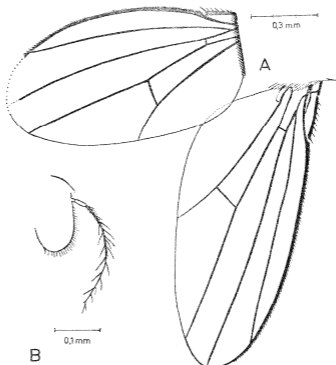


Abb. 302. *Protocamilla succini* n. sp. Paratypus, ♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen. A: Flügel. (Linker Flügel an der Spitze stark nach unten gebogen. Rechter Flügel quer zur Längsachse stark gewölbt.) B: 3. Fühlrglied und Fühlerborste.

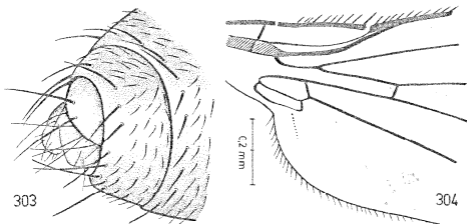


Abb. 303 und 304. *Protocamilla succini* n. sp. 303: Endsegmente des männlichen Abdomens (♂ Nr. In. 22 204 des British Museum); 304: Flügelbasis (♀ des Zoologischen Museums Kopenhagen).

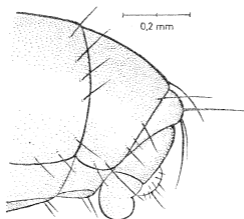


Abb. 305. *Protocamilla succini* n. sp. ♂ Nr. In. 22 204 des British Museum, Endsegmente des Abdomens von der Seite gesehen.

6. Tergit etwa unter dem 5. verborgen liegt. Das Hypopygium scheint größer zu sein als bei *Camilla*. Man müßte aber, um das mit Sicherheit sagen zu können, alle rezenten Arten vergleichen. Auffällig und charakteristisch ist eine Art Borstenkorb am Hinterrande des männlichen Abdomens (Abb. 303, 305). Schon die Hinterrandborsten des 5. Tergites sind lang und kräftig. Der folgende Komplex trägt über dem Hinterrande zwei einzelne lange und kräftige Borsten und am Unterrande mehrere lange, über das Hypopygium gelegte Borsten.

Das Legrohr ist bei den beiden vorliegenden Weibchen nicht deutlich. Bei einem Tier (aus Kopenhagen) ist es durch eine große Luftblase oder dergleichen verhüllt. Bei dem anderen (British Museum) ragen aus der Öffnung am Hinterrande des Abdomens einige lange, gebogene Borsten hervor, die wahrscheinlich an den Cerci sitzen.

Vorderschenkel in der Distalhälfte auf der Anteroventralseite mit einem kräftigen Dorn (Abb. 306). Dieser Dorn ist auch bei *Camilla glabra*, nicht aber bei anderen rezenten Arten der Gattung *Camilla* vorhanden. Beim Männchen stehen hinter ihm zwei kürzere Dörnchen. Beim Weibchen kann ich diese nicht finden. Besonders auf-

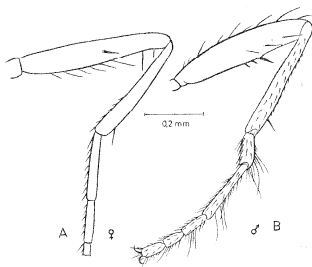


Abb. 306. *Protocamilla succini* n. sp. ♂ und ♀ Nr. In. 22204 des British Museum.  
A: Linkes Vorderbein des ♀ von vorn (innen). B: Rechtes Vorderbein des ♂ von außen (hinten). Die einzelnen Abschnitte liegen nicht in einer Ebene. Das Tier wurde während des Zeichnens gedreht, um sie in die für jeden einzelnen Abschnitt günstigste Lage zu bringen.

fällig ist aber der Sexualdimorphismus der Vordertarsen: beim Männchen (Abb. 306 B) ist das 1. Tarsenglied verkürzt und verdickt, nur etwa halb so lang wie das lange 2. Tarsenglied. Auf der Vorderseite tragen das 1.—3. (das 2. und 3. nur in der Distalhälfte) lange Borstenhaare. Beim Weibchen (Abb. 306 A) ist das 1. Tarsenglied nicht verkürzt, sondern erheblich länger als das (im Vergleich zum Männchen) verhältnismäßig kurze 2. Glied. Von einer verlängerten Behaarung ist keine Spur vorhanden. Ein ähnlicher Sexualdimorphismus ist meines Wissens bei den rezenten Camillidae nicht bekannt.

Die Körperfärbung ist bei den 3 ausgezeichnet erhaltenen Tieren des British Museum bräunlich-gelb wie bei hellen *Drosophila*-Arten, so daß man auf den ersten Blick 3 Tiere aus dieser Gattung vor sich zu haben glaubt.

Körperlänge: knapp 2 mm.

#### Familie Drosophilidae

LOEW (1850) nennt *Drosophila* unter den Gattungen, die er im Bernstein „mit Sicherheit erkannt zu haben“ glaubte, und führt (1861) die Drosophilidae unter den Familien an, deren Vorkommen im Bernstein er für „ziemlich gesichert“ hielt. Es ist recht wahrscheinlich, daß er die nachstehend unter dem Namen *Electrophortica succini* beschriebene Art vor sich hatte.

An der Zugehörigkeit dieser Art zu den Drosophilidae besteht keinerlei Zweifel. Alle für diese Familie charakteristischen abgeleiteten Merkmale (siehe HENNIG 1958) sind bei ihr vorhanden. Dagegen ist es leider nicht möglich, ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Gattungen und Arten der Familie genauer zu bestimmen. Das liegt vor allem daran, daß eine moderne, nach den Gesichtspunkten und mit den Methoden der phylogenetischen Systematik durchgeführte Monographie der Familie bisher fehlt. Im Hinblick auf die überragende Rolle, die zahlreiche Arten der Gattung *Drosophila* in der Evolutionsgenetik spielen, ist das ebenso erstaunlich wie bedauerlich. Es ist nicht einmal wahrscheinlich, daß zwischen den beiden Unterfamilien, die DUDA (1935) unterscheidet (Steganinae und Drosophilinae) ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

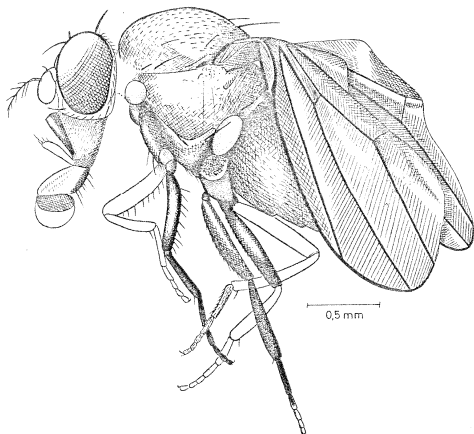


Abb. 307. *Electrophortica succini* n. sp. Paratypus, ♀ (Zoologisches Museum Kopenhagen „Henningsen 16-1-61“). Habitus.

Nach DUDA's Bestimmungstabelle der rezenten Gattungen würde die Bernsteinform in die Gattung *Amiota* (mit den Untergattungen *Paraphortica* und *Phortica*) gehören. Das hat aber wenig zu besagen, weil die diagnostischen Merkmale, durch die sich *Amiota* (bzw. die Gruppe von Gattungen, die DUDA in seiner Bestimmungstabelle unter diesem Namen vereinigt) von allen anderen Drosophilidae unterscheidet, ausschließlich plesiomorphe Merkmale sind. Das gilt ohne Zweifel für den „normalen“ Verlauf der sc, den *Amiota* mit allen anderen Drosophilinae sensu DUDA teilt, für das Vorhandensein einer deutlichen („farbigen, doppelt konturierten“) Basalquerader (tb) und wahrscheinlich auch für die gefiederte Fühlerborste. Da eine mehr oder weniger lang gefiederte Arista bei den Curtonotidae (die vielleicht als Schwestergruppe der Drosophilidae anzusehen sind) vorhanden ist, gehört sie wohl auch zum Grundplan der Drosophilidae.

Die Tatsache, daß *Electrophortica* in den 3 genannten diagnostischen Merkmalen mit *Amiota* (sensu DUDA) übereinstimmt, bedeutet also nicht, daß sie mit dieser rezenten Gattung tatsächlich am nächsten verwandt sein muß. Sie könnte ebensogut in die Stammgruppe aller rezenten Drosophilidae gehören oder sogar deren unmittelbare Stammart sein. Wahrscheinlich ist das aber nicht. Soweit sich bei den Acalyptratae Beziehungen der Bernsteinformen zu ihren rezenten Verwandten mit größerer Genauigkeit analysieren lassen, sind es fast immer engere monophyletische Guppen mit wenig



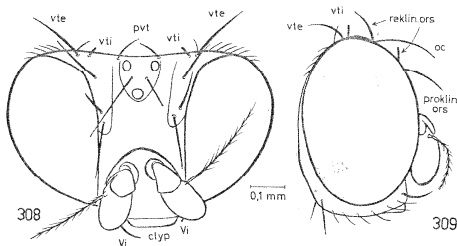


Abb. 308 und 309. *Electrophortica succini* n. sp. Holotypus, ♂. Kopf (308: Stirnansicht; 309: Profil). Linke Vibrisse, vi und rechte vordere reklinierte ors abgebrochen und nur als Stumpf vorhanden.

über 100 (oder oft noch weniger zahlreichen) Arten, von denen sich Vertreter bereits im Bernstein finden. Danach sollte man annehmen, daß die Drosophilidae mit ihren wohl an die 1000 beschriebenen rezenten Arten zur Bernsteinzeit bereits in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren. Das ist aber natürlich nur eine höchst unsichere Vermutung, und es wäre wichtig, gerade bei einer so artenreichen Gruppe Genaueres darüber zu wissen. Man kann nur hoffen, daß eine sorgfältige moderne Durcharbeitung der rezenten Drosophilidae später auch eine genaue Beurteilung der Bernsteinfossilien ermöglichen wird.

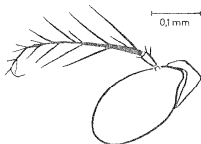


Abb. 310. *Electrophortica succini* n. sp. Paratypus, ♀ (Zoologisches Museum Kopenhagen „Henningsen 16-1-61“). 3. Fühlerglied (perspektivisch stark verkürzt) und Fühlerborste.

*Electrophortica succini* novum genus, nova spec. (Abb. 307—313)

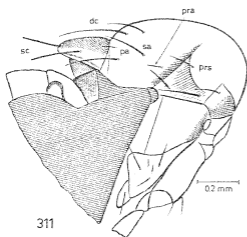
Holotypus: 1 ♂ „Udland, Min. Mus.“, Zoolog. Museum Kopenhagen.

Paratypus: 1 ♂ (?) „Berge Mortensen 12. 10. 60“, ebendort.

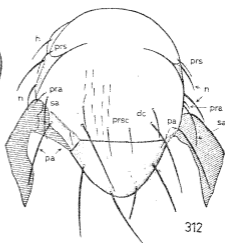
1 ♀ „Ringkøbing — Eguen, C. F. Madsen 2. 12. 1912“, ebendort.

1 ♀ „Henningsen 16. 1. 61“, ebendort.

Kopf (Abb. 308, 309) höher als lang. Augen vertikal elliptisch. Stirn nach oben nicht wesentlich verbreitert, ohne erkennbare Behaarung. Die Scheitelplatten liegen dem Augenrande an und erreichen den Vorderrand der Stirn nicht. Konvergierende pvt, vte,



311



312

Abb. 311 und 312. *Electrophortica succini* n. sp. Holotypus, ♂. 311: Seitenansicht des Thorax (Scutellarborsten am Ende abgebrochen. Die auf der rechten Körperseite abgebrochene Humeralborste ist nach der linken Körperseite ergänzt); 312: Thorax (Dorsalansicht, etwas verdrückt).



Abb. 313. *Electrophortica succini* n. sp. Holotypus, ♂. Flügel.

vti, oc, 2 reklinat und 1 proklinat ors sind vorhanden. Die vordere reklinat ors ist nicht viel kürzer und schwächer als die hintere. Die proklinat ors steht ein wenig weiter vom Augenrande entfernt als die reklinaten. Augen nackt. Wangen linienartig schmal. Backen schmal und überall gleich breit. An ihrem Unterrande eine einfache Reihe von Borsten, deren vorderste (Vibrisse) deutlich länger und kräftiger ist als die übrigen. Das Gesicht (die Praefrons) ist nicht deutlich gekielt. Fühler wie bei allen Drosophilidae nach unten gerichtet, das 2. Glied mit deutlichem Einschnitt. Das 3. Fühlerglied (Abb. 310) ist etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit. Fühlerborste oben und unten gefiedert.

Thorax (Abb. 311, 312) mit 1 h, 1 deutlich entwickelten prs, 2 n, 1 pra („Post-suturale“ nach DUDA; schwach und etwa halb so lang wie die sa), 1 sa, 2 pa (vordere sehr lang und kräftig, hintere sehr kurz und schwach), 2 dc (vordere schwach und noch nicht halb so lang wie die hintere), 2 (Paar) sc (laterale länger als die gekreuzten apikalen). Eine Propleuralborste ist nicht erkennbar. Mesopleura nackt. Sternopleura behaart, in der Nähe des Oberandes mit 2 kräftigen Sternopleuralborsten.

Flügel (Abb. 313) mit den Merkmalen der Familie. Die Costa erreicht die Mündung von  $m_1$ , Endabschnitte von  $r_{4+5}$  und  $m_1$  annähernd parallel. Die vordere Basalzelle ist durch eine deutliche Basalquerader (tb) abgeschlossen. Der Hinterrand der Flügel-