

Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem

WILLI HENNIG

Deutsches Entomologisches Institut
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Berlin-Friedrichshagen

(Mit 27 Textfiguren)

Inhalt	Seite
Einleitung	212
I. Die geographischen Beziehungen der neuseeländischen Dipterenfauna	223
A. In Neuseeland endemische Artengruppen der Dipteren	224
B. Verbreitung der mit den neuseeländischen nächstverwandten Artengruppen	231
C. Deutung des Vorkommens monophyletischer Gruppen in Neuseeland, Australien und Südamerika	237
II. Das geologische Alter der einerseits in Südamerika, andererseits in Australien-Neuseeland verbreiteten Dipterengruppen	298
Literatur	324
Index	237

Die Tierwelt isolierter oder relativ isolierter Landgebiete — größerer Inseln (Neuseeland, Madagaskar) oder auch ganzer Kontinente (Australien, Südamerika) — hat von jeher besonderes Interesse erweckt.

Dieses Interesse kann mehr geographisch oder mehr zoologisch begründet sein. Geographisch gerichtet wäre etwa die Frage nach der Geschichte des betreffenden Gebietes: Aus welchen anderen Landgebieten hat es seine Faunenelemente bezogen, mit welchen anderen Gebieten hat es also früher in Verbindung gestanden? Wann, wie lange und in welcher Reihenfolge haben diese Verbindungen bestanden?

Vielfältig sind die vom zoologischen Standpunkte aus möglichen Fragen. Am Anfange steht hier das Interesse an der Erweiterung unserer Kenntnis der Formenfülle und die Hoffnung, in dem untersuchten Gebiete vielleicht Arten und Artengruppen zu finden, deren Merkmale dazu verhelfen könnten, die Verwandtschaftsbeziehungen der Gruppen, zu denen sie gehören, aufzuklären. Auch die Frage nach dem Alter bestimmter Tiergruppen kann durch die Untersuchung der Tierwelt solcher isolierter Gebiete

beantwortet werden. Diese Frage ist es vor allem, mit der sich die vorliegende Arbeit beschäftigt. Sie hat allerdings die Beantwortung der eingangs gestellten geographischen Fragen zur Voraussetzung. Nur wenn feststeht, welche Faunenschichten in dem untersuchten Gebiete unterschieden werden können und wie alt diese sind, besteht die Möglichkeit, die Zugehörigkeit der einzelnen vorgefundenen Tiergruppen zu diesen Faunenschichten festzustellen, und das bedeutet dann natürlich auch eine Aussage über das Mindestalter dieser Tiergruppe.

Der zuverlässigen Beantwortung solcher Fragen stehen unerhörte Schwierigkeiten im Wege. Eine günstige Voraussetzung für die vorliegende Arbeit, die sich unter den angedeuteten Gesichtspunkten mit der Dipterenfauna von Neuseeland beschäftigt, bietet zwar der Katalog der neuseeländischen Dipteren von MILLER (1950) und die Bearbeitung der Acalypratae durch HARRISON (1959). Das bedeutet aber keineswegs, daß die Dipterenfauna von Neuseeland schon sehr vollständig bekannt wäre. Das ist nicht der Fall. Aber wäre es auch an dem, dann könnte die Aufgabe, die wir uns gestellt haben, doch nur gelöst werden, wenn die Dipterenfauna vor allem der Gebiete, mit denen Neuseeland im Laufe seiner Geschichte in Verbindung gestanden hat, oder in Verbindung gestanden haben könnte, vollständig bekannt wäre. Auch das ist keineswegs der Fall. Vor allem die Dipterenfauna von Australien und Südamerika ist bisher nur sehr unvollständig bekannt. Das größte Hindernis aber ist unsere höchst unvollkommene Kenntnis vom phylogenetischen System der Dipteren.

“The essential basis of zoogeographical studies is an accurate knowledge of the affinities of animal groups from different regions.” Diese von MACKERRAS (1925) getroffene Feststellung kann nicht ernst genug genommen werden. Sie muß allerdings dahingehend ergänzt werden, daß unter “affinities” nur die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zu verstehen sind. Das bedeutet aber, daß ein Fortschritt bei der Beantwortung der Fragen, die in der vorliegenden Arbeit gestellt werden, letzten Endes nur vom Systematiker zu erwarten ist. Wer sollte auch über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen einer bestimmten in Neuseeland verbreiteten Dipteregruppe zuverlässig Auskunft geben können, wenn nicht der Systematiker, der als Spezialist diese Gruppe genau kennt? Schon diese Frage läßt erkennen, wie Unrecht diejenigen haben, die heute noch einen Unterschied zwischen dem „Systematiker“ und dem „Phylogenetiker“ konstruieren möchten.

Diese Überlegungen bieten aber auch eine Rechtfertigung der vorliegenden Arbeit: Fragen können nur beantwortet werden, wenn sie gestellt bzw. in der richtigen Weise gestellt sind. Mancher Systematiker, der eine Monographie seiner Gruppe schreibt, läßt Fragen, die er, aber auch nur er, leicht hätte beantworten können, unbeantwortet, nur, weil er nicht auf sie aufmerksam wurde. Solche Fragen bleiben dann oft jahrzehntelang unbeantwortet, weil es allzuschwierig ist, das Material (Typen, seltene Arten

usw.), über das der Monograph verfügte, nachträglich wieder zu beschaffen. Eines der wesentlichsten Ziele der vorliegenden Arbeit ist es daher, einige der Fragen, die an alle in Neuseeland verbreiteten Dipterenengruppen gestellt werden müßten, so klar herauszuarbeiten, daß der systematische Spezialist, der eine solche Gruppe in Zukunft bearbeitet, erkennen kann, welchen Beitrag er zu ihrer endgültigen Beantwortung liefern könnte.

I. Die geographischen Beziehungen der neuseeländischen Dipterenfauna

MILLER (1950) führt in seinem Katalog 1788 Dipterenarten von Neuseeland und den benachbarten subantarktischen Inseln an. Die weitaus meisten Arten sind in dem bezeichneten Gebiete endemisch. Nur 45 Arten bezeichnet er als eingeschleppt (meist aus Europa). Nur 23 Arten kommen auch in Australien, Tasmanien, z. T. auch in entfernteren Gebieten (Java, Philippinen usw.) vor. Auch von diesen dürften die meisten, wenn nicht alle, in Neuseeland eingeschleppt sein. Soweit nicht besondere Umstände ihre Besprechung in dem einen oder anderen Zusammenhange erforderte, sind diese Arten im folgenden außer Betracht gelassen, weil sie keine Aufschlüsse über frühere Verbindungen zwischen Neuseeland und anderen Landgebieten versprechen.

Ein methodisch völlig einwandfreies Vorgehen in der Frage nach den geographischen Beziehungen der neuseeländischen Dipterenfauna würde es nun erfordern, daß man sich für jede der in Neuseeland endemischen Dipterenarten die Frage vorlegt: Welches ist ihre Schwesterart und wo lebt sie? Als „Schwesterart“ von *a* bezeichne ich dabei diejenige Art *b*, die mit ihr phylogenetisch am nächsten verwandt ist, die zusammen mit ihr also eine monophyletische Artengruppe niedersten Ranges bildet (Fig. 1).

Der einfachste denkbare Fall ist dann der, daß auch die gesuchte Schwesterart (*b*) in Neuseeland lebt, daß wir also eine in Neuseeland endemische monophyletische Artengruppe (*a, b*) finden. Wir müßten dann weitergehen und nun auch für diese endemische Artengruppe (*a, b*) die Schwesterart (*c*) oder Schwestergruppe (anstelle der Art *c* könnte ja auch eine monophyletische Artengruppe *c, d* stehen) zu finden versuchen. Auch diese kann im einfachsten Falle wieder in Neuseeland gefunden werden. Setzen wir dieses „Suchen nach der Schwestergruppe“ so lange fort, bis wir eine Art (*f*) oder Artengruppe gefunden haben, die nicht in Neuseeland lebt, dann hätten wir unser 1. Ziel erreicht. Wir hätten dann nämlich eine „monophyletische, in Neuseeland endemische Artengruppe, deren Schwestergruppe nicht in Neuseeland lebt“ gefunden. Ein vollständiges Verzeichnis dieser Gruppen brauchen wir als Ausgangspunkt für unsere Untersuchung der faunistischen Beziehungen, die zwischen Neuseeland und anderen Landgebieten bestehen.

Um zu einem solchen Verzeichnis zu kommen, ist es nicht unbedingt nötig, die genauen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen aller

neuseeländischen Arten zu kennen und bei der „Suche nach der Schwestergruppe“ so exakt vorzugehen, wie es vorstehend geschildert wurde. Es genügt beispielsweise (Fig. 2) für eine Anzahl neuseeländischer Arten zu wissen, daß sie zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, und daß deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland zu suchen ist. Die Verwandtschaftsbeziehungen, die zwischen den in Neuseeland verbreiteten Arten bestehen, braucht man für unseren Zweck nicht genau zu kennen.

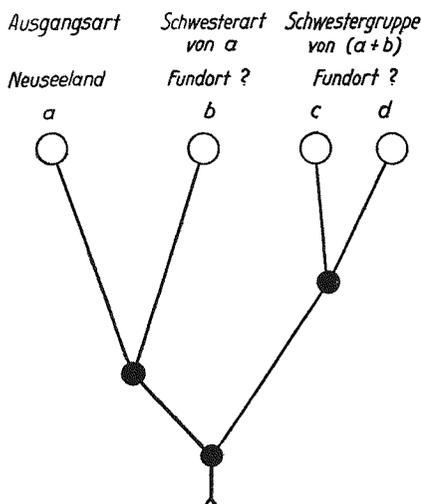


Fig. 1. Schema des theoretisch einwandfreien Vorgehens bei Feststellung der geographischen Beziehungen neuseeländischer Tierarten

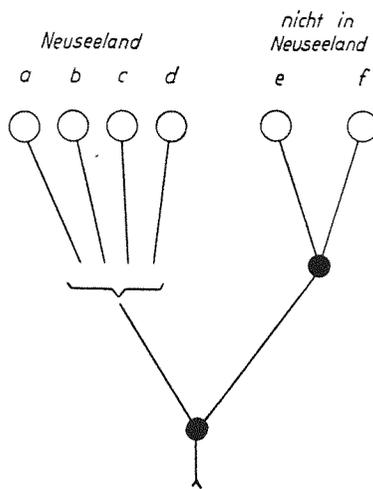


Fig. 2. Schema für eine hinreichend genaue Feststellung der geographischen Beziehungen neuseeländischer Tierarten

A. In Neuseeland endemische Artengruppen der Dipteren

Es könnte nun scheinen, als brauche man, um zu dem erstrebten Verzeichnis der „monophyletischen, in Neuseeland endemischen Artengruppen, deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland lebt“ zu kommen, nur ein Verzeichnis der in Neuseeland endemischen Untergattungen, Gattungen, Tribus usw. aus der systematischen Literatur anzulegen. Das ist aber nicht der Fall. In Tabelle 1 ist ein solches Verzeichnis zusammengestellt.

In diesem Verzeichnis entsprechen einige Gattungen und Untergattungen sicherlich unseren Forderungen. Das gilt z. B. für die Gattung *Mischoderus* (Tanyderidae) und wahrscheinlich für alle Gattungen und Untergattungen, die als einzige Vertreter ihrer Familie, Unterfamilie oder Tribus angeführt sind.

Andere in der Tabelle angeführte Gattungen und Untergattungen entsprechen dagegen unseren Forderungen sicherlich nicht. Beispielsweise dürften *Neocurupira* und *Paracurupira* (Blepharoceridae) Schwestergruppen sein. Beide „Gattungen“ zusammengenommen bilden also wahrscheinlich

Tabelle 1. In Neuseeland endemische Artengruppen
(„Gattungen“ und „Untergattungen“)

Tipulidae		
<i>Zelandotipula</i>	3 Arten	} verwandt mit verschie- denen nichtneuseeländi- schen Gattungen
<i>Acracantha</i>	2 „	
<i>Brevicera</i>	3 „	
Limoniidae		
Hexatominae		
<i>Heterolimnophila</i>	2 „	
<i>Metalimnophila</i>	14 „	
<i>Harrisomyia</i>	2 „	
<i>Zelandomyia</i>	11 „	
<i>Nothophila</i>	2 „	
<i>Rhampophila</i>	2 „	
<i>Tinemyia</i>	1 „	
<i>Zaluscodes</i>	1 „	
<i>Acantholimnophila</i>	2 „	
Unterfamilie?		
<i>Tonnoiraptera</i>	1 „	
Tanyderidae		
<i>Mischoderus</i>	5 „	(z. T. Synonyma?)
Blepharoceridae		
<i>Neocurupira</i>	1 „	
<i>Paracurupira</i>	1 „	
Culicidae		
<i>Maorigoeldia</i>	1 „	
Tendipedidae		
Diamesinae		
<i>Lobodiamesa</i>	1 „	
<i>Maoridiamesa</i>	1 „	
Tendipedinae		
<i>Ophyrophorus</i>	1 „	
<i>Paucispinigera</i>	1 „	
Sciophilidae		
Leiini		
<i>Paradoxa</i>	1 „	
<i>Sigmoleia</i>	1 „	
<i>Cycloneura</i>	3 „	
<i>Paracycloneura</i>	1 „	
<i>Neotrizygia</i>	1 „	
<i>Cawthronia</i>	1 „	
<i>Anomalomyia</i>	10 „	
<i>Trichoterga</i>	1 „	
Sciophilini		
<i>Morganiella</i>	1 „	
<i>Taxicnemis</i>	2 „	
Lycoriidae		
<i>Neophnyxia</i>	1 „	
Corynoscelidae		
<i>Canthyloscelis</i> s. str.	3 „	
Tabanidae		
Pangoniinae		
<i>Paranopsis</i>	1 „	

Tabelle 1. (Fortsetzung)

Tabaninae		
<i>Protodasyomma</i>	6	Arten
Oncodidae		
Panopinae		
<i>Apsona</i>	1	„
Philopotinae		
<i>Helle</i>	2	„
Bombyliidae		
<i>Tillyardomyia</i>	1	„
Stratiomyiidae		
Clitellariinae		
<i>Dysbiota</i>	1	„
Beridinae		
<i>Australoberis</i>	4	„
Empididae		
Ceratomerinae		
<i>Icasma</i>	1	„
Hemerodromiinae		
<i>Doliodroma</i>	1	„
Empidinae		
<i>Gynatoma</i>	6	„
Corynetinae		
<i>Isodrapetis</i>	3	„
Dolichopodidae		
Campsicneminae		
<i>Ischiochaetus</i>	4	„
<i>Scelloides</i>	12	„
<i>Filatopus</i>	3	„
<i>Colobocerus</i>	1	„
<i>Micropygus</i>	16	„
<i>Brevimyia</i>	1	„
Diaphorinae		
<i>Ostenia</i>	1	„
Neurigoninae		
<i>Halteriphorus</i>	1	„
Hydrophorinae		
<i>Helichochaetus</i>	1	„
<i>Aphrosylopsis</i>	1	„
Aphrosylinae?		
<i>Abatetia</i>	1	„
Phoridae		
„Borophaga-Gruppe“		
<i>Bothroprosopa</i>	1	„
<i>Tarsocrates</i>	1	„
<i>Ceratoplatus</i>	1	„
? <i>Palpocrates</i>	2	„
? <i>Tonnoirina</i>	3	„
Beckerinini		
<i>Macroselia</i>	1	„
<i>Aphiura</i>	1	„
<i>Distichophora</i>	1	„

Tabelle 1. (Fortsetzung)

Phorinae		
<i>Kierania</i>	1	Arten
Platystomidae		
<i>Zelandortalis</i>	2	„
Sciomyzidae		
Sciomyzinae		
<i>Polytocus</i>	1	„
<i>Xenosciomyza</i>	2	„
<i>Prosochaeta</i>	1	„
Tetanocerinae		
<i>Neolimnia</i>	12	„ (incl. <i>Pseudolimnia</i> und
<i>Eulimnia</i>	2	„ <i>Sublimnia</i>)
<i>Huttonina</i>	8	„ (incl. <i>Huttonella</i>)
Lauxaniidae		
<i>Poecilohetaerella</i>	7	„
Helcomyzidae		
<i>Maorimya</i>	1	„
Coelopidae		
<i>Protocoelopa</i>	1	„
<i>Chaetocoelopa</i>	2	„
<i>Baeopterus</i>	2	„ (bei Harrison 1 Art)
<i>Icaridion</i>	1	„
„Trixoscelidae“		
<i>Allophylina</i>	1	„
<i>Aneuria</i>	5	„
<i>Fenwickia</i>	6	„
<i>Tethinosoma</i>	1	„
<i>Xeneura</i>	1	„
<i>Protoborborus</i>	1	„
Palloppteridae		
<i>Neomaorina</i>	9	„
Sphaeroceridae		
<i>Howickia</i>	1	„
Milichiidae		
<i>Australimyza</i>	5	„
Canaceidae		
<i>Macrocanace</i>	2	„
Ephydridae		
<i>Parahyadina</i>	1	„
Chloropidae		
<i>Eutricimba</i>	1	„
<i>Apteroscinis</i>	1	„
<i>Apterosoma</i>	1	„
Muscidae		
Mydaeinae		
<i>Easul</i>	2	„
<i>Paracoenosia</i>	2	„
<i>Idiohelina</i>	3	„
<i>Limnohelina</i>	10	„
<i>Paralimnophora</i>	3	„
Muscinae		
<i>Calliphoroides</i>	1	„

Tabelle 1. (Fortsetzung)

Calliphoridae			
<i>Huttonophasia</i>	1	Arten	
<i>Neocalliphora</i>	9	„	
Larvaevoridae (38 Gattungen, 136 Arten)			
Phasiinae			
<i>Huttonobesseria</i>	1	„	
Larvaevorinae			
<i>Calcager</i>	2	„	
<i>Calcageria</i>	2	„	
<i>Uclesiella</i>	1	„	
<i>Plagiomyia</i>	5	„	
<i>Calotachina</i>	1	„	
<i>Microhystricia</i>	1	„	
<i>Protohystricia</i>	4	„	
<i>Genotrichia</i>	2	„	
<i>Wattia</i>	3	„	
<i>Montanarturia</i>	1	„	
<i>Cerosomyia</i>	17	„	
<i>Gracilicera</i>	3	„	
<i>Proscissio</i>	4	„	
<i>Peremptor</i>	3	„	
<i>Occisor</i>	3	„	
<i>Hystricia</i>	1	„	
<i>Veluta</i>	1	„	
<i>Altaia</i>	1	„	
<i>Phaoniella</i>	1	„	
<i>Platytachina</i>	5	„	
<i>Heteria</i>	6	„	(1 Art angeblich Grönland)
<i>Zealandotachina</i>	11	„	
<i>Plethochaetigera</i>	1	„	
<i>Avibrissia</i>	1	„	
<i>Avibrissina</i>	2	„	
<i>Erythronychia</i>	10	„	
<i>Neoerythronychia</i>	1	„	
<i>Xenorhynchia</i>	1	„	
<i>Prosenosoma</i>	1	„	
<i>Asetulia</i>	1	„	
<i>Graphotaxina</i>	1	„	
<i>Campylia</i>	2	„	
<i>Perrissina</i>	5	„	
<i>Neotryphera</i>	1	„	
<i>Trypherina</i>	1	„	
<i>Medinella</i>	4	„	
<i>Truphia</i>	1	„	
<i>Neotachina</i>	5	„	

eine „für Neuseeland endemische monophyletische Gruppe, deren Schwester-Gruppe außerhalb von Neuseeland lebt“. Insofern dürfte also nur die Gattungsgruppe *Paracurupira* + *Neocurupira* der „Gattung“ *Mischoderus* gleichwertig sein. Warum ist diese Feststellung wichtig? Sie bedeutet, daß wahrscheinlich alle 5 in Neuseeland nachgewiesenen *Mischoderus*-Arten auf

eine Stammart zurückzuführen sind, die wohl ebenfalls in Neuseeland gelebt hat. Jedenfalls besteht keinerlei Grund zu der Annahme, daß von den Arten der Gattung *Mischoderus* mehr als eine phylogenetische Stammlinie aus dem Gebiete von Neuseeland hinausführt. Dasselbe gilt aber wahrscheinlich für die Gattungsgruppe *Neocurupira* + *Paracurupira*. Auch von dieser Verwandtschaftsgruppe führt wahrscheinlich nur 1 Stammlinie aus Neuseeland hinaus. Aus dem Nebeneinander zweier Gattungen, die in der gegenwärtigen Systematik (aus belanglosen diagnostisch orientierten Gründen) anerkannt und nicht in einer höheren Einheit zusammengefaßt werden, kann man das nicht ersehen. Man könnte danach auch annehmen, daß von jeder dieser Gattungen aus eine eigene Stammlinie aus Neuseeland hinausführt. Ähnlich steht es bei den 4 Gattungen der Coelopidae; bei den 6 „Gattungen“ der Trixoscelidae und bei den 38 Gattungen der Larvaevorinae liegen die Dinge ganz undurchsichtig.

MALLOCH (1938, p. 161) sagt über die Larvaevorinae: "I do think, however, that the great majority of the New Zealand species have been derived from one or two common ancestors, and that comparatively few existing genera are closely related to even those of Australia".

Man möchte aus dieser Bemerkung entnehmen, daß alle 38 neuseeländischen „Gattungen“ der Larvaevorinae oder jedenfalls die Mehrzahl von ihnen zusammen eine „monophyletische in Neuseeland endemische Verwandtschaftsgruppe bilden, deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland lebt.“ Das bedeutet, daß nicht, wie man nach der Zahl der „Gattungen“ annehmen könnte, 38 verschiedene Stammlinien der Larvaevorinae von Neuseeland aus in andere Gebiete führen, sondern nur 1 oder jedenfalls ganz wenige!

Wollte man also aus dem in Tabelle 1 nach der systematischen Literatur zusammengestellten Verzeichnis der endemischen „Gattungen“ und „Untergattungen“ auf die Zahl der aus Neuseeland in andere Gebiete führenden Stammlinien schließen, so käme man zu einem unzutreffenden Ergebnis: Für die angeführten Gruppen ist die tatsächliche Zahl der Stammlinien geringer, als es nach der Zahl der angeführten Gattungen und Untergattungen scheinen möchte.

Andererseits ist die Tabelle insofern unzuverlässig, als sie bei weitem nicht alle „monophyletischen, in Neuseeland endemischen Verwandtschaftsgruppen, deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland lebt“, verzeichnet. Viele neuseeländischen Dipteren-Arten gehören zu „Gattungen“ oder gar „Untergattungen“, die auch außerhalb von Neuseeland mehr oder weniger weit verbreitet sind. Die artenreichsten dieser Gattungen sind:

<i>Macromastix</i> (Tipulidae)	in Neuseeland etwa 71 Arten
<i>Molophilus</i> (Limoniidae-Eriopterinae)	in Neuseeland etwa 89 Arten
<i>Amphineurus</i> (Limoniidae-Eriopterinae)	in Neuseeland etwa 41 Arten
<i>Gynoplistia</i> (Limoniidae-Hexatomiinae)	in Neuseeland etwa 100 Arten.

Es ist nun leider nicht bekannt, ob die neuseeländischen Arten jeder dieser (und zahlreicher anderer) „Gattungen“ monophyletische Gruppen bilden, deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland lebt, oder ob in jeder dieser „Gattungen“ die neuseeländischen Arten mehreren monophyletischen Artengruppen angehören, von denen jede einzelne ihre Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland hat.

In noch anderen Fällen dürften endemische Gattungen, die in Tabelle 1 angeführt sind, mit den neuseeländischen Arten weiter verbreiteter Gattungen eine monophyletische Gruppe bilden. So bezeichnet MALLOCH die Chloropidengattungen *Eutricimba* (1 Art) und *Apteroscinis* (1 Art, mit der wieder *Aptosoma* nahe verwandt zu sein scheint) als „derivative of *Tricimba*“. Von der weitverbreiteten Gattung *Tricimba* sind aus Neuseeland 2 Arten beschrieben. Wahrscheinlich ist MALLOCHS Bemerkung so zu verstehen, daß diese beiden „*Tricimba*-Arten“ zusammen mit den Arten, die unter dem Namen *Eutricimba*, *Apteroscinis* und *Aptosoma* von *Tricimba* abgetrennt worden sind, eine monophyletische Gruppe bilden, von der nur eine Stammlinie aus Neuseeland herausführt. Auch die Unterscheidung einer weitverbreiteten Gattung *Tricimba* mit 2 neuseeländischen Arten und dreier in Neuseeland endemischer Gattungen, *Eutricimba*, *Apteroscinis* und *Aptosoma* ist also ein Artefakt der gegenwärtigen systematischen Methode. Ähnlich liegen die Dinge wohl bei den Gattungen *Trichoterga*, *Taxicnemis*, *Icasma*, *Howickia* u. a.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß es zur Zeit nicht möglich ist, ein auch nur einigermaßen vollständiges Verzeichnis der „monophyletischen, in Neuseeland endemischen Artengruppen, deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland lebt“, aufzustellen. Daher ist es auch nicht möglich, sichere Angaben über die Zahl der Stammlinien zu machen, die Neuseeland mit anderen Gebieten verbinden. Auch zahlreiche andere Fragen können infolgedessen nicht beantwortet werden: Wie groß ist die Zahl der Arten, die sich im Gebiete von Neuseeland jeweils aus einer Stammart entwickelt haben? Gibt es in dieser Beziehung Unterschiede zwischen den einzelnen Dipterenfamilien und wie sind diese gegebenenfalls zu erklären?

Die Beantwortung dieser und anderer Fragen hätte ein vollständiges und zuverlässiges Verzeichnis der geforderten Art zur Voraussetzung. Da ein solches fehlt, ergibt sich unsere erste Forderung an die Systematik der Zukunft, d. h. an jeden Systematiker, der die monographische Bearbeitung einer auch in Neuseeland verbreiteten Dipteregruppe unternimmt: die Forderung, an der Aufstellung eines solchen Verzeichnisses mitzuwirken. Die Frage, ob die beiden Blepharoceriden-Arten der *Neocurupira-Paracurupira*-Gruppe „so verschieden“ sind, daß sie in 2 verschiedene Gattungen gestellt werden müssen, während die 5 *Mischoderus*-Arten in einer Gattung Platz finden, oder ob die rund 100 Arten der Larvaevorinae auf 38 verschiedene Gattungen verteilt werden müssen, während die rund 100 *Gynoplistia*-Arten in einer Gattung Platz finden, halte ich einstweilen nicht für wichtig. Ich halte

sie, in der Form, in der sie in der gegenwärtigen Systematik gestellt und beantwortet wird, geradezu für ein pseudowissenschaftliches Scheinproblem, weil es keine verbindlichen und universell verwendbaren Maßstäbe für die Beurteilung des Grades der morphologischen Verschiedenheiten von Artengruppen gibt (HENNIG 1950). Wirkliche wissenschaftliche Bedeutung hat aber die Frage, ob von den rund 100 neuseeländischen Arten der Larvaevorinae 1 Stammlinie aus dem Gebiete von Neuseeland herausführt wie von den 5 Arten der Gattung *Mischoderus*, oder ob man bei den Larvaevorinae 38 solcher herausführender Stammlinien anzunehmen hat. Der Systematiker ist es, von dem wir die Beantwortung solcher Fragen erwarten müssen!

Aus Tabelle 1 und aus den vorstehenden kritischen Betrachtungen geht immerhin das eine mit Sicherheit hervor: Im System der Dipteren nehmen die monophyletischen in Neuseeland endemischen Verwandtschaftsgruppen, deren Schwestergruppen außerhalb des Gebietes von Neuseeland leben, alle einen relativ sehr niedrigen Rang ein. Keine von ihnen beansprucht in der gegenwärtigen Systematik einen höheren Rang als den einer Gattungsgruppe, viele werden nicht einmal als Artengruppen innerhalb ihrer Gattung oder Untergattung besonders herausgehoben. Auf diese Tatsache werden wir in einem späteren Kapitel noch zurückkommen müssen.

B. Verbreitung der mit den neuseeländischen nächstverwandten Artengruppen

Unsere nächste Aufgabe muß es sein, festzustellen, wo die Schwestergruppen der „monophyletischen, in Neuseeland endemischen Artengruppen, deren Schwestergruppe außerhalb von Neuseeland lebt“, zu finden ist oder, anders ausgedrückt, wohin die Stammlinien der monophyletischen, in Neuseeland endemischen Artengruppen führen. Diese Aufgabe ist zur Zeit ebensowenig befriedigend zu lösen wie die im 1. Kapitel besprochene. Das liegt einerseits daran, daß wir, wie oben gesagt, bisher nur eine sehr unvollkommene Kenntnis der monophyletischen, in Neuseeland endemischen Verwandtschaftsgruppen haben, zum anderen aber auch daran, daß, soweit wir sie kennen, die Schwestergruppe meist nicht mit hinreichender Sicherheit bekannt ist. Wir können also nur eine Näherungslösung versuchen.

Tabelle 2. Neuseeländische Artengruppen („Gattungen“), die in Australien oder Tasmanien (T) durch andere, aber nächstverwandte Artengruppen („Gattungen“) vertreten werden

	Neuseeland		Australien (Tasmanien)	
Tipulidae	<i>Austrotipula</i>	2 Arten	<i>Acracantha</i>	5 Arten
Limoniidae	<i>Cawthronia</i>	1 Art	<i>Ateleia</i>	1 Art
Sciophilidae	<i>Morganiella</i>	1 Art	<i>Paramorganiella</i>	1 Art (T)
Tabanidae	<i>Paranopsis</i>	1 Art	<i>Ectenopsis</i>	

In Tabelle 2 sind zunächst diejenigen neuseeländischen Dipteregruppen verzeichnet, für die in der systematischen Literatur angegeben wird, daß sie

mit einer in Australien (einschließlich Tasmanien) verbreiteten Gattung sehr nahe verwandt sind. Wenn wir die Voraussetzung machen, daß es sich hierbei um Schwestergruppen-Paare handelt, bei denen der eine Partner in Neuseeland, der andere in Australien-Tasmanien verbreitet ist, dann hätten wir in Tabelle 2 also ein Verzeichnis derjenigen neuseeländischen Dipteregruppen, deren Stammlinie nach Australien führt. Dieses Verzeichnis ist sehr dürftig und zweifellos ganz unvollständig. Es kann aber ergänzt werden durch ein Verzeichnis derjenigen Gattungen und Untergruppen, die einerseits in Neuseeland, andererseits in Australien, sonst aber nirgends verbreitet sind (Tabelle 3). Wenn wir die Voraussetzung machen dürfen, daß die angeführten Gattungen monophyletische Gruppen sind — eine Voraussetzung, die in der gegenwärtigen Systematik keineswegs

Tabelle 3. Artengruppen („Gattungen“), die sowohl in Neuseeland wie in Australien (bzw. Tasmanien) verbreitet sind

	Neuseeland	Australien (Tasmanien)	
Blepharoceridae			
<i>Peritheates</i>	3 Arten	1 Art	(A)
Zelmiridae			
<i>Arachnocampa</i>	1 „	1 „	(T)
<i>Pseudoplatyura</i>	1 „	1	(A)
Therevidae			
<i>Ectinorrhynchus</i>	3 „	3 „	(A, T)? auch in Süd- afrika u. Brasilien
<i>Anabarrhynchus</i>	18 „	22 „	(A, T)? 1 Art in Mada- gaskar
Empididae			
<i>Sematopoda</i>	1 „	2 „	(A)
<i>Monodromia</i>	1 „	? „	(A)
<i>Pseudoscelobates</i>	1 „	6 „	(A, T)
Dolichopodidae			
<i>Scorpiurus</i>	1 „	(Neuseeland, Tasmanien, Australien)	
Sciomyzidae			
<i>Helosciomyza</i>	8 „	2 Arten	(A)
Lauxaniidae			
<i>Poecilohetaerus</i>	1 „	2 „	(A) 1 der australischen Arten auch in Lombok
Coelopidae			
<i>Coelopella</i>	2 „	1 „	(A)
Trixoscelidae			
<i>Allophylopsis</i>			
Ephydridae			
<i>Ephydrella</i>	4 „	1 „	(T)
Calliphoridae			
<i>Neopollenia</i>	2 „	14 „	(A) 1 der neuseeländ. Arten auch in Australien, die andere einer austral. Art sehr nahestehend

ganz sicher ist —, dann ist es auch in diesen Fällen wahrscheinlich, daß zwischen den neuseeländischen und den australischen Arten ein Schwestergruppenverhältnis besteht, auch wenn die gegenwärtige Systematik das nicht zum Ausdruck bringt. Auf jeden Fall ist unsere Annahme bei denjenigen Gattungen gesichert, die in Neuseeland und Australien mit nur je 1 Art verbreitet sind. Bei denjenigen Gattungen, die in einem der beiden Gebiete oder in beiden mehrere Arten besitzen, erlaubt uns die gegenwärtige Systematik nicht festzustellen, ob die australischen und die neuseeländischen Arten je 1 monophyletische Gruppe, beide zusammen also 1 Schwestergruppen-Paar bilden, oder ob einzelne neuseeländische Arten mit einzelnen australischen Arten näher verwandt sind, ob in diesen Gattungen also 1 oder mehrere Stammlinien von Neuseeland nach Australien führen. Dies zu klären wäre eine weitere Aufgabe der künftigen Systematik.

Nur in sehr wenigen Fällen lassen sich genauere Angaben über die Verwandtschaftsbeziehungen machen: Die neuseeländische *Neopollenia laemica* WHITE ist z. B. der australischen *N. stygia* so ähnlich, daß sie früher von dieser nicht getrennt wurde. Es ist wohl anzunehmen, daß sie mit dieser auch phylogenetisch näher verwandt ist als mit anderen australischen *Neopollenia*-Arten. Die zeitweilig als besondere Art angesehene neuseeländische *Neopollenia milleri* HARDY gilt jetzt als identisch mit der australischen *N. rufipes* MACQ. In beiden Fällen darf man wohl passive Verschleppung von Australien nach Neuseeland in geologisch jüngster Zeit annehmen, die nicht notwendigerweise durch den Menschen erfolgt zu sein braucht. Die Lebensweise der Calliphoridae läßt das als durchaus möglich erscheinen. Außerdem ist bekannt, daß die Calliphoridae selbst bei kurzdauernder Isolierung zur Entstehung morphologischer Verschiedenheiten neigen (siehe *Calliphora antarctica* bei der Besprechung der antarktischen Inseln, S. 253). Eine weitere Ergänzung müßten die Tabellen 2 und 3 durch alle diejenigen „Gattungen“ und „Untergattungen“ erfahren, die in Neuseeland und Australien, darüber hinaus aber auch in anderen Gebieten (z. B. in Südamerika oder in der holarktischen Region oder sogar in allen tiergeographischen Regionen) verbreitet sind. Auch bei diesen Gattungen und Untergattungen dürften in den meisten Fällen die australischen Arten mit den neuseeländischen Arten am nächsten verwandt sein, zwischen australischen und neuseeländischen Artengruppen also Schwestergruppenverhältnisse bestehen. Da die gegenwärtige Systematik das nicht erkennen läßt, ergibt sich auch hier die Forderung für die Zukunft, diese Frage zu klären.

Der vorstehend besprochene Vikarianztypus, bei dem die Schwestergruppe neuseeländischer Dipteren in Australien gefunden wird, entspricht zweifellos dem, was man am ehesten erwartet hätte, denn Australien ist ja das Neuseeland am nächsten gelegene Landgebiet.

Daneben gilt es aber zweifellos einen Verbreitungstypus, bei dem die Schwestergruppe neuseeländischer Verwandtschaftsgruppen in Südamerika lebt. Oft sind solche Gruppen in Südamerika auf Süd-Chile beschränkt,

nicht selten schließt ihr Verbreitungsgebiet aber auch Süd-Brasilien, die Andenregion nordwärts bis Ecuador und Peru oder noch ausgedehntere Gebiete der neotropischen Region ein.

In Tabelle 4 sind diejenigen Gattungen (und Untergattungen) zusammengestellt, die diesen Vikariantypus zeigen. Gegen diese Tabelle (wie auch gegen die Tabellen 5—6) sind, was Vollständigkeit und Zuverlässigkeit in

Tabelle 4. Artengruppen („Gattungen“), die in Neuseeland und Südamerika verbreitet, in Australien bisher aber nicht nachgewiesen sind

	Neuseeland	Südamerika	
Limoniidae			
<i>Aphrophila</i>	6 Arten	7 Arten	
<i>Campbellomyia</i>	6 „	3 „	(Ecuador, S. O. Brasil.)
<i>Zelandoglochina</i>	16 „	19 „	
Tendipedidae			
<i>Podonomus</i>	1 „	18 „	
Ditomyiidae			
<i>Nervijuncta</i>	18 „	3 „	(Chile, S. Brasilien)
Macroceridae			
<i>Paramacrocera</i>	1 „	1 „	(S. Chile)
Sciophilidae			
<i>Parvicellula</i>	9 „	3 „	(Chile, S. Catharina)
Lycoriidae			
<i>Okahunea</i>	1 „	1 „	
Corynoscelidae			
<i>Canthyluscelis</i> :			
SG <i>Canthyluscelis</i>	3 „		
SG <i>Araucoscelis</i>		3 „	
Stratiomyiidae			
<i>Benhamyia</i>	5 „	2 „	
Empididae			
Clinocerinae			
<i>Dipsomyia</i>	1 „	1 „	
Empidinae			
<i>Empidadelpha</i>	1 „	1 „	
<i>Atrichopleura?</i>	2? „	16 „	(Peru-Ecuador bis S. Chile)
Homalocneminae			
<i>Homalocnemis</i>	4 „	2 „	
Anthomyzidae			
<i>Teratomyza</i> :			
SG <i>Teratomyza</i>	1 „		
SG <i>Teratoptera</i>		2 „	

den Einzelheiten (vor allem hinsichtlich der Strenge des Nachweises der bestehenden Schwestergruppenverhältnisse) anbelangt, dieselben Vorbehalte zu machen, die schon bei der Besprechung der Tabellen 1—3 vorgebracht wurden. Das ist in diesem Zusammenhange aber nicht besonders wichtig. Wichtiger ist, daß Südamerika als Verbreitungsgebiet der Schwestergruppe

Tabelle 5. Artengruppen („Gattungen“), die in Neuseeland, Australien und Südamerika verbreitet sind

	Neuseeland	Australien	Südamerika	
Limoniidae				
<i>Amphineurus</i>	38 Arten	6 Arten	7 Arten	(Chile)
<i>Austrolimnobia</i>	1 „	3 „	5 „	(Chile bis Mexiko)
<i>Ischnothrix</i>	3 „	3 „	23 „	(Feuerland bis Panama)
<i>Gynoplistia</i>				
Psychodidae				
<i>Nemoneura</i>	1 „	? 1 „	2 „	(S. Chile)
Dixidae				
<i>Nothodixa</i>	5 „	2 „	4 „	(S. Chile)
Thaumaleidae				
<i>Austrothaumalea</i>	2 „	8 „	4 „	(Chile; austral. Arten unbeschrieben)
Tendipedidae				
<i>Riethia</i>	1 „	2 „	2 „	(S. Chile)
Simuliidae				
<i>Austrosimulium</i>	7 „	9 „	2 „	(Chile)
Ditomyiidae				
<i>Australomyia</i>	5 „	8 „	13 „	(Feuerland bis Mexiko)
Zelmiridae				
<i>Rypatula</i>	2 „	1 „	1 „	(Chile)
<i>Pyrtaula</i>	? 12 „	3 „	8 „	(Chile bis S. Brasilien)
Sciophilidae				
<i>Austrosynapha</i>	7 „	1 „	8 „	
<i>Aneura</i>	11 „	1 „ (T)	2 „	
<i>Trizygia</i>				
SG <i>Neotrizygia</i>	1 „			
SG <i>Trizygia</i>		4 „	1 „	(S. Catharina)
<i>Neoaphelomera</i>	7 „	3 „	4 „	(Chile, S. Catharina)
Tabanidae				
<i>Pseudoscione</i>				
Empididae				
Ceratomerinae				
<i>Ceratomerus</i>	6 „	4 „ (T)	1 „	
Hemerodromiinae				
<i>Cladodromia</i>	4 „	2 „	13 „	(Chile-Peru)
Empidinae				
<i>Hilarempis</i> ?	17 „	6 „	41 „	(Feuerland bis Columbien, auch Europa!)
<i>Apalocnemis</i> ?	2 „	1 „	21 „	(Ecuador bis Feuerland. Bernstein?)
Sciadoceridae				
<i>Sciadocera</i>				
SG <i>Sciadocera</i>	1 „	(Neuseeland—Australien)		
SG <i>Archiphora</i>			1 Art	

Tabelle 6. Artengruppen („Gattungen“ und Unterfamilien“), die in Australien und Südamerika, nicht aber in Neuseeland nachgewiesen sind

	Australien	Südamerika	
Tipulidae			
<i>Ischnotoma</i>	15 Arten	2 Arten	(S. Chile)
<i>Leptotarsus</i>	11 „	1 „	(S. Chile)
Limoniidae			
<i>Tonnoiromyia</i>	2 „	1 „	(S. Chile)
Blepharoceridae			
<i>Edwardsina</i>	8 „	10 „	(S. Chile)
Sciophilidae			
<i>Paraleia</i>	1 „	8 „	(Chile bis Peru)
<i>Paratrizygia</i>	1 „ (T)	3 „	(S. Chile)
<i>Stenophragma</i>	5 „	7 „	(Chile bis Peru und S. Brasilien)
Stratiomyiidae			
<i>Chironomyzinae</i>	11 „	23 „	(bis Neuguinea, auch trop. Südamerika)
? <i>Antissinae</i>	7 „	1 „	(auch orientalisches?)
Tabanidae			
<i>Pelecorrhynchus</i>	27 „	5 „	(verwandt: <i>Bequartomyia</i> : N. Amerika)
Rhagionidae			
<i>Dasyomma</i>	4 „	15 „	
<i>Austroleptis</i>	2 „	2 „	
Nemestrinidae			
<i>Trichophthalma</i>	45 „	19 „	
Empididae			
<i>Hoplopeza</i>	1? „	2 „	
Asilidae			
<i>Bathypogon?</i>	12 „	5 „	
Bombyliidae			
<i>Comptosia</i> -Gruppe			

auch bei vielen Gruppen vorkommt, die nur aus Australien bekannt, in Neuseeland aber bisher nicht nachgewiesen sind (Tabelle 6) und auch bei vielen Gruppen, die sowohl in Australien wie in Neuseeland verbreitet sind (Tabelle 5).

Das Ergebnis späterer Erörterungen vorwegnehmend kann schon hier gesagt werden, daß es keine Gründe gibt, die dazu zwingen, für die 3 in Tabelle 4—6 angeführten Verbreitungs- bzw. Vikariantypen verschiedene Erklärungen anzunehmen. Die in Tabelle 4 (Neuseeland-Südamerika) und 6 (Australien-Südamerika) belegten Verbreitungstypen dürften nichts als Reduktionsformen des sozusagen vollständigeren Verbreitungstypus sein, der durch die Tabelle 5 (Neuseeland-Australien-Südamerika) belegt wird.

In allen 3 Tabellen tritt die auffällige Tatsache hervor, daß sie fast ausschließlich Nematoceren und sogenannte orthorrhaphe Brachyceren enthalten. Von den Cyclorrhaphen sind nur die Sciadoceridae (Tabelle 5) und

die Anthomyzidae (Tabelle 4) vertreten. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß sich später noch herausstellen wird, daß auch einige weitere Phoridae (etwa eine Gruppe der Beckerinini) und vielleicht auch einige Schizophora (etwa unter den Heleomyzidae oder auch Sciomyzidae) zu einem der 3 Verbreitungstypen gehören. Aber ich halte es nicht für einen Zufall, daß die so artenreiche Gruppe der Schizophora (in der z. Zt. mehr als 50 Familien unterschieden werden) im Vergleich zu den Nematocera und den sogenannten orthorrhaphen Brachyceren in den 3 Tabellen so überaus spärlich vertreten ist. Man ist geneigt, diese auffällige Tatsache durch das verschiedene geologische Alter dieser Gruppen zu erklären: Für viele sogenannte Familien der Nematocera und für einige orthorrhaphe Brachycera steht mit Sicherheit fest, daß sie schon im Jura gelebt haben (siehe HENNIG 1954). Dagegen ist bisher noch nicht eine einzige Cyclorrhaphenform aus dem Mesozoikum bekannt geworden. Meiner Ansicht nach haben wir allen Grund zu der Annahme, daß die sogenannten Familien der Schizophora, wenn nicht aller Cyclorrhapha, nicht älter sind als die sogenannten Ordnungen der plazentalen Säugetiere und jedenfalls nicht in ältere Zeiten als die obere Kreide zurückreichen.

Damit ist schon die Frage angeschnitten, wie die Entstehung des in den Tabellen 4—6 dargestellten Verbreitungstypus zu erklären ist.

C. Deutung des Vorkommens monophyletischer Gruppen in Neuseeland-Australien und Südamerika

Der Einfachheit halber werden die Gruppen, die einen der in den Tabellen 4—6 belegten Verbreitungstypen zeigen, im folgenden als AS-Gruppen bezeichnet werden.

Wenn diese AS-Gruppen wirklich monophyletische Gruppen sind und wenn zwischen ihrer altweltlichen (A: Australien, Neuseeland) und ihrer neuweltlichen (S: Südamerika) Teilgruppe tatsächlich ein Schwestergruppenverhältnis besteht, dann muß zwischen diesen beiden Komponenten früher einmal ein realer Zusammenhang über die Gebiete hinweg bestanden haben, die zwischen den heutigen Arealen liegen: Die Vorfahren der Gesamtgruppe müssen entweder in einem der beiden Areale gelebt haben, die heute von den Nachkommen bewohnt werden, und sie müssen von da aus Deszendenten in das andere Areal entsandt haben; oder als Wohnsitz der Vorfahren muß ein 3. Gebiet angenommen werden, in dem deren Nachkommen heute nicht mehr leben, von dem aus sie aber in ihre heutigen Verbreitungsgebiete gekommen sind. Für das Folgende ist es gleichgültig, für welche dieser Möglichkeiten man sich im Einzelfalle zu entscheiden hat, wichtig ist allein die Frage, wo und wann die räumliche Verbindung bestanden hat.

Es gibt wohl nur 3 wesentliche Möglichkeiten für die Annahme früherer Verbindungswege zwischen der altweltlichen (A) und der neuweltlichen (S) Komponente:

über den südlichen Pazifik,
über den antarktischen Kontinent,
über nördliche Gebiete Asiens und Amerikas.

Die beiden zuerst genannten Verbindungswege könnte man wohl als direkte Verbindungswege bezeichnen, nicht nur weil sie auf der kürzesten Verbindungslinie zwischen den heute getrennten Arealen der AS-Gruppen liegen, sondern vor allem auch, weil sie heute gänzlich oder fast ganz unbewohnt sind (soweit auf diesen Verbindungslinien Landgebiete überhaupt vorhanden sind).

Der zuletzt genannte, nördliche Verbindungsweg könnte dagegen als indirekter bezeichnet werden.

Es will mir scheinen, daß man sich einer Erklärung für den eigenartigen Verbreitungstypus der AS-Gruppen am sichersten nähern kann, wenn man zunächst die Frage aufwirft, ob sich nicht Gründe finden lassen, die ganz allgemein genommen mehr für direkte als für indirekte Verbindungswege zwischen den heute getrennten Arealen sprechen. Als solche Gründe sind genannt worden oder könnten genannt werden:

1. Der geringe morphologische Abstand, der zwischen den Arten der altweltlichen (A) und der neuweltlichen (S) Komponente einer AS-Gruppe besteht.

Dieser geringe morphologische Abstand ist ja der Grund, weshalb man in der gegenwärtigen Systematik die beiden Komponenten einer AS-Gruppe meist in einer Gattung oder gar Untergattung zusammenfaßt. Ich halte diesen Grund nicht für stichhaltig. Wir kennen überall bei den Dipteren neben Gruppen, die sich durch einen großen Formenreichtum auszeichnen (z. B. Pachygasterinae) andere Gruppen von etwa gleich hohem Gliederungsalter, bei denen sich die Arten nur sehr geringfügig voneinander unterscheiden. Wenn also zwischen den altweltlichen und den neuweltlichen Vertretern einer AS-Gruppe nur geringfügige Unterschiede bestehen, so braucht das weder für ein geringes Alter dieses Vikarianztypus noch für direkte (d. h. in diesem Falle: kurze) Verbindungswege zu sprechen.

Nach MACKERRAS & FULLER (1942) befinden sich die Gruppen des antarktischen Elementes (dies entspricht den AS-Gruppen der vorliegenden Arbeit) "in a state of retarded evolution". Dadurch sei die große Ähnlichkeit der chilenischen und australischen Arten bedingt. Es besteht aber wohl kein zwingender Grund, diese Retardation der Evolution gerade durch die Eigentümlichkeiten eines antarktischen Verbindungsweges zu erklären.

Im übrigen muß daran erinnert werden, daß der geringe morphologische Abstand der altweltlichen und neuweltlichen Komponenten der AS-Gruppen durchaus ein Artefakt der gegenwärtigen systematischen Methode bzw. unseres Erkenntnisvermögens sein könnte. Die gegenwärtig in der Systematik fast ausschließlich verwendete Methode läßt uns ja nur solche AS-Gruppen überhaupt erkennen, bei denen die morphologische Ähnlichkeit

der Teilgruppen so groß ist, daß sie in einem Taxon (Gattung oder Untergattung) zusammengefaßt werden. Nun ist aber der Grad der morphologischen Ähnlichkeit ("overall similarity") kein sicherer Spiegel der phylogenetischen Verwandtschaft ("relative recency of common ancestry"). Die Annahme phylogenetischer Verwandtschaft kann nur durch den Nachweis synapomorpher Übereinstimmung begründet werden (HENNIG 1957). Unsere Annahme, daß die in Tabelle 1—6 angeführten, zunächst nach dem Kriterium der morphologischen Allgemein-Ähnlichkeit gebildeten AS-Gruppen tatsächlich monophyletische Gruppen im Sinne der phylogenetischen Systematik sind (und nur als solche wären sie für die Tiergeographie überhaupt interessant), beruht auf der (meist wohl berechtigten) Voraussetzung, daß sehr große Allgemeinähnlichkeit auch synapomorphe Übereinstimmungen, und nicht etwa nur Sympletiomorphien einschließt. Es gibt aber sowohl in Australien und Neuseeland wie in Südamerika nicht wenige Gattungen (also Verwandtschaftsgruppen), die morphologisch so isoliert sind, daß bisher kein Systematiker gewagt hat, sich über deren Verwandtschaftsbeziehungen auszusprechen. Man muß es durchaus für möglich halten, daß als Schwestergruppe mancher morphologisch „isolierten“ australischen oder neuseeländischen Gattung eine morphologisch „isolierte“ südamerikanische Gattung anzusehen ist. Auch solche Gattungs-Paare wären natürlich AS-Gruppen. Nur wenn sie alle bekannt wären, dürfte man eine Beantwortung der statistischen Frage wagen, ob der morphologische Abstand zwischen den beiden Komponenten einer AS-Gruppe wirklich in den meisten Fällen so gering ist, wie es heute scheint. Auch aus dieser Überlegung ergibt sich also eine wichtige Forderung an die künftige Systematik: Die Herstellung eines vollständigen Verzeichnisses aller AS-Gruppen, das nicht nur diejenigen umfaßt, deren morphologische Differenzierung so gering ist, daß sie auch mit groben und unzulänglichen systematischen Methoden als monophyletische Gruppen erkannt und als taxonomische Einheiten (Gattungen oder Untergattungen) bewertet werden.

2. Die Lebenstüchtigkeit der AS-Gruppen

Dieses Argument ist von MACKERRAS (1925) angeführt worden. Er geht davon aus, daß die Alternative zu der Annahme direkter (insbesondere antarktischer) Verbindungswege zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika, d. h. die Annahme indirekter, nördlicher Verbindungswege auch die Annahme der Verdrängungshypothese zur Folge haben müßte. Das würde aber besagen, daß die in Randlagen abgedrängten AS-Gruppen sich im Konkurrenzkampf gegenüber anderen Gruppen als erfolglos erwiesen haben. Die AS-Gruppen zeichneten sich zwar häufig durch „Primitivität“, d. h. durch den Besitz plesiomorpher Merkmale aus. Das gehe aber bei den Insekten nicht mit Erfolglosigkeit Hand in Hand:

„Primitiveness and non-success do appear to go hand in hand in the mammals, but it is a great mistake to apply the same conclusions to the insects.“ So bestehe z. B. „no

doubt that *Trichophthalma* is an archaic yet highly successful genus, the presence of which in a peripheral region is difficult to account for on an hypothesis of central thrust by better adopted species." *Trichophthalma* (MACKERRAS 1925 kannte in Australien 30 Arten, PARAMONOW 1953 nennt 45 Arten und meint "doubtless there are numerous as yet undescribed species in Australia") z. B. kommt in Australien an vielen Orten mit dem jüngeren orientalischen Element (das im jüngeren Tertiär vom Norden her eingedrungen ist) zusammen vor und hat sich "to a number of different environments" angepaßt, "some of which certainly have analogues in other regions; and it is difficult to conceive that they would not have survived had they ever occurred elsewhere than in the Australasian and the Neotropical regions" (MACKERRAS 1925).

Für MACKERRAS hat daher die Annahme nördlicher Verbindungswege weniger Empfehlenswertes als die Annahme einer direkten Ausbreitung der Gattung *Trichophthalma* über den antarktischen Kontinent.

Es scheint mir aber, daß gerade MACKERRAS' eigene weitere Ausführungen über die Gattung *Trichophthalma* diese Argumente entwerten:

"It will be observed that the evidence presented above indicates that many of the species are not earlier than the Pleistocene in age, and this conclusion is supported by the systematic studies, there being every indication that the species are still in a state of flux and have not reached the stable condition seen in many other groups. The genus is an old one and the groups and subgroups are well stabilized, but the species have apparently been undergoing marked changes and developed in fairly recent times, possibly owing to the stimulating climate of the southern half of eastern Australia during and immediately after the Pleistocene."

Wenn danach die „Gattung“ *Trichophthalma* und einige ihrer Teilgruppen ein hohes Alter haben, die zahlreichen Arten aber größtenteils erst seit dem Pleistocän entstanden sind, so scheint mir das doch darauf hinzuweisen, daß *Trichophthalma* erst in verhältnismäßig jüngster Zeit eine „erfolgreiche“ Gruppe geworden ist und daß sie jedenfalls im Laufe ihrer Geschichte durch ökologische Engpässe getrieben worden ist, die nur von den wenigen Stammarten überwunden worden sind, aus denen die nach MACKERRAS größtenteils jungen heute zu unterscheidenden Arten hervorgegangen sind.

Im übrigen scheint mir die Annahme nördlicher Verbindungswege für die Deutung des Verbreitungsbildes der AS-Gruppen nicht so eng mit der Verdrängungshypothese verknüpft, wie MACKERRAS anscheinend annimmt.

Wichtiger noch scheint mir die Überlegung, daß MACKERRAS' Ausführungen auf einen weiteren Grund verweisen, der für die Annahme direkter Verbindungswege zwischen Neuseeland-Australien und Südamerika sprechen könnte.

3. Das Bestehen von Schwestergruppenverhältnissen zwischen mehreren nahe miteinander verwandten AS-Gruppen (Fig. 3)

Wenn *Trichophthalma*, wie MACKERRAS angibt, eine alte Gruppe ist und wenn, wie MACKERRAS ebenfalls annimmt, auch mehrere Teilgruppen ein hohes Alter haben, dann müßte man bei der Annahme direkter Verbindungswege zwischen Südamerika und Australien doch wohl erwarten dürfen,

daß bei *Trichophthalma* mehrere Stammlinien von Australien nach Südamerika (oder umgekehrt) laufen bzw. daß, anders ausgedrückt, innerhalb der Gattung *Trichophthalma* mehrere Schwestergruppenverhältnisse zwischen sudamerikanischen und australischen Arten bestehen. Sollte das aber

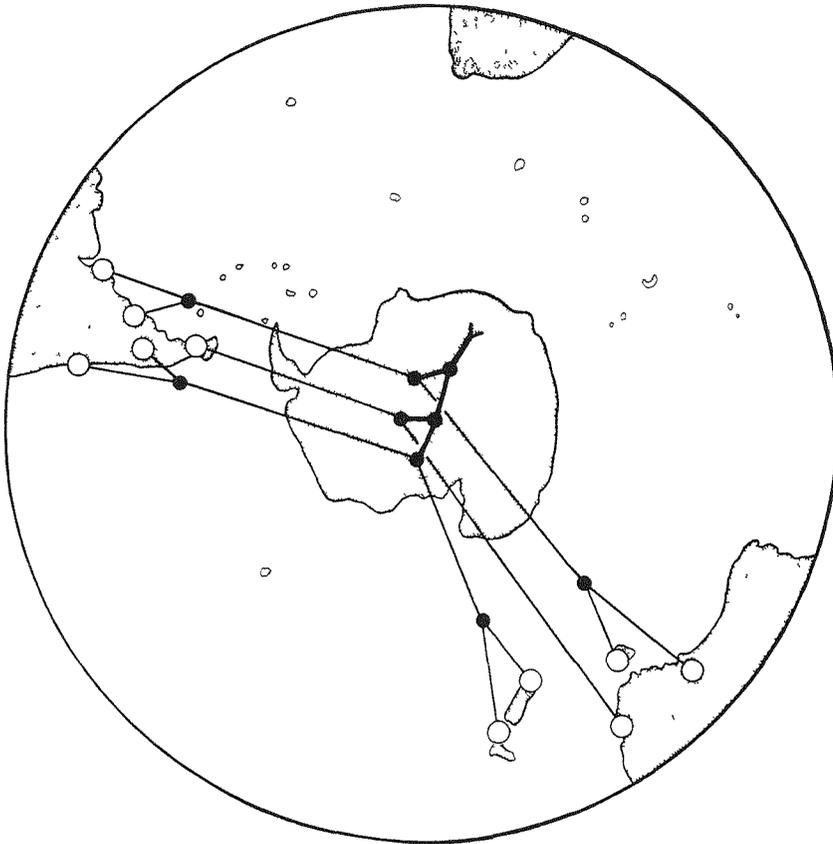


Fig. 3. Das Bestehen von Schwestergruppenverhältnissen zwischen mehreren in Australien-Neuseeland und Südamerika verbreiteten Gruppen als Argument für die Existenz direkter Verbindungswege zwischen diesen Gebieten

bei *Trichophthalma* nicht der Fall sein, dann wäre doch vielleicht zu erwarten, daß dies bei anderen Gruppen, die AS-Charakter haben und die sich über antarktische Verbindungswege ausgebreitet haben, festzustellen ist. Bei der Wichtigkeit dieses Grundes halte ich es für richtig, hier etwas weiter auszuholen.

Als Standardargument für die frühere Existenz einer antarktischen Landverbindung zwischen Australien-Neuseeland (oder einem dieser Ge-

biete) und Südamerika wird in der tiergeographischen Literatur (siehe z. B. JEANNEL) auch heute noch einfach die Existenz von AS-Gruppen angeführt:

“To sum up briefly, the Mycetophilid fauna of the southern tip of South America shows definite affinities with the faunas of both New Zealand and the remainder of South America, but further collecting from all three areas will be necessary to show just how close the affinity really is, and to show from which region the bulk of the species was derived. There is, however, no doubt that a certain proportion of the fauna was derived from the ancient antarctic Continent.” “The genera which show the clearest New Zealand and Australian affinities are *Okahunea*, *Aneura*, *Aphelomera* [gültiger Name jetzt: *Neophelomera*], *Paratrizygia*, and *Austrosynapha*. None of these genera has so far been recorded from the more northern part of South America, but all are to be found in New Zealand or Australia and Tasmania: all are quite distinct and some are peculiar” (FREEMAN, 1951).

Meines Erachtens ist die bloße Existenz von AS-Gruppen, also die „Protokoll-Aussage“, daß es die in Tabelle 3—6 angeführten Gruppen gibt, noch kein Beweis für eine antarktische Landverbindung. Wer das annimmt, hört dort zu argumentieren auf, wo die Beweisführung erst beginnen sollte:

Nehmen wir an, zwischen den Arten (oder Artengruppen) A und S bestehe ein Schwestergruppen-Verhältnis. Das bedeutet, daß beide eine gemeinsame Stammart gehabt haben müssen. Wir können nun zwar die Annahme machen, daß diese gemeinsame Stammart auf dem antarktischen Kontinent gelebt hat, oder auch die Annahme, daß sie in Südamerika oder in Australien-Neuseeland verbreitet war und Nachkommen von da in das andere Gebiet entsandt hat. Die Frage aber, ob diese Annahme begründet werden kann und als wahrscheinlich gelten darf, hängt doch davon ab, wie sie sich mit den Tatsachen verträgt, die sich ergeben, wenn man weitere Fragen stellt: Auch die monophyletische Gruppe (A, S) hat ihrerseits eine Schwestergruppe. Das kann wieder eine AS-Gruppe sein (A_1, S_1). Auch die von beiden gebildete monophyletische Gruppe nächsthöheren Ranges (A, S) + (A_1, S_1) muß wieder eine Schwestergruppe haben, die natürlich ebenfalls wieder eine AS-Gruppe sein kann. Setzt man dieses „Fragen nach der Schwestergruppe“ genügend lange fort, dann muß man mit Notwendigkeit einmal auf eine Gruppe stoßen, die auf den Nordkontinenten verbreitet ist.

Es scheint mir, daß sich aus dieser Überlegung eine wichtige Möglichkeit ergibt, die Frage zu prüfen, ob der antarktische Kontinent eine wesentliche Rolle in der Entwicklung der rezenten Tiergruppen gespielt hat. Wenn wir nämlich AS-Gruppen finden würden, deren sämtliche Teilgruppen wiederum AS-Gruppen sind, also etwa Familien mit Unterfamilien, Tribus und Gattungen, die sämtlich auch ihrerseits AS-Gruppen sind, dann würde sich wohl schwerlich der Schluß vermeiden lassen, daß die Entwicklung dieser Gruppen sich auf dem antarktischen Kontinente abgespielt hat (Fig. 3). Sollte sich dagegen herausstellen, daß die Schwestergruppe aller oder der meisten AS-Gruppen auf den Nordkontinenten lebt, dann könnte man die

Antarktis wohl bestenfalls als Wanderweg zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika (oder umgekehrt) in Anspruch nehmen.

Die Frage, wie man auch diese Möglichkeit prüfen könnte, soll später untersucht werden. Zunächst möchte ich der Frage nachgehen, ob es Komplexe von AS-Gruppen gibt, von denen jede mit irgendeiner anderen AS-Gruppe dieses Komplexes näher verwandt ist als mit einer auf den Nordkontinenten verbreiteten Gruppe.

Blepharoceridae-*Edwardsiniinae*

In der Gattung *Edwardsina* werden von EDWARDS (1929) 3 Untergattungen unterschieden: *Edwardsina* (Südamerika), *Tonnoirina* (Australien, Südamerika) und *Alexina* (Australien, ? Südamerika). Die am meisten plesiomorphen Merkmale haben die Arten der Untergattung *Edwardsina*. Diese Gruppe ist ausschließlich in Südamerika verbreitet. Abgeleitete Merkmale besitzt die Untergattung *Tonnoirina*, die sowohl in Südamerika wie in Australien vorkommt. Noch stärker abgeleitet in der schon bei *Tonnoirina* eingeleiteten Richtung ist *Alexina*. (Die Merkmale dieser Gattung "represent an advance of specialisation from *Tonnoirina*"). Von *Alexina* sind 2 Arten aus Australien bekannt. Nun hat MANNHEIMS (1938) aus Chile eine Larve beschrieben, die er ebenfalls zu *Alexina* stellt. Wenn das richtig ist, hätten wir also in den beiden Untergattungen *Tonnoirina* und *Alexina* 2 AS-Gruppen, die ihrerseits Schwestergruppen sind und deren Schwestergruppe (*Edwardsina*) wiederum im südlichen Südamerika (jedenfalls nicht auf den Nordkontinenten) verbreitet ist. Die Gattung *Edwardsina* könnte also (in bescheidenem Maße) dem Schema Fig. 3 entsprechen. Leider ist die Zugehörigkeit der von MANNHEIMS aus Chile beschriebenen Larve zu *Alexina* nicht gesichert. Die genauere systematische Durcharbeitung der Gattung *Alexina* bietet aber einige Aussichten, wenn es darum geht, Komplexe von AS-Gruppen zu finden, die dem in Fig. 3 dargestellten Schema entsprechen.

Stratiomyiidae-*Chiromyzinae*

Eine weitere AS-Gruppe, bei der man schon wegen ihrer verhältnismäßig hohen Artenzahl mehrfache Beziehungen zwischen Südamerika und Australien vermuten könnte, sind die *Chiromyzinae*. Die gegenwärtige systematische Einteilung scheint diese Vermutung ohne Einschränkung zu bestätigen. Obwohl die *Chiromyzinae* ohne jeden Zweifel eine monophyletische Teilgruppe der *Stratiomyiidae* sind, hat ENDERLEIN (1921, 1932) mehrere Gattungen dieser Gruppe zu den „*Xylophagidae*“ gestellt. Die systematische Einordnung der Arten und Gattungen sähe nach ENDERLEIN folgendermaßen aus:

„Chiromyzinae“			
Archimyzini	<i>Archimyza</i>	Australien	} Südamerika
Chiromyzini	<i>Chiromyza</i>	}	
	<i>Xenomorpha</i>		
	<i>Mesomyza</i>		
	<i>Nonacris</i>		
	<i>Glavimyza</i>		
„Xylophaginae“			
Xylophagini	<i>Hylorops</i>	Australien	Südamerika
	<i>Psegmoptera</i>	Australien	
	(= <i>Boreoides</i>)		
	<i>Stenimas</i>	Australien	
	<i>Stenimantia</i>		Südamerika
Metopinini	<i>Metoponia</i>	Australien	
	<i>Hylorus</i>		Südamerika
„Lagarininae“			
	<i>Archilagarinus</i>	Neuguinea	
	<i>Lagarinus</i>		Südamerika

Zusammengenommen bilden die angeführten „Gattungen“ sicher eine monophyletische Gruppe. Wenn darüber hinaus auch die angeführten „Unterfamilien“, Tribus und Gattungen als monophyletische Gruppen angesehen werden könnten, dann hätten wir hier also tatsächlich einen Komplex von 4 oder sogar 5 AS-Gruppen entsprechend dem in Fig. 3 dargestellten Schema:

- 1) Archimyzini (A) — Chiromyzini (S)
- 2) *Hylorops* part. (A) — *Hylorops* part. (S)
- 3) *Metoponia* (A) — *Hylorus* (S)
- 4) *Archilagarinus* (A) — *Lagarinus* (S)
und vielleicht
- 5) *Stenimas* (A) — *Stenimantia* (S)

Aber die Voraussetzungen, auf denen diese Annahme beruhen müßte, sind unzutreffend. Die angeführten Gattungen bzw. Gattungspaare sind wahrscheinlich keine monophyletischen Gruppen. Die Merkmale, auf denen die Unterscheidung der Gattungen im wesentlichen beruht, unterliegen einer deutlichen einseitig gerichteten Entwicklung:

Die Fühlergeißel ist bei ursprünglichen Arten noch mehr oder weniger deutlich 8-gliedrig. Bei abgeleiteteren Arten sind die Fühler stufenweise weniger deutlich gegliedert. Die am meisten abgeleiteten Arten haben eine ungegliederte Fühlergeißel (ungegliedertes „3. Fühlerglied“).

Im Flügelgeäder ist bei ursprünglichen Arten r_4 vorhanden, bei abgeleiteten fehlt dieser Ast des Radialsektors. Bei ursprünglichen Arten ist m_3 vorhanden, bei abgeleiteten fehlt dieser Ast der Media.

Sowohl in Südamerika wie in Australien kommen Arten mit ursprünglichen wie auch Arten mit abgeleiteten Merkmalen vor. Die Kombination,

in der ursprüngliche und abgeleitete Merkmale bei verschiedenen Arten auftreten, liefert keinen Grund für die Annahme, daß die Arten mit abgeleiteten Merkmalen in Südamerika und in Australien näher miteinander verwandt sind. Näher liegt die Annahme, daß Arten mit abgeleiteten Merkmalen unabhängig voneinander einerseits in Südamerika, andererseits in Australien entstanden sind. Jedenfalls läßt sich die Annahme nicht begründen, daß zwischen den australischen und den südamerikanischen Arten der Chiromyzinae mehr als ein einfaches Schwestergruppenverhältnis besteht. Die wirkliche Entscheidung in dieser Frage wird aber erst eine genauere systematische Durcharbeitung der Chiromyzinae bringen können.

Im übrigen sind die Chiromyzinae eines der interessantesten Beispiele dafür, wie wenig ein System, das nicht nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik aufgebaut ist, wissenschaftlich bedeutet und wie irreführend ein System sein kann, in dem die Einteilung nach Entwicklungsstufen („Stadiengruppen“ im Sinne von REMANE) vorgenommen wird.

Nemestrinidae-Trichophthalma

Bei der Gattung *Trichophthalma* würde man wegen ihrer verhältnismäßig hohen Artenzahl (siehe oben S. 240) und wegen des wahrscheinlich hohen Alters einiger ihrer Teilgruppen (siehe oben S. 240) am ehesten mehrfache Beziehungen zwischen Südamerika und Australien zu finden erwarten. Die Gattung hat auch insofern besonderes Interesse, weil sie von MACKERRAS mehrfach als Beispiel für das antarktische Faunenelement in Australien genannt worden ist. Es gibt indessen bisher keinerlei Gründe für die Annahme, daß zwischen einzelnen in Australien verbreiteten Artengruppen der Gattung und einzelnen südamerikanischen Arten oder Artengruppen nähere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen.

Tabanidae-Pelecorrhynchus

Die Gattung *Pelecorrhynchus*, die eine ausgesprochene AS-Verbreitung hat, ist wegen ihres zweifellos sehr hohen Alters von besonderem Interesse. Sie ist zwar nicht sehr artenreich. Es besteht aber kein Zweifel, daß zwischen ihr und den sehr artenreichen Tabanidae ein Schwestergruppenverhältnis besteht. MACKERRAS & FULLER haben sie deshalb als eigene Familie (Pelecorrhynchidae) den Tabanidae gegenübergestellt. Man müßte dann allerdings, um das Schwestergruppenverhältnis richtig zum Ausdruck zu bringen, Pelecorrhynchidae + Tabanidae s. str. in einer taxonomischen Gruppe nächsthöheren Ranges zusammenfassen. Der Katalog von MACKERRAS & FULLER erkennt nur 1 Gattung in Südamerika und Australien an mit mehreren Artengruppen:

1. *personatus*-Gruppe (*Pelecorrhynchus* s. str.)
12 Arten in Australien
2. *fulvus*-Gruppe (= *Archeomyia*)
3 Arten in Australien

3. *fusciger*-Gruppe (= *Coenura*)

12 Arten in Australien, 6 Arten in Chile.

Auch bei *Pelecorrhynchus* lassen sich also keine mehrfachen Beziehungen zwischen Südamerika und Australien erkennen trotz des zweifellos sehr hohen Alters der Gruppe.

Limoniidae-Hexatomiinae-*Gynoplistia*

ALEXANDER (1948b, p. 524) unterscheidet 5 Subgenera; 2 davon sind nach seiner Darstellung einerseits in Südamerika, andererseits in Neuseeland-Australien verbreitet:

a) *Gynoplistia* s. str.

“About 14 species of the typical subgenus are found in the Chilean subregion. In the Australasian Region more than 250 other species are found in Australia, New Zealand [allein hier mehr als 100 Arten], New Caledonia, New Guinea and Celebes, reaching their western limit at Wallace's Line. In the great biologically instable area lying between Wallace's Line and Weber's Line, commonly called “Wallacea”, relatively few species are found but in New Guinea a host of forms occur, most of which have been discovered only recently. The greatest proportion of the described species occur in eastern Australia, Tasmania and New Zealand. The species found in Chile are entirely consubgeneric with the Australasian forms and the group must have attained its present distribution via the former Antarctic continent. In my opinion, this single genus provides an almost unbreakable link in the long chain of evidence supporting a belief in a former Antarctic land connection” (ALEXANDER 1948 b, p. 525).

b) *Paralimnophila*

“In the local fauna [gemeint ist S. Amerika] about 10 species have been defined, with about 35 further described forms in Australia and Tasmania, two in New Zealand, and a few further species in New Caledonia and New Guinea. It is only in the Australian fauna that species with branched antennal segments occur, all others, including the local forms [gemeint sind die südamerikanischen Arten] having the segments entirely simple, much as in the genus *Limnophila*.” „The American species of *Paralimnophila* . . . are found chiefly in the Chilean Subregion, with one species occurring in southeastern Brazil” (ALEXANDER 1948 b, p. 526).

Die 3 anderen, von ALEXANDER unterschiedenen Subgenera haben eine mehr lokale Verbreitung: *Dirhiphis* 3 chilenische Arten, *Cerzodia* 1 Art in West-Australien, 5 Arten in Neuseeland und *Xenolimnophila* 3 Arten in Australien. Es besteht kein Grund zu der Annahme, daß zwischen der chilenischen *Dirhiphis* und den beiden genannten australischen Untergattungen (oder einer von ihnen) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Die 3 kleinen Untergattungen sind wohl eher als Splitter der lokalen *Gynoplistia*- oder *Paralimnophila*-Artengruppen anzusehen.

Wenn *Gynoplistia* und *Paralimnophila* wirklich monophyletische Gruppen und noch dazu Schwestergruppen sind, dann hätten wir bei der Gattung *Gynoplistia* s. l. wirklich ein Verbreitungsbild, das sich auf das in Fig. 3 dargestellte Schema zurückführen läßt, und die Gattung hätte für die Hypothese einer früheren antarktischen Landverbindung wirklich das Gewicht, das ihr ALEXANDER beilegt. Aber der Beweis ist bisher noch nicht erbracht. Er müßte in einer Begründung der systematischen Gliederung der Gattung bestehen, die dem „Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik“ (HENNIG 1957) genügt. Solange dieser Beweis nicht vorliegt, wird man immer den Verdacht hegen müssen, daß die scheinbare AS-Beziehung bei 2 nächstverwandten Gruppen (Schwestergruppen), die in der Gattung *Gynoplistia* vorzuliegen scheint, sich in ähnlicher Weise als Artefakt der angewandten (nicht streng phylogenetischen) Methode erweisen könnte wie die scheinbare 5-fache Verbindung zwischen Australien und Südamerika bei den Chiromyzinae (siehe oben S. 244).

Ähnlich zu beurteilen ist möglicherweise die Tribus Atarbaria der Limoniidae-Hexaminae. Hier scheinen bei den beiden Gattungen *Atarba* und *Ischnothrix* ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei den beiden soeben besprochenen „Untergattungen“ *Gynoplistia* s. str. und *Paralimnophila*. Da die genannten Gattungen aber auch in anderem Zusammenhange wichtig sind, sollen sie erst weiter unten (S. 276) genauer besprochen werden.

Austrothaumalea (Fam. Thaumaleidae)

Die Thaumaleidae gleichen den Tanyderidae, Trichoceridae und auch den Dixinae darin, daß einer Nordgruppe (*Thaumalea*, *Androprosopa*, *Trichothaumalea*) eine Gruppe mit AS-Verbreitung (*Austrothaumalea*) gegenübersteht. Zwischen beiden scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen (sc_2 reduziert bei der Nordgruppe; sc_1 reduziert bei der Südgruppe). Über die Arten der südlichen Gattung (*Austrothaumalea*) schreibt EDWARDS (1930 a):

“. . . the South American species agreeing in all important respects with the Australasian; even the specific differences between the South American species are of the same nature as those distinguishing the New Zealand species, and although the species are not the same, the same two groups are represented“. Diese letzte Bemerkung von EDWARDS könnte man so auffassen, als seien in der Gattung *Austrothaumalea* 2 Teilgruppen mit AS-Beziehungen zu unterscheiden. Dann hätten wir bei *Austrothaumalea* ein Verbreitungsbild, das dem in Fig. 3 dargestellten Schema entspräche. Aber weder in EDWARDS' Bearbeitung der südamerikanischen noch in TONNOIRS Darstellung der neuseeländischen Arten von *Thaumalea* finde ich in dieser Gattung 2 Artengruppen unterschieden. Daher kann auch diese Gattung bisher nicht als ein Komplex mehrerer nahe miteinander verwandter AS-Gruppen angesehen werden.

Gattung *Fungivora* (= *Mycetophila*) — Fam. Fungivoridae

In ihrer heutigen Umgrenzung ist *Fungivora* eine der artenreichsten Gattungen der Fungivoroidea. Aus Südchile allein sind über 60, aus Neuseeland über 50 Arten beschrieben. Außerdem sind Arten der Gattung auch in allen anderen tiergeographischen Regionen verbreitet "though they are more numerous in the temperate regions" (EDWARDS 1925, p. 631). Nach FREEMAN (1951, p. 97) haben TONNOIR & EDWARDS (1927) in Neuseeland 2 Artengruppen unterschieden, von denen die eine nur eine Gruppe von verhältnismäßig schwachen, haarartigen Pteropleuralborsten, die andere 2—7 starke Pteropleuralborsten besitzt. Aus anderen Teilen der Welt sind diese Artengruppen nach FREEMAN nicht bekannt. Im tropischen Südamerika kommen nach FREEMAN nur Arten mit dem zuletzt genannten Merkmal vor. EDWARDS & TONNOIR hatten den Besitz von schwachen Haaren auf der Pteropleura als „primitives“ Merkmal angesehen.

"However, many of these species with only hair-like setae on the pteropleurite possess wings with a complicated pattern and some have greatly enlarged male hypopygia sometimes showing assymetrie. The species with the bristles tend to have a simpler, or no, wing pattern, simpler genitalia or they possess the vertical forceps type of styles like the European *M. lineola* WINNERTZ".

FREEMAN findet sogar Verwandtschaftsbeziehungen zwischen einzelnen südamerikanischen Arten oder Artengruppen und neuseeländischen Arten:

"Some of the species show a close resemblance to some New Zealand species, e. g. the group of *M. amplipennis*, sp. n., appears to be closely allied to *M. dilatata* TONNOIR. Others are allied both to New Zealand and Brazilian species, e. g. *M. chlorochroa* and *armatura*, spp. n., show a close similarity to *marginepunctata* TONNOIR of New Zealand and to *M. edwardsi* LANE of Brazil."

Man kann sicherlich nicht sagen, daß damit *Fungivora* schon als ein Komplex nahe miteinander verwandter AS-Gruppen entsprechend dem Schema 3 begründet wäre. Dazu sind die Angaben FREEMANN's doch zu unbestimmt und zu weit von einer den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik entsprechenden Strukturanalyse entfernt. Aber man wird feststellen dürfen, daß die Gattung *Fungivora* (*Mycetophila*) zu denjenigen, bisher nicht sehr zahlreichen Dipterengattungen gehört, die der zukünftigen Systematik vielleicht am meisten Aussicht bieten, einen Komplex nahe miteinander verwandter AS-Gruppen zu finden, der dem Schema 3 entspricht.

Bei der großen Bedeutung, die der Nachweis von Komplexen nahe miteinander verwandter AS-Gruppen für die Frage nach der früheren Existenz einer antarktischen Landverbindung zwischen Südamerika und Australien-Neuseeland haben müßte, schien es mir angebracht, auch auf die Gruppe hinzuweisen, die als klassisches Beispiel einer „AS-Gruppe“ besonders häufig zur Begründung einer früheren antarktischen Landverbindung in Anspruch genommen worden ist:

Marsupialia

Wohl die bekannteste AS-Gruppe aus dem gesamten Tierreich. Nach der alten systematischen Einteilung der Marsupialia in Polyprotodontia und Diprotodontia mußte es scheinen, als handele es sich hier um 2 nahe miteinander verwandte AS-Gruppen, d. h. als sei bei den Marsupialia eine doppelte Verbindung zwischen Südamerika und Australien anzunehmen. Nach den neuesten Untersuchungen (siehe SIMPSON, 1945) ist es aber wahrscheinlich, daß die abgeleiteten Merkmale der „Diprotodontia“ in Südamerika und in Australien unabhängig voneinander entstanden sind. Es besteht also heute mindestens kein zwingender Grund mehr für die Annahme, daß etwa die 3 australischen Teilgruppen der Marsupialia (Dasyuroidea, Perameloidea, Phalangeroidea), die heute als monophyletische Gruppen gelten, je für sich mit südamerikanischen Teilgruppen der Marsupialia näher verwandt wären.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß es kaum möglich ist, ein sicher begründetes Beispiel für einen Komplex nahe miteinander verwandter AS-Gruppen zu finden, der sich auf das in Fig. 3 dargestellte Schema zurückführen läßt. Daß bisher keine sichere Entscheidung darüber möglich ist, ob es solche Fälle überhaupt gibt, liegt zum großen Teile daran, daß man den Gruppenbildungen der gegenwärtigen Systematik kein unbedingtes Vertrauen entgegenbringen darf. Nur Gruppen, die wirklich sicher begründete monophyletische Gruppen sind (im Sinne der Forderungen, die bei HENNIG 1957 näher erläutert sind), können für unsere Zwecke herangezogen werden. Sind dagegen 2 oder mehrere angeblich miteinander „verwandte“ Gruppen des Systems, wie das so oft geschieht, nach typologischen Gesichtspunkten, etwa nach der Höhe der Organisationsstufen ihrer Arten (als „Stadiengruppen“ im Sinne von REMANÉ), gebildet, dann liegt hier kein Komplex naher verwandter AS-Gruppen, der sich auf das Schema 3 zurückführen ließe, vor, auch dann nicht, wenn das Verbreitungsbild dieser Gruppen formal dem von AS-Gruppen entspricht.

Es muß auch daran erinnert werden, daß konvergente und parallele Merkmalsentwicklungen gerade in nahe verwandten Gruppen engere Verwandtschaftsbeziehungen vortäuschen können. KIRIAKOFF (1956) hat mit Recht auf die Gefahren hingewiesen, die tiergeographischen Schlußfolgerungen aus solchen Möglichkeiten erwachsen können.

4. Das Vorkommen von Arten mit ursprünglichen Merkmalen im südlichsten Südamerika und Australien bei Gruppen, die abgeleitete Arten in mehr nördlichen Gebieten beider Kontinente besitzen

In manchen AS-Gruppen, die sowohl in Südamerika wie in Australien verhältnismäßig artenreich sind, läßt sich beobachten, daß die Arten mit den ursprünglichsten Merkmalen in beiden Kontinenten die südlichsten Gebiete besiedeln. Ein Beispiel dafür liefern die Chiromyzinae (Fam.

Stratiomyiidae; siehe dazu auch oben S. 244). Bei dieser Gruppe ist es besonders in Südamerika auffällig, daß man umso mehr Arten mit abgeleiteten Merkmalen trifft, je weiter man nach Norden kommt. Weniger auffällig ist das in Australien, aber auch hier zeigt die aus Neuguinea beschriebene *Archilagarinus priscus* ENDERL. besonders abgeleitete Merkmale. Daraus wird nun oft der Schluß gezogen, daß die betreffende Gruppe in

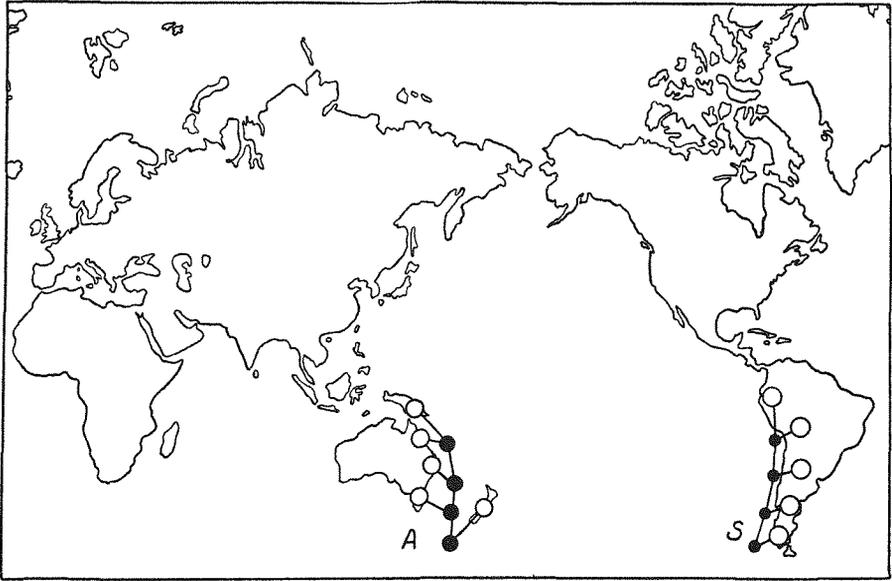


Fig. 4. Das Vorkommen ursprünglicher Arten einerseits im südlichen Australien, andererseits im südlichen Südamerika als angebliches (aber theoretisch nicht begründetes) Argument für die frühere Existenz direkter Verbindungswege zwischen diesen Gebieten

beiden Kontinenten aus dem Süden gekommen sei. So argumentiert z. B. auch EDWARDS bei der Gattung *Edwardsina* (Fam. Blepharoceridae), von der er annimmt, daß sie aus dem Süden (über die Antarktis) nach Australien gekommen ist:

“If than *Edwardsina australiensis* is the most specialised species of the genus, its occurrence at the northern limit of distribution of the genus in Australia again indicates its southern origin”.

Dieses Argument benutzt unbewußt und ohne sich über die Tragweite Rechenschaft abzulegen die Regel vom „Parallelismus zwischen morphologischer und chorologischer Progression (Progressionsregel)“: HENNIG 1950, p. 356. Sie besagt im wesentlichen, daß die Arten mit den ursprünglichsten Merkmalen in dem zuerst, die Arten mit den abgeleiteten Merkmalen in den zuletzt besiedelten Teilen des Gesamtareales einer Artengruppe zu finden sind. Das ist aber nur eine Rahmenregel wie die stratigraphische

Regel, daß die untersten Schichten einer Schichtenfolge die ältesten, die obersten dagegen die jüngsten sind. Sie gilt wahrscheinlich nur bei Verwandtschaftsgruppen mit ungestörter Ausbreitungs- und Entwicklungsgeschichte, bei Artengruppen also, deren systematisches Strukturbild nicht durch große Lücken zerrissen ist, die durch das Aussterben von Arten entstanden sind.

Bei Verwandtschaftsgruppen, die durch Engpässe ihrer Entwicklung hindurchgegangen sind, die also eine oder mehrere Perioden der Dezimierung durchlaufen haben, nach denen aus wenigen überlebenden und in Rückzugsgebiete verdrängten Arten neue Arten hervorgegangen sind, dürfte die Progressionsregel kaum gelten. Aus dem Verbreitungsgebiet der Stammarten, aus denen die heute lebenden Arten hervorgegangen sind, bzw. (da die Stammarten selbst ja nicht erhalten sind) aus der Lage der Areale derjenigen Arten, die entsprechend der Deviationsregel den Stammarten am ähnlichsten geblieben sind, läßt sich also keine Aussage darüber ableiten, wie die Stammarten in diese Gebiete gekommen sind.

Nun wissen wir z. B. aus den Untersuchungen von MACKERRAS über die Geschichte der Gattung *Trichophthalma* in Australien, daß die Fauna Australiens in jüngster Zeit durch eine Periode starker Dezimierung hindurchgegangen ist, und daß die rezenten Arten zum Teil ein sehr geringes Alter (Pleistocän nach MACKERRAS) haben, ihre Existenz also einem Wiederaufblühen der Gruppe in jüngster Zeit verdanken. Man muß daraus mindestens für Australien, vielleicht aber auch für Südamerika oder für bestimmte Elemente dieser Faunengebiete, den Schluß ziehen, daß wohl die heutige Verbreitung der ursprünglichen und der abgeleiteteren Arten mit Hilfe der „Progressionsregel“ so gedeutet werden darf, daß die Ausbreitung der betreffenden Gruppen nach ihrem Wiederaufblühen in Australien (und vielleicht auch in Südamerika) von Süden nach Norden erfolgt ist. Der weitergehende Schluß, daß die Gruppe als solche aus dem Süden (aus der Antarktis) gekommen sein müßte, weil die ursprünglichsten Arten heute im Süden gefunden werden, ist dagegen nicht erlaubt.

Aus der Lage der Verbreitungsgebiete der ursprünglichsten Arten einer AS-Gruppe (Fig. 4) läßt sich also kein sicheres Argument für die frühere Existenz einer antarktischen Landverbindung gewinnen.

5. Der Nachweis von Fossilien auf dem antarktischen Kontinent

SIMPSON (1940) stellt fest, daß der Nachweis eines einzigen Säugetierzahnes auf dem antarktischen Kontinent die Frage, ob eine antarktische Landverbindung zwischen Australien und Südamerika bestanden hat, entscheiden könnte. Dieser Zahn ist bisher noch nicht gefunden worden. Ebenso wenig sind bisher fossile Dipteren auf dem antarktischen Kontinent gefunden worden.

6. Der Nachweis von phylogenetischen Zwischenformen auf den Inseln, die auf der direkten Verbindungslinie zwischen Südamerika und Australien-Neuseeland liegen

Für den Beweis einer früheren direkten Verbindung zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika müßte man es ansehen, wenn sich etwa in den Land- (bzw. Insel-) Gebieten, die in der Linie der kürzesten Verbindung zwischen den genannten Kontinenten liegend entweder für Überreste einer alten Landbrücke oder für Stepping-stones, die von Inselspringern benutzbar waren, gehalten werden könnten, phylogenetische Verbindungsformen zwischen den altweltlichen und den neuweltlichen Vertretern einer AS-Gruppe finden sollten. Als phylogenetische Verbindungsformen waren Arten oder Artengruppen anzusehen, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu ihren südamerikanischen und australisch-neuseeländischen Verwandten so anzunehmen wäre, wie das in Fig. 5 dargestellt ist.

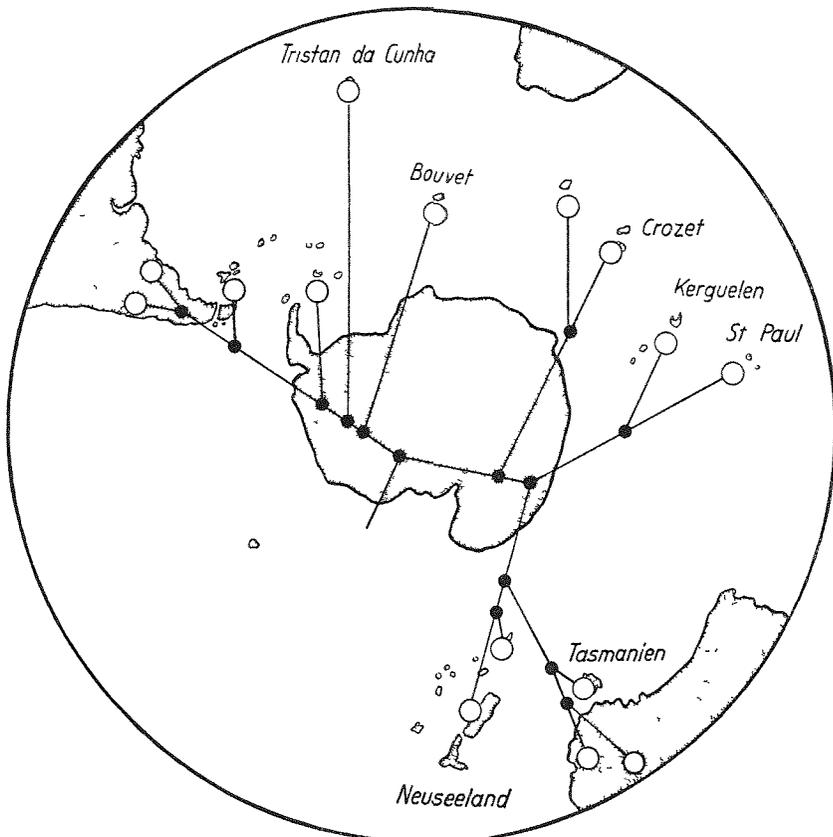


Fig. 5. Der Nachweis von phylogenetischen Zwischenformen auf den Inseln zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika als Argument für die frühere Existenz direkter Verbindungswege zwischen diesen Gebieten

Als Landgebiete, die etwa in der direkten Verbindungslinie zwischen Australien, Neuseeland und Südamerika liegen, könnten die südpazifischen (insbesondere die polynesischen) Inseln oder der antarktische Kontinent bzw. die ihm vorgelagerten Inseln gelten.

Wir hätten also die Frage zu stellen, ob es in einem dieser Gebiete Arten oder Artengruppen gibt, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu den Arten irgendeiner AS-Gruppe dem in Fig. 5 dargestellten Schema entspricht.

Für die polynesische Inselwelt kann diese Frage ohne weiteres verneint werden. Mir ist aus diesem Gebiet nicht eine Dipterenart bekannt, die mit gutem Grund als phylogenetische Zwischenform zwischen den altweltlichen und neuweltlichen Komponenten einer AS-Gruppe bezeichnet werden könnte.

Schwieriger ist die Frage für die antarktischen Dipteren zu beantworten. Vom antarktischen Kontinent selbst sind keine Dipteren bekannt. Auf den antarktischen Inseln dagegen leben mehrere Dipterenarten, von denen einige sogar berühmt geworden sind.

Tabelle 7 gibt ein Verzeichnis der von den subantarktischen Inseln bekannten Dipteren.

Aus dieser Liste sind zunächst diejenigen Arten zu streichen, die auch in Europa weit verbreitet sind, die also offenbar erst in jüngster Zeit durch den Menschen oder auf andere Weise verschleppt worden sind. Es sind dies *Limnophyes pusillus* EATON, *Leptocera curvinervis* STENH., *Scaptomyza graminum* FALL. und *Fucellia maritima* HAL.

Die Beurteilung dieser Arten ändert sich auch nicht, wenn sich herausstellen sollte, daß die eine oder andere falsch identifiziert worden ist. *Fucellia maritima* HAL. z. B. ist eine Art, die meist mit *F. intermedia* LUNDB. verwechselt worden ist, einer Art die (z. B. auch in S. Chile und auf Juan Fernandez) viel weiter verbreitet zu sein scheint, als die mit Sicherheit bisher nur aus Europa bekannte *F. maritima*. Einige Zweifel wird man auch in die richtige Bestimmung von *Scaptomyza* „*graminum*“ setzen.

An diese Arten schließen sich diejenigen an, die zwar als selbständige endemische Arten gelten, die aber mit anderen, weit verbreiteten Arten nahe verwandt sind.

Das gilt z. B. für *Calliphora antarctica* SCHIN. (St. Paul). SÉGUY schreibt über diese Art:

„Le *Calliphora antarctica* montre une parenté si manifeste avec le *C. vomitoria* que l'on peut supposer que cette dernière espèce, amenée accidentellement par l'homme à l'île Saint-Paul et brusquement soumise aux influences d'un nouveau milieu, s'est plus ou moins rapidement modifiée pour donner l'espèce que nous connaissons actuellement“.

Ähnliches gilt wohl für *Palaeopetaurista dubitata* SÉG.:

„Je suppose cette espèce d'avoir été introduite accidentellement par l'homme et de s'être modifiée sur place“ (SÉGUY 1940, p. 205).

Danach wäre *Palaeopetaurista dubitata* nur der Abkömmling einer der *Trichocera*-Arten, und ihre Abtrennung als Vertreter einer besonderen Gattung wäre vom Standpunkte der phylogenetischen Systematik irreführend.

Tabelle 7. Verzeichnis der von den antarktischen Inseln bekannten Dipterenarten (In Klammern gesetzt sind die offenbar erst in jüngster Zeit eingeschleppten Arten)

Trichoceridae	
(<i>Palaeopetaurista dubitata</i> SÉGUY	Kerguelen)
Tendipedidae	
(<i>Limnophyes pusillus</i> EATON	Marion, Kerguelen, Europa)
<i>Telmatogeton sanctipauli</i> SCHINER	St. Paul
<i>Halirytus amphibius</i> EATON	Kerguelen
Simuliidae	
<i>Cnephia crozetensis</i> WOMERSLEY	Crozet
Lycoriidae	
(„ <i>Sciara</i> “ <i>womersleyi</i> SÉGUY	Macquarie)
„ <i>jeanneli</i> SÉGUY	Kerguelen
„ <i>auberti</i> SÉGUY	Kerguelen
Micropezoidea	
<i>Calycopteryx moseleyi</i> EATON	Kerguelen
Helcomyzidae	
<i>Paractora jeanneli</i> SÉGUY	Marion
Heleomyzidae s. l. ?	
<i>Listriomastax litorea</i> ENDERLEIN	Crozet, Kerguelen
<i>Apetenus litoralis</i> EATON	Marion, Kerguelen
Sphaeroceridae	
<i>Anatalanta aptera</i> EATON	Crozet, Kerguelen
„ <i>crozetensis</i> ENDERLEIN	Crozet
<i>Siphlopteryx atlantica</i> ENDERLEIN	Crozet
<i>Leptocera sancti-pauli</i> SÉGUY	St. Paul
(„ <i>curvinervis</i> STENHAMMAR	St. Paul, Europa)
Ephydriidae	
<i>Amalopteryx maritima</i> EATON	Crozet, Kerguelen
Drosophilidae	
<i>Scaptomyza graminum</i> FALLÉN	St. Paul, Kosmopolit
Anthomyiidae	
(<i>Fucellia maritima</i> HALIDAY	Crozet, Kosmopolit)
Calliphoridae	
(<i>Calliphora antarctica</i> SCHINER	St. Paul)

Streicht man diese Arten, dann fällt in Tabelle 7 auf, daß sie nicht einen einzigen Vertreter der in Tabelle 4—6 genannten AS-Gruppen enthält. Wie oben hervorgehoben wurde, gehören fast alle AS-Gruppen zu den Nematocera und den sogenannten Brachycera orthorrhapha. Im scharfen Gegensatz zu dieser Tatsache enthält Tabelle 7 nur wenige Nematocera, keine einzige Art, die zu den Brachycera orthorrhapha gehört, dafür aber eine verhältnismäßig große Zahl von Arten, die zu den Acalyptratae gehören, von denen kaum sichere AS-Gruppen bekannt sind.

Die wenigen Nematocera, die nach Abzug der oben als eingeschleppt bezeichneten Arten übrig bleiben, sind sicherlich nicht als Reste einer alten antarktischen Fauna zu betrachten, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu australisch-neuseeländischen und südamerikanischen Arten dem in Fig. 5 dargestellten Schema entspräche.

Die beiden Tendipedidae *Telmatogeton* und *Halirytus* gehören zu der ausgesprochen thalassophilen und an den Küsten aller Weltmeere weit verbreiteten Unterfamilie Clunioninae.

Gnephia crozetense Wom. ist als Art der etwas undurchsichtigen Gattung *Gnephia* schwer zu beurteilen. Jedenfalls gehört die Art nicht zu der Gattung *Austrosimulium*, die in Tabelle 5 als einzige AS-Gruppe der Simuliidae genannt ist. Ähnliches gilt für die 3 „*Sciara*“-Arten. СЕГУУ (1940, p. 204) vermutet, daß auch sie nach Marion und Kerguelen aus Europa eingeschleppt sein dürften. Jedenfalls gehören sie nicht zur Gattung *Okahunea*, der einzigen AS-Gruppe, die bei den Lycoriidae bekannt ist.

Schwerer zu beurteilen sind die Acalyptratae. Das Vorherrschen dieser Gruppe auf den antarktischen Inseln ist schon früheren Beobachtern aufgefallen. Ich will die Arten im Folgenden einzeln besprechen.

1. *Calycopteryx moseleyi* EATON gehört ihren diagnostischen Merkmalen nach zweifellos zu den Trepidariidae (HENNIG 1958). Leider ist gerade diese Familie der Micropezoidea nicht eindeutig als monophyletische Gruppe begründet, wenn man die strengen Maßstäbe der phylogenetischen Systematik anlegt. In dieser Familie gibt es einige Formen, die wenigstens im Besitze rudimentärer Ozellarborsten stärker plesiomorph sind als alle anderen Micropezoidea. Zu diesen Formen gehört neben wenigstens einer australischen Gattung auch *Calycopteryx*. Die Tatsache, daß *Calycopteryx* neben solchen ursprünglichen auch einige stark abgeleitete (autapomorphe) Merkmale besitzt (z. B. das Fehlen der Flügel) hat für die Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen natürlich keine Bedeutung, da autapomorphe Merkmale bei der Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen außer Betracht bleiben müssen.

Leider sind auch die Verwandtschaftsbeziehungen der Trepidariidae (oder ihrer einzelnen Gattungen, wenn es sich nicht um eine monophyletische Gruppe handeln sollte) zu anderen, mit größerer Sicherheit als monophyletische Gruppen begründeten Familien der Micropezoidea nicht genau bekannt. Möglicherweise sind mit den Trepidariidae die Micropezidae am nächsten verwandt. Die ursprünglichsten Arten leben in Südamerika, wo die Familie auch am stärksten entfaltet ist. Es gibt aber nicht den geringsten Anhaltspunkt für die Annahme, daß *Calycopteryx* etwa als phylogenetisches Zwischenglied zwischen den Trepidariidae und den Micropezidae zu betrachten wäre. Wahrscheinlich ist *Calycopteryx* mit einer oder einigen der australischen Gattungen der Trepidariidae am nächsten verwandt.

2. *Paractora jeanneli* SÉGUY (Marion Isld.) gehört einer Gattung an, die mit mehreren Arten in Süd-Chile, Feuerland, auf den Falkland-Inseln und in Süd-Georgien verbreitet ist (Fig. 6). In Australien oder Neuseeland kommt diese Gattung nicht vor. *Actoceles asymmetrica* ENDERLEIN von Macquarie Isld., eine Art, die von HARRISON (1959) in die Gattung *Paractora* gestellt wird, gehört, wie ich schon 1937 (p. 5) festgestellt habe, wahrscheinlich zu den Coelopidae und zwar zur Gattung *Coelopella*. Nach

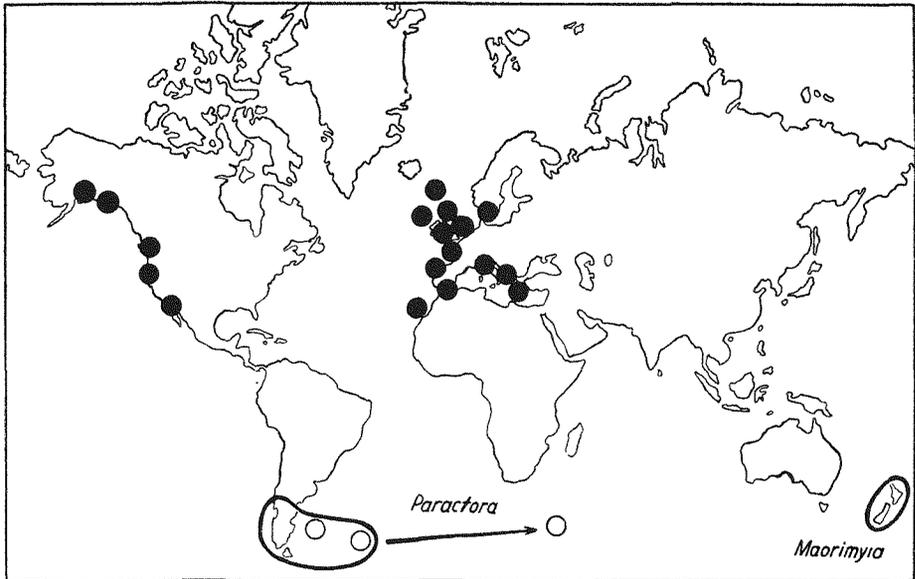


Fig. 6. Verbreitung der Familie Helcomyzidae

SÉGUY (1940, p. 240) steht *P. jeanneli* von der Marion-Insel der *P. mo-seleyi* Austen von den Falkland-Inseln sehr nahe. Auf jeden Fall zeigt die Verbreitung der Gattung *Paractora*, daß eine Ausbreitung von Südamerika aus über die antarktischen Inseln in Richtung auf Australien-Neuseeland in nicht sehr weit zurückliegender Zeit möglich gewesen sein muß.

Recht interessant ist die Verbreitung der Gattung *Paractora* auch im Hinblick auf die Gesamtverbreitung der Familie Helcomyzidae (Fig. 6). Außer der Gattung *Paractora* umfaßt diese Familie küstenbewohnender Dipteren noch die Gattung *Maorimya* in Neuseeland und mehrere Gattungen (*Helcomyza*, *Macromelanderia*, *Heterocheila*, *Oedoparena*, *Pseudosciomyza*) in der holarktischen Region. Eine nähere Verwandtschaft der neuseeländischen Gattung *Maorimya* mit der Gattung *Paractora* läßt sich bisher nicht beweisen. Auf keinen Fall kann *Paractora jeanneli* von der Marion-Insel etwa als phylogenetisches Zwischenglied (im Sinne der Fig. 5) zwischen den südamerikanischen *Paractora*-Arten und der neuseeländischen Gattung *Maorimya* angesehen werden.

3. *Listriomastax litorea* ENDERLEIN und *Apetenus litoralis* EATON

Diese beiden Arten sind wahrscheinlich nahe miteinander verwandt. Ihre weiteren Verwandtschaftsbeziehungen sind aber bisher ungeklärt. SÉGUY (1940) und HARRISON (1959) stellen sie zu den Coelopidae. Die Zugehörigkeit der beiden Arten zu dieser in Australien und Neuseeland, nicht aber in Südamerika verbreiteten Familie läßt sich aber nicht begründen. Wahrscheinlich gehören die beiden Gattungen ebenso wie die australische Gattung *Tapeigaster* in den (weiteren) Verwandtenkreis der Heleomyzidae (s. HENNIG, 1958). Die systematische Durcharbeitung dieser Gruppe ist leider recht unbefriedigend. Besonders die australische Fauna ist schlecht bekannt und die Verwandtschaftsbeziehungen der neuseeländischen und der südamerikanischen (chilenischen) Gattungen und Arten lassen sich zur Zeit kaum sicher beurteilen. Eine genauere Kenntnis und systematische Durcharbeitung wäre aber die Voraussetzung für die Beurteilung der Gattungen *Listriomastax* und *Apetenus*. Wahrscheinlich gilt für beide etwa dasselbe, was oben über *Calycopteryx* gesagt wurde. Jedenfalls gibt es keine sicheren Anhaltspunkte für die Annahme, daß sie als phylogenetische Zwischenglieder zwischen australisch-neuseeländischen und südamerikanischen Gruppen entsprechend dem Schema 5 angesehen werden müssen.

4. Die Sphaeroceridae der antarktischen Inseln gehören sämtlich zur Unterfamilie Leptocerinae, die sicherlich eine monophyletische Gruppe ist und gegenüber den Arten der Unterfamilie Sphaerocerinae deutlich abgeleitete Merkmale zeigt. Daraus geht schon hervor, daß die auf den arktischen Inseln gefundenen Arten nicht besonders alte Formen sein können, die etwa den Vorfahren der Sphaeroceridae nahe verwandt wären.

Leider ist das System der Leptocerinae ganz undurchsichtig. Wie oben erwähnt, ist die eine der auf den antarktischen Inseln gefundenen Arten, *Leptocera curvinervis* STENH., in Europa weit verbreitet und zweifellos eingeschleppt. Es besteht kein besonderer Grund gegen die Vermutung, daß auch die 2. *Leptocera*-Art (*L. sancti-pauli*) mit einer der weiter verbreiteten Arten näher verwandt sein und ähnlich zu beurteilen sein dürfte wie *Calliphora antarctica* und *Palaeopetaurista dubitata* (siehe oben). Die anderen Leptocerinae, *Siphlopteryx* und *Anatalanta*, sind apter oder brachypter. Aptere und brachyptere Leptocerinae kommen in den verschiedensten Regionen, unter anderem auch in Chile und auf den Juan Fernandez-Inseln vor. Die Verwandtschaftsbeziehungen der antarktischen Formen sind unbekannt. Die Annahme von SÉGUY (1940), daß *Siphlopteryx* mit der vom Mt. Elgon (O.Afrika) beschriebenen Gattung *Paraptilotus* näher verwandt ist, scheint mir keine sicheren Grundlagen zu haben. So wichtige Annahmen müssen schon mit besseren, den strengsten Anforderungen der

phylogenetischen Systematik entsprechenden Gründen gestützt werden, als SÉGUY sie vorzubringen imstande ist.

5. *Amalopteryx maritima* EATON

Die Art gehört nach den Merkmalen der Imagines eindeutig in die Unterfamilie Ephydrinae, die als monophyletische Gruppe durch mehrere abgeleitete Merkmale gut begründet ist. CRÉSSON (1935) hat die Vermutung geäußert, daß die in Neuseeland und Tasmanien verbreitete Gattung *Ephydrella* mit der südamerikanischen Gattung *Dimecoenia* nahe verwandt sein könnte, ohne allerdings für diese Annahme stichhaltige Gründe anzugeben. Man könnte sich also fragen, ob etwa *Amalopteryx* eines der phylogenetischen Zwischenglieder zwischen diesen beiden Gattungen sein könnte. Für diese Annahme gibt es bisher keine Gründe. Die Larve von *Amalopteryx* weicht übrigens von allen anderen bekannten Larven der Ephydridae (auch denen der Gattung *Dimecoenia*) stark ab. Die Larven von *Ephydrella* sind leider nicht bekannt.

Aus der vorstehenden Übersicht geht hervor, daß unter den Dipteren der antarktischen Inseln nicht eine einzige Art genannt werden kann, die einer sicheren AS-Gruppe angehört, die also entsprechend dem Schema Fig. 5 als phylogenetisches Verbindungsglied zwischen der altweltlichen und der neuweltlichen Komponente einer solchen Gruppe angesehen werden könnte. Besonders auffällig ist das bei den Arten, die zu Familien gehören, aus denen sichere AS-Gruppen bekannt sind: Die subantarktische Trichoceride *Palaeopetaurista dubitata* SÉGUY gehört zu einer wesentlich auf den Nordkontinenten verbreiteten Verwandtschaftsgruppe und nicht zu der für Australien und Südamerika besonders charakteristischen Gattung *Paracladura* (siehe dazu auch weiter unten). Die subantarktische Simuliide *Cnephia crozetensis* Wom. gehört zu der auch auf den Nordkontinenten verbreiteten, im übrigen etwas undurchsichtigen Gattung *Cnephia*, jedenfalls aber nicht zu der typischen AS-Gruppe *Austrosimulium*. Die subantarktischen Lycoriiden sind vielleicht Abkömmlinge eingeschleppter Arten, gehören jedenfalls nicht zu der AS-Gruppe *Okahunea*.

JEANNEL (1940) hat entgegen der herrschenden Auffassung die Ansicht vertreten, daß nicht nur die Südamerika und die Neuseeland benachbarten Inselgruppen, sondern auch die Inseln der Gruppe Kerguelen, Crozet usw. (JEANNELS „groupe antarcto-sudafricain“) kontinentale Inseln sind, die noch im Miozän mit dem antarktischen Kontinent landfest verbunden waren. Diese antarktische Landmasse sei (im Bereiche der heute getrennten Inseln) bei einer Mitteltemperatur von wenigstens +10° C im wärmsten Monat des Jahres mit ausgedehnten Koniferen- und Buchenwäldern bedeckt gewesen wie heute etwa Feuerland. Die heutige Insektenfauna der antarktischen Inseln bestünde also im wesentlichen (von den eingeschleppten Arten natürlich abgesehen) aus den Resten der Insektenfauna dieses alten

Landgebietes. Diese Auffassung läßt aber die Frage aufkommen, warum dann in keinem einzigen Falle (bei Dipteren) Vertreter einer AS-Gruppe erhalten geblieben sind. Gerade diese AS-Gruppen müßten es doch in erster Linie gewesen sein, die den antarktischen Kontinent bevölkert haben. Man könnte, um JEANNELS Ansicht zu stützen, vielleicht auch für diese Tatsache Gründe anführen. Ich will das nicht versuchen. Auf jeden Fall bleibt festzuhalten, daß uns die Untersuchung der Dipterenfauna der antarktischen Inseln keine Anhaltspunkte für die Annahme liefert, daß die Ausbreitung der AS-Gruppen etwa über die Antarktis erfolgt sein könnte. Dasselbe gilt übrigens für die Brachycerenfauna der Insel Tristan da Cunha, die nach JEANNEL ebenfalls einen Teil der antarktischen Landmasse gebildet haben soll. Die Bearbeitung der Brachycerenfauna dieser Insel durch FREY (1954) hat keine phylogenetischen Zwischenformen zutage gefördert.

7. Die A- und S-Gruppe als Träger aufeinanderfolgender, relativ apomorpher Transformationsstufen von Merkmalen, die innerhalb einer umfassenderen Verwandtschaftsgruppe, zu der sowohl A wie S als untergeordnete Teilglieder gehören, in mehr als 2 Transformationsstufen vorkommen

Um dieses Argument zu verstehen, müssen wir an das anknüpfen, was oben über die „Progressionsregel“ gesagt wurde. Nach dieser Regel kann man bei ungestörtem systematischen Strukturbild aus der geographischen Verteilung der Arten mit ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen auf die Ausbreitungsrichtung der Gattung schließen. Auf unser spezielles Problem übertragen würde das bedeuten, daß man unter Umständen auch bei AS-Gruppen aus dem Strukturbild auf die Wanderungsrichtung der Gruppe, von Australien nach Südamerika oder umgekehrt, schließen könnte.

Sollte sich z. B. zeigen, daß in einer artenreicheren, in Australien-Neuseeland und Südamerika verbreiteten Gruppe die meisten Arten z. B. in Australien-Neuseeland leben und nur eine relativ untergeordnete Teilgruppe mit abgeleiteten Merkmalen in Südamerika vorkommt, dann würde das darauf hindeuten, daß die südamerikanische Art oder Artengruppe (bzw. deren Vorfahren) von Australien her nach Südamerika gekommen ist (Fig. 7). Dieselbe Annahme (nur für die umgekehrte Wanderungsrichtung) würde natürlich auch dann gelten, wenn man bei den vorstehenden Ausführungen Südamerika und Australien vertauscht (Fig. 8).

Aber nicht nur auf die Wanderungsrichtung würde man in solchen Fällen schließen können. Man würde es bei solchen Strukturbildern wohl auch als wahrscheinlich bezeichnen müssen, daß die Wanderung über die Antarktis (bzw. über den Südpazifik) erfolgt ist, denn die alternative Annahme einer Wanderung über die Nordkontinente (Ostasien und Nordamerika) würde eine Wanderung der abgeleiteten Formen (oder ihrer Vorfahren) durch das Gebiet der ursprünglicheren Arten voraussetzen, ohne daß diese Wanderung Spuren hinterlassen hätte.

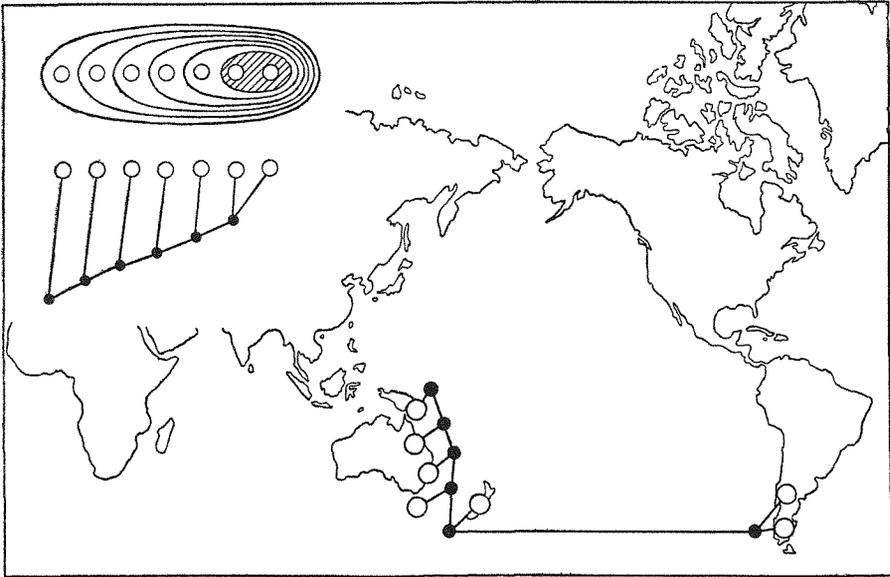


Fig. 7. Das Vorkommen einer relativ untergeordneten Teilgruppe einer im übrigen in Australien-Neuseeland verbreiteten Artengruppe in Südamerika als Argument für die frühere Existenz direkter Verbindungswege zwischen diesen Gebieten

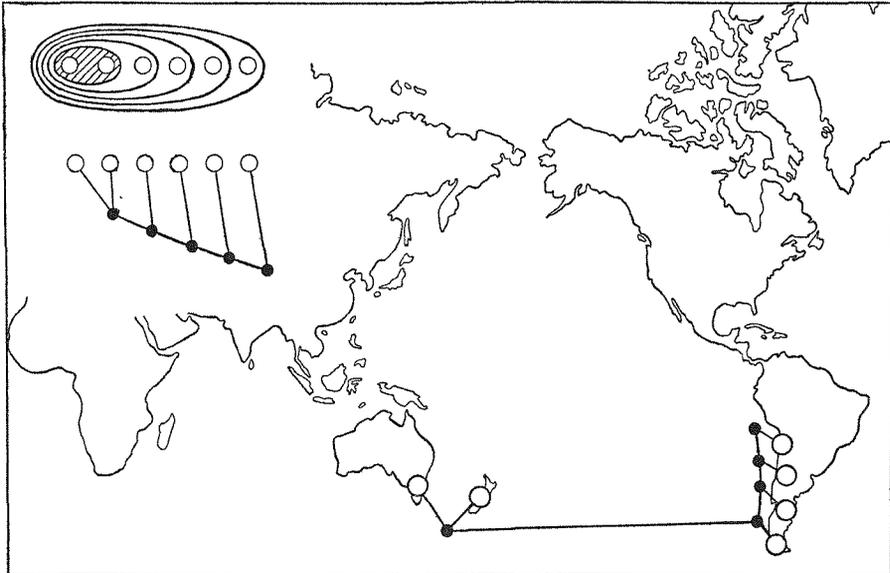


Fig. 8. Das Vorkommen einer relativ untergeordneten Teilgruppe einer im übrigen in Südamerika verbreiteten Artengruppe in Australien-Neuseeland als Argument für die frühere Existenz direkter Verbindungswege zwischen diesen Gebieten

Aus verschiedenen Gründen ist es nun von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, daß wir viele Strukturbilder von der geforderten Art finden werden. Dafür sind die bekannten AS-Gruppen meist zu artenarm und dazu haben sie meist ein zu beschränktes Verbreitungsgebiet.

Dieser Mangel läßt sich aber vielleicht dadurch ausgleichen, daß wir in den Kreis unserer Betrachtungen auch Gruppen einbeziehen, die wohl in Südamerika und Australien, außerdem aber auch in anderen Gebieten

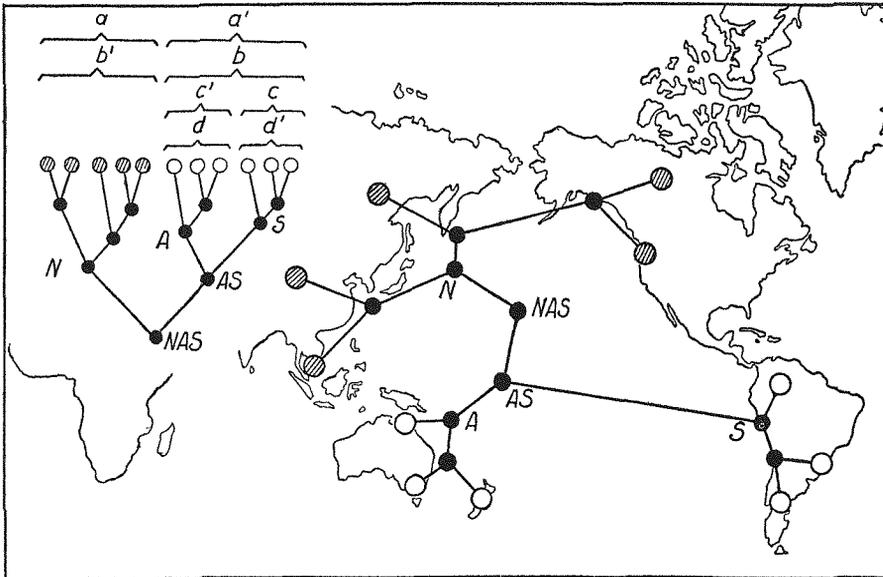


Fig. 9. Schwestergruppenverhältnis zwischen einer auf den Nordkontinenten und einer in Australien-Neuseeland und Südamerika verbreiteten Artengruppe: Kein Argument für die frühere Existenz direkter Verbindungswege zwischen den zuletzt genannten Gebieten

verbreitet sind. Wir nehmen damit nur unser konsequentes „Fragen nach der Schwestergruppe“ wieder auf, das wir oben unterbrochen hatten, als wir bei den AS-Gruppen angelangt waren.

Bei ganz folgerichtigem Vorgehen würden wir also jetzt für alle bekannten AS-Gruppen fragen müssen: wo lebt deren Schwestergruppe? Die Erfahrung lehrt, daß es fast immer die Nordkontinente, also die Paläarktische und Nearktische, manchmal auch die Orientalische Region, sind, die als Antwort auf diese Frage genannt werden müssen. Der bloße Nachweis eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen einer auf den Nordkontinenten verbreiteten und einer AS-Gruppe genügt nun, wie schon mehrfach betont wurde, nicht, um die Annahme zu stützen, daß zwischen den Teilgruppen A und S der Südgruppe früher eine direkte Verbindung, etwa über

die Antarktis, bestanden hat. Nach der Theorie der phylogenetischen Systematik muß jede monophyletische Gruppe, um als solche überhaupt erkennbar zu sein, durch den Besitz mindestens eines abgeleiteten (apomorphen) Merkmales ausgezeichnet sein, richtiger: es muß bei ihr mindestens ein Merkmal in einem abgeleiteteren (mehr apomorphen) Zustande entwickelt sein als bei anderen Gruppen, bei denen das betreffende Merkmal in einem ursprünglicheren (mehr plesiomorphen) Zustande vorkommt. In

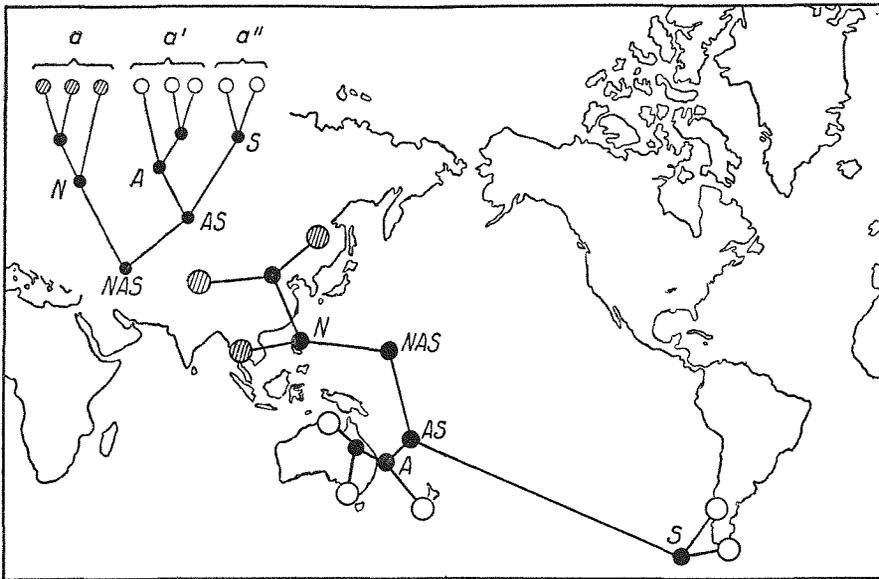


Fig. 10. Schwestergruppenverhältnis zwischen einer auf den Nordkontinenten und einer in Australien-Neuseeland und Südamerika verbreiteten Artengruppe, mit 3-stufiger Transformationsreihe eines Merkmales (a) und Vorkommen der abgeleiteten Transformationsstufen in Australien-Neuseeland (a') und in Südamerika (a'': am stärksten abgeleitete Transformationsstufe)

Fig. 9 (links oben) ist dargestellt, wie im einfachsten Falle nach dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik (HENNIG, 1957) die Merkmalsverteilung aussehen müßte, damit die 3 Gruppen N (Nordkontinente), A (Australien-Neuseeland) und S (Südamerika) und weiterhin auch die südliche Gruppe AS als monophyletische Gruppen erwiesen werden können. Dabei ist angenommen, daß jedes der unterscheidenden Merkmale (bzw. Merkmalsgruppen) in nur 2 Ausprägungsstufen auftritt, wobei a, b, c und d den plesiomorphen, a', b', c' und d' den apomorphen Transformationszustand bedeutet. Bei einer solchen Merkmalsverteilung läßt sich über die Ausbreitungsgeschichte der Gesamtgruppe NAS gar nichts folgern. Es wäre in diesem Falle denkbar, daß sich die Vorfahren der südamerikanischen Teilgruppe S von Australien-Neuseeland nach Südamerika oder die Vor-

fahren der australisch-neuseeländischen Gruppe von Südamerika aus auf direkten Wegen (also z. B. über die Antarktis) in ihr heutiges Verbreitungsgebiet bewegt haben. Genau ebenso gut wäre aber z. B. auch denkbar, daß die unmittelbaren Vorfahren der AS-Gruppe zunächst in Angaraland gelebt haben und von da einerseits nach Australien-Neuseeland, andererseits aber über nördliche Verbindungswege nach Südamerika gekommen sind. Die unmittelbaren Vorfahren der Gruppe N könnten dagegen zuerst

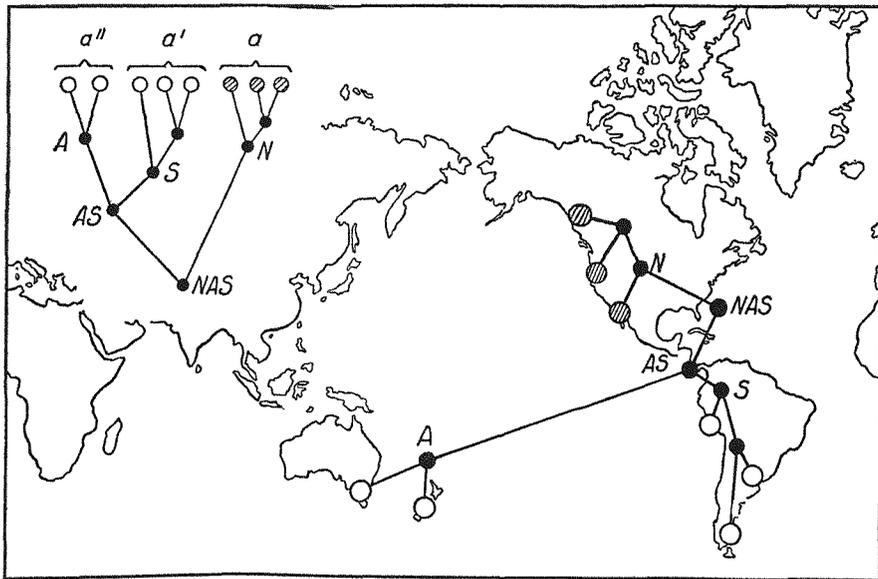


Fig. 11. Schwestergruppenverhältnis zwischen einer auf den Nordkontinenten und einer in Südamerika und Australien-Neuseeland verbreiteten Artengruppe mit 3-stufiger Transformationsreihe eines Merkmales (a) und Vorkommen der abgeleiteten Transformationsstufen in Südamerika (a') und Australien-Neuseeland (a'': am stärksten abgeleitete Transformationsstufe)

etwa in Europa gelebt haben. Die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Gruppen N und AS wäre in diesem Falle etwa auf ein Ereignis in der Geschichte der Verbindungen zwischen Europa und dem Angaraland zurückzuführen.

Nun ist es aber auch möglich, daß ein Merkmal (oder eine Gruppe von Merkmalen) bei den 3 monophyletischen Gruppen N, A und S in 3 verschiedenen Transformationsstufen (a, a' und a'') auftritt (Fig. 10, 11), wobei z. B. Merkmale der australischen Gruppe (A) als Weiterbildungen (a'') von Merkmalen (a) der Nordgruppe (N) und Merkmale der südamerikanischen Gruppe (S) als Weiterbildungen (a') von Merkmalen der australischen Gruppe (Fig. 10) oder auch (Fig. 11) Merkmale der südamerikanischen Gruppe als Weiterbildungen von Merkmalen der Nordgruppe und Merkmale

der australisch-neuseeländischen Gruppe als noch weitergehend apomorphe Transformationsstufen von Merkmalen der südamerikanischen Gruppe erscheinen. Solche Verbreitungsbilder von Merkmalen, die als Transformationsstufen eines Grundmerkmals anzusehen sind, könnten, interpretiert im Sinne der Progressionsregel, ebenfalls als Hinweise auf eine frühere direkte Verbindung zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika angesehen werden.

Im folgenden sollen diejenigen mit einiger Wahrscheinlichkeit als monophyletisch anzusehenden Gruppen, die einerseits in Australien-Neuseeland (oder in einem dieser Gebiete), andererseits in Südamerika, darüber hinaus aber noch in anderen Gebieten verbreitet sind, daraufhin untersucht werden, ob Grund zu der Annahme besteht, daß ihr Strukturbild dem Schema 10 oder 11 entspricht.

Trichoceridae. Gattung Paracladura.

Bei den Trichoceridae gibt es eine Gruppe von Gattungen (*Trichocera*, *Diazosma*, *Kawasemyia*), die im wesentlichen auf den Nordkontinenten verbreitet sind. Mindestens im Besitze von Tibialspornen und unverkürzter Tarsenglieder besitzt diese Gruppe ursprüngliche Merkmale. Man muß diese Merkmale wohl als plesiomorph ansehen, weil sie ähnlich auch bei verwandten Gruppen (Tipulidae, Tanyderidae) vorhanden sind (Kriterium der systematischen Praezedenz).

Die Gattung *Paracladura*, deren Verbreitung in Fig. 12 wiedergegeben ist, hat keine Tibialsporne und ein stark verkürztes 1. Tarsenglied. Schon

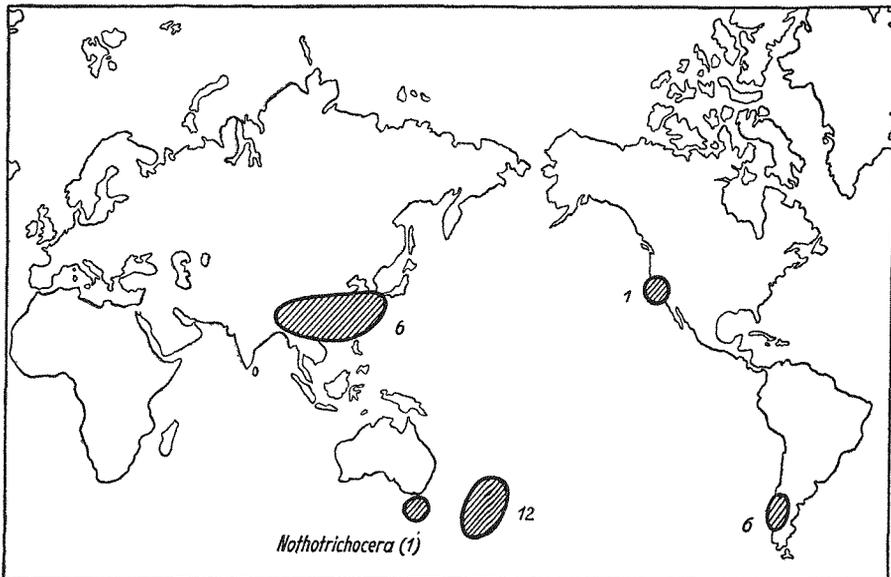


Fig. 12. Verbreitung der Gattungen *Paracladura* und *Nothotrichocera* (Fam. Trichoceridae)

dessen Form und Verbindung mit dem 2. Tarsenglied zeigt, daß es sich um ein abgeleitetes Merkmal handelt. Außerdem sind die Flügeladern lang behaart. Eine weitere Gattung, *Nothotrichocera*, „coriously combines certain features of *Trichocera* and *Paracladura*“ (ALEXANDER, 1926). Das ist so zu verstehen, daß *Nothotrichocera* in plesiomorphen Merkmalen (nicht lang behaarte Flügeladern, 1. Tarsenglied nur mäßig verkürzt) mit *Trichocera*, in abgeleiteten (Fehlen der Tibialsporne, 1. Tarsenglied verglichen mit dem von *Trichocera* doch etwas verkürzt) mit *Paracladura* übereinstimmt. Die Gattung ist demnach (Synapomorphie!) mit *Paracladura* näher verwandt als mit *Trichocera*. Sie kommt nur in Tasmanien vor. Das Verbreitungsbild der Gattung *Paracladura* deutet ALEXANDER (1929):

Er meint, daß die chilenischen Arten der Gattung “apparently have been derived from the Maorian Subregion by way of a past Antarctic land connection. The peculiar relationship long known to exist between Chile and western North America is shown in the present group by the occurrence of a single species, *P. trichoptera* (OSTEN-SACKEN) in the western United States.” Die orientalischen Arten (Darjiling, Formosa, Japan) “may well have reached their present domain from western North America via the Bering land-bridge”.

Diese Deutung ist aber durch nichts begründet. Die chilenische Artengruppe ist als monophyletische Gruppe durch das apomorphe Merkmal der offenen Diskoidalzelle (die nur bei dieser Gruppe vorkommt) gut begründet. Ob aber zwischen ihr und der nördlichen oder zwischen ihr und der neuseeländischen Artengruppe ein Schwestergruppenverhältnis besteht, ist ganz unbekannt. Solange das Strukturbild der Gattung *Paracladura* nicht im Sinne der phylogenetischen Systematik begründet ist, besteht also keinerlei Grund, eine nähere Verwandtschaft zwischen der chilenischen und der neuseeländischen Artengruppe anzunehmen und die Ausbreitungsgeschichte der Gattung so zu deuten, wie das ALEXANDER tut. Vielleicht besteht noch etwas mehr Grund zu der Annahme, daß die Gattung *Paracladura* (bzw. die Gattungsgruppe *Nothotrichocera-Paracladura*) mit den Stibadocerinae zu vergleichen ist (siehe unten).

Cylindrotomidae. Unterfamilie *Stibadocerinae*.

Die systematische Struktur der Familie erinnert sehr an die der Trichoceridae. Man unterscheidet gegenwärtig 2 Unterfamilien: die *Cylindrotominae* mit vorwiegend plesiomorphen Merkmalen (entsprechend der *Trichocera*-Gruppe unter den Trichoceridae) und die *Stibadocerinae* mit abgeleiteten Merkmalen (entsprechend der Gruppe *Nothotrichocera-Paracladura* bei den Trichoceridae):

“The Stibadocerae are the more specialized group and have apparently been derived directly from *Cylindrotoma* or a closely related form” (ALEXANDER 1927).

Auch die Verbreitung der beiden Gruppen entspricht weitgehend derjenigen, die man bei den Trichoceridae feststellen kann: Die plesiomorphen *Cylindrotominae* sind ganz auf die Nordkontinente beschränkt. Die mehr

apomorphen Stibadocerinae, die also (wie die entsprechende Gruppe der Trichoceridae) am sichersten als monophyletische Gruppe begründet sind, kommen in der orientalischen Region (*Stibadocerella* und *Stibadocera*), Australien und Tasmanien (*Stibadocerodes*) und in Chile (*Stibadocerina*) vor (Fig. 13). Die (bei den Trichoceridae durch *Paracladura trichoptera* repräsentierte) nordamerikanische Komponente fehlt. Über die chilenische Gattung und Art schreibt ALEXANDER (1929): „*Stibadocerina* is most closely related to the oriental genus *Stibadocerella*, BRUNETTI . . .“ Damit ist über die wahren Verwandtschaftsverhältnisse allerdings noch nichts gesagt, da die Systematik der Cylipteridae noch nicht den strengen Maßstäben der phylogenetischen Systematik gerecht wird. Aber ALEXANDERS Bemerkung ist offenbar so zu verstehen, daß der chilenischen Gattung *Stibadocerina* die apomorphen Merkmale der australisch-tasmanischen Gattung *Stibadocerodes* fehlen. Ihre Merkmale können nicht im Sinne der Fig. 10 als Weiterbildungen der Merkmale der australischen Gattung angesehen werden. Es spricht also nichts für eine direkte (antarktische) Verbindung zwischen der australisch-tasmanischen und der chilenischen Gattung. Beide können vielmehr unabhängig von Norden her (die chilenische Gattung über Nordamerika) in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gekommen sein.

Tipulidae

Bei den Tipulidae gibt es eine ganze Anzahl von Gattungen mit AS-Verbreitung. Da deren genauere Verwandtschaftsbeziehungen nicht bekannt oder nur dem Spezialisten durchsichtig sind, müssen sie hier außer Betracht bleiben. Gattungen, die außerdem noch in anderen Gebieten verbreitet sind, und die infolgedessen Aufschlüsse über die Herkunft der australisch-neuseeländischen und der südamerikanischen Arten versprechen, sind wenig zahlreich.

Recht interessant ist in diesem Zusammenhang die artenreiche Gattung *Dolichozepe* (Fig. 14), obwohl sie in ganz Südamerika fehlt. Die australischen und neuseeländischen Arten gehören nach der gegenwärtigen systematischen Einteilung in die Untergattung *Dolichozepe* s. str., die im übrigen auf den Nord-Kontinenten, aber auch in Afrika und Madagaskar verbreitet ist. In der orientalischen Region ist nur Formosa als Fundort einer zu dieser Untergattung gehörenden Art, *Dolichozepe (D.) issikiella* ALEXANDER 1934, bekannt. ALEXANDER schreibt infolgedessen:

“The origin of these Australian species of *Dolichozepe* is doubtful, since their nearest relatives in the Malayan region are members of other subgenera, as *Nesopeza* and *Mitopeza*.”

Nun ist nach dem gegenwärtigen Stande der Systematik anzunehmen, daß in der Untergattung *Dolichozepe* s. str. alle diejenigen Arten vereinigt sind, bei denen die Grundplanmerkmale der Gesamtgattung mehr oder weniger unverändert erhalten sind. In der Terminologie der phylogneti-

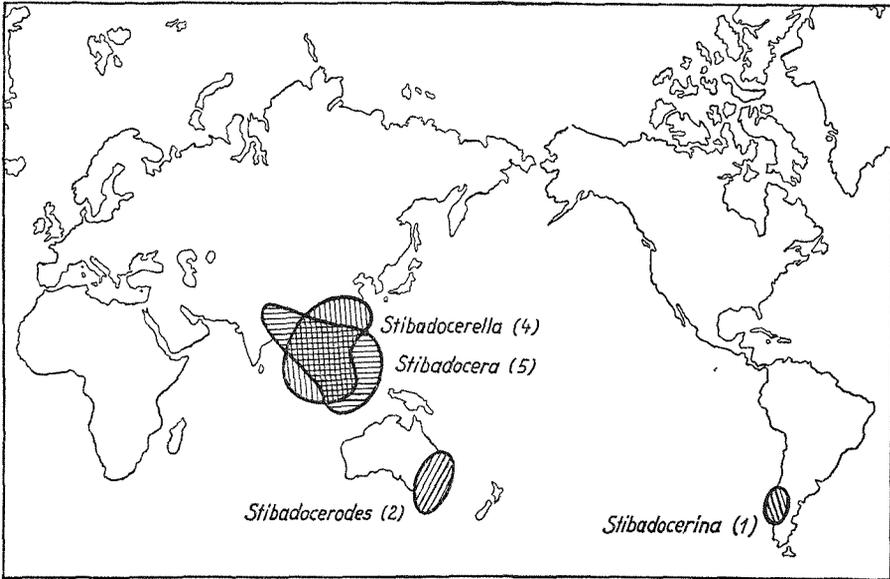


Fig. 13. Verbreitung der Unterfamilie Stibadocerinae (Fam. Cylindrotomidae)

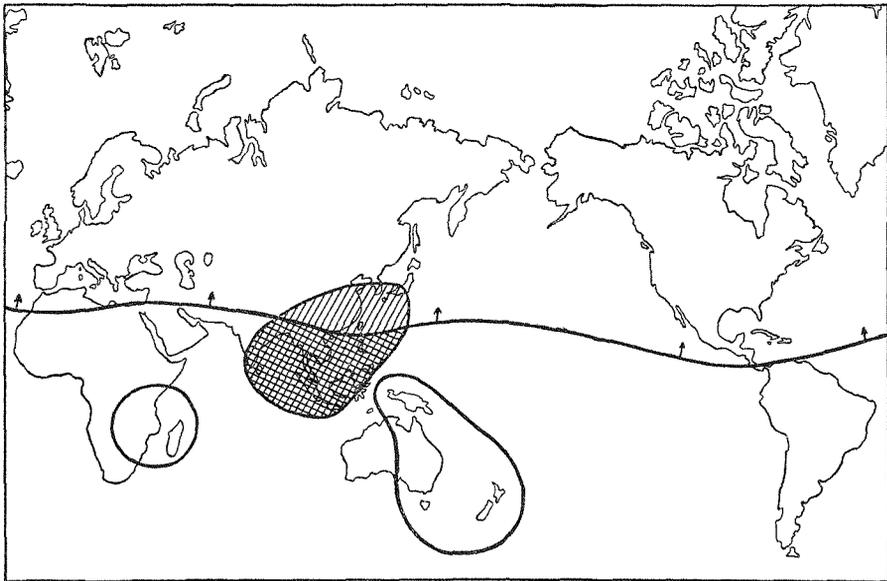


Fig. 14. Ungefähre Verbreitung einiger Untergattungen der Gattung *Dolichozeza* (Fam. Tipulidae)

Unausgefüllte Flächen in der Holarktis, in Afrika-Madagaskar und Australien-Neuseeland: *Dolichozeza* s. str. Schraffiertes Areal in der orientalischen Region: abgeleitete Untergattungen (*Nesozeza*, *Mitopeza* usw.)

schen Systematik ist „*Dolichopeza* s. str.“ als wahrscheinlich eine auf Symplesiomorphie begründete und daher eigentlich unberechtigte Gruppenbildung. Für diejenigen Arten und Artengruppen, die abgeleitete (apomorphe) Merkmale erworben haben, sind besondere Untergattungen errichtet worden.

Da nun die Gattung *Dolichopeza* in Südamerika vollkommen fehlt, besteht kein Grund für die Annahme, daß die australischen und neuseeländischen Arten etwa über die Antarktis in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gelangt sind. Das heutige Verbreitungsbild der Gattung dürfte sich vielmehr wie folgt deuten lassen: Die Gattung ist im Norden entstanden. Zu einer Zeit, als die Grundplanmerkmale der Gattung noch kaum abgewandelt waren, ist sie auch, von Asien her, nach Australien und Neuseeland gekommen. Dafür könnte auch die Tatsache sprechen, daß Arten der „Untergattung *Dolichopeza* s. str.“ auch aus Neuguinea (5 Arten) und Neukaledonien (1 Art) beschrieben worden sind. Später entstand dann durch paläogeographische Ereignisse eine Verbreitungslücke in der orientalischen Region. Diese Lücke zwischen den australisch-neuseeländischen und den holarktischen Arten, die sich von den Grundplanmerkmalen der Gattung kaum entfernt haben, und die daher von der gegenwärtigen Systematik in der „Untergattung *Dolichopeza* s. str.“ vereinigt werden, ist dann später durch stärker abgewandelte und daher in besondere Untergattungen gestellte Arten, wahrscheinlich ebenfalls von Norden her, wieder ausgefüllt worden.

Ich habe dieses Beispiel hier etwas ausführlicher behandelt, weil es zeigt, wie wichtig bei der Deutung von Verbreitungsbildern die Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb einer Gruppe sind, vor allem aber deshalb, weil die Verbreitungslücke in der orientalischen Region oft auch bei Gruppen auftritt, die in Südamerika, auf den Nordkontinenten und in Australien-Neuseeland verbreitet sind. Oft wird bei solchen Gruppen die Verbreitungslücke in der orientalischen Region als Beweis dafür angesehen, daß die australisch-neuseeländischen Arten nicht von Norden her, sondern über die Antarktis aus Südamerika in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gelangt sein müßten. Wie die Gattung *Dolichopeza* zeigt, ist diese Annahme nicht begründet.

Ein recht interessantes und aufschlußreiches Verbreitungsbild liefert die Gattung *Holorusia* mit ihren nächsten Verwandten. Die Gattung ist mit zahlreichen (etwa 60) Arten in Südamerika verbreitet. Eine Art (*rubiginosa* LOEW) kommt im westlichen Nordamerika vor. Ob die aus Japan beschriebene Art *mikado* WESTW. zu *Holorusia* oder zu *Ctenacroscelis* (siehe unten) gehört, ist unsicher. ALEXANDER (1929) äußert die Vermutung, daß *Holorusia* von Norden her nach Südamerika gekommen ist. In Australien und Tasmanien wird *Holorusia* durch *Ischnotoma* (etwa 15 Arten) vertreten, in Neuseeland durch *Zelandotipula* (3 Arten). Die Neuseeländischen Arten sind zunächst in der Gattung *Holorusia* beschrieben worden. Unter diesem

Gattungsnamen führt sie noch der Katalog von MILLER (1950) auf. *Ischnotoma* (Australien) ist nach EDWARDS (1923) von *Holorusia* „not well separated“. In verschiedenen Arbeiten hat auch ALEXANDER *Ischnotoma* als Subgenus zu *Holorusia* gestellt.

ALEXANDER (1929) meint: „The general appearance of several Chilean species of *Holorusia* strongly suggests the Australian genus *Ischnotoma*, and it is certain that these two groups are closely allied“. Vor kurzem hat ALEXANDER sogar 2 Arten von der Insel Chiloë (*guzmani* Alexander 1951 und *penai* ALEXANDER 1951) zur Gattung *Ischnotoma* gestellt. Leider steht nicht fest, worauf die Übereinstimmung zwischen den südamerikanischen *Holorusia*- und „*Ischnotoma*“-Arten und den australischen Arten der Gattung *Ischnotoma* beruht: auf Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz? Das zu wissen wäre aber entscheidend wichtig zur Beantwortung der Frage, welchem der in Fig. 9—11 dargestellten Schemata das Verbreitungsbild der Gattung *Holorusia* und ihrer Verwandten entspricht. Beim gegenwärtigen Stande der systematischen Durcharbeitung sehe ich keinen Grund, das Verbreitungsbild anders zu deuten als das von *Dolichozepe* und das der Stibadocerinae: Die Verwandtschaftsgruppe ist im Norden entstanden und von da einerseits nach Südamerika (Gattung *Holorusia* und die chilenischen „*Ischnotoma*“-Arten, die vielleicht zu Unrecht zu *Ischnotoma* gestellt werden?), andererseits nach Australien (*Ischnotoma*) und Neuseeland (*Zelandotipula*) gekommen.

In die Verwandtschaftsgruppe gehört wahrscheinlich auch die Gattung *Ctenacroscelis*, die mit über 50 Arten besonders in der orientalischen Region (mit einigen Arten auch in Afrika) verbreitet ist. ALEXANDER (1926 a) spricht bei *Ctenacroscelis* gelegentlich von den „extreme close affinities with *Holorusia*“. Die Gattung *Ctenacroscelis* könnte im Struktur- und Verbreitungsbild der Verwandtschaftsgruppe *Holorusia-Ischnotoma-Zelandotipula-Ctenacroscelis* entweder die Stellung einnehmen wie die Gattungen *Stibadocera* und *Stibadocrella* bei den Stibadocerinae oder wie die relativ abgeleiteten Untergattungen *Orozepe*, *Mitopeza* usw. im Struktur- und Verbreitungsbild der Gattung *Dolichozepe*.

Obwohl sich meiner Ansicht nach aus dem Verbreitungsbild der Gattung *Holorusia* und ihrer nächsten Verwandten keine sicheren Gründe für die Annahme früherer direkter Verbindungen zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika ableiten lassen, so möchte ich doch ausdrücklich betonen, daß diese Verwandtschaftsgruppe zu denen gehört, die am ehesten Aussicht bieten, ein den Fig. 10 oder 11 entsprechendes Struktur- und Verbreitungsbild zu finden. Eine genauere systematische Durcharbeitung dieser Gruppe, die allerdings den strengen Forderungen der phylogenetischen Systematik genügen müßte, wäre also eine besonders lohnende Aufgabe der Zukunft.

Die Gattung *Brachypremna* ist hauptsächlich in Südamerika (etwa 12 Arten, 1 Art auch in Nordamerika) verbreitet. Außerdem ist je 1 Art (siehe ALEXANDER 1948 a) aus Waigeu und aus Nord-Queensland beschrieben.

ben. Eine sichere Art dieser Gattung ist nach ALEXANDER (1948) aus dem Unteren Oligocän der Gurnet Bay, England, bekannt. Da die Gattung mit ihren rezenten Arten fast den Verbreitungstypus einer AS-Gruppe hat, könnte diese Tatsache darauf hinweisen, daß auch bei anderen AS-Gruppen die nördlichen Vertreter im Tertiär ausgestorben sein könnten. Das geht auch aus dem Folgenden hervor.

Die Gattung *Macromastix* ist mit einer größeren Anzahl von Arten einerseits in Südamerika (Chile und südliches Brasilien), andererseits in Australien, Tasmanien und Neuseeland (in Neuseeland allein nicht weniger als 71 Arten) verbreitet. Es ist möglich, daß auch einige selbständige „Gattungen“ in Neuseeland (*Brevicera* = *Hudsonia*) und Australien (*Phymatopsis*) nichts anderes sind als durch verhältnismäßig auffällige Eigenmerkmale (Autapomorphien) ausgezeichnete Teilgruppen von *Macromastix*. Von besonderem Interesse aber ist es, daß einige Arten der Gattung aus Neukaledonien (7 Arten) und aus Ceylon (1 Art: *M. errans* EDWARDS 1927) bekannt sind und daß die Gattung im Baltischen Bernstein nachgewiesen ist (*M. bornhardti* MEUNIER 1917).

Diese fossile Art aus dem Unteren Oligocän „has an unusually generalized facies for a member of the genus“ (ALEXANDER 1931).

Man möchte daraus schließen, daß die Gattung aus dem Norden stammt und von da aus unabhängig nach Australien-Neuseeland und nach Südamerika gekommen ist. Für eine der südamerikanischen Arten stellt ALEXANDER (1929, p. 13) zwar fest „*Macromastix serotinella*, ALEXANDER, closely duplicates a group of New Zealand species of the genus . . .“, aber solche Feststellungen sind durchaus nichtssagend. Sie beweisen nicht, daß bei *Macromastix* ein Strukturbild entsprechend Fig. 10 oder 11 vorliegt.

Die Gattung *Phacelodocera*, von der 1 Art in Tasmanien, 2 Arten in Neukaledonien und 1 Art in Brasilien vorkommt, erwähne ich in diesem Zusammenhange nur deshalb, weil ihr Verbreitungsbild sehr wohl als Reduktionsform des Verbreitungsbildes von *Macromastix* gedeutet werden könnte.

Limoniidae

Bei den Limoniidae sind die AS-Gruppen, die hier außer Betracht bleiben müssen, noch viel zahlreicher als bei den Tipulidae: Sie stehen entweder zu bestimmten Gruppen der Nordkontinente in einem einfachen Schwestergruppenverhältnis, so daß aus ihren Verwandtschaftsbeziehungen keine Schlüsse auf ihre Herkunft gezogen werden können (siehe oben S. 262 und Fig. 9) oder ihre Verwandtschaftsbeziehungen sind so unsicher, daß sie aus diesem Grunde zur Beantwortung der uns interessierenden Fragen nicht herangezogen werden können.

Die Gattung *Tricyphona* (Subfam. Pediciinae), die einzige in Australien-Neuseeland und Südamerika bekannte Gattung der Unterfamilie Pediciinae, ist mit zahlreichen Arten auch aus der Holarktis bekannt. Sie

kommt auch im Baltischen Bernstein (3 Arten, siehe ALEXANDER 1934) vor. Zwei Arten sind aus Australien, 3 aus Neuseeland, 3 aus Süd-Chile beschrieben. ALEXANDER (1929) schreibt dazu:

“It seems very possible that this Australasian element was derived from the Holarctic Region by migrations down the Andean chain and thence across Antarctica.“

Wenn das zuträfe, dann würde also das Verbreitungsbild der Gattung *Tricyphona* dem Schema der Fig. 11 entsprechen. Aber ALEXANDER gibt für seine Annahme nirgends eine Begründung aus der Struktur der Verwandtschaftsbeziehungen. Vielleicht ist ALEXANDER zu seiner Annahme auch nur durch die große Verbreitungslücke veranlaßt worden, die in der orientalischen Region zwischen den australisch-neuseeländischen und den holarktischen Arten klafft. Aber sie könnte in derselben Weise erklärt werden wie bei der Gattung *Dolichocheza* (siehe oben S. 266), nur daß sich bei *Tricyphona* keine jüngeren, abgeleiteten Arten in die Lücke geschoben haben. Eine Begründung dafür, daß *Tricyphona* eine dem Schema 10 der 11 entsprechende Gruppe ist, gibt es also nicht. Immerhin muß *Tricyphona* als eine der Gattungen bezeichnet werden, deren genauere Durcharbeitung vielleicht Aussicht bieten könnte, eine solche Gruppe zu finden.

Die Gattung *Tasiocera* (Subfam. Eriopterinae) ist in Australien (20 Arten), Tasmanien (3 Arten), Neuseeland (12 Arten), Neuguinea (2 Arten) verbreitet. Aus der orientalischen Region ist ebenfalls 1 Art (*T. orientalis* EDWARDS 1928) beschrieben. Zu dieser Gattung stellt ALEXANDER (1929) auch 1 Art aus S.Chile (*brevicornis* ALEX.) und wegen dieses Fundes stellt er *Tasiocera* in eine Tabelle chilenischer Gattungen, die „show close affinities with the Australasian Fauna“.

Nun ist *Tasiocera* nahe verwandt mit *Dasymolophilus*, einer Gattung, die auf den Nordkontinenten weitverbreitet ist und auch in Afrika (einschließlich Madagaskar und Seychellen) vorkommt. Auch aus dem Baltischen Bernstein ist 1 Art beschrieben (*D. circumcinctus* MEUN., siehe ALEXANDER 1934). FREEMAN (1951 a) stellt *Dasymolophilus* als glattes Synonym zu *Tasiocera*. Es ist fraglich, ob man darin einen Fortschritt sehen darf, denn dadurch werden möglicherweise die Verwandtschaftsbeziehungen der Arten weniger deutlich sichtbar. ALEXANDER (1947, p. 353) hatte nämlich die von ihm früher in der Gattung *Tasiocera* beschriebene chilenische Art *brevicornis* inzwischen zur „Untergattung“ *Dasymolophilus* gestellt, über die er schreibt: „Elsewhere the few known members are Holarctic . . . , China, Japan and Formosa; Western United States; Eastern United States.“ Das würde bedeuten, daß die chilenische Art, die nach der früheren Arbeit von ALEXANDER (1929) Beziehungen zu einer australisch-neuseeländischen Artengruppe (*Tasiocera*) zu haben schien, nun nach dieser neuen Auffassung unabhängig von dieser Gruppe aus dem Norden nach Südamerika gekommen zu sein scheint.

Die Verwandtschaftsgruppe *Tasiocera-Dasymolophilus* ist also ein Beispiel dafür, wie ein Verbreitungsbild, das ursprünglich dem Schema 10 zu entsprechen schien, sich nach veränderter systematischer Einordnung einer Art völlig verschieden darstellt.

Die Gattung *Molophilus* (Subfam. Eriopterinae) wird von ALEXANDER ebenfalls für eine antarktische Landverbindung in Anspruch genommen:

“The most characteristic genus of small crane-flies in Australia is *Molophilus*, with some 150 species already described and many others awaiting discovery. This genus is almost equally well developed in New Zealand and in the Chilean region, indicating an Antarctic origin for the group”. (ALEXANDER, 1932a).

Für die chilenischen Arten stellt ALEXANDER (1929, p. 198) fest, daß sie zu 3 Gruppen gehören, von denen 2 (die 3. umfaßt nur 1 Art) “are likewise eminently characteristic of the Australian region”. Es sind das die *plagiatus*-Gruppe und die *ruficollis*-Untergruppe der *gracilis*-Gruppe. Es könnte also sein, daß wir hier AS-Beziehungen bei 2 nächstverwandten Teilgruppen von *Molophilus*, entsprechend dem Schema 3 hätten, was nach dem oben gesagten für direkte (antarktische) Beziehungen zwischen den altweltlichen und den neuweltlichen Komponenten dieser Gruppe sprechen würde.

Die *plagiatus*-Gruppe, die zahlreiche Arten in Südamerika hat, kommt außerdem (nach ALEXANDER 1947, p. 340—341) in Nordamerika (8 Arten), in Australien, Neuseeland, Neukaledonien und Neuguinea vor.

Die *gracilis*-Gruppe ist besonders zahlreich in Australien, umfaßt aber auch viele paläarktische Arten, ist in Südamerika aber nur verhältnismäßig spärlich vertreten. Für beide Artengruppen nimmt ALEXANDER (1947) Ausbreitung über die Antarktis an. Nun sind aber bei den Artengruppen, die in Australien-Neuseeland, in Südamerika und auf den Nordkontinenten gleichermaßen verbreitet sind, verschiedene Möglichkeiten der Verwandtschaftsbeziehungen denkbar (Fig. 9—11). Nur diejenige, die dem Schema der Fig. 10 oder 11 entspricht, kann als Beweis für direkte Beziehungen zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika in Anspruch genommen werden. Solange die Verwandtschaftsbeziehungen der beiden in Frage stehenden *Molophilus*-Gruppen nicht eindeutig auf dieses Schema zurückgeführt sind, kann nicht von einem Beweis für antarktische Beziehungen gesprochen werden.

Immerhin sei betont, daß auch die Gattung *Molophilus* zu denen gehört, bei denen die Möglichkeit der Zurückführung auf Schema 10 oder 11 besteht, und deren genauere Untersuchung besonders erwünscht wäre. Vielleicht ist *Molophilus* sogar die interessanteste Dipteregruppe, weil bei ihr möglicherweise 2 sehr nahe miteinander verwandte AS-Gruppen entsprechend dem Schema 3 gefunden werden könnten, und weil möglicherweise beide Gruppen Beziehungen entsprechend dem Schema 10 oder 11 aufweisen könnten. Wenn beide Annahmen verifizierbar wären, dann könnte also *Molophilus* vielleicht sogar einen doppelten Beweis für das Bestehen antarktischer Beziehungen liefern!

Empeda (Subfam. Eriopterae) wird gegenwärtig als Untergattung zu *Erioptera* gestellt. Zu dieser Untergattung gehört nach ALEXANDER (1947, p. 336) auch eine aus Neuseeland beschriebene Art: *Erioptera (Empeda) hamiltoni* ALEX. In Australien ist die Untergattung bisher nicht bekannt. Von dort sind zwar auch *Erioptera*-Arten beschrieben; sie gehören aber zu anderen Untergattungen. *Empeda* ist im übrigen in der holarktischen, aethiopischen und orientalischen Region bis Neuguinea verbreitet. Aus dem Baltischen Bernstein sind mehrere Arten beschrieben (ALEXANDER 1931). In Südamerika ist sie südwärts bis Ecuador, Peru und Nordargentinien bekannt (siehe ALEXANDER 1947). Für die Annahme näherer Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der neuseeländischen und den südamerikanischen Arten sind keinerlei Gründe bekannt. Soweit man das bisher übersehen kann, läßt sich das Verbreitungsbild von *Empeda* also nicht auf das Schema 10 oder 11, sondern eher auf das Schema 9 zurückführen.

In der Gattung *Rhabdomastix* werden oft 2 Untergattungen unterschieden: *Rhabdomastix* und *Sacandaga*. ALEXANDER (1947, p. 319) schreibt dazu:

“The distinctions between the two subgenera are weak and the groups are maintained chiefly for convenience. In the typical condition, *Sacandaga* with its very short antennae seems very different from *Rhabdomastix*, with the greatly lengthened male organ, but the presence of a few intermediate types greatly lessens the value of this antennal character.”

Noch interessanter ist die Angabe, daß zu *Rhabdomastix* auch 5 aus dem Baltischen Bernstein beschriebene Arten gehören “with antennal characters intermediate between those found in typical *Rhabdomastix* and in *Sacandaga* ALEX.” (ALEXANDER, 1931, p. 111). ALEXANDER stellt diese fossilen Arten aus dem Unteren Oligocän — entsprechend dem rein diagnostischen Standpunkte, von dem aus die meisten Systematiker ihre Wissenschaft betrachten — in ein besonderes Subgenus *Palaeogonomyia* MEUN.

“In distribution, the species of *Sacandaga* are chiefly Holarctic, with fewer species occurring in Tropical America (bis Süd-Chile!) and in New Zealand. *Rhabdomastix*, s. s., is essentially Australasian and Neotropical, particularly the latter, where species occur as far north as Mexico”. (ALEXANDER, 1947).

Von den beiden aus Süd-Chile bekannten Arten der Untergattung *Sacandaga* ist nach ALEXANDER (1929) die eine “almost intermediate in characters between the two subgenera.” Die andere, “*R. intermedia* is allied to a group of species occurring in New Zealand.”

Es scheint demnach, daß *Rhabdomastix* und insbesondere deren Untergattung *Sacandaga* zu denjenigen Gruppen gehört, deren Zurückführbarkeit auf Schema 10 oder 11 nicht unmöglich erscheint, und deren genaue Untersuchung der künftigen Systematik daher besonders empfohlen werden muß. Mit Rücksicht auf die kritischen Bemerkungen, die ALEXANDER selbst über

das gegenwärtige System der Gattung *Rhabdomastix* macht, und mit Rücksicht auf die Konsequenzen, die jede Zurückführung der systematischen Struktur einer Gruppe auf das Schema 10 oder 11 für die Beantwortung unserer tiergeographischen Frage haben muß, wird man die recht unbestimmte Bemerkung ALEXANDERS über die Verwandtschaft der chilenischen *Rh. (S.) intermedia* mit den neuseeländischen Arten noch nicht als Beweis dafür ansehen, daß *Rhabdomastix* auf das Schema 10 oder 11 zurückgeführt werden kann.

Die Gattung *Cryptolabis* umfaßt im heutigen System 3 Untergattungen. Über die Untergattung *Cryptolabis* s. str. sagt ALEXANDER (1929, p. 191):

“The Neotropical Region appears to be the present centre of distribution of the genus *Cryptolabis*, with rather numerous species occurring throughout South and Central America, one species, *C. paradoxa* (OSTEN-SACKEN), being found as far north as eastern Canada. From this distribution the genus would appear to have had a neotropical origin, a few species having invaded Australia via Antarctica.”

In Neuseeland ist die Gattung nicht nachgewiesen. ALEXANDERS Vermutung, daß die australischen Arten über die Antarktis nach dort gekommen sind, könnte als begründet gelten, wenn die nearktischen Arten sich als die ursprünglichsten erweisen sollten, und wenn sich zeigen sollte, daß die australischen Arten mit den abgeleiteten südamerikanischen Arten am nächsten verwandt sind, wenn das Verbreitungsbild von *Cryptolabis* s. str. sich also auf das Schema Fig. 11 zurückführen lassen sollte. Das ist bisher nicht erwiesen.

Sollten aber die südamerikanischen Arten die ursprünglichsten Merkmale besitzen, sollten die nordamerikanischen Arten sich als verhältnismäßig junge (und abgeleitete) Nordwanderer erweisen, und sollte sich zeigen, daß die Übereinstimmung der südamerikanischen und der australischen Arten auf Sympleiomorphie beruht, dann müßte das Schema 4 gelten, und eine direkte Verbindung zwischen Australien und Südamerika wäre aus dem Verbreitungsbilde von *Cryptolabis* ebensowenig abzuleiten wie aus dem der Chiromyzinae.

Baeoura als 2. Untergattung von *Cryptolabis* — die 3. Untergattung, *Procryptolabis*, mit 2 südamerikanischen Arten, ist wohl nur ein Splitter der südamerikanischen *Cryptolabis*-Gruppe — ist in Südafrika und der orientalischen Region (nordwärts bis Nordkorea) verbreitet. Eine Art, *B. advena* ALEX., ist aus Chile bekannt. “In some regards this species appears to be more generalized than the various Old World members of the subgenus.” (ALEXANDER 1947, p. 324).

Wenn zwischen *Cryptolabis* (incl. *Procryptolabis*) und *Baeoura* wirklich ein Schwestergruppenverhältnis besteht, dann möchte man annehmen, daß der geographisch-historische Zusammenhang zwischen beiden auf den Nordkontinenten, etwa in Ostasien, zu suchen ist. Von da mögen die beiden Gruppen, zwischen deren Verbreitungs-Schwerpunkten von Anfang an ein

Vikarianzverhältnis bestanden haben mag (*Baeoura* mehr im Westen, *Cryptolabis* mehr im Osten), nach Süden gedrängt worden sein: *Baeoura* in die paläotropischen Regionen und nach Südamerika, *Cryptolabis* nach Südamerika und Australien. *Baeoura* hätte dann, ganz im groben gesehen, im systematischen Strukturbild der Gattung *Cryptolabis* s. l. etwa dieselbe Stellung wie die Gattungen *Stibadocera* und *Stibadocerella* bei den Stibado-*cerinae* usw.

Jedenfalls läßt sich beim gegenwärtigen Stande der systematischen Durcharbeitung aus dem Verbreitungsbilde von *Cryptolabis* kein Beweis für eine frühere antarktische Verbindung zwischen Südamerika und Australien ableiten.

Die Gattung *Elephantomyia* (Subfam. Hexatomiinae) ist gegenwärtig vor allem auf den Südkontinenten verbreitet: Südamerika (25 Arten), Afrika (einschließlich Madagaskar und Seychellen: etwa 13 Arten), Australien-Tasmanien (2 Arten), Neukaledonien (1 Art), Neuseeland (2 Arten). Auf den Nordkontinenten hat die Gattung heute eine ausgesprochen relik-täre Verbreitung (2 Arten im östlichen Nordamerika, 1 Art in Europa). Daß sie hier aber zum alten Faunenbestande gehört, beweist ihr Vorkommen im Baltischen Bernstein (nach ALEXANDER 1931). Etwas zahlreicher als in Europa und Nordamerika sind die rezenten Arten auf dem ostasiatischen Festlande (10 Arten). Im Bereiche des malayischen Archipels und Neu-guineas ist die festländisch-orientalische von der australisch-neuseeländischen Artengruppe durch eine große Verbreitungslücke getrennt. Diese Lücke wird ausgefüllt von einer Artengruppe, die wegen ihrer abgeleiteten Merkmale als besondere Untergattung *Elephantomyodes* von *Elephantomyia* s. str. abgetrennt wird:

“The old world subgenus *Elephantomyodes* ALEXANDER, distinguished by peculiarities of venation, in addition to the loss of the tibial spurs, is essentially oriental but with numerous species in the Australasian fauna as far east as New Guinea” (ALEXANDER, 1948b, p. 553).

ALEXANDER deutet das Verbreitungsbild der Gattung im Sinne der antarktischen Landverbindung:

“Members of the genus occur in the Holarctic Region, along the Andean chain, in south-eastern Australia and New Zealand, a distribution that conforms closely with that of other species that must have reached Australasia via the Antarctic continent” (ALEXANDER, 1929).

Zu dieser Auffassung hat ihn vielleicht auch die durch *Elephantomyodes* ausgefüllte Verbreitungslücke zwischen den ostasiatischen und den australisch-neuseeländischen Arten veranlaßt. Meiner Ansicht nach ist aber die Verbreitungslücke und ihre Ausfüllung durch eine jüngere Artengruppe in derselben Weise zu erklären wie bei der Gattung *Dolichopeza* (siehe oben S. 266). Das Verbreitungsbild von *Elephantomyia* ist daher wohl eher auf das Schema 9 als auf das Schema 10 oder 11 zurückzuführen.

Vielleicht können die Verbreitungsbilder von *Dolichopeza*, *Elephantomyia* und *Holorusia-Ctenacroscelis* auch dazu dienen, die Verbreitung der Tribus *Atarbaria* zu deuten:

Diese Tribus umfaßt nach ALEXANDER (1948b, p. 538) nur die 3 Gattungen *Ischnothrix* (Syn.: *Orolimnophila*), *Atarba* und *Atarbodes*. Die zwischen ihnen bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen erinnern lebhaft an die Verwandtschaftsbeziehungen der Trichoceridengattungen *Trichocera-Nototrachocera-Paracladura*. *Ischnothrix* besitzt Tibialsporne und den als r_3 bezeichneten Ast des Radialsektors. Das sind ausgesprochen plesiomorphe Merkmale. Stärker abgeleitet ist *Atarba*, bei der r_3 fehlt. Tibialsporne sind aber noch vorhanden. Auch ALEXANDER (1929, p. 167) nennt *Atarba* im Vergleich zu *Ischnothrix* "derived". Am meisten abgeleitet ist *Atarbodes*, bei der weder Tibialsporne noch r_3 erhalten sind. *Atarba* und *Atarbodes* dürften nach dem Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, da beide in dem abgeleiteten Merkmale des Fehlens von r_3 übereinstimmen! Ganz anders als bei den Trichoceridae ist aber die Verbreitung der *Atarbaria*:

Die am stärksten abgeleitete Gattung, *Atarbodes*, kommt ausschließlich in den paläotropischen Regionen vor.

"The rather numerous species of the old world subgenus *Atarbodes* ALEXANDER center in Eastern Asia, from Western China and Japan southward into the oriental fauna, with a few further species in the eastern and southern Ethiopian region": ALEXANDER, 1948).

Die beiden anderen Gattungen, *Atarba* und *Ischnothrix*, sind vor allem in Südamerika verbreitet, kommen aber auch in Australien bzw. Neuseeland vor:

"The center of distribution for both *Atarba* and *Ischnothrix* is in Tropical America where there are a host of species . . . Most of these species are Tropical or Subtropical but rather numerous forms of *Ischnothrix* occur throughout the Chilean subregion. Northward, only two species, both in *Atarba*, reach the United States, including the genotype, *picticornis*, common and widely distributed in the Eastern United States as far north as New York and New Hampshire. Elsewhere in the world various species of *Ischnothrix* occur in Australia and New Zealand. Two peculiar species of *Atarba* are found in New Zealand.

Wenn die Zuordnung zweier neuseeländischer Arten zur Gattung (oder Untergattung) *Atarba* richtig ist, dann hätten wir hier ähnlich wie bei der Gattung *Gynoplistia* (siehe S. 246) AS-Verbindungen zwischen 2 sehr nahe miteinander verwandten Artengruppen (Gattungen oder Untergattungen), also einen der Fälle, die besser mit der Vorstellung einer direkten (antarktischen) Verbindung als mit der Annahme einer Wanderung über die Nordkontinente verträglich wären. Etwas bedenklich ist nur der Umstand, daß ALEXANDER die beiden neuseeländischen *Atarba*-Arten „peculiar“ nennt. Bisher ist nur ein apomorphes Merkmal bekannt, in dem sich *Atarba* von *Ischnothrix* unterscheidet: das Fehlen der Tibialsporne. Ich möchte daher die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß dieses Merkmal bei den neusee-

ländischen „*Atarba*“-Arten unabhängig entstanden ist, und daß diese beiden Arten mit lokalen *Ischnothrix*-Arten vielleicht näher verwandt sind als mit den amerikanischen *Atarba*-Arten.

Eine weitere Komplikation ergibt sich aus der Verbreitung der am stärksten abgeleiteten Gattung *Atarbodes*:

“The rather numerous species of the old world subgenus *Atarbodes* ALEXANDER center in Eastern Asia, from western China and Japan southward into the oriental fauna, with a few further species in the eastern and southern Ethiopian region” (ALEXANDER, 1948 b, p. 538).

Da die beiden Gattungen *Atarba* und *Atarbodes* am nächsten miteinander verwandt sind, könnte man vielleicht annehmen, daß die Vorfahren von *Atarbodes* aus Südamerika über den Nordpazifik (Bering-Straße) nach der Alten Welt gekommen sind. Ich möchte aber auch an die Möglichkeit denken, daß *Atarbodes* als jüngstes Element der Gattungsgruppe hinsichtlich der Stellung in deren Strukturbild mit den Gattungen bzw. Untergattungen *Elephantomyodes* (S. 275), *Ctenacroscelis* (S. 269) und *Nesozeza-Mitopeza* (S. 266) zu vergleichen ist. Von den Verwandtschaftsgruppen, zu denen diese Gattungen (bzw. Untergattungen) gehören, würde sich die *Atarba*-Gruppe nur dadurch unterscheiden, daß Arten mit ursprünglichen Merkmalen im Norden der Alten Welt nicht erhalten geblieben sind. Eine genaue Durcharbeitung der Tribus *Atarbaria* nach den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik würde sich sehr lohnen.

Die Gattungen *Limnophila* und *Austrolimnophila* sind in allen tieergeographischen Regionen verbreitet. Die näheren Verwandtschaftsbeziehungen der australisch-neuseeländischen Arten sind aber ganz unbekannt, so daß eine genauere systematische Durcharbeitung abgewartet werden muß, ehe gesagt werden kann, ob die Gattungen zur Beantwortung der uns interessierenden Fragen herangezogen werden können.

Dasselbe gilt für die Gattungen *Dicranomyia* und *Helius*, die beide zu den Limoniinae gehören.

Die Verbreitung von *Discobola* (Subgen. von *Limonia*) gleicht weitgehend der von *Dolichozeza* und ist wohl auch ähnlich zu erklären.

“The subgenus includes approximately 25 species that are chiefly Holarctic, Oriental and Australasian in distribution. Rather numerous species are found in eastern Asia, including Mindanao and Borneo, and again in New Zealand. Recently a species has been discovered in New Guinea and another in New Caledonia, bridging the former extensive gap between Asia and Australia. To this date no species has been found in the Ethiopian Region. A single species, *Limonia (Discobola) gowdeyi* ALEXANDER, occurs in the Neotropical Region to the present time being found only in the Greater Antilles (Cuba and Jamaica)” (ALEXANDER, 1950, p. 195).

Fam. *Tanyderidae*

Die Tanyderidae sind eine derjenigen Dipterenfamilien, die, wenigstens im Imaginalstadium, besonders viele ursprüngliche Merkmale bewahrt haben. Das Vorkommen mehrerer Gattungen auf den Südkontinenten wird

daher besonders gern als Beweis für eine frühere antarktische Landverbindung angeführt:

“The various genera occurring in the Northern Hemisphere (*Macrochile*, *Protanyderus*, *Protoplasa*) are all more specialized than are the Antipodal groups in the lobing or bifurcation of the dististyle of the male hypopygium. It might be expected that the group has attained its present distribution in the southern hemisphere by migrations across the former Antarctic continent, thence northward along the Andean chain of South America to western North America, sending one branch into the eastern Nearctic (*Protoplasa*) and another northward and westward across the Bering land connection to Eurasia” (ALEXANDER, 1932).

Interessant ist zunächst, daß die aus dem Baltischen Bernstein beschriebene Gattung *Macrochile* der relativ abgeleiteten und sehr wahrscheinlich monophyletischen Nordgruppe anzugehören scheint. Damit wäre ein Terminus post quem non für die Entstehungszeit dieser Gruppe gegeben. Für die auf den Südkontinenten verbreiteten Gattungen ist bisher in keiner Weise bewiesen, daß sie zusammen eine monophyletische Gruppe (im Sinne der phylogenetischen Systematik) bilden.

Am zahlreichsten sind die Tanyderidae im australisch-neuseeländischen Gebiet verbreitet. Hier (in Tasmanien) kommt auch die am meisten plesiomorphe Gattung *Nothoderus* vor (*Nothoderus australiensis* ALEX. “is apparently the most generalized member of the family”: ALEXANDER, 1929, p. 227).

Zur Begründung des von ALEXANDER entworfenen Bildes müßte nachgewiesen werden, daß die südamerikanischen Gattungen abgeleitete Merkmale besitzen als die (oder einige der) australisch-neuseeländischen Formen, und daß sie in diesen abgeleiteten Merkmalen mit der Nordgruppe übereinstimmen. Ein solcher Nachweis fehlt bisher. Solange die Verwandtschaftsbeziehungen der südamerikanischen Gattungen und auch die der südafrikanischen Gattung *Péringueyomyia* nicht bekannt sind, muß der Verdacht bestehen, daß die Übereinstimmung der südlichen Gattungen auf Symplesiomorphie beruht, und daß die auf S. 266 gegebene Erklärung auch auf die Tanyderidae anzuwenden ist.

Fam. *Psychodidae*

Die ursprünglichsten Formen dieser Familie (Subfam. Bruchomyiinae) sind den Tanyderidae außerordentlich ähnlich:

“The actual relationship of *Nemopalpus* and *Macrochile* is much closer than is shown on paper and I know of no other case in the Nematocera where so close a relationship exists and yet requires the respective genera to be placed in different families of flies” (ALEXANDER, 1928, p. 292).

Die Übereinstimmung beruht in diesem Falle eindeutig auf Symplesiomorphie. Es ist daher interessant, daß bei den Psychodidae keine so ausgesprochen auf die Südkontinente beschränkten Gattungen bekannt sind wie bei den Tanyderidae. Von den Bruchomyiinae ist die Gattung *Nemopalpus* aus allen tiergeographischen Regionen bekannt. Sie kommt auch

im Baltischen Bernstein vor. In einer Fußnote zu TONNOIRS Bearbeitung der chilenisch-patagonischen Psychodidae schreibt EDWARDS (1929, Dipt. Patag. 2, p. 3):

“*Nemopalpus* apparently has its present centre in tropical South America . . . ; other species being known in the Canary Is., S. Africa, and the Malay Peninsula. I am inclined to think, that the Argentine and Paraguayan species have been derived from the North, and that the New Zealand species belongs to the Malayan and not to the Antarctic element in the fauna of that country”.

Das Verbreitungsbild der Gattung wäre also etwa auf Schema 9 zurückzuführen.

Dasselbe dürfte für die anderen in Neuseeland und Südamerika nachgewiesenen Gattungen der Psychodidae gelten: *Trichomyia*, *Sycorax* (beide auch aus dem Baltischen Bernstein bekannt), *Psychoda*, *Pericoma*. Jedenfalls ist mir nichts bekannt, was die Vermutung zulassen könnte, eine dieser Gattungen könne etwa auf das Schema 10 oder 11 zurückgeführt werden. Besonders dringend wäre es vielleicht, die Verwandtschaftsbeziehungen der aus Chile beschriebenen *Sycorax*-Arten aufzuklären, da die Gattung bisher aus anderen Gebieten des amerikanischen Kontinentes nicht nachgewiesen ist.

Die Gattung *Brunettia* gehört zu dem verhältnismäßig seltenen Verbreitungstypus, bei dem eine aus Neuseeland und Australien verbreitete Verwandtschaftsgruppe sonst nur noch aus den paläotropischen Regionen (Orientalis, Aethiopsis), nicht aber von den Nordkontinenten bekannt ist.

Von besonderem Interesse wäre auch die genauere Durcharbeitung der Gattung *Pericoma*, denn SATCHELL (1950) schreibt in seiner Bearbeitung der neuseeländischen Arten dieser Gattung:

“ . . . the species of *Pericoma* in both countries [gemeint sind Neuseeland und Patagonien-S. Chile] are peculiar in having a pectinate radial sector, with the stem of R_{2+3} arising from R_4 after the origin of R_5 , and in having the cercopod armed with a single retinaculum.”

Diese Feststellung bedeutet an sich natürlich noch keine Zurückführung der Gattung *Pericoma* auf das Strukturschema 10, aber da mindestens die von SATCHELL erwähnte Eigentümlichkeit des Flügelgeäders ein abgeleitetes Merkmal zu sein scheint, wäre bei der Suche nach Gruppen, die sich möglicherweise auf dieses Schema zurückführen lassen, *Pericoma* besonders zu beachten!

Fam. *Blepharoceridae*

Über die Unterfamilie Edwardsinae und deren mögliche Bedeutung für den Nachweis früherer direkter Beziehungen zwischen Australien und Südamerika ist schon oben gesprochen worden (S. 243). Die aus Neuseeland bekannten Arten der Familie gehören nicht zu den Edwardsinae, sondern zu einer Teilgruppe der Unterfamilie Paltostominae, die sich durch stark verlängerte Labialpalpen auszeichnet, und die infolgedessen wohl als mono-

phyletische Gruppe anzusehen ist. Interessant ist, daß innerhalb dieser Gruppe die neuseeländischen Gattungen *Neocurupira*, *Paracurupira* und *Peritheates* (1 Art dieser Gattung kommt in Australien vor) die ursprünglichsten Merkmale zu besitzen scheinen. Es ist nicht ganz sicher, ob *Horaia* (in den indischen Gebirgen) als Relikt mit ebenfalls ursprünglichen Merkmalen anzusehen ist. Am meisten abgeleitete Merkmale besitzt die Gattung *Apistomyia*, mit der die aus Ceylon beschriebene Gattung *Hammatorrhina* wohl nahe verwandt ist. TONNOIR ist wohl sicher im Recht, wenn er für die neuseeländisch-australischen Vertreter dieser Gruppe Herkunft aus dem Norden annimmt. Die ursprünglichsten Gattungen der übrigen Paltostominae sind im nördlichen Südamerika (und in Mittelamerika) verbreitet.

Ein Hinweis auf direkte antarktische Verbindungen zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika, entsprechend etwa dem Schema 10 oder 11, ergibt sich aus der Verbreitung der Paltostominae also nicht.

Fam. *Dixidae*

Die Dixidae sind insofern interessant, als sie 2 Teilgruppen (Paradixinae und Dixinae) umfassen, die beide, rein formal gesehen, in allen tiergeographischen Regionen verbreitet sind, die aber innerhalb dieses Verbreitungsgebietes in ähnlicher Weise verteilt sind.

Für die Paradixinae sind bisher keine abgeleiteten Merkmale angegeben worden. Als monophyletische Gruppe sind sie daher bis jetzt nicht sicher begründet. Die artenreichste Gattung ist *Paradixa*, die hauptsächlich auf den Nordkontinenten, mit einigen Arten aber auch in Australien, Tasmanien und Neuseeland vorkommt. Die aus Transvaal beschriebene Art *P. harri-soni* FREEM. steht nach FREEMAN (1956) der europäischen *P. autumnalis* MEIG. sehr nahe. Die Gattung *Paradixa* hat also eine ganz ähnliche Verbreitung wie *Dolichopeza* s. str. (S. 266). Auch die Verbreitungslücke in der orientalischen Region stimmt bei beiden Gattungen überein. In der neotropischen Region wird *Paradixa* durch die Gattung *Dixella* vertreten, die zweifellos von Norden her in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gekommen ist. Direkte (antarktische) Beziehungen zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika sind also bei den Paradixinae nicht zu erkennen.

Die Dixinae sind als Imagines wie als Larven durch abgeleitete Merkmale (die bei den Larven in Anpassungen an das Leben im fließenden Wasser bestehen) ausgezeichnet. Sie sind also sicher eine monophyletische Gruppe. Das Verbreitungsgebiet ähnelt im wesentlichen dem der Trichoceridae: Wie bei dieser Familie ist eine Nordgruppe (mit ursprünglichen Merkmalen) und eine südliche AS-Gruppe (mit abgeleiteten Merkmalen) zu unterscheiden. Die Verbreitung der Nordgruppe (*Dixa*, incl. *Dixapuella* und *Meringodixa*) gleicht im ganzen derjenigen der Gattung *Paradixa*. Sie ist in Afrika und in der orientalischen Region etwas zahlreicher vertreten, fehlt dafür aber in Australien-Tasmanien-Neuseeland ganz. In diesen

Gebieten kommt an ihrer Stelle die Gattung *Neodixa* (= *Nothodixa*) vor, die mit 4 Arten auch in Süd- und Central-Chile vertreten ist.

Wenn zwischen *Dixa* und *Neodixa* ein Schwestergruppenverhältnis besteht, dann kann die Verbreitung von *Neodixa* nicht als Hinweis auf eine frühere direkte (antarktische) Verbindung zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika angesehen werden (siehe oben S. 262). Irgendeinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß die Verbreitung der Dixinae jemals auf das Schema 10 oder 11 zurückgeführt werden könnte, gibt es nicht.

Fam. *Chaoboridae*

Die Gattung *Corethrella* (incl. *Edwardsops* und *Lutzomiops*) ist hauptsächlich in Südamerika verbreitet (etwa 44 Arten). Außerdem sind 2 Arten

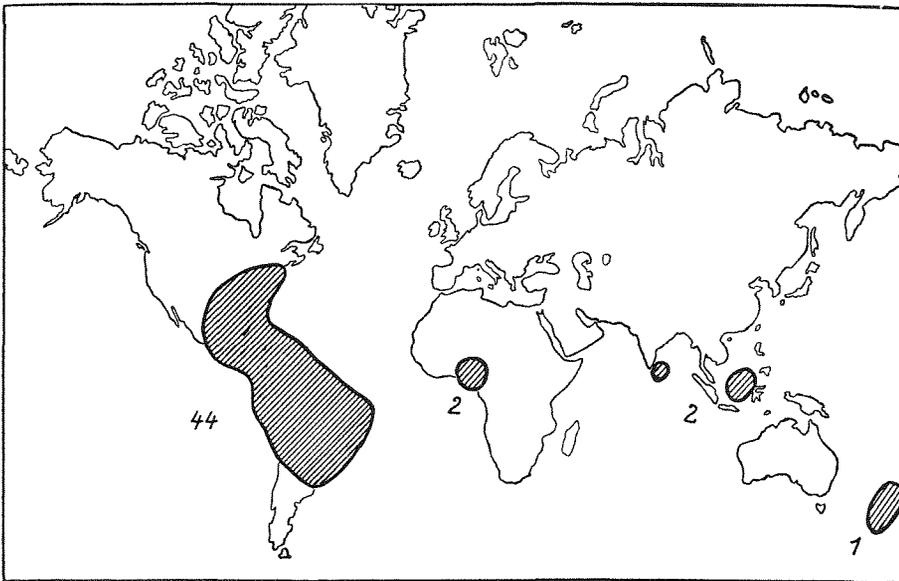


Fig. 15. Verbreitung der Gattung *Corethrella* (Fam. Chaoboridae)

aus Nigeria und je 1 Art aus Ceylon, Borneo und Neuseeland bekannt. Die näheren Verwandtschaftsbeziehungen der neuseeländischen Art sind nicht bekannt. Die Gattung ist aber insofern interessant, als sie in der Alten Welt (abgesehen von Neuseeland) ausschließlich aus den tropischen Regionen bekannt geworden ist (Fig. 15).

Fam. *Culicidae*

Die *Sabethes*-Gruppe hat eine ganz ähnliche (nur weniger reliktdäre) Verbreitung wie *Corethrella*: Hauptmasse der Arten (etwa 150) in Südamerika. Andere Arten vorwiegend in den paläotropischen Regionen, daneben auch

in Australien und Neuseeland. Die neuseeländische Art gehört (als besonderes Subgenus *Maorigoeldia*) in die paläotropische Gattung *Tripteroides*.

Auch die *Taeniorrhynchus*-Gruppe ist ähnlich verbreitet: die beiden neuseeländischen Arten gehören in die Untergattung *Coquillettidia*, die vorwiegend in den paläotropischen Regionen verbreitet ist, aber auch in der Holarktis Vertreter hat. Die Verbreitung von *Coquillettidia* vermittelt offenbar zwischen denjenigen Verbreitungsbildern, bei denen die nicht in Neuseeland-Australien vorkommenden Vertreter einer Verwandtschaftsgruppe in den paläotropischen Regionen verbreitet sind (*Corethrella*, *Sabethinae*) und solchen, bei denen entweder der Schwerpunkt oder die ausschließliche Verbreitung in der Holarktis liegt (z. B. *Paradixa*).

Bei den Culicidae ist eine solche Gruppe mit vorwiegend holarktischen Beziehungen die Gattung *Culiseta* (= *Theobaldia*). Nach EDWARDS (1932) gehören die 4 aus Neuseeland, Australien und Tasmanien beschriebenen Arten zu einer engeren Verwandtschaftsgruppe.

Auch in der *Aedes*- und *Culex*-Gruppe lassen die australischen und neuseeländischen Arten keinerlei engere Verwandtschaftsbeziehungen zu den südamerikanischen Arten erkennen. Daher gibt es keinen Anhaltspunkt für die Annahme, das Strukturbild der Verwandtschaftsbeziehungen irgendeiner Teilgruppe der Culicidae könnte sich jemals auf das Schema 10 oder 11 zurückführen lassen.

Nun hat allerdings MACKERRAS (1927) für die Ausbreitungsgeschichte der Untergattung *Ochlerotatus* direkte Beziehungen zwischen Australien und Südamerika angenommen.

MACKERRAS unterscheidet bei den australisch-neuseeländischen *Ochlerotatus*-Arten 2 Gruppen von verschiedener Herkunft. Die von ihm als „B“ bezeichnete Gruppe entstand nach seiner Ansicht in den wärmeren, tiefer gelegenen, östlichen Gebieten der Neotropis. Ihre Ausbreitung wäre erfolgt über Gondwanaland oder eine entsprechende Inselkette „linking South America to northern Australia and extending eastward to New Zealand.“

Die andere Gruppe (MACKERRAS bezeichnet sie mit „A“) entwickelte sich nach MACKERRAS in den gemäßigten Gebieten der Holarktis und konnte sich nur auf den Hochgebirgen im Westen von Amerika nach Süden ausbreiten. Sie kam auf diese Weise nach dem gemäßigten Südamerika und von hier über Antarktis nach Australien. Diese Wanderung erfolgte zu einer Zeit, als Neuseeland nicht mehr erreichbar war.

Wenn dieses von MACKERRAS entworfene Bild der Ausbreitungsgeschichte zutrifft, dann müßte sich also in der Verwandtschaftsstruktur der Untergattung *Ochlerotatus* bzw. bei der von ihm mit „A“ bezeichneten Artengruppe und ihren nächsten Verwandten das in Fig. 11 dargestellte Schema im Prinzip wiederfinden lassen. Das ist aber nach der Bearbeitung von EDWARDS (1932) nicht der Fall. Die Arten der Gruppe „A“ sensu MACKERRAS verteilt EDWARDS auf 2 verschiedene Gruppen seines Systems, die er B und G nennt. In der Gruppe G gibt es außer den australischen

nur holarktische, aber keine südamerikanischen Arten. Die Zugehörigkeit der zu „B“ gestellten Arten bezweifelt EDWARDS selbst. Vielleicht gehören sie, wie EDWARDS selbst früher (1924) angenommen hatte, in die Verwandtschaft der von ihm 1932 in die Gruppe G gestellten Arten. Jedenfalls ergibt sich aus dem System von EDWARDS kein Anhaltspunkt für die Annahme, daß die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Ochlerotatus* oder einer ihrer Teilgruppen auf das Schema 11 zurückzuführen wären. Damit können aus der Verbreitung von *Ochlerotatus* auch keine Gründe für die Annahme einer früheren antarktischen Landverbindung abgeleitet werden. Die Gattung liefert aber ein weiteres eindrucksvolles Beispiel für die Tatsache, daß die Beantwortung tiergeographischer Fragen entscheidend davon abhängt, ob die betreffende Tiergruppe im Sinne der phylogenetischen Systematik richtig gegliedert ist oder nicht.

Die Familien Tendipedidae und Heleidae lassen beim gegenwärtigen Stande ihrer systematischen Durcharbeitung für keine ihrer Teilgruppen ein hinreichend klares Verbreitungsbild erkennen. Die Gattung *Riethia* (Fam. Tendipedidae), in der Umgrenzung, die FREEMAN (1959) ihr gibt, scheint die einzige Gruppe zu sein, deren systematische Struktur dem Schema 10, richtiger sogar dem Schema 7, entsprechen könnte:

“The New Zealand species [*Rh. zeylandica* FREEM.] is extremely similar to the South Chilean *Pseudochironomus truncatocaudatus* EDWARDS, and I am therefore transferring this species and *melanoides* EDWARDS, also from Chile, to *Riethia*. The Chilean species have no pulvilli, the New Zealand species small ones, whilst in the Australian species they are well developed, illustrating that this character is not of generic significance in this part of the family”. (FREEMAN, 1959).

Mindestens in der Rückbildung der Pulvillen scheint also eine deutliche Merkmalsprogression von Australien über Neuseeland nach Chile zu bestehen, wie es dem Schema 7 entspricht.

Fam. Simuliidae (*Melusinidae*)

Die Gattung *Austrosimulium* ist mit etwa 15 Arten in Australien und Neuseeland verbreitet. EDWARDS stellt zu ihr auch 2 Arten aus Süd-Chile (die eine allerdings nur auf Grund der Beschreibung). Nach MACKERRAS & MACKERRAS (1949) sind die Verwandtschaftsbeziehungen unklar, die antarktische Herkunft der Gattung aber “is clear from the occurrence of species in New Zealand and South America“. “The *terebrans* group is a possible link in *Gnephia*.”

Falls sich die Zugehörigkeit der beiden chilenischen Arten (oder einer von ihnen) zu *Austrosimulium* bestätigen sollte, und falls die australischen Arten von *Austrosimulium* wirklich Beziehungen zu bestimmten Arten der außerhalb Australiens weit verbreiteten Gattung *Gnephia* besitzen sollten, dann bestünde vielleicht Aussicht, in den Gattungen *Austrosimulium-Gnephia* eine Gruppe zu finden, deren Verwandtschaftsstruktur sich auf Fig. 10 zurückführen läßt. Der gegenwärtige Stand der systematischen

Durcharbeitung läßt aber keinesfalls die Behauptung zu, daß ein solcher Beweis schon geliefert sei: Die wichtigsten Merkmale von *Austrosimulium* liegen bei der Puppe. Metamorphosestadien der südamerikanischen Arten sind aber bisher nicht bekannt. Außerdem gibt EDWARDS (1931, p. 148) für *Cnephia atroparvum* (die wieder einer europäischen Art nahestehen soll) an: "It is very similar to *S. (Austrosimulium) anthracinum* BR. (das ist eine der südamerikanischen Arten); apart from the difference in the number of antennal segments it is not easy to separate them." Sollte diese Bemerkung nicht den Verdacht nahelegen, daß die „*Austrosimulium*“-Merkmale bei den südamerikanischen Arten unabhängig von denen der australisch-neuseeländischen Arten entstanden sind, und daß die südamerikanischen, von EDWARDS zu „*Austrosimulium*“ gestellten Arten vielleicht mit bestimmten südamerikanischen *Cnephia*-Arten näher verwandt sind als mit den australisch-neuseeländischen *Austrosimulium*-Arten?

Fam. *Phryneidae*

Die Gattung *Phryne* ist in allen tiergeographischen Regionen verbreitet. Interessant sind die Angaben, die EDWARDS (1930b, p. 119 bzw. 115) über die 3 aus Süd-Chile beschriebenen Arten macht:

Nach EDWARDS gehört *Phr. andinus* in die *fenestralis*-Gruppe und hat keine Verwandten in Australien oder Neuseeland. Sie ist also eindeutig nördlicher Herkunft. Die beiden anderen Arten (*fuscipennis* und *major*) „belong to a small group of the genus which is found outside our region only in New Zealand. The relationship between the South Chilean and New Zealand species is shown not only in the colour of the palpi, wing-markings, and venation but also in some details of the male hypopygium, such as the finely spinulose ninth sternite. It is interesting to note that in each region two nearly allied species of this group are found, differing chiefly in the male hypopygium“.

Die Gattung *Phryne* gehört demnach zu den Verwandtschaftsgruppen, von denen man annehmen könnte, daß ihr Verbreitungsbild sich einmal auf Schema 10 oder 11 zurückführen lassen könnte. Bisher besteht allerdings kein zwingender Grund zu dieser Annahme. Zwischen der von EDWARDS benannten chilenisch-neuseeländischen Verwandtschaftsgruppe und den übrigen Arten der Gattung könnte ebensogut ein einfaches Schwestergruppenverhältnis bestehen, das keinen Beweis für antarktische Verbindungen liefern könnte.

Fam. *Bibionidae*

Während die einzige in Neuseeland nachgewiesene Art der Gattung *Biblio* wahrscheinlich eingeschleppt ist und Beziehungen zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika bei dieser Gattung jedenfalls nicht bestehen, könnten solche möglicherweise bei *Philia* (= *Dilophus*) nachzuweisen sein. Die Verwandtschaftsbeziehungen der australischen und neuseeländischen Arten sind aber bisher ganz unbekannt. Eine genaue systematische Durcharbeitung der aus allen tiergeographischen Regionen nachgewiesenen Gattung *Philia* nach den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik wäre aber dringend erwünscht.

Fam. *Diadocidiidae*

Die Gattung *Diadocidia* ist mit wenigen Arten aus der holarktischen Region, aus Tasmanien und Südamerika bekannt. Sie ist auch aus dem Baltischen Bernstein beschrieben. Die näheren Verwandtschaftsbeziehungen der tasmanischen und südamerikanischen Arten sind unbekannt.

Das gleiche gilt auch für die (von FREEMAN 1951 zu den Lycoriidae gestellte) Gattung *Heterotricha*. Sie wurde zuerst aus dem Bernstein beschrieben. Später wurden zu ihr auch Arten aus Südafrika, Neuseeland und Südamerika gestellt. Auf den Nordkontinenten kommt die Gattung heute anscheinend nicht mehr vor.

Fam. *Ditomyiidae*

In Verbreitungsbild und systematischer Gliederung erinnern die Ditomyiidae in bemerkenswerter Weise an die Dixidae. Wie bei dieser Familie (aber noch ausgeprägter), so sind auch bei den Ditomyiidae 2 „ringförmig“ um die Tropen herum verbreitete Verwandtschaftsgruppen zu erkennen.

1. Die Gattungsgruppe *Ditomyia*-(? *Rhipidita*)-*Nervijuncta*.

Ausschließlich holarktisch verbreitet ist die Gattung *Ditomyia*. FREEMAN (1951) beschreibt zwar auch 1 Art aus Süd-Chile. Ich möchte aber annehmen, daß diese Art (*conjuncta* FREEM.) zu *Nervijuncta* gehört, ebenso wie „*Mycetobia*“ *fulva Philippi*, von der EDWARDS (1928) das schon früher angenommen hatte. Vor kurzem hat LANE auch eine *Nervijuncta*-Art aus Süd-Brasilien beschrieben. Im übrigen ist *Nervijuncta* mit 18 Arten aus Neuseeland bekannt.

Unbekannt sind leider die Verwandtschaftsbeziehungen von *Rhipidita* (2 Arten aus Süd-Brasilien). Diese Gattung soll nach EDWARDS (1940) der Gattung *Ditomyia* näher stehen als den Gattungen *Symmerus*-„*Centrocnemis*“.

Es ist möglich, daß sich bei genauerer Durcharbeitung die Verwandtschaftsgruppe *Ditomyia* - *Rhipidita* - *Nervijuncta* als eine Gruppe erweisen könnte, die dem Schema 10 oder 11 entspricht.

2. Die Gattungsgruppe *Symmerus* - *Australomyia* (= *Centrocnemis*).

Die Gattung *Symmerus* ist ausschließlich in der holarktischen Region verbreitet: je 4 Arten in Paläarktis und Nearktis. Sie ist auch im Baltischen Bernstein nachgewiesen. Dagegen kommt die Gattung *Australomyia* (= *Centrocnemis*) in Südamerika (6 Arten in Süd-Brasilien, 3 Arten in Mexiko, 4 Arten in Chile bis Feuerland), Australien-Tasmanien (2 Arten in Tasmanien, mindestens 6 weitere unbeschriebene Arten in Süd-Australien und Tasmanien nach TONNOIR 1929) und Neuseeland (5 Arten) vor. FREEMAN (1951b, p. 7) schreibt dazu:

“It is of interest to note, that all these four species [gemeint sind die 4 in Chile-Feuerland verbreiteten Arten] differ from the other Neotropical species by the presence of four instead of two strong scutellar bristles: the presence of four bristles is a character also shown by all six Australasian species represented in the British Museum collections and again shows the link between the Patagonian and Australasian faunas.”

Wenn sich dazu noch nachweisen ließe, daß die in Brasilien und Mexiko verbreiteten Arten der Gattung *Australomyia* in ihren Merkmalen der Gattung *Symmerus* näher stehen, dann könnte die Gattungsgruppe *Symmerus-Australomyia* in der Tat eine Verwandtschaftsgruppe sein, deren Struktur dem Schema 11 entspricht. Ein Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung ist aber bisher nicht erbracht worden.

Fam. *Lygistorrhinidae*

Die einzige Gattung dieser Familie, *Lygistorrhina*, scheint heute eine ausgesprochen reliktiäre Verbreitung zu haben (Fig. 16). Wahrscheinlich



Fig. 16. Verbreitung der Gattung *Lygistorrhina* (Fam. *Lygistorrhinidae*)

ist ihre tatsächliche Verbreitung bisher auch nur ungenügend bekannt. Anhaltspunkte für die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen der australischen und den neotropischen Arten bestehen nicht. Ich erwähne die Gattung hier auch nur, weil ihr Verbreitungsbild (Fig. 16) eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der Gattung *Corethrella* (Fig. 15) besitzt. Interessant für die Deutung dieses Verbreitungsbildes ist die Tatsache, daß die innerhalb

der holarktischen Region heute nur in Japan nachgewiesene Gattung *Lygistorrhina* aus dem Baltischen Bernstein (von dort zunächst unter dem Gattungsnamen *Palaeognoriste* beschrieben) bekannt ist.

Fam. *Zelmiridae-Macroceridae*

In dieser Gruppe gibt es eine ganze Reihe von Gattungen, die in Neuseeland und Australien (oder in einem dieser beiden Gebiete) und in Südamerika, außerdem aber in der holarktischen Region vorkommen: *Geratelson*, *Heteropterna*, *Neoplatyura*, *Isoneuromyia*, *Macrocera*. Für keine dieser Gattungen liegt bisher ein Beweis vor, daß ihre systematische Struktur und ihr Verbreitungsbild sich auf das Schema 10 oder 11 zurückführen lassen. Sie sollten aber alle auf diese Möglichkeit hin untersucht werden. Für die Gattung *Macrocera* könnten einige Bemerkungen von EDWARDS und FREEMAN darauf hindeuten, daß solche Untersuchungen Erfolg haben könnten:

Über *Macrocera plaumanni* EDWARDS 1940 (Sta. Catharina) schreibt EDWARDS: "appears to be most closely related to the Australian *M. mastersi* SKUSE and the New Zealand *M. campbelli* EDW." FREEMAN (1951b, p. 12—13) schreibt in seiner Bearbeitung der chilenischen Arten: "Those species with the lateral thoracic stripe are to some extent related to New Zealand forms but it is a character which is shown by species from other parts of the world."

Auch die Gattungsgruppe *Pyratula-Rypatula* scheint eine Verwandtschaftsgruppe mit vergleichbarer Verbreitung zu sein. *Rypatula* ist in Australien, Neuseeland und Süd-Chile verbreitet. "The subgenus appears to be the antipodal representative of *Pyratula*" (EDWARDS 1929a). *Pyratula* kommt in Europa, möglicherweise auch in Ceylon vor.

Nahe miteinander verwandt sind auch *Monocentrot*a und *Pseudoplatyura*. Nach EDWARDS (1941) ist die Identität der beiden Gattungen "almost certain". Von *Monocentrot*a ist 1 Art aus Europa und 1 fragliche Art aus Indien beschrieben. FREEMAN (1951b, p. 20) erwähnt eine unbeschriebene Art aus Chile. *Pseudoplatyura* ist mit je 1 Art aus Australien und Neuseeland bekannt. Ihr steht wahrscheinlich *Antriadophila* (Australien) nahe. Falls sich die chilenische „*Monocentrot*a“-Art als Verwandte der australischen *Pseudoplatyura* erweisen sollte, könnte die Gattungsgruppe vielleicht auch die Möglichkeit bieten, ein Verbreitungsbild aufzufinden, das dem Schema 10 oder 11 entspricht.

Fam. *Sciophilidae*

Gattung *Eudicrana* (*Sciophilini*): FREEMAN (1951b) unterscheidet in dieser Gattung 2 Artengruppen, von denen die eine holarktisch verbreitet ist (3 Arten), mit je 1 Art aber auch in Indien und in Patagonien vorkommt. Die 2. Gruppe ist rein amerikanisch. Die beiden in Australien verbreiteten Arten berücksichtigt FREEMAN nicht, da sie bisher in einer eigenen Gattung, *Pareudicrana*, abgetrennt wurden. Nach LANE (1952) ist aber *Pareudicrana*

synonym zu *Eudicrana*. Nach den Beschreibungen könnte man vermuten, daß die australischen Arten („*Pareudicrana*“) mit der südamerikanischen Artengruppe am nächsten verwandt sind. Jedenfalls gehört *Eudicrana* zu denjenigen Verwandtschaftsgruppen, die am meisten Aussicht bieten, ein Strukturbild zu finden, das dem Schema 10 oder 11 entspricht.

Weitere Gattungen oder Gattungsgruppen, die in Australien und Neuseeland (oder in einem dieser beiden Gebiete), in Südamerika, außerdem aber in Holarktis vorkommen, sind: *Mycomyia* (Mycomyiini), *Allocotocera* (Sciophilini), *Phthinia* (Sciophilini), *Sciophila-Austrosiophila* (Sciophilini), *Synapha-Austrosynapha*, *Tetragoneura* (Leiini), *Leia* (Leiini). In keinem Falle liegt aber bisher ein Beweis dafür vor, daß Verwandtschaftsverhältnisse entsprechend dem Schema 10 oder 11 vorliegen, aber es erscheint nicht aussichtslos, daß genauere Untersuchung in dem einen oder anderen Falle einen solchen Beweis liefern könnte.

Die Gattung *Paraleia* ist aus Südamerika (Peru bis Süd-Chile: 8 Arten) und Australien-Tasmanien (1 Art) bekannt. Es ist daher interessant, daß EDWARDS in *Proneoglyphyoptera eocenica* MEUNIER eine nahe verwandte Form im Baltischen Bernstein zu finden glaubt:

“*P. eocenica* appears to resemble the Australian and South American *Paraleia* more than any other recent genus of Leiini, differing in the position of the ocelli” (EDWARDS 1940 b).

Fam. *Fungivoridae*

Mehrere Gattungen mit weltweiter oder holarktisch-südamerikanisch-australisch-neuseeländischer Verbreitung: *Exechia* (auch im Baltischen Bernstein), *Rhymosia* (auch im Baltischen Bernstein), *Allodia* (auch im Baltischen Bernstein), *Epicypta* und *Delopsis*, *Zygomomyia*, *Fungivora* (auch im Baltischen Bernstein), *Sceptonia*?

Die systematische Struktur aller dieser Gattungen ist ungeklärt. Es gibt aber einige Hinweise auf die Möglichkeit, daß vielleicht wenigstens die eine oder andere dem Schema 10 oder 11 entsprechen könnte: Über die chilenischen Arten von *Exechia* sagt FREEMAN (1951 b):

“As in the New Zealand species M_1 is sinuous and the anal vein absent, but M_{3+4} is not particularly faint nor is the posterior fork short — indeed in some species it is very long.”

Für die einzige aus Süd-Chile beschriebene Art von *Allodia* stellt FREEMAN (1951 b, p. 92) fest:

“This species is very similar to a New Zealand species *A. fragilis* Marshall; it is only to be distinguished from this species by the detailed structure of parts of the style of the male genitalia, the general form of which is similar.”

Am interessantesten scheint die Gattung *Fungivora* zu sein, die aber schon oben (S. 248) ausführlicher besprochen wurde, weil bei ihr mehrfache Beziehungen zwischen Chile und Neuseeland zu bestehen scheinen.

Fam. *Lycoriidae*

Die Verwandtschaftsbeziehungen der aus Neuseeland und Australien beschriebenen „*Sciara*“-Arten sind so ungenügend bekannt, daß die Familie bis jetzt für unsere Zwecke nicht herangezogen werden kann.

Fam. *Corynoscelidae*

Über diese Familie siehe S. 301.

Fam. *Stratiomyiidae*

Die näheren Verwandtschaftsbeziehungen der aus Neuseeland beschriebenen Stratiomyiidae sind so ungenügend bekannt, daß die Familie zur Klärung der Fragen, die hier zur Debatte stehen, nicht herangezogen werden kann. Es gibt aber in Neuseeland endemische Arten, die zu weit verbreiteten Verwandtschaftsgruppen gehören (z. B. Gattung *Eulalia*). Diese dürften sich zur genaueren Untersuchung besonders eignen.

Fam. *Tabanidae*

Die Tabaniden-Fauna von Neuseeland hat in neuester Zeit MACKERRAS (1957) behandelt, dessen Arbeit die Systematik dieser Familie auch die wichtigsten Fortschritte seit vielen Jahren zu verdanken hat. Er faßt das Ergebnis seiner Untersuchungen mit den folgenden Worten zusammen:

“The relationships of the New Zealand Tabanidae ly with Australia and South America; there is no evidence that any of their ancestors entered the country from the North”. “By contrast, the few northern Tabanidae that have invaded the Pacific pass clearly above New Zealand . . .” “The inference from all this is that the whole of the New Zealand tabanid fauna was derived from an extensive ‘Antarctic’ radiation, which has influenced different southern countries to different degrees.”

Von besonderem Interesse ist die Gattung *Pelecorrhynchus*, weil kaum ein Zweifel darüber bestehen kann, daß zwischen ihr und allen übrigen Tabanidae ein Schwestergruppenverhältnis besteht. MACKERRAS & FULLER haben sie daher zum Vertreter einer eigenen Familie, Pelecorrhynchidae, gemacht, die sie den eigentlichen Tabanidae gegenüberstellen. Wenn nun, wie MACKERRAS & FULLER annehmen, diese Pelecorrhynchidae eine antarktische Gruppe sind, und wenn auch mehrere Teilgruppen der Tabanidae s. str. solche antarktische Gruppen sind (wie MACKERRAS 1957 annimmt), dann muß es sich also bei den Pelecorrhynchidae um eine besonders alte antarktische Gruppe handeln, da ihre Trennung von den Tabanidae ja zu einem früheren Zeitpunkte erfolgt sein muß als die Trennung der Teilgruppen der Tabanidae voneinander.

Treffen diese Voraussetzungen zu, dann müßte man bei den Pelecorrhynchidae wohl am ehesten mehrfache Beziehungen zwischen australischen und südamerikanischen Teilgruppen entsprechend dem Schema 3 erwarten. Tatsächlich lassen sich solche aber, wie schon oben gesagt wurde, nicht nachweisen.

HARDY (1944) erkennt nur 2 von den 3 bei MACKERRAS & FULLER (1942) unterschiedenen Artengruppen der Gattung *Pelecarrhynchus* an.

Nur die "more advanced of the two Australian Groups comprising *Pelecarrhynchus* is retained in Chile, whereas the more primitive one is almost exclusively represented in the Tasmanian fauna".

Das spricht nicht für eine Herkunft der Gesamtgruppe von einem antarktischen Kontinent und eine „Ausstrahlung“, die von da her Australien einerseits, Südamerika andererseits erreicht hätte. Man könnte aber an eine Ausbreitung von Australien nach Chile, entsprechend der Verteilung ursprünglicher und abgeleiteter Merkmale, denken. Es ist nun sehr interessant, daß nach PHILIP (1941) auch *Bequaertomyia* (mit der einzigen Art *anthracina* BRENNAN 1935) aus Californien und Washington zu den Pelecarrhynchidae gehören könnte. Es wäre wichtig, die Pelecarrhynchidae, unter Berücksichtigung der Gattung *Bequaertomyia*, daraufhin zu untersuchen, ob ihre systematische Struktur etwa auf das Schema 10 oder 11 zurückgeführt werden kann. Bisher ist das noch nicht erwiesen.

Von den Tabanidae s. str., die in Neuseeland vorkommen, und die hier nach MACKERRAS sämtlich dem „antarktischen Element“ angehören, ist die Gattung *Ectenopsis* (Pangoniinae-Pangoniini) auch in Australien verbreitet. Die neuseeländische Art stellt MACKERRAS in eine eigene Unter-gattung, *Paranopsis*:

“Characters of the Australian subgenera *Ectenopsis* and *Parasilvius* are combined in a most interesting way in this subgenus, but it has a somewhat distinctive habitus of its own, and is further differentiated by its very large hind tibial spurs.”

Hier besteht also anscheinend ein Schwestergruppenverhältnis zwischen der neuseeländischen Art einerseits und den beiden australischen Subgenera von *Ectenopsis* andererseits. Nahe Verwandte der Gattung leben in Nord- und Südamerika. Es besteht aber der Verdacht, daß der Begriff der „Verwandtschaft“ hier nicht im Sinne der phylogenetischen Systematik verstanden wird. In seiner Arbeit über das System der Tabanidae unterscheidet MACKERRAS (1954) nämlich bei den Pangoniini nur zwischen „unspecialized genera“ und „specialized genera“ und stellt die Verbreitung beider Gruppen auf je 1 Karte dar. Aber das sind nicht Verwandtschaftsgruppen im Sinne der phylogenetischen Systematik. Die Übereinstimmung von *Ectenopsis* mit den anderen „unspecialized genera“ der Pangoniini in Nord- und Südamerika beruht offenbar auf Symplesiomorphie und kann nicht als Beweis einer früheren direkten Landverbindung herangezogen werden.

Die 2. in Neuseeland vertretene Gattung der Pangoniinae, *Scaptia* (Tribus Scionini), ist nach der Karte bei MACKERRAS (1954) in Australien, Neuguinea, Neuseeland, Süd- (und ? West-) Afrika und in Südamerika verbreitet. Sie erinnert also an das Verbreitungsbild der Rhagioniden-Gattung *Atherimorpha* und vielleicht auch an die südliche Verwandtschafts-(?)

Gruppe der Tanyderidae. Die 6 neuseeländischen Arten gehören nach MACKERRAS (1957) in das Subgenus *Pseudoscione*.

“*Pseudoscione* is the most widely distributed subgenus of *Scaptia*, having been found in South America, Australia (including Tasmania), New Guinea, and New Zealand. The New Guinea element is clearly derived from the Australian; but the New Zealand species show more points of resemblance to forms that occur in South America than to Australian members of the subgenus”.

Auch hier besteht der Verdacht, daß die Übereinstimmung der neuseeländischen und der südamerikanischen *Scaptia*-(*Pseudoscione*-)Arten auf Sympletiomorphie beruht. Dann würden Verwandtschaftsstruktur und Verbreitungsbild eher dem Schema 4 als dem Schema 7 entsprechen. Zur Stützung der Annahme einer früheren direkten Verbindung zwischen Südamerika und Neuseeland–Australien könnte *Pseudoscione* dann nicht herangezogen werden.

Die 3. in Neuseeland verbreitete Gattung ist *Dasybasis* (Tabaninae–Diachlorini).

“*Dasybasis* is limited to South America, southern Africa, Australia (including Tasmania and a small northern extension), and New Zealand.” “As at present recognized, the subgenus (*Protodasyomma*) is restricted to New Zealand, but there is a small group of Australian species which may possibly belong to it.”

Fam. *Rhagionidae*

Die Gattung *Atherimorpha* ist mit mehreren Arten in Australien–Tasmanien, Südamerika (Chile) und Südafrika verbreitet. Das ist schon deswegen interessant, weil die Gattung, mindestens nach dem Bau der Fühler, zu den ursprünglichsten Formen der Familie gehört. Solange aber die Verwandtschaftsbeziehungen der 3 geographisch getrennten Artengruppen (d. h. ihre Schwestergruppenverhältnisse) nicht bekannt sind, kann die Gattung kaum zur Lösung tiergeographischer Fragen herangezogen werden.

Fam. *Apioceridae*

Die Apioceridae sind deswegen interessant, weil bei ihnen vielleicht, ähnlich wie z. B. bei den Dixidae, 2 Schwestergruppen zu unterscheiden sind, deren Verbreitungsbilder im wesentlichen miteinander übereinstimmen.

Die ursprünglichsten Merkmale besitzt zweifellos die Gattung *Apiocera*. Es ist daher (weil abgeleitete Merkmale für diese Gattung bisher nicht angegeben worden sind) nicht sicher, ob *Apiocera* eine monophyletische Gruppe ist. Die Verbreitung der Gattung ist in Fig. 17 dargestellt. Leider sind die Verwandtschaftsbeziehungen, in denen die in den verschiedenen Regionen verbreiteten Arten zueinander stehen, nicht bekannt.

“The Australian Apioceridae bear a close relationship to those of South America, and to a less extent, of South Africa. The North American species are less closely related.” (PARAMONOW 1953, p. 450).

Diese Bemerkung könnte die Vermutung nahelegen, daß die Verwandtschaftsstruktur und das Verbreitungsbild der Gattung sich auf das Schema 10

zurückführen lassen. Es wäre aber auch denkbar, daß die Übereinstimmung der australischen und der südamerikanischen Arten auf Symplesiomorphie beruht. Zweifellos wäre es lohnend, die Gattung unter diesem Gesichtspunkte genau durchzuarbeiten. Übrigens ist interessant, daß CAZIER (1941) in seiner Revision nur 49 Apioceridae von der ganzen Welt kennt, während PARAMONOW (1953) allein aus Australien 64 Arten der Gattung *Apiocera*

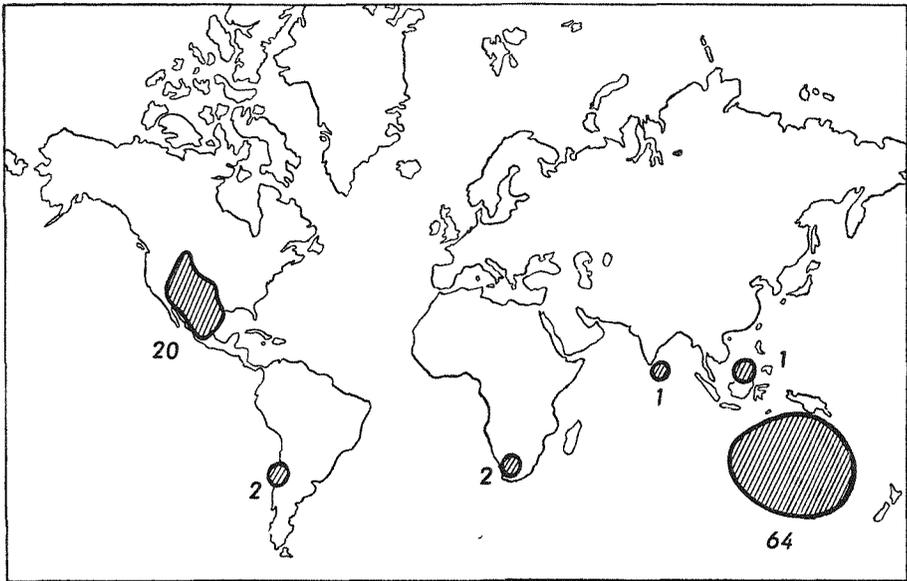


Fig. 17. Verbreitung der Gattung *Apiocera* (Fam. Apioceridae)

anführt, und daß aus Ceylon und Nordborneo nur je 1 Meldung von 1909 vorliegt.

Die 3 übrigen Gattungen scheinen zusammen eine monophyletische Gruppe zu bilden, die möglicherweise als Schwestergruppe von *Apiocera* anzusehen ist. Diese würde sich von *Apiocera* (mit 2-gliedrigen Tastern) u. a. dadurch unterscheiden, daß die Taster entweder 1-gliedrig sind (*Rhaphiomidas*) oder ganz fehlen (*Megascelus* und *Neorhaphiomidas*). Sehr interessant ist nun die Tatsache, daß hier zwischen *Rhaphiomidas* (Nordamerika) einerseits und *Megascelus* (Chile) + *Neorhaphiomidas* (Australien) andererseits ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen scheint.

Das würde (entsprechend Fig. 9) an sich noch nicht für eine frühere direkte Verbindung (etwa über die Antarktis) zwischen den beiden südlichen Gattungen *Megascelus* und *Neorhaphiomidas* sprechen. Es ist aber immerhin nicht ganz unmöglich, daß eine wirklich genaue systematische Untersuchung ein Strukturbild in den Verwandtschaftsbeziehungen der

3 genannten Gattungen aufdecken könnte, das den Fig. 10 oder 11 entspricht.

Eine gewisse Möglichkeit, daß eine genauere systematische Durcharbeitung bei den Apioceridae zur Aufdeckung zweier Verwandtschaftsgruppen führen könnte, deren heutige Verbreitung und innere systematische Struktur sich am besten durch die Annahme früherer direkter Verbindungswege zwischen Australien und Südamerika erklären lassen würde, ist also nicht von der Hand zu weisen. Was bisher über das System der Apioceridae bekannt ist, genügt aber bei weitem nicht, um zu behaupten, bei dieser Familie seien Verbreitungs- und Strukturbilder nachzuweisen, die den in Fig. 10 oder 11 dargestellten entsprechen.

Das Fehlen der Familie in Neuseeland führt PARAMONOW (1953) übrigens darauf zurück, daß sie dort durch klimatische Veränderungen zum Aussterben gebracht wurde.

Die Familien Mydidae und Asilidae sind leider systematisch viel zu schlecht durchgearbeitet, als daß es möglich wäre, Näheres über die Verwandtschaftsbeziehungen der australischen und chilenischen Arten auszusagen.

Fam. *Acroceridae* (*Cyrtidae*)

Am aussichtsreichsten für eine genauere Bearbeitung mit dem Ziele, eine Gruppe zu finden, deren Verbreitungsbild sich auf das Schema 10 oder 11 zurückführen läßt, wäre wohl die Gattung *Oncodes*, die in allen tiergeographischen Regionen (auch Neuseeland und Chile–Juan Fernandez) vorkommt.

Lohnend für eine nähere Untersuchung wären auch die Philopotinae, eine zweifellos monophyletische Teilgruppe der Acroceridae. Nach EDWARDS (1930 c, p. 189–190) sind die beiden Gattungen *Megalybus* (Chile) und *Helle* (Neuseeland) nahe verwandt:

“The only character, indeed, which justifies the retention of the two as separate genera is that in *Megalybus* the eyes are hairy, whereas in *Helle* they are bare.”

Auch die Gattung *Thyllis* (Südafrika und Madagaskar) wurde lange Zeit hindurch nicht von *Megalybus* getrennt. Aber die 3 genannten Gattungen sind durch die ursprünglichsten Merkmale der Unterfamilie ausgezeichnet. Ihre Übereinstimmung beruht auf Sympleiomorphie! Ihr Verbreitungsbild kann also nicht ohne weiteres auf Fig. 10 oder 11 zurückgeführt werden.

Die beiden anderen Gattungen (*Philopota*: Süd- und Mittelamerika, Mittelmeergebiet, Nordindien, Ostasien und *Terphis*: je 1 Art in S.O. Brasilien und Belgisch-Kongo) haben mehr abgeleitete Geädermerkmale.

Jedenfalls müßte es sehr lohnend sein, die Philopotinae nach den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik durchzuarbeiten.

Auch die Panopinae kommen in allen tiergeographischen Regionen vor. Leider sind sie viel zu schlecht durchgearbeitet, als daß die Verwandtschaftsbeziehungen der australischen und südamerikanischen Arten be-

sprochen werden könnten. Für die Annahme von Beziehungen entsprechend dem Schema 10 oder 11 gibt es bisher keine Anhaltspunkte. Die Verwandtschaftsbeziehungen der neuseeländischen Gattung *Apsona* hat auch PARAMONOW (1953) nicht geklärt.

Fam. *Bombyliidae*

Die systematische Durcharbeitung der Bombyliidae läßt außerordentlich viel zu wünschen übrig. Am aussichtsreichsten für einen Versuch, das Verbreitungsbild zu deuten, scheint die *Comptosia*-Gruppe im Sinne von EDWARDS (1934). Sie ist mit mehreren Gattungen in Australien-Tasmanien (44 Arten) und mit 2 Gattungen in Südamerika (24 Arten) verbreitet.

“The resemblances between the South American and Australian forms are undoubtedly due to relationship, although the species occurring in the two regions must be placed in different genera.” “The Australian species may be classed in several distinct though allied genera or subgenera.” “The South American species belong to two distinct groups, one occurring in the southern Andean region [d. i. *Lyophlaeba* = *Macrocondyla*], the other in the subtropical lowlands [d. i. *Ylasoia*]” (EDWARDS 1934).

Die „*Comptosia*-Gruppe“ gehört zur Unterfamilie Lomatiinae, die vor allem auf den Nordkontinenten und in der äthiopischen Region verbreitet ist. Daher ist es besonders interessant, daß nach EDWARDS in Australien die morphologische Lücke zwischen der Gattung *Lomatia* und der *Comptosia*-Gruppe überbrückt erscheint:

“The main distinction — which cannot be regarded as of fundamental importance — between *Lomatia* and the *Comptosia*-group is the more or less strongly reflected vein R_{2+3} in the latter.”

Auf Grund dieses Merkmales stellt EDWARDS (1934) mit HARDY einige australische Arten, allerdings mit Bedenken, zur Gattung *Lomatia*. PARAMONOW (1948) hielt die südamerikanische Gattung *Lyophlaeba* für die ursprünglichste Gattung der Lomatiinae:

“Was die systematische Stellung der Gattung *Lyophlaeba* unter den anderen Lomatiinen-Gattungen betrifft, so glaube ich, daß die Anwesenheit vieler Submarginalzellen, die großen Krümmungen der Längsadern an der Flügelspitze die primitive Stellung derselben beweisen, d. h. wir haben die folgende Reihe: *Lyophlaeba*, *Comptosia*, *Lomatia*, *Oncodocera*, *Anisotomia* . . .“

Ich möchte dagegen eher glauben, daß wir das ursprünglichste Geäder bei der Gattung *Lomatia* finden, die übrigens nach PARAMONOW fossil aus dem Unteren Eocän von Europa bekannt ist.

Auf jeden Fall dürften die Lomatiinae, insbesondere die *Comptosia*-Gruppe und ihre nächsten Verwandten, eine Gruppe sein, deren Untersuchung besonders lohnend wäre, wenn es gilt, Dipterengruppen zu suchen, deren Verwandtschaftsstruktur sich möglicherweise auf das Schema 10 oder 11 zurückführen läßt.

Von ähnlichem Interesse wäre die Gattung *Phthiria* (Subfam. Phthiriinae), die in der holarktischen und äthiopischen Region, in Australien

und Chile verbreitet ist. Bisher sind die Verwandtschaftsbeziehungen der Arten leider ganz undurchsichtig.

Dasselbe gilt für die Gattung *Dolichomyia* (Subfam. Systropodinae) mit 3 australischen (siehe ROBERTS 1929, p. 555—558) und 3 amerikanischen (Chile, Venezuela, Colorado) Arten (siehe PARAMONOW 1930).

Fam. Empididae

Die Empididae sind bisher leider sehr schlecht bekannt und systematisch wenig befriedigend durchgearbeitet. Die aus Süd-Chile und aus Neuseeland beschriebenen Arten sind auch heute noch wie COLLIN (1933, p. 3) schreibt, auf jeden Fall nur ein geringer Prozentsatz der wirklich dort vorkommenden. Daher ergeben die Empididae kaum Anhaltspunkte zur Lösung der Fragen, die uns in der vorliegenden Arbeit beschäftigen. Es gibt aber mehrere Gattungen (z. B. *Rhamphomyia*, *Empis*, *Hilara*, *Coryneta*), die einerseits in Australien-Neuseeland und Südamerika, außerdem aber in der Holarktis und z. T. auch in anderen Regionen weit verbreitet sind, und deren genauere systematische Bearbeitung im Hinblick auf unsere Fragen sehr lohnend sein müßte.

Dasselbe gilt für die Fam. Dolichopodidae.

Unter den Cyclorrhapha gibt es in Neuseeland fast ausschließlich Gattungen, deren nähere Verwandtschaftsbeziehungen entweder undurchsichtig sind, oder die auch in anderen Regionen vorkommen, ohne daß man bisher sagen könnte, welcher Art die Verwandtschaftsbeziehungen sind, die zwischen den neuseeländischen und den in anderen Regionen verbreiteten Arten bestehen. Von besonderem Interesse für unsere Fragen ist eine Bemerkung von SCHMITZ über die Gattung *Diploneura* (Fam. Phoridae): „*D. longicauda* SCHMITZ ist innerhalb des Subgenus *Diploneura* s. str. die nächste Verwandte von *D. caudata* (Neuseeland)“ (SCHMITZ 1939, p. 127).

Völlig durchsichtig ist diese Angabe aber nicht. Zunächst bleibt unklar, ob SCHMITZ den Begriff der „Verwandtschaft“ wirklich streng im Sinne der phylogenetischen Verwandtschaft verwendet. Außerdem gibt SCHMITZ (1929, p. 13) bei der chilenischen *D. angustipennis* an: „very closely related to the preceding species“ (d. i. *D. longicauda*), während er 1939 *angustipennis* gar nicht erwähnt. Für *longicauda* hatte er (1929) auch angegeben: „resembling and closely allied to the European *D. nitidula* Mg.“ Man kann also keinesfalls sagen, daß für *Diploneura* s. str. eine Verwandtschaftsstruktur entsprechend dem Schema 10 oder 11 nachgewiesen wäre. Immerhin stellt sie wohl eine der Gattungen dar, die unter diesem Gesichtspunkte näher untersucht werden sollten.

8. Ökologisches Argument

EDWARDS (1929 b) führt zur Begründung seiner Annahme einer breiten Landverbindung zwischen Südamerika, SO-Australien und Neuseeland „in cretaceous or early tertiary times“ an:

“Many or most of the insects common to Archiplata and New Zealand are inhabitants of the Nothofagus forest in fact we may say that the whole insect fauna of this forest shows evidence of a past continuity, and if the forest insect fauna was once continuous, the forest itself must have been also. A different set of insect genera are common to Archiplata and Tasmania, most of those which are not also found in New Zealand are associated with rapid streams, and if, as we may probably assume, the habits of the insects have not changed, this indicates that the land connection was of some considerable elevation. Among the genera common to Archiplata and Australia, but not occurring in New Zealand or Tasmania (unless perhaps in the eastern half of the latter island) are a number of forms associated especially with dry country, and tending to have a more northern range both in Chile and in Australia, this might be explained by postulating a fairly broad land connection with a drier and perhaps flatter northern zone as well as a southern forest zone”

Auch ANDER (1942) führt die enge Bindung der Glieder identischer Biozonosen in Australien und im südlichen Südamerika als Argument für die Annahme einer früheren direkten Landverbindung zwischen diesen Gebieten an:

„DU RIETZ (1940) schreibt über die Flechtenflora ‘My own lichen studies also showed that the South American and the Australasian Nothofagus forests have a characteristic epiphytic lichen flora in common’ Auch die parasitische Pilzgattung *Cyttaria*, die an Nothofagus gebunden ist, kommt beiderseits der Antarktis vor. Die Tier- und Pflanzenwelt der Nothofagus-Wälder beiderseits der Antarktis weist allem Anschein nach starke Übereinstimmungen auf“

Ganz anders ist das Urteil des Botanikers OLIVER (1925) über die gleiche Frage:

Es gibt nach OLIVER in Neuseeland keine Pflanzenassoziation, die mit irgendeiner Pflanzenassoziation Südamerikas verwandt wäre. Alle in Neuseeland dommierenden Arten, einschließlich Nothofagus, sind nach OLIVER nördlicher Herkunft. Sowohl die tertiären (soweit bekannt) wie die rezenten Floren von Neuseeland und Südamerika sind nach seiner Versicherung “fundamentally different”. “The species now common to South America and New Zealand form a disharmonic community”

Angesichts so widersprechender Angaben, wird man kaum wagen, das „ökologische Argument“ zugunsten der Annahme einer früheren direkten Landverbindung zwischen Australien–Neuseeland und Südamerika heranzuziehen.

Die vorstehende Übersicht ermöglicht meines Erachtens folgende Stellungnahme zu der Frage, ob für die Erklärung des sudamerikanisch-australisch-neuseelandischen Verbreitungstypus bei den Dipteren die Annahme einer antarktischen Landverbindung notwendig ist oder nicht:

Entgegen einer immer noch häufig vertretenen Ansicht genügt der bloße Nachweis der Existenz von AS-Gruppen nicht, um eine frühere direkte Verbindung zwischen Südamerika und Australien–Neuseeland, etwa über die Antarktis (oder auch über den Süd-Pazifik) zu begründen, auch dann nicht, wenn die betreffenden AS-Gruppen im strengsten Sinne der phylogenetischen Systematik als monophyletische Gruppen erwiesen werden können.

Auch die Tatsache, daß bei solchen AS-Gruppen die ursprünglichsten Arten einerseits im Süden Australiens (bzw. in Tasmanien), andererseits im südlichsten Südamerika gefunden werden (Fig. 4), kann als Beweis für eine frühere direkte Verbindung zwischen diesen Gebieten nicht anerkannt werden. Relativ überzeugende Begründungen für eine solche Annahme können, da Fossilienfunde gänzlich fehlen und die auf den antarktischen Inseln verbreiteten Arten sich in keinem Falle als Brückenformen erwiesen haben, nur aus dem phylogenetisch-systematischen Strukturbild der in Südamerika und Australien-Neuseeland verbreiteten Tiergruppen abgeleitet werden: Von sehr triftigen Gründen für die Annahme einer früheren antarktsischen Landverbindung könnte man sprechen,

- 1) wenn sich ganze Komplexe nahe miteinander verwandter AS-Gruppen finden lassen sollten (Argument 3, S. 240, Fig. 3),
- 2) wenn es AS-Gruppen geben sollte, die ihrerseits untergeordnete Teilmglieder umfassenderer Verwandtschaftsgruppen sind und deren A- und S-Komponente Träger aufeinanderfolgender, relativ apomorpher Transformationsstufen von Merkmalen sind, die innerhalb der Gesamtgruppe in mehr als 2 Transformationsstufen vorkommen (Argument 7, S. 259, Fig. 7—8, 10—11).

Man kann nicht behaupten, daß die Tatsachen, die von der gegenwärtigen Systematik geliefert werden, eine eindeutige Beantwortung der Frage erlauben, ob es Dipteregruppen gibt, deren systematische Struktur einem der beiden Argumente genügt. Streng genommen läßt sich bei den Dipteren bisher keine einzige Artengruppe (Gattung oder Taxon höheren Ranges) nennen, deren systematische Struktur im Sinne eines der beiden genannten Argumente als Beweis für eine frühere antarktische (oder wenigstens direkte) Verbindung zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika gewertet werden könnte.

Es wäre voreilig, zu sagen, daß es solche Gruppen tatsächlich nicht gibt. In der vorstehenden Darstellung sind möglichst sorgfältig alle die Gruppen bezeichnet worden, deren systematische Struktur sie, bei genauerer Durcharbeitung, möglicherweise zur Verwendung im Sinne eines der beiden Argumente als geeignet erweisen könnte. Die Entscheidung steht bei der Systematik der Zukunft.

Vielleicht kann man aber sagen, daß schon die bisher bekannten Tatsachen der Systematik recht deutlich gegen die Annahme sprechen, daß der antarktische Kontinent in der Phylogenie der Dipteren eine wesentliche Rolle als Entwicklungszentrum gespielt hat. Wenn das der Fall gewesen wäre, dann dürfte es nicht so schwer sein, unter den verhältnismäßig zahlreichen bekannten AS-Gruppen, einige zu finden, die mit Sicherheit untereinander nahe verwandt sind und größere Komplexe von AS-Gruppen bilden (Fig. 3).

Andererseits dürfte es, angesichts der bekannten Tatsachen, kaum erlaubt sein, die Möglichkeit zu bestreiten, daß der antarktische Kontinent, und seien es nur seine Randgebiete, in früherer Zeit als Wanderweg für bestimmte Dipteregruppen gedient hat. Fest steht doch die Tatsache, daß auf den antarktischen Inseln (Kerguelen, Crozet usw.) Dipterenarten leben, deren Verwandtschaftsbeziehungen ganz eindeutig nach Australien bzw. nach Südamerika weisen. Es ist auch, mindestens für einige von ihnen, unwahrscheinlich, daß sie erst nach der diluvialen Eiszeit eingewandert sind, wie das EDWARDS (1929 b) für die gesamte Fauna der antarktischen Inseln annehmen zu müssen glaubte. Könnte man diese Möglichkeit allenfalls für *Paractora jeanneli* SÉGUY zugeben, so ist sie doch für *Galycopteryx* und wohl auch z. B. für *Amalopteryx* unwahrscheinlich. Auf keinen Fall sind diese und andere Formen etwa durch den Menschen eingeschleppt worden. Wenn alle diese Arten auch nicht Angehörige von AS-Gruppen sind, also Brückenformen zwischen australischen und südamerikanischen Verwandten (im Sinne von Fig. 5) sind, so beweisen sie doch, daß es ihren Vorfahren möglich gewesen ist, von Australien oder von Südamerika her bis zu den Kerguelen-Inseln zu gelangen. Dann muß man aber auch die Möglichkeit einräumen, daß es anderen Dipteren möglich gewesen sein könnte, zur gleichen Zeit (oder früher) auf gleichen Wegen die ganze Entfernung zwischen Südamerika und Australien-Neuseeland zu überwinden. Diese Möglichkeit muß umso eher zugegeben werden, als feststeht, daß in der Antarktis im Alttertiär ein wärmeres Klima herrschte als heute: Nachweis von *Nothofagus* in Kerguelen; Landpflanzen in Graham-Land noch im Oligocän (OLIVER 1925). Eine ganz andere Frage ist es, ob für die Ausbreitung von Dipteren von Südamerika nach Australien-Neuseeland oder umgekehrt wirklich eine zusammenhängende Landverbindung notwendig war. OLIVER (1925) glaubt, für die Pflanzen ohne eine solche auskommen zu können. Die über Meeresströmungen und vorherrschende Windrichtungen bekannten Tatsachen reichen nach seinem Dafürhalten aus, um die Verbreitung der Pflanzen zu erklären.

II. Das geologische Alter der einerseits in Südamerika, andererseits in Australien—Neuseeland verbreiteten Dipteregruppen

Die Beantwortung der Frage, welche Gründe (vor allem in der Verbreitung der Dipteren) für oder gegen die Annahme einer früheren Landverbindung zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika sprechen, ist nicht das wichtigste, jedenfalls nicht das einzige Ziel der vorliegenden Untersuchung. Wichtiger ist mir die Frage, ob das Vorkommen einer Tiergruppe in Neuseeland Rückschlüsse auf das Alter dieser Gruppe zuläßt.

Die Frage nach dem Alter einer Tiergruppe ist in der phylogenetischen Systematik von großer Bedeutung bei der Lösung der Aufgabe, dem absoluten Range der Taxa einen objektiven Sinn zu verleihen (vgl. HENNIG,

1952). Obwohl es nicht zweifelhaft sein kann, daß die zuverlässigsten Auskünfte über das Alter einer Tiergruppe von der Paläontologie zu erwarten sind, steht doch fest, daß bei vielen Tiergruppen Fossilienfunde allein niemals ausreichen werden, um den Ablauf der phylogenetischen Entwicklung dieser Gruppe in der Erdgeschichte auch nur oberflächlich zu erkennen. Hier kann und muß die Tiergeographie einspringen. Daß sie die Möglichkeit hierzu besitzt, läßt sich nicht bestreiten. JEANNEL (1950) stellt ohne Vorbehalte fest, es gäbe 2 Quellen für die Feststellung der Geschichte der Insektenstämme: Paläontologie und Tiergeographie. Der letzteren schreibt er Möglichkeiten zu, rücklaufend bis zur Trias an der Datierung des Alters mitzuwirken. Aber auch so vorsichtige und der modernen Skepsis gegenüber allen Landbrückenkonstruktionen verschriebene Autoren wie SIMPSON und DARLINGTON halten es für möglich, für die südamerikanischen Amphibien, Reptilien und Säugetiere anzugeben, welcher Einwanderungsschicht sie angehören, und zwar auch in solchen Fällen, in denen das Alter der betreffenden Gruppe durch Fossilienfunde nicht belegt ist. Das bedeutet aber nichts anderes, als daß die Möglichkeit zugestanden wird, aus den Verbreitungsverhältnissen Rückschlüsse auf das Alter einer Tiergruppe zu ziehen.

Zur Vermeidung von Mißverständnissen wäre es allerdings richtiger, in solchen Fällen nicht vom „Alter einer Tiergruppe“, sondern vom „Mindestalter eines Schwestergruppenverhältnisses“ zu sprechen. Wenn beispielsweise festgestellt wird, daß eine bestimmte in Südamerika verbreitete Säugetiergruppe A zu der Einwanderungsschicht gehört, die in der obersten Kreide oder im Paleozän von Nord- nach Südamerika gekommen ist („ancient immigrants“ nach SIMPSON), so bedeutet das nichts anderes, als daß der Zeitpunkt des Abreißens der nordsüdamerikanischen Landverbindung im Alttertiär sich zwingend als der Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses erweist, das zwischen der in Frage stehenden Säugetiergruppe A und ihrer nicht in Südamerika verbreiteten Schwestergruppe B besteht. Derselbe Schluß ist unter bestimmten Voraussetzungen aber auch für die Parasiten der südamerikanischen Säugetiergruppe gültig (siehe VANZOLINI & GUIMARÃES 1955).

Es gilt nun, diese Überlegungen nutzbar zu machen für die Beantwortung der Frage, ob sich auch für die in Neuseeland verbreiteten Tiergruppen ähnliche Aussagen über das Mindestalter der zwischen ihnen und ihren nächsten Verwandten bestehenden Schwestergruppenverhältnisse machen lassen.

Ließe sich nachweisen, daß die Ausbreitung der AS-Gruppen nur über eine antarktische Landverbindung erfolgt sein kann, und ließe sich feststellen, wann die letzte Möglichkeit zur Wanderung über diese Landbrücke bestanden hat, dann könnte man danach mindestens für alle AS-Gruppen einen Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppen-

verhältnisses zwischen der australisch-neuseeländischen und der süd-amerikanischen Teilgebiete solcher AS-Gruppen angeben.

Leider besteht diese Möglichkeit nicht, weil die Indizien für das Bestehen einer antarktischen Landbrücke viel zu unsicher sind. Meiner Ansicht nach fällt aber dieser Mangel nicht allzusehr ins Gewicht. Es ist bereits oben (S. 242) darauf hingewiesen worden, daß es für jede AS-Gruppe bzw. für jede auf den Südkontinenten verbreitete Gruppe oder jeden solchen Gruppenkomplex eine Schwestergruppe auf den Nordkontinenten geben muß. Das bedeutet aber nichts anderes, als daß für die Entstehung eines jeden Schwestergruppenverhältnisses, das zwischen einer Nord- und einer Südgruppe besteht, eine der Land- (oder Insel-) Brücken entscheidend gewesen sein muß, die zwischen den Nord- und den Süd-Kontinenten bestehen oder bestanden haben. Praktisch kommen da nur die

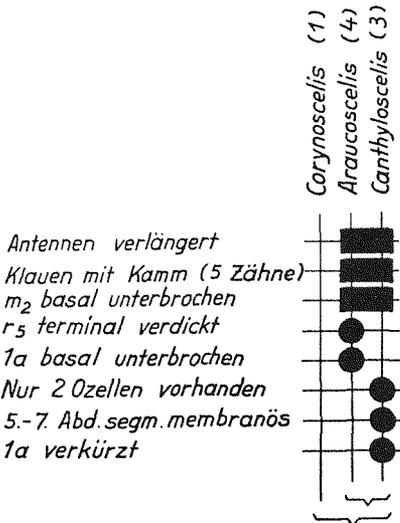


Fig. 18. Die zwischen den 3 Gattungen der Familie Corynoscelidae bestehenden phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen

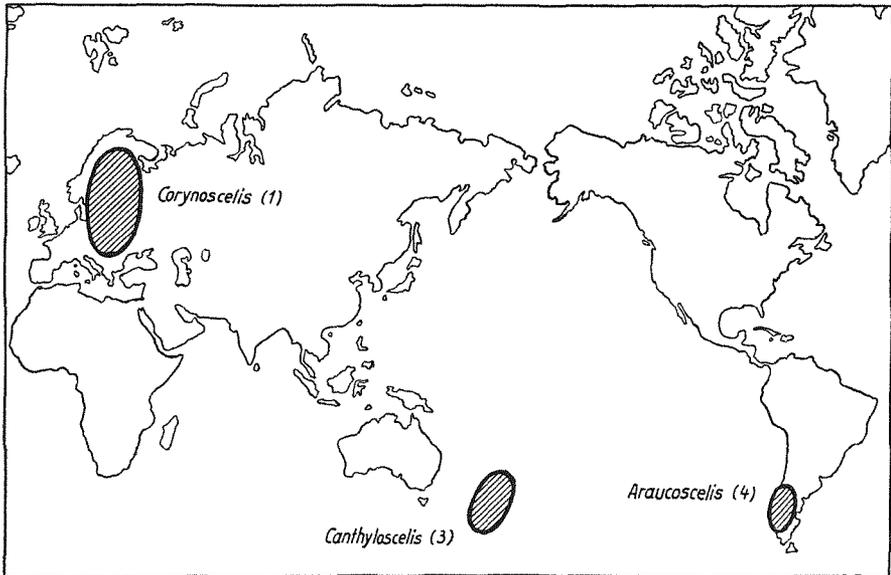


Fig. 19. Geographische Verbreitung der Familie Corynoscelidae

beiden Brücken zwischen Australien (-Neuseeland) und Asien und zwischen Nord- und Südamerika in Betracht. In jedem Falle müssen entweder die Vorfahren der Nord- oder die der Südgruppe eine der beiden Brücken als Wanderungsweg benutzt haben und die Zeitpunkte, an denen diese Brücken unterbrochen wurden, müssen als Termini post quos non für die Entstehung der Schwestergruppenverhältnisse angesehen werden, die zwischen nördlich und südlich von diesen Brücken verbreiteten Gruppen bestehen.

Um die folgenden Erörterungen möglichst anschaulich zu machen, sei am Beispiel der Familie Corynoscelidae gezeigt, wie diese Überlegungen für die Altersbestimmung einer Tiergruppe nutzbar gemacht werden können.

Zu dieser Familie, die vor kurzem von TOLLET (1959) revidiert worden ist, gehören 2 Gattungen mit zusammen 8 Arten. Dabei ist allerdings die Gattung *Synneuron* (mit 1 Art in Finnland) nicht berücksichtigt, von der TOLLET die Möglichkeit andeutet, daß sie vielleicht zu den Scatopsidae gehört. Von dieser für das Folgende belanglosen Unsicherheit abgesehen, besteht kein Zweifel, daß die Corynoscelidae eine monophyletische Gruppe sind. Gründe dafür habe ich 1954 angegeben. Auch die beiden Gattungen *Corynoscelis* (Europa) und *Canthyloscelis* (AS-Gruppe) sind monophyletische Gruppen, und dasselbe gilt für die beiden Untergattungen von *Canthyloscelis*: *Canthyloscelis* s. str. (Neuseeland) und *Araucoscelis* (Süd-Chile). Die Begründung dafür ist in Fig. 18 gegeben. TOLLET unterscheidet in Süd-Chile neben *Araucoscelis* allerdings noch eine weitere Untergattung *Chiliscelis*. Aus seiner Darstellung geht aber deutlich hervor, daß die einzige Art, die er bei der Untergattung *Araucoscelis* beläßt, nur ein durch ein auffälliges Sondermerkmal (gekämmte Antennen beim ♂) ausgezeichnetes Glied der südamerikanischen Artengruppe ist, die TOLLET *Chiliscelis* nennt. Die systematische Struktur der Familie Corynoscelidae, deren Verbreitung in Fig. 19 dargestellt ist, entspricht also genau dem Schema der Fig. 9: einer Nordgruppe (*Corynoscelis*) steht als Schwestergruppe eine AS-Gruppe (*Canthyloscelis*) gegenüber und innerhalb dieser Südgruppe besteht offenbar ein Schwestergruppenverhältnis zwischen einer neuseeländischen (*Canthyloscelis* s. str.) und einer südamerikanischen (*Araucoscelis*) Teilgruppe.

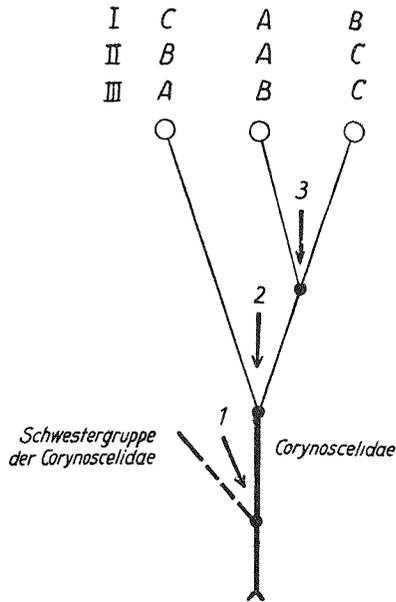


Fig. 20. Schema der Verwandtschaftsbeziehungen in einer Gruppe mit 3 monophyletischen Teilgruppen A, B, und C. 1, 2, 3: Die in der Geschichte dieser Gruppe wichtigsten Ereignisse. I, II, III: Die 3 Möglichkeiten näherer Verwandtschaft zwischen je 2 Teilgruppen

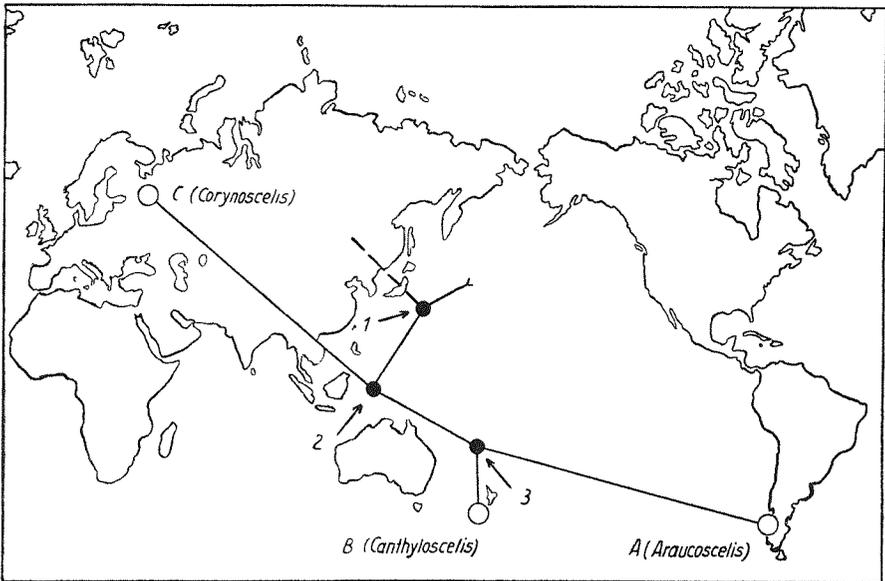


Fig. 21. Deutung des Verbreitungsgebietes der Familie Corynoscelidae (vgl. Fig. 19) unter Annahme der in Fig. 20 als I bezeichneten Struktur der Verwandtschaftsverhältnisse und unter Annahme früherer direkter Verbindungswege zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika. Angenommen ist außerdem die Benutzung der asiatisch-australischen Nord-Süd-Verbindung

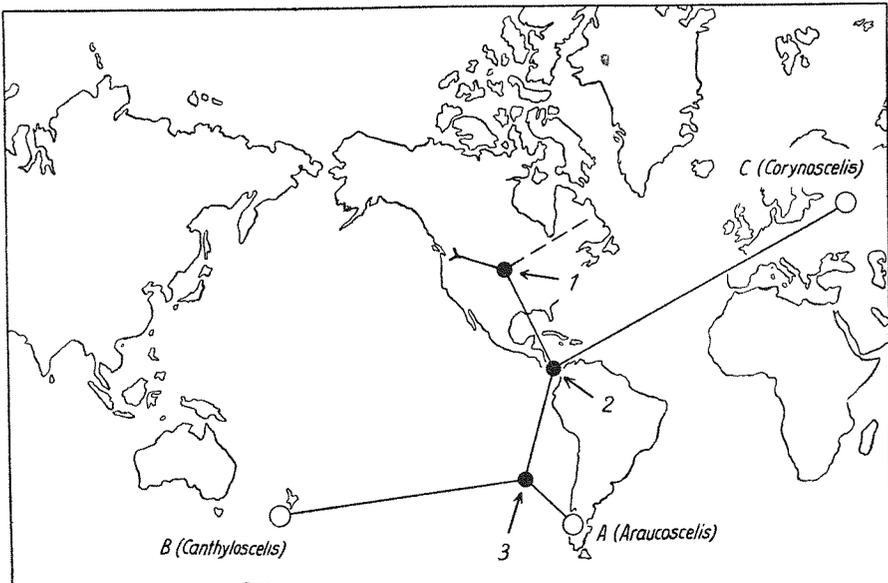


Fig. 22. Deutung des Verbreitungsbildes der Familie Corynoscelidae (vgl. Fig. 19) unter denselben Voraussetzungen wie in Fig. 21, aber unter Annahme der Benutzung einer amerikanischen Nord-Süd-Verbindung

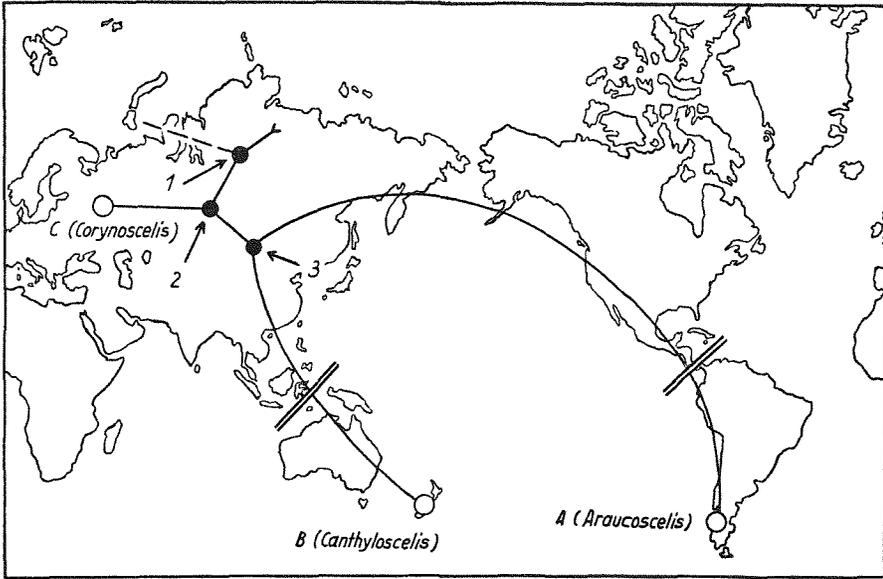


Fig. 23. Deutung des Verbreitungsbildes der Familie Corynoscelidae (vgl. Fig. 19) unter Annahme der Gültigkeit der in Fig. 20 unter I dargestellten Verwandtschaftsverhältnisse, aber unter Ablehnung der früheren Existenz direkter Verbindungswege zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika

In Fig. 20 ist dargestellt, daß in der Geschichte einer solchen 3-gliedrigen Verwandtschaftsgruppe 3 Ereignisse wichtig sind, die in der Abbildung mit Pfeilen und mit den Ziffern 1, 2, 3 bezeichnet sind. Fig. 20 gibt auch die Verwandtschaftsstruktur der Corynoscelidae wieder, wenn man in dieser Abbildung unter „I“ C = *Cynoscelis*, B = *Canthyloscelis* s. str. und A = *Araucoscelis* (incl. *Chiliscelis*) setzt. Ereignis 1 würde dann also die Trennung der Corynoscelidae von ihrer Schwestergruppe (vielleicht den Scatopsidae), Ereignis 2 die Trennung der Gattungen *Corynoscelis* und *Canthyloscelis* und Ereignis 3 die Trennung der Untergattungen *Canthyloscelis* s. str. und *Araucoscelis* bezeichnen.

In Fig. 21—23 sind die Möglichkeiten dargestellt, die sich für die Deutung der Verbreitungsgeschichte der Corynoscelidae ergeben, wenn man das Schema der systematischen Struktur dieser Familie mit dem Bilde ihrer heutigen Verbreitung in Einklang zu bringen versucht.

Dabei ist für die Darstellungen 21 und 22 angenommen worden, daß die Südgattung *Canthyloscelis* s. l. bei ihrer Ausbreitung direkte Verbindungswege zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika (sei es über die Antarktis, sei es über den Südpazifik) benutzen konnte, während in Fig. 23 angenommen ist, daß ihr nur nördliche Verbindungswege offen standen. Die Unterschiede zwischen den Darstellungen liegen, was die Bedeutung

der Nord-Süd-Verbindungen anbelangt, nur darin, daß bei der Annahme direkter Verbindungen zwischen Australien-Neuseeland und Südamerika (Fig. 21 und 22) der Zeitpunkt des Ereignisses 2 (nach Fig. 20) durch die Geschichte der Nord-Süd-Verbindungen bestimmt wird, bei der Annahme ausschließlich nördlicher Verbindungen zwischen den Südkontinenten dagegen der Zeitpunkt des Ereignisses 3: Im zuerst genannten Falle muß das Ereignis 2, und das heißt bei den Corynoscelidae die Trennung der Gattungen *Corynoscelis* und *Canthyloscelis*, spätestens zu dem Zeitpunkte stattgefunden haben, an dem Vertreter der Familie Corynoscelidae (soweit von ihnen rezente Arten abzuleiten sind) eine der Nordsüdverbindungen in irgendeiner Richtung überschritten haben. Im zuletzt genannten Falle dagegen ist es das Ereignis 3 (also Trennung der Untergattungen *Canthyloscelis* s. str. und *Araucoscelis*), das spätestens zu diesem Zeitpunkt stattgefunden haben kann.

Nicht in allen Fällen sind die Verwandtschaftsverhältnisse so gut bekannt wie bei den Corynoscelidae. Es gibt 3-gliedrige Verwandtschaftsgruppen mit einer nördlichen, einer südamerikanischen und einer australischen oder neuseeländischen Teilgruppe, bei denen doch nicht sicher feststeht, welche von diesen Teilgruppen näher miteinander verwandt sind. Als Beispiel könnten etwa die Helcomyzidae (Fig. 6) genannt werden. Unter der (zwingend begründbaren) Voraussetzung einer dichotomischen Struktur der phylogenetischen Beziehungen gibt es innerhalb einer solchen 3-gliedrigen monophyletischen Gruppe ganz allgemein 3 und nur 3 Möglichkeiten der inneren Gliederung. Sie sind in Fig. 18 unter I, II und III dargestellt. Auf den Fall I konnten die Corynoscelidae zurückgeführt werden; er ist im Vorstehenden ausführlich analysiert. II und III bezeichnen die beiden anderen Möglichkeiten, wenn hier, wie bei den Corynoscelidae (I) mit C die nördliche, mit B die australisch-neuseeländische und mit A die südamerikanische Teilgruppe bezeichnet wird. In Fig. 24 und 25 ist für II und III je eine Deutung des Verbreitungsbildes gegeben. An sich wären auch hier, wie bei I (Corynoscelidae, Fig. 21—23) je 3 Hauptvarianten zu unterscheiden, je nachdem, ob man direkte Verbindungswege zwischen den Südkontinenten zuläßt oder nicht und je nachdem in welcher Richtung man sie gegebenenfalls benutzt sein läßt. Aber es ist nicht nötig, das hier genauer darzulegen. Aus den Abbildungen (und ihren Ergänzungen analog zu den für I gegebenen Abbildungen) geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß genau wie bei den Corynoscelidae auch bei II und III entweder Ereignis 2 oder Ereignis 3 durch die Geschichte der Nord-Süd-Verbindungen bestimmt ist. Die Unterschiede liegen nur darin, daß je nach der Deutung verschiedene Teilgruppen von den Ereignissen betroffen sind. Entscheidend ist die Feststellung, daß die Benutzung der Nord-Süd-Verbindungen in jedem Falle als *Terminus post quem non* für die Datierung des Alters einer Gruppe, die Vertreter auf den Nord- und auf den Südkontinenten hat, angesehen werden kann: bei Gruppen vom Typus I (Corynoscelidae) als *Terminus post quem non* für die Entstehung der AS-Gruppe (und zwar gleichgültig, ob direkte Verbin-

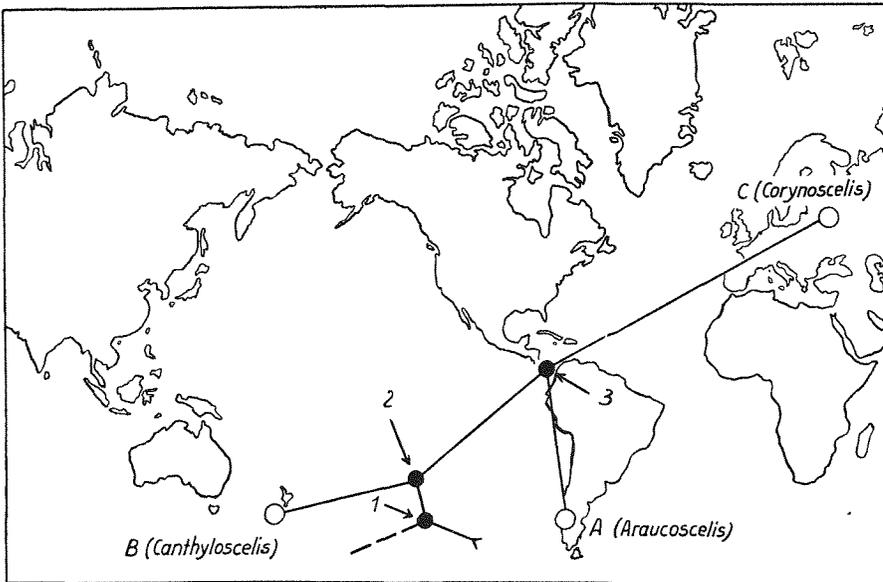


Fig. 24. Deutung eines Verbreitungsbildes vom Typus desjenigen der Fam. Corynoscelidae (Fig. 19) unter der Annahme, daß die Verwandtschaftsbeziehungen der 3 Gattungen A, B und C der in Fig. 20 unter II dargestellten Möglichkeit entsprechen

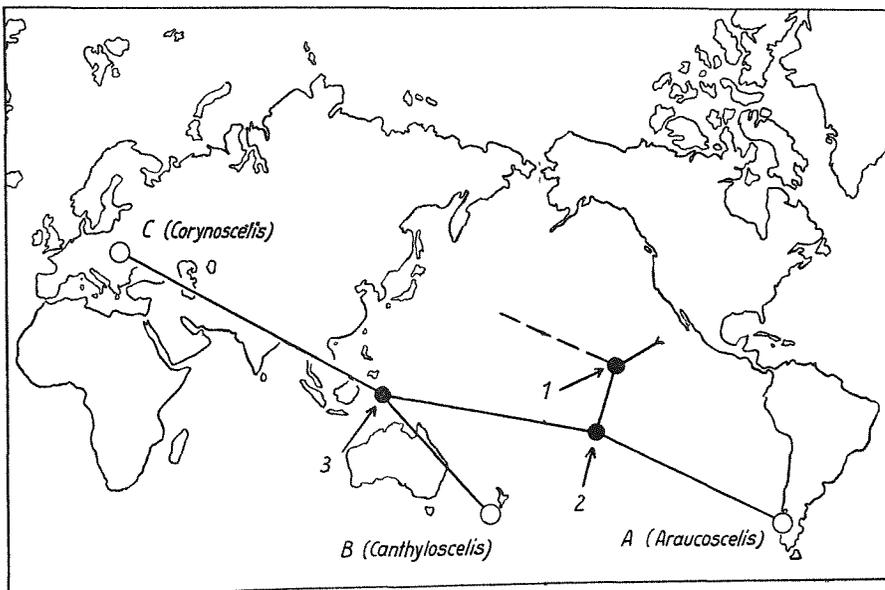


Fig. 25. Deutung eines Verbreitungsbildes vom Typus desjenigen der Fam. Corynoscelidae (Fig. 19) unter der Annahme, daß die Verwandtschaftsbeziehungen der 3 Gattungen A, B, und C der in Fig. 20 unter III dargestellten Möglichkeit entsprechen

dungen zwischen den Südkontinenten zugelassen werden oder nicht), bei Gruppen, deren Zugehörigkeit zu einem der Typen I, II oder III nicht feststeht (Helcomyzidae) wenigstens für das Entstehungsalter der Gesamtgruppe (genauer sogar für deren Gliederungsalter, das immer etwas jünger ist als ihr Entstehungsalter; siehe HENNIG 1954).

Voraussetzung ist allerdings, daß der Zeitpunkt, zu dem die Nord-süd-Verbindungen durch die betreffende Gruppe spätestens benutzt worden sind, mit einiger Wahrscheinlichkeit bestimmt werden kann. Es ist daher notwendig, die Geschichte dieser Verbindungen etwas genauer zu betrachten.

Am besten bekannt ist die Geschichte der Verbindung zwischen Nord- und Südamerika:

„Auf Grund der Funde in Peru und Venezuela steht die Tatsache fest, daß die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika zur Zeit der unteren und oberen Kreide unterbrochen war . . . Das gleiche war wohl auch der Fall im älteren Mesozoikum, wie aus der Natur der andinen Faunen hervorgeht“ (KOSSMAT, 1936).

Auch während des älteren Tertiärs waren die beiden Kontinente zeitweilig durch eine den Atlantischen mit dem Pazifischen Ozean verbindende Meeresstraße voneinander getrennt: “The Tertiary isolation of South America is a fact” (DARLINGTON, 1957). Nach DUNN (1934) bestand diese Trennung vom Eocän bis zum Miocän. Landfest verbunden waren Nord- und Südamerika nach diesem Autor “in the interval between Mesozoic and Tertiary” und im Paleocän.

Nach der darauf folgenden Trennung wurde die Landverbindung gegen Ende des Miocäns wiederhergestellt. Auch SIMPSON (1953) und DARLINGTON (1948) äußern sich ähnlich:

“Between North and South America the sequence is rather simple. After the Paleocene, at least, there was no real interchange until well along in the Miocene” (SIMPSON 1953). “Before or at the beginning of the Tertiary, immigrants representing some, but not all, contemporaneous old world stocks of cold-blooded vertebrates somehow reached South America and persisted and radiated there. And toward the end of the Tertiary additional immigrants, again presenting some but not all contemporaneous old world stocks of amphibians and reptiles . . . reached South America across the existing land bridge” (DARLINGTON 1948).

Die beiden Faunenschichten, denen die genannten Autoren die Landwirbeltiere (außer den Vögeln) Südamerikas entsprechend den beiden Landverbindungen (“arrived early” und “arrived late”: DARLINGTON 1948) zuzuweisen, entsprechen den beiden Schichten, die ARLDT (1938) als „Edentatenschicht“ (oberste Kreide; nach den genannten Autoren auch Paleocän) und „Felidenschicht“ (Pliocän und später, z. T. wohl schon im Miocän) bezeichnet. Nun ergibt sich die Frage, ob es möglich ist, auch die südamerikanischen Dipteren-Gruppen, insbesondere diejenigen, die auch in Australien–Neuseeland vorkommen (AS-Gruppen), einer der beiden Schichten zuzuweisen, und welche Kriterien uns dabei zur Verfügung stehen.

Das entscheidende Kriterium dürfte die Struktur der Verwandtschaftsbeziehungen liefern: Bei allen denjenigen südamerikanischen Dipteren-Arten oder -Artengruppen, die relativ untergeordnete Teilgruppen umfassender Taxa darstellen, die auf den Nordkontinenten verbreitet sind, derart, daß beim Übergang von den nördlichen zu den südamerikanischen Arten keine Lücke in der systematischen Struktur der Gesamtgruppe nachweisbar ist, wird man annehmen müssen, daß sie der jüngeren (spättertiären bis rezenten) Faunenschicht (Felidenschicht) angehören. Bei allen südamerikanischen Arten und Artengruppen dagegen, die geographisch und nach ihren Verwandtschaftsbeziehungen nicht eng und lückenlos an nordamerikanische Gruppen anschließen, als deren untergeordnete Teilgruppen sie (und gegebenenfalls ihre australisch-neuseeländischen Verwandten) erscheinen, ist der Verdacht begründet, daß sie der älteren Faunenschicht angehören, d. h. daß ihre Vorfahren, wenn sie überhaupt aus Nordamerika gekommen sind, über die ältere Landverbindung (zwischen der obersten Kreide und dem Ende des Paleocäns) nach Südamerika eingewandert sind.

Wahrscheinlich gilt das für alle bisher bekannten AS-Gruppen unter den Dipteren. Jedenfalls ist mir keine solche Gruppe bekannt, deren Verbreitungsbild und Verwandtschaftsbeziehungen zu nordamerikanischen Gruppen nach den genannten Kriterien die Annahme einer jungtertiären Herkunft aus Nordamerika nahelegen würden. Die Entscheidung wird dadurch erleichtert, daß die meisten AS-Gruppen in Südamerika auf dessen südlichen, nicht-tropischen Teil beschränkt und infolgedessen durch eine große Verbreitungslücke von eventuellen (mehr oder weniger weitläufigen) Verwandten in Nordamerika getrennt sind. JEANNEL (1942) erklärt diese südliche Verbreitung in Übereinstimmung mit v. IHERING paläogeographisch. Südamerika soll nach dieser Theorie aus 3 Komponenten, Archiplata, Archiguiana und Archibrasil bestehen, von denen die beiden zuletzt genannten Teile des westlichen Gondwanalandes („Inabresien“ nach JEANNEL) wären, während Archiplata bis zum Ende des Tertiärs, vielleicht bis ins Quartär hinein, über die Falkland-Inseln, Südgeorgien und Grahamland mit der Antarktis verbunden gewesen sein soll. Von Archiguiana und Archibrasil soll Archiplata nach JEANNEL durch einen Meeresarm im Gebiete des heutigen Paraná bis Ende des Eocäns getrennt gewesen sein. Dagegen sei Archiplata während der Kreide und im Paleocän („Nummulitique“) durch einen Landstreifen über die Galapagos-Inseln mit Archigalenis (Schuchertland), also den Nordkontinenten, verbunden gewesen. SIMPSON (1943) wendet sich gegen diese Theorie:

“I do not see any good evidence that northern and southern South America were separated by a marine barrier during part of the Tertiary and still less that the northern part was associated with Central America and the West Indies more closely than with the southern part, theses advanced by IHERING and somewhat uncritically accepted by a few other students.”

Ungeklärt ist die Frage, wie es kommt, daß die südamerikanischen Landwirbeltiere, die zu der älteren Faunenschicht (Edentatenschicht im Sinne von ARLDT) gehören, im Gegensatz zu den südamerikanischen Komponenten der AS-Gruppen unter den Dipteren vorwiegend tropisch oder subtropisch sind.

“It is unexpected and noteworthy that the oldest South American mammals do not reach the southern tip of the continent. Marsupials are unknown below about 47° S.(300 or 400 miles from the straits), and edentates (armadillos) apparently do not extend even that far south” (DARLINGTON, 1957).

Man wird nicht bestreiten können, daß die Beschränkung der südamerikanischen Komponenten der AS-Gruppen unter den Dipteren auf die kälteren Gebiete („Archiplata“) ein beachtliches Argument für ihre antarktische Herkunft bildet. Auf jeden Fall spricht sie aber gegen ihre Zugehörigkeit zu der jungtertiären Felidenschicht nördlicher Herkunft. Es widerspricht aller Wahrscheinlichkeit, daß monophyletische Gruppen, die heute auf Australien (bzw. Neuseeland) und das südliche Südamerika beschränkt sind, diese weitgetrennten Gebiete erst im Jungtertiär durch Wanderungen ihrer Vorfahren über die Nordkontinente erreicht haben sollten, ohne daß sie hier Spuren hinterlassen haben.

Da nun aber unwiderleglich feststeht, daß alle auf den Südkontinenten verbreiteten monophyletischen Gruppen eine Schwestergruppe auf den Nordkontinenten haben müssen (siehe S. 242) und folglich in der Geschichte dieser Gruppen Wanderungen zwischen den Nord- und den Südkontinenten stattgefunden haben müssen, so bedeuten die Erkenntnisse, die wir über die Faunengeschichte Südamerikas gesammelt haben, daß die AS-Gruppen unter den Dipteren, falls ihre historische Verbindung zu den Nordkontinenten in Amerika liegen sollte, wohl sicher nur vor der Zeit, die die Felidenschicht nach Südamerika gebracht hat, liegen kann. Sie müßten also in Südamerika mindestens der Edentatenschicht angehören, auch wenn man annimmt, daß sie von Südamerika aus über die Antarktis Teilgruppen nach Australien oder nach Neuseeland entsandt haben. Für die Bestimmung ihres Alters, d. h. des Terminus post quem non ihrer Entstehung (genauer: der Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses, das zwischen ihnen und ihren jeweiligen nordkontinentalen Schwestergruppen besteht) wäre demnach der Zusammenbruch der älteren nord-südamerikanischen Landbrücke, also wohl die Grenze zwischen Paleocän und Eocän maßgebend.

Die Sicherheit dieser Feststellung wird aber dadurch eingeschränkt, daß es bei den Landwirbeltieren, abgesehen von den Gruppen, die über eine der beiden (alt- bzw. jungtertiären) Landbrücken nach Südamerika gekommen sind, die also entweder der Edentaten- oder der Felidenschicht angehören, auch noch Formen gibt, von denen angenommen wird, daß sie über See gekommen sind. SIMPSON (1953) nimmt das z. B. von den Primaten (Platyrrhinen) und den neotropischen Hystricomorphen an. Sie

erreichten nach seiner Ansicht Südamerika zwischen "late Eocene to late Oligocene" wahrscheinlich durch "island hopping across a central American sweepstakes route". Auch ARLDT (1938) unterscheidet neben der alttertiären bzw. der obersten Kreide angehörenden Edentaten- und der jungtertiären Felidenschicht noch eine *Vespertilio*-Schicht, die im Miocän über See aus Nord- nach Südamerika gekommen sein soll. Da wir für die flugfähigen Dipteren zugeben müssen, daß auch sie für ihre Ausbreitung nicht unbedingt auf geschlossene Landbrücken angewiesen sind und angewiesen waren, so scheint die Tatsache, daß selbst bei nicht flugfähigen Landwirbeltieren keine scharfe Scheidung zwischen den Faunenschichten möglich ist, weil die an Landbrücken gebundenen Verbreitungswellen durch die "island hoppers" verwischt werden, den Erfolg des Versuches einer reinlichen Scheidung von Faunenschichten bei den Dipteren von vornherein in Frage zu stellen. Ich halte, wenigstens für die AS-Gruppen, eine solche radikale Skepsis nicht für begründet. Die Primaten und Hystricomorphen, deren Einwanderung (als "island hoppers") nach Südamerika SIMPSON zwischen den beiden Hauptfaunenschichten etwa im Oligocän ansetzt, gleichen in ihrem Verbreitungsbilde und ihren Beziehungen zu nordkontinentalen bzw. altweltlichen Verwandten insofern den Gruppen der „Edentatenschicht“, als sie keine direkten Beziehungen zu rezenten nordamerikanischen Formen haben und daher von ihren nicht-südamerikanischen Verwandten geographisch und verwandtschaftlich weit getrennt sind. (Der nordamerikanische Baumstachler, *Erethizon*, ist nach SIMPSON "a relatively late immigrant from South America"). Sie unterscheiden sich also von den jungtertiären Einwanderern der *Vespertilio*- (Miocän) und Felidenschicht (Pliocän und später) durch dasselbe Kriterium wie die Edentatenschicht. Um dieser Tatsache Rechnung zu tragen, wird man als Mindestalter südamerikanischer Dipteregruppen, auf die das Kriterium des lückenlosen geographischen und verwandtschaftlichen Zusammenhanges mit nordamerikanischen Formen nicht zutrifft, vorsichtshalber also nicht die Grenze zwischen Paleocän und Eocän, sondern die zwischen Alt- und Jungtertiär (zwischen Oligocän und Miocän) annehmen. Für das Alter der AS-Gruppen würde das bedeuten, daß unter der Voraussetzung ihrer Herkunft (oder wenigstens der ihrer südamerikanischen Komponente) aus Nordamerika auch ihr Mindestalter auf diesen Zeitpunkt festzusetzen wäre.

Das alles gilt, wie gesagt, nur, wenn man annimmt, daß die Verbindung von AS-Gruppen nach dem Norden in der westlichen Hemisphäre angenommen wird, sei es nun, daß die A-Komponente von Südamerika über die Antarktis in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gekommen ist, oder sei es auch, daß beide Komponenten von Norden her nach den Südkontinenten gekommen sind.

Anders wäre es nur, wenn man annehmen wollte, die Verbindung der AS-Gruppen zu ihren Schwestergruppen auf den Nordkontinenten habe nur im Osten, zwischen Australien und Asien, bestanden und die S-Kom-

ponente sei über die Antarktis in ihr heutiges südamerikanisches Verbreitungsgebiet gekommen. In diesem Falle wäre die Geschichte der Verbindung zwischen Australien und Asien entscheidend für die Festsetzung des Entstehungsalters der AS-Gruppen. Leider ist die Geschichte dieser Verbindung viel undurchsichtiger als die der Verbindung zwischen Nord- und Südamerika.

DARLINGTON (1957), einer der modernen Tiergeographen, die mindestens für das Tertiär kaum eine Landverbindung zwischen heute getrennten Kontinenten anerkennen, stellt für Australien fest:

“its present lack of native placental animals, except bats and rather recent rodents, shows that the continent was separated from all other continents by water throughout the Tertiary.”

Auch die australischen Süßwasserfische sprechen nach DARLINGTON (1957) nicht für eine tertiäre Verbindung mit anderen Kontinenten: “Except (perhaps) for the lungfish and osteoglossid, they have come directly from or through the sea.” Nach DE BEAUFORT (1951) sind Lungenfische („*Ceratodus*“) aus dem Jura und der Kreide Australiens beschrieben worden. Dies und die Verbreitung der Osteoglossiden-Gattung *Scleropages* lassen ihn an eine spätmesozoische Landverbindung zwischen Asien und Australien glauben:

“One thing we can count on as established: the existence in late Mesozoic times of a connection between Asia and Australia, based on the distribution of the osteoglossids . . .”

Auch nach NIETHAMMER (1952) hat eine solche Verbindung bestanden: „Nach dem Urteil der Geologen hat Australien bis spätestens ins frühe Eocän in Landverbindung mit Indo-Malaya gestanden.“ Diese Äußerung steht in Einklang mit der Darstellung des Geologen und Paläogeographen KOSSMAT: „. . . im Mitteleozän (das im Javabogen rein marin ist) war die Isolierung der australischen Notogaea und ihres Inselkranzes erfolgt, so daß dorthin nur die Beuteltiere des Untereozäns gelangten und sich dort ungestört entwickelt haben.“

Eine kurze Zusammenfassung der Geschichte des „indoaustralischen Gebietes“ hat vor kurzem ROSS (1956) gegeben. Trotz aller Meinungsverschiedenheiten im Einzelnen besteht nach ROSS Übereinstimmung in folgenden Punkten (Fig. 26).

Der malayische Archipel war gegen Ende des Mesozoikums und zu Anfang des Eozäns ein ausgedehntes Landgebiet, das durch abwechselnde Hebung und Senkung des Banda-Beckens auch intermittierend mit Neuguinea verbunden war.

Neuguinea war zu dieser Zeit über das Gebiet des heutigen „Korallenmeeres“ mit Australien verbunden.

Von Neuguinea ausgehend verband der "inner Melanesian arc" das erwähnte Landgebiet mit Neuseeland. Der Bogen bestand nach Ross aus einer Reihe von Inseln oder einem Gebirgsrücken und schloß Neucaledonien ein. Die Existenz des Bogens war von kurzer Dauer. Sie wird "variously estimated as Cretaceous or early Coenozoic."

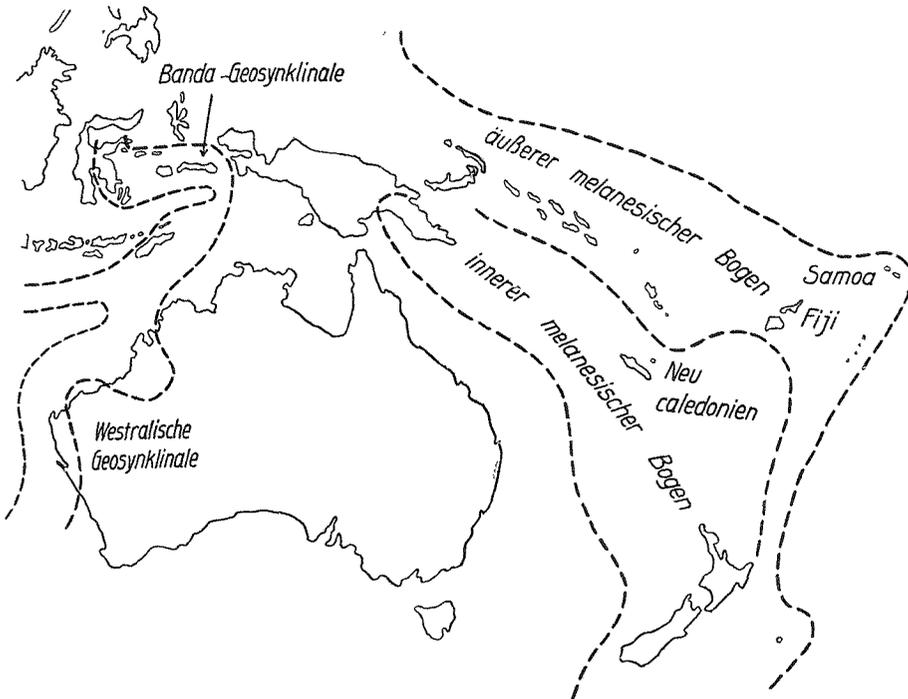


Fig. 26. Geomorphologische Struktur der Inselgebiete um Australien. Nach Ross, 1956

Später entstand der "outer Melanesian arc". Er verband den Nordost-Teil von Neuguinea über die Salomon-Inseln und Neuen Hebriden mit den Fiji-Inseln. Die miozäne Faltung, die ihn schuf, stellte nach Ross auch Landverbindungen zwischen Nord-Australien und Neuguinea und zwischen Neuguinea und dem malayischen Archipel her.

Entsprechend dieser Geschichte der in Frage stehenden Region deutet Ross die Verbreitung der "Mountain Caddisflies" (Trichoptera):

1. In der Kreide kamen ursprüngliche Formen aus Südost-Asien über den Malayischen Archipel, Neuguinea nach Australien und Neuseeland. Der anschließende Zusammenbruch des inneren melanesischen Bogens isolierte die neukaledonisch-neuseeländischen Populationen.
2. Im Miozän breiteten sich andere Gattungen von Südostasien her über Inselketten nach Neuguinea, Australien und über den äußeren melanesischen Bogen aus. Einige von ihnen erreichten die Fiji-Inseln.

Das von Ross entworfene Bild wäre zu ergänzen durch die Bemerkung, daß auch im Pleistocän die Bindung großer Wassermassen in den Eiskappen und die dadurch bedingte Senkung des Meeresspiegels teilweise Landverbindungen im Inselgebiete zwischen Asien und Australien schuf und dadurch die Ausbreitung von Landtieren erleichterte.

Danach hätten wir für die Einwanderung von Landtieren aus Asien (d. h. letzten Endes von den Nordkontinenten) nach Australien 3 Perioden der Erleichterung anzunehmen:

1. Die Zeit während der Existenz des inneren melanesischen Bogens etwa in der oberen Kreide und im Alttertiär (bis etwa Mittel-Eozän).
2. Die Zeit während der Existenz des äußeren melanesischen Bogens im Miocän und vielleicht später.
3. Die Zeit während der pleistocänen Senkung des Meeresspiegels.

Es wäre nun zu prüfen, wie die seit WALLACE geübte Unterscheidung verschiedener Faunen-Elemente in Australien mit diesen Annahmen in Einklang zu bringen ist. Dabei gehe ich, entsprechend den Zielen der vorliegenden Arbeit, aus von der Darstellung, die MACKERRAS (1950) von der Dipterenfauna Australiens gibt. MACKERRAS seinerseits stützt sich auf eine ältere Arbeit HARRISONs (1928).

Als jüngstes Faunenelement unterscheidet MACKERRAS das

1. Indo-malayische Element.

“A great assemblage of relatively recent, successful insects, which entered Australia from the North during the Pleistocene dominate the Torresian province, and overflow quite widely beyond its limits.”

“The element is so well recognized, and its path of entry into Australia so generally accepted, that one need say no more about it.”

Es dürfte möglich sein, die Einwanderung dieses Faunen-Elementes mit der oben (unter 3) erwähnten Erleichterung durch die pleistocäne Senkung des Meeresspiegels in Verbindung zu bringen.

2. Lemurisches Element.

“They spread like the later Indo-Malayan element, but may be recognized by their restricted extra-limital distributions.”

Die Einwanderung dieses Faunenelementes datiert MACKERRAS mit HARRISON auf das Pliocän. Es ist natürlich verlockend, die Einwanderung dieses Faunenelementes mit der Existenz des äußeren melanesischen Bogens der Darstellung von Ross in Verbindung zu bringen. Dann müßte man aber wohl mindestens den Beginn der Einwanderung früher ansetzen: auf das Miocän.

3. Bassisches Element.

In früheren Arbeiten hatte MACKERRAS dieses Faunenelement als „antarktisches Element“ bezeichnet. “Bassian element” ist aber nach MACKERRAS ein “older, non-committal name”. Als Faunenelement ist

es deutlich unterscheidbar "however arguable may be the path by which it entered the country." Charakteristisch für dieses Element ist nach MACKERRAS:

- a) "its members are relatively primitive: many lower Nematocera, many lower Brachycera, few Cyclorrhapha."
- b) Vorkommen in Australien und im südlichen Südamerika (Patagonien, Chile), zum Teil auch in Neuseeland.
"Some extend along the Andean chains and are widely distributed in Holarctica."
Sie fehlen aber in der orientalischen Region und kommen selten in der äthiopischen Region vor.
"The essential characteristic of the group is the Australian-South American relationship".
- c) In Australien sind die betreffenden Arten vor allem im Süden (Tasmanien bis südl. N.S.Wales) verbreitet "with a tongue extending up the Dividing Range . . ." Sie bewohnen die "Bassian province".
- d) Im Süden und im Gebirge fliegen die Imagines im Sommer, "on the coast further north they are restricted to the spring".

Von Bedeutung ist es, daß Gruppen, die in der vorliegenden Arbeit als AS-Gruppen bezeichnet sind, in MACKERRAS' Schema diesem Faunenelemente zuzuordnen wären.

Nach HARRISON wäre dieses Element von Süden (der Antarktis) her in Australien eingewandert in "a rather prolonged southern invasion ending about the Miocene". Denkt man dagegen an eine Herkunft aus dem Norden, von Asien her, dann ist es verlockend, die Einwanderung dieses Elementes mit der Existenz des „äußeren melanesischen Bogens“ in Verbindung zu bringen. Die Zeit der Einwanderung wäre dann allerdings wohl etwas früher, bis etwa zum Mitteleocän, anzusetzen.

4. Autochthones Element.

MACKERRAS verwendet diese Bezeichnung für Relikte einer alten Fauna, die heute nur in wenigen Teilen der Welt gefunden werden "and of quite undeterminable origin so far as Australian representatives. If WEGENER be right, these groups may have been distributed before the continents separated widely."

Über das Alter dieses Faunenelementes äußert sich MACKERRAS nicht genauer. Seine Einwanderung liegt offenbar vor der Zeit, mit der sich die oben referierte Darstellung von Ross beschäftigt. Wenigstens einige dieser Formen werden vielleicht mit den Lungenfischen, die schon im Jura in Australien nachgewiesen sind, eingewandert sein.

Sieht man von Einzelheiten ab, so läßt sich die auf genauer Kenntnis der Dipterenfauna Australiens beruhende Unterscheidung verschiedener Faunenelemente durch MACKERRAS recht gut in Einklang bringen mit den Faunenelementen, die von anderen Autoren unterschieden worden sind.

Die beiden jüngsten Faunenelemente (Indo-malayisches Element und Lemurisches Element) entsprechen zusammen offenbar genau dem „malay-

ischen Faunenelement“ von JEANNEL (1942, p. 220) und der Muridenschicht von ARLDT (1938).

Beide Autoren nehmen die Einwanderung nach Australien im Pliocän und Pleistocän an. Ich möchte es dahingestellt sein lassen, ob man anstelle der einheitlichen Faunenschicht von ARLDT und JEANNEL mit MACKERRAS 2 verschiedene Schichten tatsächlich unterscheiden kann. Das vornehmste Kriterium der jüngsten Schicht, die MACKERRAS unterscheidet, ist wohl der lückenlose geographische und systematische Zusammenhang der australischen Arten mit Verwandten in der orientalischen Region: Die australischen Arten (und eventuell wenig umfangreiche Artengruppen) erscheinen als relativ untergeordnete Glieder größerer und gleichmäßig über die Grenzen von orientalischer und australischer Region verbreiteter Verwandtschaftsgruppen. Tatsache ist wohl, daß man daneben in Australien auch Arten und Artengruppen findet, die wohl ebenfalls deutliche Beziehungen zu orientalischen Verwandten haben, bei denen aber die Verbindung nicht so lückenlos ist: entweder ist im Grenzgebiet überhaupt eine deutliche Verbreitungslücke vorhanden, die nicht mit Arten aus der betreffenden weiteren Verwandtschaftsgruppe besetzt ist, oder im Grenzgebiet überschneiden sich die Verbreitungsgebiete der Arten mit engeren australischen und der Arten mit engeren orientalischen Beziehungen derart, daß die hier nebeneinander vorkommenden Arten nicht näher miteinander verwandt sind. Solche Verbreitungsbilder machen den Eindruck als ob eine Verbreitungslücke, die in der Vergangenheit zeitweilig bestanden hat, in neuerer Zeit durch Übereinanderschieben östlicher und westlicher Arten wieder geschlossen worden sei (Diskordanz der systematischen Struktur im Grenzgebiet). Ob es aber möglich ist, nach diesem Kriterium eine ältere („lemurische“) Einwandererschicht von einer jüngeren mit einiger Sicherheit zu unterscheiden, scheint mir fraglich.

Die Einwanderung der Muriden, nach denen ARLDT die Faunenschicht benannt hat, der man das Lemurische und das indo-malayische Element von MACKERRAS zuordnen kann, ist in der Literatur sehr häufig erörtert worden. Alle Autoren scheinen darin übereinzustimmen, daß die Einwanderung von Asien nach Australien mehrmals zu verschiedenen Zeiten erfolgt ist, wenn sie auch in den Einzelheiten voneinander abweichen. DARLINGTON (1957), der sich auf neuere Untersuchungen von TATE (1951) stützt, nimmt an, daß die australischen Muriden von wenigstens 5 verschiedenen Vorfahren abstammen, die zu verschiedenen Zeiten von Asien her eingewandert sind. Als ältestes Einwanderungsdatum nimmt er das Miocän an. Von entscheidender Bedeutung ist, daß als Kriterium bei der Deutung der Einwanderungsgeschichte der Muridae ebenfalls der mehr oder weniger lückenlose bzw. lückenhafte geographische und genealogische Zusammenhang mit Verwandten in der orientalischen Region gilt. Dieser Zusammenhang scheint auch hier verhältnismäßig lückenlos nur bei spät- oder posttertiären Einwanderern zu sein, während bei Formen, deren Einwanderung

bereits im Miocän erfolgt sein soll, schon eine deutliche Lücke oder Diskordanz der Beziehungen im Grenzgebiet zwischen Australien und Asien besteht.

Dem Bassischen Elemente im Sinne von MACKERRAS entspricht das Palaeantarktische Faunenelement bei JEANNEL (1942) und die Marsupialierschicht ARLDTS. Über die Herkunft dieses Elementes gehen die Ansichten besonders weit auseinander. Während einige Autoren die Einwanderung über die Antarktis annehmen, lehnen insbesondere die Kenner der Wirbeltiergruppen, die diesem Faunenelemente zugerechnet werden können, eine solche Annahme heute wohl allgemein ab. Wichtiger ist die Tatsache, daß wohl niemand ein jungtertiäres Alter dieser Faunenschicht annimmt. Über ihr Mindestalter gehen die Ansichten allerdings auseinander. DARLINGTON (1957) meint: "the ancestor(s) of Australian marsupials may have come at any time from the late Cretaceous through perhaps the first half of the Tertiary." Nach dieser sehr vorsichtigen Schätzung wäre also das Mindestalter dieses Faunenelementes auf die Grenze zwischen Alt- und Jungtertiär, zwischen Oligocän und Miocän, anzusetzen.

Dem autochthonen Elemente der Darstellung von MACKERRAS entsprechen zweifellos das älteste australische Faunenelement, das JEANNEL (1942) unterscheidet und die Monotremenschicht ARLDTS. JEANNEL bezeichnet dieses Faunenelement als Rest der Fauna des Ost-Gondwanalandes aus der Zeit des unteren Jura, als Australien noch mit Indien, Madagaskar und Afrika in Beziehung stand. Auch ARLDT weist auf die häufigen afrikanischen Beziehungen hin und nimmt Einwanderung nach Australien im unteren oder mittleren Jura an.

Es läßt sich also feststellen, daß die Unterschiede zwischen den meisten Autoren, die sich im größeren Rahmen mit der Faunengeschichte Australiens beschäftigt haben, in den Grundzügen, auf die es uns ankommt, keineswegs so stark voneinander abweichen, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte.

Besonders bemerkenswert scheint mir, daß auch die Gliederung der australisch-neuseeländischen Fauna durch TILLYARD (1924) nicht beziehungslos verschieden ist. TILLYARD unterscheidet für Australien-Neuseeland nicht weniger als 10 Faunenelemente, deren Unterscheidbarkeit MACKERRAS (1950) nicht für gegeben ansieht.

Scheidet man in TILLYARDS Einteilung diejenigen Faunenelemente (9 und 5) aus, über deren Herkunft nichts gesagt wird, so fällt auf, daß auch bei TILLYARD für die Formen, die von Asien nach Australien gekommen sind, 2 Schichten angenommen werden, deren Alter er auf das Spättertiär (late Austro-Malayan Faunal Element) und Oberkreide-Frühtertiär (Middle-Austro-Malayan Faunal Element) ansetzt. Dazu kommen noch ältere Faunenschichten (von Oberperm bis Jura), die uns hier nicht zu interessieren brauchen. Da uns gegenwärtig nur die Frage beschäftigt, wie hoch das Alter der AS-Gruppen anzusetzen wäre, wenn wir deren Verbindung zu ihren nächsten Verwandten auf den Nordkontinenten über Australien-Asien

annehmen, so genügt uns die Feststellung, daß in diesem Falle auch nach TILLYARDS Annahme nur 2 jüngere Verbindungen in Frage kommen: eine im Spättertiär und eine während der Zeit von Oberkreide bis Frühtertiär.

Um das Vorhandensein bestimmter Tiergruppen in Tasmanien und auf der Südinsel von Neuseeland und die starke Verschiedenheit zwischen beiden Faunengebieten zu erklären, fühlte TILLYARD sich genötigt, noch 2 getrennte Verbindungen dieser beiden Gebiete zur Antarktis "in Early Tertiary Times" anzunehmen. Die ältere von beiden ("penultimate Antarctic connection") soll nur Neuseeland mit Antarktis verbunden haben, während die jüngere etwas später (im Miocän) Tasmanien mit der Antarktis verband, nachdem deren Verbindung mit Neuseeland bereits unterbrochen war. Die Tatsache, daß bestimmte „altertümliche“ Tierformen nur in Neuseeland (wie *Apteryx*, *Hatteria*, *Liopelma* usw.), andere dagegen nur in Australien (Marsupialia, Monotremata) vorkommen, hat von jeher Erklärungsversuche herausgefordert. Diese sind oft wie bei TILLYARD und wohl zu leichtfertig in selbständigen Verbindungen gesucht worden, die zu verschiedenen Zeiten das eine oder das andere Gebiet mit der Antarktis oder mit anderen Kontinenten verbunden haben sollen. Auch MACKERRAS (1957) setzt sich in seiner Bearbeitung der neuseeländischen Tabanidenfauna mit der Tatsache auseinander, daß das Faunenelement, dessen Vorhandensein in Australien und Neuseeland er einer "antartic radiation" zuschreibt, "has influenced different southern countries to different degrees."

"I do not believe that these differences should be given too much weight in paleogeographical speculation. So far as New Zealand is concerned, they may simply reflect a limited range of environments into which the original tabanid fauna could radiate, and limited opportunities for it to escape the rigours of the Pleistocene glaciation."

PARAMONOW (1953) erklärt in ähnlicher Weise das Fehlen von Vertretern der Familie Apiceridae in Neuseeland durch deren nachträgliche Vernichtung "as a result of the very cold climate in the past." Ähnliches gelte nach PARAMONOW (1955) für die Acroceridae. Daß die Nematocera in Neuseeland viel besser vertreten sind als die Brachycera, liegt nach ihm daran, daß sie im allgemeinen mehr kälteliebend seien. Es sind also eher ökologische als paläogeographische Gründe, die hierbei zur Erklärung der Verschiedenheiten zwischen Australien und Neuseeland herangezogen werden.

Auf jeden Fall liefert meiner Ansicht nach das Vorkommen oder Fehlen bestimmter Dipteregruppen in Neuseeland allein keine genügend sichere Grundlage für die Annahme eines verschiedenen hohen Alters solcher Gruppen.

Die vorstehenden Überlegungen sind davon ausgegangen, daß es zwar unmöglich ist, zu sagen, ob die einerseits in Neuseeland-Australien (oder in einem der beiden Gebiete), andererseits in Südamerika verbreiteten Gruppen über die Antarktis von dem einen in das andere Gebiet gekommen sind, daß aber auch dann, wenn man das mit Sicherheit annehmen dürfte,

die Vorfahren der betreffenden Gesamtgruppe vorher entweder von Asien her nach Neuseeland–Australien oder von Nord- nach Südamerika gekommen sein müssen. Die Untersuchung der Frage, wann das geschehen sein kann bzw., anders ausgedrückt, zu welchem Zeitpunkt die betreffenden AS-Gruppen als selbständige Zweige des Stammbaumes isoliert worden sind, hat für alle 3 bestehenden Möglichkeiten (1. Wanderung von Nordamerika nach Südamerika und von da über Antarktis nach Australien/Neuseeland — 2. Wanderung von Asien nach Australien/Neuseeland und von da über Antarktis nach Südamerika — 3. Wanderung von den Nordkontinenten einerseits über Nord- nach Südamerika und andererseits über Asien nach Australien/Neuseeland) die Grenze zwischen Alt- und Jungtertiär (Oligocän/Miocän), vielleicht sogar noch einen früheren Zeitpunkt (Eocän) als *Terminus-post-quem-non* ergeben.

Es könnte nun auffallen und verdächtig erscheinen, daß sich für die Verbindung von Nord- und Südamerika und von Asien und Australien–Neuseeland so weitgehend übereinstimmende Zeitpunkte ergeben haben. Geologische Befunde scheinen aber die Erklärung zu liefern:

„Hinsichtlich der Veränderungen der Grenzen von Land und Meer ist die obere Kreide eine der bemerkenswertesten Formationen“ (KOSSMAT). Die Transgression der Oberkreide bringt nach KOSSMAT „eine der auffallendsten Veränderungen in der Verteilung von Land und Meer seit kambrischer Zeit“. Andererseits sei „der Ruckzug dieser Transgressionsmeere am Ende der Epoche eines der größten Beispiele epirokratischer Vorgänge und ähnlich wie die analogen Erscheinungen am Ende des Palaozoikums begleitet von tiefgreifenden Umwälzungen in der marinen und kontinentalen Tierwelt“. „Der Zeitabschnitt, in den wir die Grenzen zwischen mesozoischer und kanozoischer Aera legen, ist im Sinne LÉONTEs eine kritische Epoche erster Ordnung, die durch tiefgreifende Änderungen sehr mannigfaltiger Art gekennzeichnet ist. Kann man die obere Kreide im allgemeinen als ausgesprochen thalattokratische Zeit bezeichnen, in der das Meer den Schelf und die Niederungen tief abgetragener Kontinente über weite Flächen hinweg überflutete, so erhält man ein völlig anderes Bild von dem Ende dieser Periode. Fast überall sehen wir die Kettengebirge sich geradezu erdumfassend zusammenschließen und fast allgemein ist ein Intervall zu beobachten, der Kreide und Alttertiärschichten faziell und faunistisch voneinander scheidet.“ (KOSSMAT, 1936, p. 20.)

Es scheint mir gut begründet, wenn wir die alttertiäre Einwanderungsschicht sowohl in Südamerika wie in Australien/Neuseeland zu diesen Ereignissen in Beziehung setzen.

Von Autoren, die sich mit der Faunengeschichte Australiens und Neuseelands beschäftigt haben, ist oft die Frage aufgeworfen worden, wie es zu erklären ist, daß keineswegs alle Tiergruppen, deren Existenz im Alttertiär (oder noch früher) vorauszusetzen ist, auch wirklich nach Australien gekommen sind, warum also beispielsweise den Marsupiala, aber nicht den Placentalia die Einwanderung nach Australien geglückt ist. Wenn Marsupiala und Placentalia Schwesterguppen sind, wofür gute Gründe sprechen, dann müssen sie als getrennte Abschnitte des Stammbaumes der Säugetiere auch gleich alt sein und folglich, von der Zeit her gesehen, auch gleiche Chancen gehabt haben, nach Australien zu kommen. SIMPSON (1940) findet

die Lösung darin, daß die Brücke für Landtiere schwer überschreitbar war, und daß es (offenbar zufällig) nur den Marsupialiern glückte, sie zu überschreiten.

Es scheint mir, daß bei Erörterungen dieser Art die Möglichkeit zu wenig beachtet wird, daß eine schon damals verschiedene Verbreitung der Schwestergruppen eine Hauptrolle gespielt haben könnte. So wie wir heute vielfach geographische Vikarianz zwischen Schwestergruppen feststellen können, so wird das auch in früheren geologischen Zeiten gewesen sein. Die Filterbrückentheorie braucht deswegen nicht falsch zu sein. Auch ökologischen Faktoren und dem Zufall kommt sicher große Bedeutung zu bei der Besiedlung von Räumen, die, wie Australien, nur zeitweilig in der Erdgeschichte und auch dann vielleicht nicht sehr leicht für Landtiere erreichbar gewesen sind.

Die Grundvoraussetzung, daß sie von einer bestimmten Tiergruppe überhaupt erreicht werden konnten, besteht aber nicht nur darin, daß diese Tiergruppe zur Zeit, als der Zugang erleichtert wurde, als solche schon existierte, sondern auch darin, daß sie in der Nähe war und zwar, eine gewisse Schwierigkeit des Zuges auch dann noch vorausgesetzt, mit einer hinreichend großen Zahl von vagilen Arten.

Die geographische Verbreitung und gegebenenfalls Vikarianz verwandter Tiergruppen (Schwestergruppen wie der Marsupialia und Placentalia) zu den Zeiten, in denen die Besiedlung abgelegener Gebiete erleichtert wurde, ist also ein Faktor, der stärker beachtet zu werden verdient als das, wie mir scheint, bei tiergeographischen Erörterungen gegenwärtig geschieht.

Die Feststellung, daß mindestens für die AS-Gruppen unter den Dipteren, wahrscheinlich aber auch für andere Gruppen, die nur in Australien bzw. Neuseeland oder nur in Südamerika verbreitet sind, für die aber das Kriterium gilt, daß in den Verwandtschaftsbeziehungen zwischen ihnen und den außerhalb der genannten Gebiete verbreiteten Gruppen eine deutliche Diskordanz nachzuweisen ist, die Grenze zwischen Alt- und Jungtertiär (wahrscheinlich aber wohl ein noch früherer Zeitpunkt) als Terminus post quem non ihrer Entstehung anzusehen ist, steht in bester Übereinstimmung mit dem, was wir über das Alter der Dipteregruppen aus anderen Quellen wissen. Eine der wichtigsten dieser Quellen ist der Baltische Bernstein. Leider steht dessen geologisches Alter nicht genau fest. Die Blaue Erde, in der er gefunden wird, stammt aus dem Unteren Oligocän, „doch muß das Vorkommen des Bernsteins darin sekundär sein. Möglicherweise ist dieser daher noch etwas älter, obereocän“ (ANDER, 1942).

Alle modernen Bearbeitungen in Bernstein eingeschlossener Insekten (siehe ANDER, 1942; für die Dipteren besonders die Bearbeitungen der Tipulidae und verwandter Familien durch ALEXANDER, 1931) lassen erkennen, daß die Bernsteinformen zu Verwandtschaftsgruppen gehören, die in der Hierarchie der Dipteren- (bzw. überhaupt Insekten-)gruppen eine sehr untergeordnete Stellung einnehmen. Das gilt auch für die Cyclorrhaphen, die im

Bernstein gefunden worden sind. Mir scheint das deswegen besonders interessant, weil es unter den Cyclorrhaphen kaum Gruppen gibt, die einerseits in Australien/Neuseeland, andererseits in Südamerika verbreitet sind. Wenn wir oben die Grenze zwischen Alt- und Jungtertiär als Terminus post quem non für die Entstehung solcher Gruppen (der AS-Gruppen) angegeben haben, so kann jedenfalls ein zu geringes Alter selbst vieler Teilgruppen der Cyclorrhapha nicht der Grund dafür sein, daß bei ihnen kaum AS-Gruppen vorkommen. Es gibt aber unter den Cyclorrhapha durchaus Teilgruppen in Neuseeland (bzw. Neuseeland/Australien) einerseits und in Südamerika andererseits, denen nach dem Kriterium der fehlenden Konkordanz in den Verwandtschaftsbeziehungen zu orientalischen bzw. holarktischen Gruppen ein alttertiäres Alter zugestanden werden muß. Das steht also durchaus im Einklang mit dem, was wir über das Alter der Cyclorrhapha nach den Funden im Baltischen Bernstein wissen. Ich möchte keine Hypothese darüber aufstellen, wie es zu erklären ist, daß AS-Gruppen unter den Nematocera so häufig, unter den nicht zu den Cyclorrhapha gehörenden Brachycera auch noch verhältnismäßig zahlreich, bei den Cyclorrhapha aber kaum vertreten sind. Das wird vielleicht erst möglich sein, wenn die systematische Struktur der einzelnen Dipterenfamilien besser bekannt sein wird als bisher. Ich glaube aber, daß wir kaum einen Fehler begehen, wenn wir sagen, daß wir das Mindestalter der Dipteren-Gruppen, die einerseits in Australien/Neuseeland (oder in einem dieser Gebiete), andererseits in Südamerika verbreitet sind, mit dem Alter der im Bernstein eingeschlossenen Insekten gleichsetzen.

Auf den ersten Blick könnte es scheinen, als sei damit nicht viel gewonnen. Einerseits ist damit ja über das wirkliche Alter dieser Gruppen nichts gesagt (wie freilich auch bei Fossilfunden nicht), und andererseits wissen wir aus vielen Erfahrungen, daß die wirklich wichtigen Verzweigungen des Stammbaumes der Dipteren wesentlich älter sind. Es ist vielleicht enttäuschend, daß wir darüber durch eine Analyse des neuseeländisch/australisch-südamerikanischen Verbreitungstypus, wenigstens soweit eine solche bisher möglich ist, nichts Genaueres erfahren können.

Trotzdem scheint mir das Ergebnis nicht bedeutungslos. Das phylogenetische System der Dipteren (wie anderer Tiergruppen) ist uns als Aufgabe gestellt, die nicht abgewiesen werden kann. Zur Lösung dieser Aufgabe gehört es auch, die Zeit zu ermitteln, zu der die einzelnen Verzweigungen des Stammbaumes erfolgt sind. Es gibt recht viele systematische Arbeiten, die, auch wenn sie nicht eindeutig auf dem Boden einer konsequent-phylogenetischen Systematik stehen, Stammbäume größerer oder kleinerer Dipteregruppen enthalten. Oft ist in solchen Stammbaumentwürfen auch die Zeitskala der Erdgeschichte als eine der Dimensionen eingezeichnet. Sehr selten aber läßt sich in solchen Darstellungen genau erkennen, auf welchen Grundlagen die Angaben über das erdgeschichtliche Alter der einzelnen Stammbaumabschnitte beruhen.

Zu Darstellungen von wirklichem Wert wird man aber, meiner Ansicht nach, nur kommen, wenn wir statt des Entwurfes mehr oder weniger undurchsichtig begründeter Gesamtbilder zunächst gewisse Minimalforderungen zu erfüllen versuchen. Eine solche Minimalforderung wäre etwa die, im Stammbaum der bearbeiteten Dipteregruppe klar darzustellen, für welche Teilgruppen Indizien dafür vorliegen, daß sie zur Bernsteinzeit schon als solche, d. h. als selbständige Stammbaumabschnitte existiert haben. Voraussetzung dafür ist natürlich, daß die betreffenden Teilgruppen als monophyletische Gruppen sicher begründet sind (siehe HENNIG 1956). Streng genommen

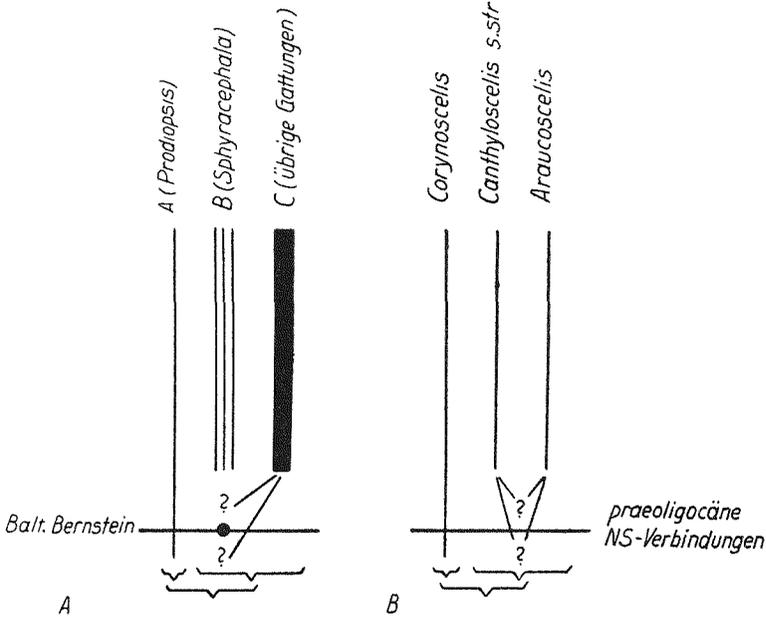


Fig. 27. Feststellung des Mindestalters monophyletischer Gruppen mit Hilfe von Fossilfunden (A: Fam. Diopsidae) und mit Hilfe der geographischen Verbreitung (B: Fam. Corynoscelidae)

kann aber auch der Nachweis solcher Gruppen im Bernstein nur dann als Beweis ihres Mindestalters gelten, wenn die Regeln sorgfältig beachtet sind, die für die Zuordnung fossiler Formen zu rezenten Gruppen gelten müssen (siehe HENNIG, 1953, p. 379—383).

Wenn diese Voraussetzungen erfüllt sind, dann kann allerdings ein günstiger Fund im Bernstein nicht nur den Beweis für das Mindestalter der Gruppe, zu der er gehört, sondern auch für das Mindestalter zahlreicher weiterer Gruppen erbringen. Ein Beispiel ist der Nachweis von *Sphyracephala succini* im Baltischen Bernstein. Von der systematischen Struktur der Diopsidae, zu der die Gattung *Sphyracephala* gehört, ist so viel mit Sicherheit bekannt, wie in Fig. 27 dargestellt ist: Die 3 Gruppen A (*Pro-*

diopsis), B (*Sphyracephala*) und C (der Komplex aller übrigen Gattungen) stellen für mehrere Merkmale Stufen der Entwicklung von plesiomorphen zu apomorphen Transformationszuständen dar (siehe HENNIG 1958). Wahrscheinlich ist die Gruppe C monophyletisch. Die Ausbildung der Augens tiele und des Flügelgeäders bei den rezenten *Sphyracephala*-Arten kann als Vorstufe der Ausbildungsform dieser Merkmale bei der Gruppe C angesehen werden. Synapomorphe Merkmale können für die *Sphyracephala*-Arten nicht angegeben werden. Die Möglichkeit, daß die eine oder andere *Sphyracephala*-Art mit dem Komplex C näher verwandt ist als die anderen, kann daher, streng genommen, nicht ausgeschlossen werden. Aus dem gleichen Grunde kann auch für *Sphyracephala succini* aus dem Bernstein nicht mit Sicherheit angegeben werden, ob sie nicht vielleicht die Stammart aller rezenten Diopsidae der Gruppen B und C ist, ob also die Trennung des Stammbaumabschnittes C vor oder nach der Bernsteinzeit erfolgt ist. Dagegen kann mit Sicherheit gesagt werden, daß *Prodiopsis* (A) nicht von *Sphyracephala succini* abzuleiten ist, weil *Prodiopsis* ursprünglichere Ausprägungsstufen verschiedener Merkmale (Flügelgeäder, keine Augens tiele) besitzt. Die Bernsteinzeit (bzw., vorsichtig gewertet, das untere Oligocän) kann also mit Sicherheit als Terminus post quem non für die Entstehung der Stammbaumverzweigung A—B/C angegeben werden. Da die Diopsidae aber eine relativ untergeordnete Stellung in der Hierarchie der Cyclo rrrhaphengruppen einnehmen (siehe HENNIG 1958), kann der einzige Nachweis von *Sphyracephala succini* im Bernstein als sicherer Beweis für das Mindestalter einer ganzen Reihe von Stammbaumverzweigungen der Cyclo rrrhapha gelten.

Diese Möglichkeiten werden nun beträchtlich erweitert durch die Annahme, daß wir für die AS-Gruppen das gleiche Mindestalter annehmen können, wie die im Bernstein fossil direkt nachgewiesenen Gruppen und natürlich, wie im Falle der Bernsteinformen, auch für alle diejenigen Gruppen, für die aus der systematischen Struktur ein gleiches oder höheres Alter wie das der betreffenden AS-Gruppe zu fordern ist.

Das ist in Fig. 27 am Beispiel der Corynoscelidae gezeigt, einer fossil nicht bekannten Familie, deren systematische Struktur und geographische Verbreitung oben (S. 301) genauer besprochen worden sind.

Die engen Beziehungen zwischen Tiergeographie und Systematik sind oft festgestellt worden. Sie werden aber nicht immer in ihrer ganzen Bedeutung erkannt. „Der Tiergeograph sucht sein Material beim Systematiker und Faunisten: Der erste, der ‚Spezialist‘, soll ihm möglichst komplette Artenlisten, der Faunist lückenlose Verbreitungsangaben liefern.“ (NIETHAMMER, 1958). In Wirklichkeit reichen die Beziehungen sehr viel tiefer. Früher war man nur allzu leicht geneigt, das Vorkommen „ein und derselben“ Tiergruppe in getrennten Verbreitungsgebieten (etwa in Australien und Südamerika) schon als hinreichenden Beweis für die Existenz einer früheren Landverbindung zwischen diesen Gebieten anzuerkennen. Selbst

wenn man das wollte, mußte man von der Systematik den Nachweis fordern, daß es sich wirklich um eine monophyletische Gruppe handelt, ein Nachweis, der im strengen Sinne gar nicht leicht zu führen ist, selbst nicht bei Wirbeltieren, wie unter anderem die Diskussionen um die neotropischen Hystricomorphen beweisen. Darüber hinaus muß man heute aber wohl sagen, daß es komplizierterer Indizien aus der systematischen Struktur einer Gruppe bedarf, um eventuell direkte frühere Landverbindungen zwischen heute getrennten Gebieten wahrscheinlich zu machen (siehe oben S. 238). Mir scheint es sehr bedeutungsvoll, daß auch DARLINGTONS (1957, Fig. 57) "Diagram to compare a single immigrant pattern . . . and a relict pattern" letzten Endes eine Analyse der Struktur der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen fordert, die zwischen den betreffenden Arten bestehen.

Es sind also recht komplizierte Forderungen, die von der modernen Tiergeographie an die Systematik gestellt werden, und zwar Forderungen, die nur von einer konsequent-phylogenetischen Systematik erfüllt werden können. Auf der anderen Seite wird die phylogenetische Systematik, wie die letzten Abschnitte der vorliegenden Arbeit beweisen sollten, auch ihrerseits die Tiergeographie bei der Erfüllung ihrer Aufgaben nicht entbehren können.

Zusammenfassung

1 Die bei Dipteren bekannten Verwandtschaftsgruppen, die einerseits in Australien und Neuseeland (oder in einem dieser beiden Gebiete), andererseits in Sudamerika verbreitet sind, werden zusammengestellt

2 Es wird untersucht, welche Gründe die Annahme eines antarktischen Entwicklungszentrums oder eines antarktischen Verbindungsweges zwischen Australien, Neuseeland und Sudamerika stützen könnten. Solche Gründe könnten vor allem in der systematischen Struktur der in beiden Gebieten verbreiteten Tiergruppen gefunden werden

3 Die systematische Durcharbeitung der in Australien/Neuseeland und in Sudamerika verbreiteten Dipteregruppen hat bisher für keine dieser Gruppen ein Strukturmodell geliefert, das als Beweis für ein antarktisches Entwicklungszentrum oder auch nur für einen antarktischen Verbindungsweg dienen könnte. Im besonderen gilt das auch für diejenigen Gruppen, die oft als Paradebeispiele für den besprochenen Verbreitungstypus genannt und als Beweis für eine frühere antarktische Landverbindung herangezogen werden

4 Andererseits kann die Möglichkeit, daß eine genauere systematische Durcharbeitung in Zukunft bei einigen Dipteregruppen solche Strukturmodelle liefern könnte, nicht geleugnet werden. Auf diejenigen Dipteregruppen, bei denen eine solche Möglichkeit bestehen könnte, wird besonders hingewiesen.

5 Die Verwandtschaftsbeziehungen der auf den antarktischen Inseln verbreiteten Dipteren werden untersucht. Keine von ihnen gehört einer Dipteregruppe an, die außerdem nur in Australien/Neuseeland (oder in einem dieser beiden Gebiete) und in Sudamerika verbreitet ist. Andererseits sprechen die Verwandtschaftsbeziehungen einiger dieser antarktischen Arten dagegen, daß sie als postglaziale Einwanderer anzusehen sind.

6 Ausgehend von der Überlegung, daß jede auf den Sudkontinenten verbreitete Tiergruppe eine Schwestergruppe auf den Nordkontinenten haben muß, wird die Frage untersucht, welcher Zeitpunkt als *Terminus post quem non* für die Entstehung der Tiergruppen mit Verbreitung in Australien/Neuseeland und Südamerika angegeben werden kann. Als besonders vorsichtige Lösung wird die Grenze zwischen Alt- und Jungtertiär (d. h. zwischen Oligocän und Miocän) angegeben. Es dürfte aber keinen Fehler bedeuten, wenn in der phylogenetischen Systematik bzw. in Stammbaumdarstellungen die Zeit der Entstehung der Bernsteininklusen (d. h. spätestens Unteroligocän) als Mindestalter der in Australien/Neuseeland und in Südamerika gleichzeitig verbreiteten Gruppen angenommen wird.

Summary

1 A compilation is given of all the known groups of Diptera which are distributed in Australia and New Zealand on the one hand and in South America on the other hand.

2 Factors are studied which might support the assumption of an antarctic evolution centre or an antarctic migration route between Australia, New Zealand and South America. Such factors may especially be found in the systematic structure of the animal groups distributed in both these areals.

3 Previous systematic study of the Dipterous groups distributed both in Australia/New Zealand and South America has proved unable to yield for any of these groups a pattern of phylogenetic relationships which could be regarded as an argument for an antarctic evolution centre or even an antarctic migration route. This holds good also for those groups frequently cited as paradigms of the type of distribution under discussion and used as proof of a former antarctic connection.

4 On the other hand, the possibility cannot be denied that a more intimate study in some Dipterous groups might be able to yield such patterns of relationships. Those Dipterous groups in which such a possibility could exist are peculiarly referred to.

5 The relationships of Diptera distributed over the antarctic islands are studied. None of them proved to belong to a Dipterous group which is in addition distributed only in Australia/New Zealand (or in one of these areals) and in South America. On the other hand the relationship of some of these antarctic species suggests that they should not be regarded as postglacial immigrants.

6 Based upon the consideration that any animal group distributed over the Southern continents must have a sister group on the Northern continents the question is discussed which point of time can be fixed as *terminus post quem non* for the origin of animal groups distributed in Australia/New Zealand and South America. As an especially cautious solution there is stated the boundary between early and late tertiary (i. e. between oligocene and miocene). It might be, however, no mistake, if in phylogenetic systematics or genealogical trees the time of the origin of amber inclusions (i. e. lower oligocene at the latest) is accepted as the lowest age of the groups simultaneously distributed in Australia/New Zealand and in South America.

Резюме

1. Сопоставляются известные у двукрылых родственные группы, которые распространены с одной стороны в Австралии и Новой Зеландии (или в одной из этих областей), а с другой стороны в Южной Америке.

2. Исследуется, чем может быть обосновано предположение антарктического центра развития или антарктической перемычки между Австралией, Новой Зеландией и Южной Америкой. Это предположение может быть обосновано прежде всего систематической структурой распространенных в обеих областях групп насекомых.

3. Систематическая проработка групп двукрылых, распространенных в Австралии/Новой Зеландии и Южной Америке, до сих пор не дала картины структуры, которая могла бы служить доказательством антарктического центра развития или антарктической перемычки. В особенности это относится и к тем группам, которые часто служат показательными примерами упомянутого типа распространения и доказательством бывшей антарктической перемычки.

4. С другой стороны нельзя отрицать возможности, что более подробная систематическая проработка в будущем может дать такие картины структуры некоторых групп двукрылых. Особенно указывается на те группы двукрылых, у которых мыслима такая возможность.

5. Исследуются родственные связи, распространенных на антарктических островах двукрылых. Ни одно из них не принадлежит к группе двукрылых, которая кроме того распространена только в Австралии/Новой Зеландии (или в одной из этих областей) и в Южной Америке. С другой стороны родственные связи некоторых из этих антарктических видов не допускают считать их иммигрантами последникового периода.

6. Исходя из рассуждения, что каждая распространенная на южных материках группа насекомых должна иметь на северных материках сестриную группу, исследуется вопрос, какой срок можно считать самым поздним (*Terminus post quem non*) сроком возникновения групп насекомых, распространенных в Австралии/Новой Зеландии и Южной Америке. В качестве особенно осторожного решения этого вопроса указывается на срок между олигоценом и миоценом. Нельзя однако считать ошибкой, если в филогенетической систематике или в изображениях родословных срок возникновения включений янтаря (т. е. не позже нижнего олигоцена) считается наименьшим возрастом распространенных одновременно в Австралии/Новой Зеландии и Южной Америке групп.

Literatur

- ALEXANDER, C. P., New or little known Tipulidae in the collection of the Deutsches Entomologisches Institut. Ent. Mitt., **15**, 386—392, 1926 a.
 —, The Trichoceridae of Australia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **51**, 299—304, 1926 b.
 —, Fam. Tipulidae, Subfam. *Cylindrotominae*. Genera Ins., **187**, 1927.
 —, The Australasian species of the Genus *Nemopalpus*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **53**, 291—294, 1928.
 —, Crane-Flies. Diptera Patag. S. Chile, pt. I, 1929.
 —, Crane-flies of the Baltic Amber. Bernsteinforsch., **2**, 1—135, 1931.
 —, A review of the Tipulidae of Australia I. Introduction; Historical; Distribution. Subfamily Tipulinae: *Clytocosmus* Skuse. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **57**, 1—23, 1932 a.
 —, The Dipterous family Tanyderidae in Japan. Annot. zool. japon., **13**, 273—281, 1932 b.
 —, Notes on the Tropical American species of Tipulidae I—III. Rev. Ent., Rio de Janeiro, **17**, 375—400 und l. c. **18**, 65—100, 317—360, 1947.
 —, New or little known Tipulidae LIX. Ann. Mag. nat. Hist., (11) **14**, 388—414, 1948 a.
 —, Notes on the Tropical American species of Tipulidae IV. V. Rev. Ent., Rio de Janeiro, **19**, 149—190, 509—556, 1948 b.
 —, Notes . . . VI. The tribe Limoniini, genus *Limonia*: subgenera *Limonia*, *Neolimnobia*, *Discobola* and *Rhipidita*. l. c., **21**, 161—224, 1950.
 ANDER, K., Die Insektenfauna des baltischen Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. Acta Univ. lundensis, (N. F.) **38**, no. 4, 83 pp., 1942.

- ARLDT, TH., Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt, I, 2. Aufl. Berlin, 1938.
- BEAUFORT, L. F. DE, Zoogeography of the Land and Inland Waters. London, 1951.
- CAZIER, M. A., A generic review of the family Apioceratidae with a revision of the North American species. Amer. Midland Nat., **25**, 589—634, 1941.
- COLLIN, J. E., Empididae. Diptera Patag. S. Chile, pt. IV, 1933.
- CRESSON, jr., E. T., Descriptions of genera and species of the Dipterous family Ephydriidae. Trans. Amer. Ent. Soc., **61**, 345—372, 1935.
- DARLINGTON, jr., PH. J., The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. Quart. Rev. Biol., **23**, 1—26, 105—123, 1948.
- , Zoogeography: The geographical distribution of animals. New York, 1957.
- DUNN, E. R., The herpetological fauna of the Americas. Copeia 1931, 106—119, 1931.
- EDWARDS, F. W., A note on the Dipterous subfamily Ditomyiinae, with descriptions of new recent and fossil forms. Ann. Mag. nat. Hist., (9) **7**, 431—437, 1921.
- , A preliminary revision of the crane-flies of New Zealand (Anisopodidae, Tanyderidae, Tipulidae). Trans. N. Z. Inst., **54**, 265—352, 1923.
- , A synopsis of the adult mosquitoes of the Australasian Region. Bull. Ent. Res., **14**, 351—401, 1924.
- , British fungus-gnats. With a revised generic classification of the family. Trans. Ent. Soc. London, 1924, 505—662, 1925.
- , in EDWARDS, F. W. & KEELIN, D., Diptera. Fam. Protorhynchidae, Anisopodidae, Pachyneuridae, Trichoceridae. Genera Ins., **190**, 41 pp., 1928.
- , Notes on the Ceroplatinae, with descriptions of new Australian species. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **54**, 162—175, 1929 a.
- , An account of a collecting trip to Patagonia and Southern Chile. IV. Intern. Congr. Ent., **2**, 416—417, 1929 b.
- , Thaumaleidae. Dipt. Patag. S. Chile, pt. II, 111—114, 1930 a.
- , Anisopodidae. I. c., pt. II, 114—119, 1930 b.
- , Cyrtidae. I. c., pt. V, 187—197, 1930 c.
- , Simuliidae. I. c., pt. II, 121—154, 1931.
- , Diptera. Fam. Culicidae. Genera Ins. 194, 258 pp., 1932.
- , The genus *Comptosia* and its allies. Enc. Ent. (B) II, Diptera, **7**, 81—112, 1934.
- , New neotropical Mycetophilidae (IV.) Rev. Ent., Rio de Janeiro, **11**, 440—465, 1940 a.
- , Redefinitions and synonymy of some genera of amber fungus-gnats. Proc. R. ent. Soc. London (B), **9**, 120—126, 1940 b.
- , Notes on British fungus-gnats. Ent. mon. Mag., **77**, 21—32, 67—82, 1941.
- FREEMAN, P., The British species of Tasiocera Skuse. Proc. R. ent. Soc. London (B), **20**, 29—36, 1951 a.
- , Mycetophilidae. Diptera Patag. S. Chile, pt. III, 1951 b.
- , A revision of the species of *Dixa* from Africa South of the Sahara. Proc. R. Ent. Soc. London (B), **25**, 163—170, 1956.
- , A study of the New Zealand Chironomidae. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent., **7**, no. 9, 395—437, 1959.
- FREY, R., Diptera Brachycera and Sciaridae von Tristan da Cunha. Res. Norweg. Sci. Exped. Tristan da Cunha 1937—1938, no. 26, 1—44, 1954.
- HARDY, G. H., The geographical distribution of genera belonging to the Diptera Brachycera of Australia. Austral. Zool., **2**, 143—147, 1922.
- , Miscellaneous notes on Australian Diptera X. Distribution, classification and the *Tabanus posticus*-group. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **69**, 76—86, 1944.
- HARRISON, —, The composition and origins of the Australian fauna, with special reference to the Wegener hypothesis 18th Meeting Austral. Assoc. Adv. Sci., Report, p. 332, 1928.

- HARRISON, R. A., Acalypterate Diptera of New Zealand. Bull. N. Z. Dept. Sci. Industr. Res., **128**, VIII + 382 pp., Wellington, 1959.
- HENNIG, W., 52. Coelopidae in: LINDNER, E., Die Fliegen der palaarktischen Region 5, Liefg. 106, Stuttgart, 1937.
- , Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.
- , Flugelgeader und System der Dipteren. Beitr. Ent., **4**, 245—388, 1954.
- , Systematik und Phylogenese. Ber. Hundertjahrfeier Dtsch. Ent. Ges., 55—70, 1957.
- , Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. Beitr. Ent., **8**, 505—688, 1958.
- JEANNEL, R., Croisière du Bougainville aux îles australes françaises. Mém. Mus. Hist. Nat. Paris, (N. S.) **14**, 1—46, 1940.
- , La g n se des faunes terrestres. El ments de biog ographie. Paris, 1942.
- , Origine et  volution des insectes. Verh. 8. intern. Kongr. Ent. Stockholm, 80—86, 1950.
- KIRIAKOFF, S. G., Das Vavilovsche Gesetz, die Taxonomie und die Zoogeographie. Zool. Anz., **156**, 277—284, 1956.
- KOSSMAT, FR., Palaogeographie und Tektonik. Berlin, 1936.
- LANE, J., Zoogeography of the Culicidae in the World. Arquiv. Mus. paranense, Curitiba, **7**, 247—264, 1949.
- , Neotropical Ceroplatinae. Dusenja, **1**, 32—69, 1950.
- , Some new Brazilian Mycetophilidae. Dusenja, **3**, 131—140, 1952.
- MACKERRAS, I. M., The Nemestrinidae of the Australasian Region. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **50**, 489—561, 1925.
- , Notes on Australian Mosquitoes II. The zoogeography of the subgenus *Ochlerotatus*, with notes on the species. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **52**, 284—298, 1927.
- , The zoogeography of the Diptera. Austral. Journ. Sci., **12**, 157—161, 1950.
- , The classification and distribution of Tabanidae I. General review. Austral. Journ. Zool., **2**, 431—454, 1954.
- , Tabanidae of New Zealand. Trans. Roy. Soc. New Zealand, **84**, 581—610, 1957.
- MACKERRAS, I. M. & FULLER, M. E., The genus *Pelecorhynchus*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **67**, 9—76, 1942.
- MACKERRAS, I. M. & MACKERRAS, M. I., Revisional notes on Australasian Simuliidae. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, **73**, 372—405, 1949.
- MANNHEIMS, B. J.,  ber das Vorkommen der Gattung *Curupira* in Manshukuo nebst Beschreibung der Entwicklungsstadien zweier neuer Blepharoceriden aus Anatolien und Sud-Chile. Arb. morph. taxon. Ent., **5**, 328—332, 1938.
- MILLER, D., Catalogue of the Diptera of the New Zealand subregion. Bull. Dept. Sci. Industr. Res. N. Z., no. 100 (Ent. Res. Sta. Publ. no. 5), 194 pp., 1950.
- NIETHAMMER, G., Tiergeographie (Bericht  ber die Jahre 1943—1949, mit Nachtragen der Auslandsliteratur 1940—1942). Fortschr. Zool., (N. F.) **9**, 368—421, 1952.
- , Tiergeographie (Bericht  ber die Jahre 1950—1956). I. c., **11**, 35—441, 1958.
- NOWELL, W. R., The Dipterous family Dixidae in Western North America. Microentomology, **16**, 185—270, 1951.
- OLIVER, W. R. B., Biogeographical relations of the New Zealand Region. Journ. Linn. Soc. London (Botany), **47**, 99—140, 1925.
- PARAMONOW, S. J., Beitrage zur Monographie der Bombyliiden-Gattungen *Cythera*, *Anastoechus* etc. Trav. Mus. zool. Kiev, no. 9, 1—128, 1930.
- ,  bersicht der Bombyliiden-Gattung *Lyophlaeba* ROND., nebst einer Bestimmungstabelle. Rev. Ent., Rio de Janeiro, **19**, 115—148, 1948.
- , A review of Australian Nemestrinidae. Austral. Journ. Zool., **1**, 242—290, 1953 a.
- , A review of Australian Apioceridae. I. c., **1**, 449—536, 1953 b.
- , New Zealand Cyrtidae and the problem of the Pacific Island Fauna. Pacific Science, **9**, 16—25, 1955.

- PHILIP, C B , Comments on the supra specific categories of Nearctic Tabanidae Canad Ent , **73**, 2—14, 1944
- RAPP, W F & SNOW, W E , Catalogue of Apocerae of the world Pan Pacif Ent , **21**, 157—160, 1945
- ROBERTS, F H S , A revision of the Australian Bombyliidae III Proc Linn Soc N S Wales, **54**, 553—583, 1929
- ROSS, H H , Conflict with Culex Mosquito News, **11** 128—132, 1951
- , Evolution and classification of the mountain caddisflies Urbana 1956
- SATCHEL, G H , The New Zealand Psychodidae A study based upon the collection and manuscript notes of the late Dr A L TONNOIR. Trans R Ent Soc London, **101**, 147—178, 1950
- , Keys to the described species of New Zealand Psychodidae with descriptions of eight new species Trans R Ent Soc London, **105**, 475—491, 1954
- SCHMITZ, H , Sciadoceridae and Phoridae Diptera Patag S Chile, pt VI, 1—42, 1929
- , Neuseeländische Phoriden Naturhist Maandbl , **28**, 34—37, 55—56, 67—68, 75—76, 86—89, 98—101, 111—116, 124—129, 1939
- SEGUY, E , Croisiere du Bougainville aux îles australes françaises IV Dipteres Mem Mus Hist Nat Paris, (N S) **14**, 203—267, 1940
- SIMPSON, G G , Antarctica as a faunal migration route Proc Pacif Sci Congr , **6**, 755—768, 1940
- , Turtles and the origin of the fauna of Latin America Amer Journ Sci , **241**, 413—429, 1943
- , Evolution and geography An essay on historical biogeography, with special reference to mammals Eugene, Oregon, 1953
- TILLYARD, R J , Origin of the Australian and New Zealand Insect Faunas Rep Austral Assoc Adv Sci , **16**, 407—413, 1924
- TOLLET, R , Note systematique sur les Corynoscelidae Fam nov du globe et description d'un Corynoscelidae nouveau de l'hémisphère austral Bull Ann Soc Roy Ent Belg , **95**, 132—153, 1959
- TONNOIR, A L , Descriptions of new and remarkable New Zealand Diptera Rec Canterbury Mus , **3**, 101—112, 1927
- , Australian Mycetophilidae Synopsis of the genera Proc Linn Soc N S Wales, **54**, 584—614, 1929
- TONNOIR, A L & EDWARDS, F W , New Zealand Fungus Gnats Trans N Z Inst , **57**, 747—878, 1927
- VANZOLINI, P E & GUIMARAES, L R , South American Land Mammals and their lice Evolution, **9**, 345—357, 1955
- , Lice and the history of South American land mammals Rev Brasil Ent , **3**, 13—45, 1955

Index

Acroceridae	293	<i>Archeomyia</i>	244
<i>Alexina</i>	243	<i>Archilagarinus</i>	245
<i>Allocotocera</i>	288	<i>Archimyza</i>	244
<i>Allodia</i>	288	<i>Atarba</i>	276
<i>Amalopteryx</i>	258	<i>Atarbodes</i>	276
<i>Amphineurus</i>	229	<i>Atherimorpha</i>	291
<i>Anatalanta</i>	257	<i>Australomyia</i>	285
<i>Antriadophila</i>	287	<i>Austrolumnophila</i>	277
<i>Apetenus</i>	257	<i>Austrosciophila</i>	288
Apoceraeidae	290	<i>Austrosimulium</i>	283
<i>Apteroscinus</i>	230	<i>Austrosynapha</i>	288
<i>Apterosoma</i>	230	<i>Austrothaumalea</i>	247
<i>Araucoscelis</i>	301		

	Seite		Seite
<i>Baeoura</i>	274	<i>Eutricimba</i>	230
<i>Bequaertomyia</i>	290	<i>Exechia</i>	288
Bibionidae	284		
Blepharoceridae	243, 279	<i>Fucellia</i>	253
Bombyliidae	294	Fungivoridae	248, 288
<i>Boreoides</i>	244		
<i>Brachypremna</i>	269	<i>Gynophistia</i>	230, 246
<i>Brevicera</i>	270		
<i>Brunettia</i>	279	<i>Halvrytus</i>	255
		<i>Helius</i>	277
<i>Calliphora</i>	253	<i>Heteropterna</i>	287
<i>Calycopteryx</i>	255	<i>Heterotricha</i>	285
<i>Canthyloscetus</i>	301	<i>Holorusia</i>	268
<i>Ceratetion</i>	287	<i>Howickia</i>	230
<i>Centrocnemis</i>	285	<i>Hudsonia</i>	270
<i>Cerodozia</i>	246	<i>Hylorops</i>	244
<i>Chiliscelus</i>	301	<i>Hylorus</i>	244
Chromyzinae	243		
<i>Clavimyia</i>	244	<i>Icasma</i>	230
<i>Cnephia</i>	283	<i>Ischnothrix</i>	276
Coelopidae	229	<i>Ischnotoma</i>	269
<i>Coenura</i>	246	<i>Isoneuromyia</i>	287
<i>Comptosia</i>	294		
<i>Coquillettida</i>	282	<i>Lagarinus</i>	244
<i>Corethrella</i>	281	Larvaevorinae	229
Corynoselidae	301	<i>Leia</i>	288
<i>Cryptolabis</i>	274	<i>Leptocera</i>	257
<i>Ctenacroscelus</i>	269	<i>Limnophila</i>	277
<i>Culiseta</i>	282	<i>Limnophyes</i>	253
Cylindrotomidae	265	Limoniidae	270
Cyrtidae	293	<i>Lustriomastax</i>	257
		<i>Lomatia</i>	294
<i>Dasybasis</i>	291	Lycoridae	289
<i>Dasymolophilus</i>	271	Lygistorrhinidae	286
<i>Delopsis</i>	288	<i>Lyophlaeba</i>	294
Diadocididae	285		
<i>Dicranomyia</i>	277	Macroceridae	287
<i>Diploneura</i>	295	<i>Macrochile</i>	278
<i>Discobola</i>	277	<i>Macromastix</i>	270
<i>Dirhiphis</i>	246	<i>Maorimyia</i>	256
Ditomyiidae	285	Marsupialia	249
Dixidae	280	<i>Megalybus</i>	293
<i>Dolichomyia</i>	295	<i>Megascelus</i>	292
<i>Dolichozeza</i>	266	<i>Mesomyza</i>	244
		<i>Metoponia</i>	244
<i>Ectenopsis</i>	290	<i>Mischoderus</i>	230
<i>Edwardsina</i>	243	<i>Misopeza</i>	268
<i>Elephantomyia</i>	275	<i>Molophilus</i>	272
<i>Elephantomyodes</i>	275	<i>Monocentrotia</i>	287
<i>Empeda</i>	273	<i>Mycomyia</i>	288
Empididae	295		
<i>Epicypa</i>	288	Nemestrinidae	245
<i>Eudicrana</i>	287	<i>Nemopalpus</i>	278

	Seite		Seite
<i>Neocurupira</i>	280	<i>Rhymosia</i>	288
<i>Neodixa</i>	281	<i>Ruethia</i>	283
<i>Neoplatyura</i>	287	<i>Rypatula</i>	287
<i>Neopollenia</i>	233		
<i>Neorhaphiomidas</i>	292	<i>Sabethes</i>	281
<i>Nervijuncta</i>	285	<i>Sacandaga</i>	273
<i>Nesopeza</i>	266	<i>Scaptomyza</i>	253
<i>Nonacris</i>	244	<i>Sceptonia</i>	288
<i>Nothoderus</i>	278	<i>Sciara</i>	289
<i>Nothodixa</i>	281	<i>Sciophila</i>	287
<i>Nothotrichocera</i>	265	Simuliidae	283
		<i>Siphlopteryx</i>	257
<i>Ochlerotatus</i>	282	<i>Stenimantia</i>	244
<i>Oncodes</i>	293	<i>Stenimas</i>	244
		Stibadocerinae	265
<i>Palaeogonomyia</i>	273	Stratiomyidae	243, 289
<i>Palaeopetaurista</i>	253	<i>Sycorax</i>	279
<i>Paracladura</i>	264	<i>Symmerus</i>	285
<i>Paractora</i>	256	<i>Synapha</i>	288
<i>Paracurupira</i>	280		
<i>Paradixa</i>	280	Tabanidae	245, 289
<i>Paraleia</i>	288	Tanyderidae	277
<i>Paralimnophila</i>	246	<i>Tasiocera</i>	271
<i>Pareudierana</i>	288	<i>Taxicnemis</i>	230
<i>Pelecorrhynchus</i>	245, 289	<i>Telmatogeton</i>	255
<i>Percoma</i>	279	<i>Tetragoneura</i>	288
<i>Peritheatus</i>	280	Thaumaleidae	247
<i>Phacelodocera</i>	270	<i>Theobaldia</i>	282
<i>Phila</i>	284	<i>Thyllis</i>	293
Phoridae	295	Tipulidae	266
Phryneidae	284	<i>Tonnourina</i>	243
<i>Phthunia</i>	288	Trichoceridae	264
<i>Phthiria</i>	294	<i>Trichomyia</i>	279
<i>Phymatopsis</i>	270	<i>Trichophthalma</i>	240, 245
<i>Procryptolabis</i>	274	<i>Trichoterga</i>	230
<i>Proneoglyphyoptera</i>	288	<i>Tricumba</i>	230
<i>Psegmoptera</i>	244	<i>Tricyphona</i>	270
<i>Pseudoplatyura</i>	287	<i>Tripteroides</i>	282
<i>Pseudoscione</i>	291	Trixoscelidae	229
Psychodidae	278		
<i>Pyratula</i>	287	<i>Xenolimnophila</i>	246
		<i>Xenomorpha</i>	244
<i>Rhabdomastix</i>	273		
Rhagionidae	291	<i>Zelandotipula</i>	269
<i>Rhaphiomidas</i>	292	Zelmiridae	287
<i>Rhipidita</i>	285	<i>Zygomyia</i>	288