

WIESŁAW KRZEMIŃSKI, EWA KRZEMIŃSKA

*Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN
Sławkowska 17, 31-016 Kraków*

HISTORIA MUCHY

Jednym z najbardziej znanych i dokuczliwych owadów jest mucha domowa (*Musca domestica* L.). Owad ten znakomicie przystosował się do współżycia z człowiekiem, wykorzystując odpadki z jego kuchni i wraz z nim rozprzestrzenił się na całej kuli ziemskiej. Ten kosmopolityczny gatunek, osiągający 6–10 mm długości, jest zaliczany do muchówek z rodziny Muscidae, liczącej współcześnie około 4 000 opisanych gatunków, należących do ponad 100 rodzajów. Mucha domowa daje w ciągu roku kilka pokoleń, a jedna samica składa w ciągu swojego kilkutygodniowego życia około 600 jaj. Ta właśnie ogromna rozrodczość powoduje uciążliwość tego owada, który przenosząc liczne drobnoustroje przyczynia się do rozprzestrzeniania się wielu chorób.

Spróbujmy prześledzić historię tego owada, by poznać warunki, które umożliwiły mu tak wielki sukces ewolucyjny.

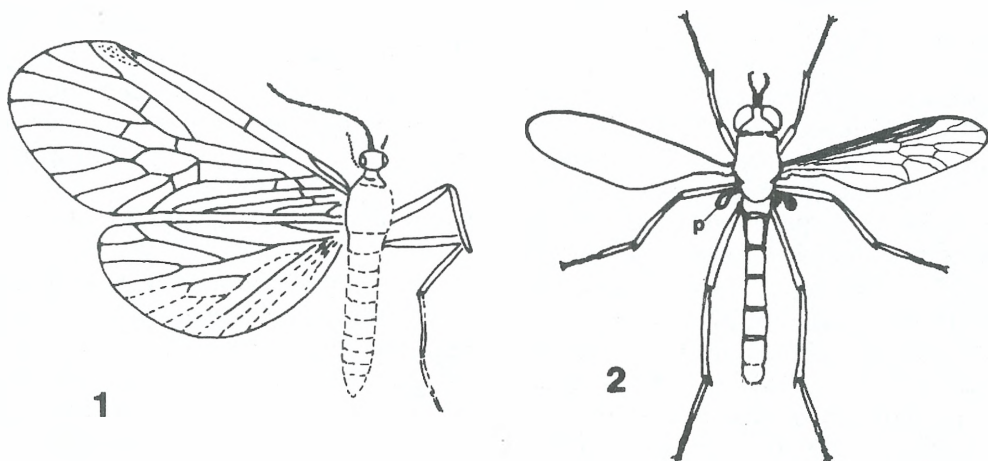
Mucha domowa jest jednym z najlepiej znanych przedstawicieli muchówek, czyli rzędu owadów dwuskrzydłych (Diptera), który obecnie obejmuje około 120 000 gatunków należących do 112 rodzin. Pierwsze owady, nie posiadające jeszcze skrzydeł, pojawiły się w dewonie (około 370 mln lat temu). Najstarsze owady latające są znane z dolnego karbonu, to jest sprzed około 340 mln lat. Natomiast ewolucja rzędu Diptera rozpoczęła się gdzieś z końcem permu, prawdopodobnie około 250 mln lat temu.

Muchówki wywodzą się z wojsilek (Mecoptera) — owadów o dwu parach skrzydeł znanych od permu. Panuje zgodna opinia, że skrzydła muchówek są odpowiednikami przednich skrzydeł wojsilkowatych; natomiast przezmianki są przekształconymi skrzydłami tylnymi (rys. 1, 2). Istniały wojsilki o użytkowaniu częściowo zredukowanym, określanym jako „dipteroidalne” (rys. 4, 5; por. współczesną wojsilkę z rys. 3) i uważa się, że z podobnych mogą się wywodzić muchówki (rys. 7 i dalsze).

ŹRÓDŁA INFORMACJI O WYMARŁYCH OWADACH

Paleoentomolog posiada dostęp do dwojakiego typu materiałów kopalnych. W większości są to odciski w skałach osadowych, przeważnie tylko fragmentów dorosłych muchówek, gdzie najlepiej zachowują się skrzydła. Są to bowiem struktury silnie schitynizowane i płaskie, czyli mało podatne na procesy gnilne

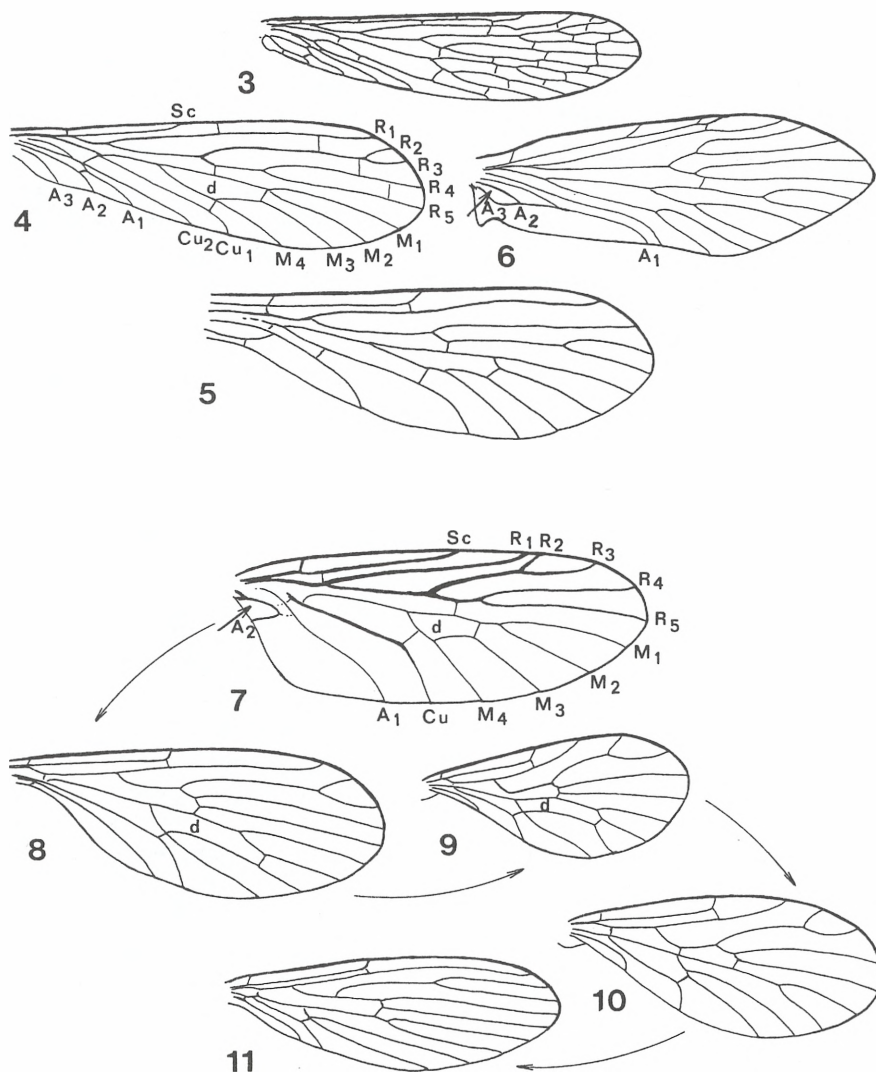
i zniekształcenia wskutek rosnącego nacisku wewnątrz tworzącej się skały. W takich odciskach skrzydeł zachowuje się nie tylko wzór użytkowania, lecz nawet drobniutkie szczeciny pokrywające żyłki, widoczne tylko pod mikroskopem — zachowały się one na przykład u najstarszej znanej muchówki (wiek około 240 mln lat), co mieliśmy okazję oglądać. Użytkowanie skrzydeł muchówek należy do cech konserwatywnych i odznacza się dużą stabilnością u poszczególnych grup tych owadów. Jednocześnie istnieje ogromna różnorodność wzorów użytkowania, odpowiadająca różnorodności tej grupy owadów. Poszczególne wzory użytkowania, dają się wyprowadzić poprzez porównanie jednych z drugimi i ułożyć w logiczny ciąg ewolucyjny (przykład: rys. 7–11). Skrzydła mają więc równie dużą wartość w badaniach kopalnych muchówek, jak zęby w badaniu kopalnych ssaków. Przy tym ogromnie ważne jest to, że użytkowanie skrzydeł stanowi jedną z podstaw taksonomii również współczesnych muchówek. Dzięki temu muchówki kopalne i współczesne możemy ująć we wspólny system filogenetyczny.



Rys. 1, 2. 1. Wojsiłka *Pseudopolycentropus latipennis* Mart. (ROHDENDORF 1957)
2. Muchówka współczesna (rodzina Xylophagidae); p — przezmianka.

Natomiast przyroda dla paleoentomologów okazała się niezmiernie szczodra dostarczając żywic kopalnych — drugiego typu materiałów kopalnych (jak np. bursztyn bałtycki). Owady zachowane w żywicach są naturalnymi preparatami trójwymiarowymi, pokazującymi nam, jak naprawdę wyglądały owady sprzed 120, 70, 40 czy 18 mln lat (liczby te odpowiadają kolejno wiekowi bursztynu libańskiego, kanadyjskiego, bałtyckiego i dominikańskiego; rys. 12). Niestety, dotychczas nie mamy owadów w żywicach starszych niż 120 mln lat (bursztyn libański), ale są znane żywice kopalne nawet z triasu! Są to jednak znaleziska bardzo rzadkie i jak dotychczas nie odkryto w nich inkluzji owadzich.

W sumie skamieniałości muchówek są stosunkowo liczne i stanowią przebogate i dalekie od wyczerpania źródło informacji. Opisano ponad 2000 gatunków kopalnych, zebranych ostatnio w obszernym katalogu (EVENHUIS 1994).



Rys. 3–11. 3. Skrzydło współczesnej wojsiłki (*Panorpa* sp.). 4. Skrzydło wojsiłki z triasu; *Robinjohnia tillyardi* Mart.; Sc — żyłka subkostalna; R₁–R₅ — żyłki radialne, M₁–M₄ — medialne, Cu₁, Cu₂ — kubitalne, A₁–A₃ — analne; d — komórka dyskoidalna. Użyłkowanie skrzydeł muchówek jest homologiczne do użyłkowania wojsilek; porównaj rys. 7. 5. Skrzydło wojsiłki podejrzanego o przynależność do muchówek: *Permotipula patricia* Till.; perm. 6. Skrzydło współczesnego chruścika *Ryacophila dorsalis* Curtis. Zaznaczono żyłki A₁–A₃ oraz strzałką — pętlę analną. 7. Skrzydło najstarszej znanej muchówki: *Grauvogelia arzvilleriana* Krzem. et al.; przełom dolnego i środkowego triasu. Oznaczenia żyłek jak na rysunku 4. Strzałka wskazuje pętlę analną. 8–11. Przykład ewolucji użyłkowania w obrębie Diarchineura. Dolnojurajskie muchówki z rodzin: Tanyderidae (8) wykazują podobieństwo do kopalnych (9, 10) i współczesnych (11) Psychodidae. 8. *Nannotanyderus krzeminski* Ans.; 9. *Tanypsycha connexa* Ans.; 10. *Liassopsychodina pommerana* Ans.; 11. *Bruchomyia fusca*.

NAJSTARSZA ZNANA MUCHA I JEJ ZNACZENIE DLA FILOGENEZY DIPTERA

Najstarsze dotychczas odkryte szczątki muchówek znalazł paleontolog amator, Louis Grauvogel, w skałach osadowych Alzacji (wschodnia Francja) z przełomu dolnego i środkowego triasu, to jest sprzed prawie 240 mln lat. Nie docenione i nie opisane okazy przeleżały w jego prywatnej kolekcji ponad 50 lat. Zetknęliśmy się z nimi w 1994 roku w Strasburgu. W kolekcji tej znaleźliśmy ponad 50 okazów, które niewątpliwie należą do muchówek. Są to larwy, poczwarki i fragmenty (głównie skrzydła) osobników dorosłych. Dotychczas został opisany jeden gatunek — *Grauvogelia arzvilleriana* (KRZEMIŃSKI i współaut. 1994) należący do wymarłej rodziny Grauvogeliidae, a w kolekcji znajdują się jeszcze fragmenty co najmniej trzech innych gatunków muchówek. Praca na ich temat jest przygotowywana do druku. Oprócz materiałów z Francji nieliczne triasowe muchówki zostały znalezione jeszcze w Kirgizji (KOVALEV 1983, SHCHERBAKOV i współaut. 1995), datowane na przełom środkowego i górnego triasu oraz w Australii (EVANS 1971) i Ameryce Północnej z końca górnego triasu. Te ostatnie zostały opisane przez pierwszego autora (KRZEMIŃSKI 1992).

Tradycyjnie muchówki (Diptera) są zaliczane do nadrzędu Mecopteroidea (wojsilkopodobne), do którego zalicza się również wojsilki (Mecoptera), pchły (Siphonaptera), chruściki (Trichoptera) i motyle (Lepidoptera). Wojsilki, pchły i muchówki są łączone w jedną grupę tak zwaną Antliophora, natomiast chruściki i motyle w grupę Amphiesmenoptera (rys. 14).

Jednak odkrycie najstarszej muchówki *Grauvogelia arzvilleriana* z przełomu dolnego i środkowego triasu (rys. 7, 12) podważa dotychczasowy obraz pokrewieństw w obrębie Mecopteroidea. W użytkowaniu skrzydeł tej muchy znajduje się niespotykana dotychczas ani u współczesnych ani u kopalnych muchówek pętla analna, podobna do struktury istniejącej u niektórych prymitywnych chruścików i motyli. Problem w interpretacji tej struktury polega na tym, że u motyli i chruścików (rys. 6) podobna pętla jest utworzona przez żyłkę A₂ i A₃; natomiast muchówki mają użytkowanie znacznie zredukowane i dotychczas podważano możliwość istnienia trzech (a nawet dwóch) żyłek analnych (por. rys. 17 i 19), homologicznych do takich żyłek u pozostałych Mecopteroidea. Problem ten obszernie omawiają WOOTTON i ENNOS (1989).

Istnienie muchówki o takim użytkowaniu zmusza do ponownego rozpatrzenia stosunków filogenetycznych Mecopteroidea; okazuje się bowiem, że Diptera mogą być bliższe chruścikom i motyloom niż się dotychczas przyjmowało.

DRZEWO RODOWE MUCHÓWEK Z UWZGLĘDNIENIEM MATERIAŁÓW KOPALNYCH

Materiały triasowe wskazują na bardzo szybką radiację muchówek w tym okresie i wyraźne wyodrębnianie się czterech linii ewolucyjnych Diptera, to jest podrzędów: Diarchineura, Neoneura, Polyneura i Oligoneura (rys. 15; KRZEMIŃSKI 1992). Trzy pierwsze i część czwartego obejmują obecnie muchówki należące do tak zwanej grupy Nematocera — muchówek o długich czułkach i wielu

cechach prymitywnych u osobników dorosłych i larw. Natomiast Oligoneura skupiają ponadto grupę muchówek zwaną Brachycera — o krótkich czułkach, obecnie panująca (to do tej grupy należy mucha domowa, muszka owocowa i wiele znanych, mniej lub więcej dokuczliwych much).

HISTORYCZNY ROZWÓJ GRUP MUCHÓWEK

TRIAS

Trias, który rozpoczął się około 245 mln lat temu, trwał około 37 mln lat. Pod koniec permu wszystkie kontynenty tworzyły jeszcze jeden superkontynent Pangea, który na początku triasu zaczął się rozdzielać na dwa subkontynenty północny — Laurasia i południowy — Gondwana (rys. 13). W tym burzliwym etapie ewolucji Ziemi rozpoczęła się również fantastyczna kariera muchówek.



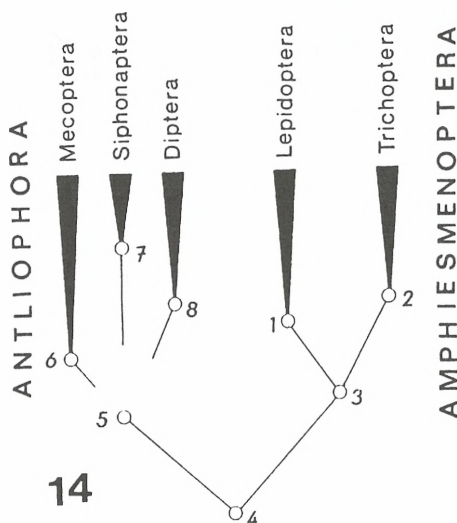
Rys. 13. Układ kontynentów w dolnym triasie.

Przez cały trias liczniejsze i bardziej urozmaicone niż w okresach późniejszych są muchówki z najprymitywniejszego podrzędu Diarchineura charakteryzujące się bardzo pierwotnym, pełnym (czyli niezredukowanym) użytkowaniem skrzydeł, to jest pięcioma żyłkami radialnymi dochodzącymi do brzegu skrzydła, zamkniętą komórką dyskoidealną, czterema żyłkami medialnymi oraz bardzo krótką żyłką A₂, tworzącą u Grauvogeliidae charakterystyczną pętlę analną (rys. 7–11). Do tej linii ewolucyjnej obecnie zaliczamy kopalne rodziny: Grauvogeliidae (przełom dolnego i środkowego triasu), Nadipteridae (przełom środkowego i górnego triasu i dolna jura) oraz Hennigmatidae (przełom środkowego i górnego triasu do dolnej kredy). Wśród muchówek współczesnych należą tu Tanyderidae — głównie tropikalne muchówki (jedynie 6 gatunków holarktycznych) i Psychodidae (znane już od dolnej jury; ANSORGE 1994). Ponadto w materiałach kopalnych z triasu Francji znajduje się jeszcze jeden okaz o użytkowaniu zbliżonym do Tanyderidae, lecz reprezentujący dotychczas nie znaną kopalną rodzinę (praca przygotowywana do druku).

Użytkowanie muchówek podrzędu Neoneura charakteryzuje się redukcją żyłki R₂, która występuje jako mała żyłka poprzeczna (rys. 16). W triasie podrząd ten jest reprezentowany przez rodzinę Eoptychopteridae (rys. 16, 17), a konkret-

nie przez jedyny, bardzo niekompletny okaz z górnego triasu Ameryki Północnej. Rodzina ta przeżyła swój rozkwit w jurze; wymarła zaś całkowicie w dolnej kredzie. Do *Neoneura* zaliczamy również kopalną rodzinę *Ansorgidae* ze środkowej jury (KRZEMIŃSKI i LUKASCHEVITCH 1993) oraz współczesne *Ptychopteridae*.

Podrząd *Polyneura* skupia muchówki o wyjątkowo długiej żyłce A_2 ; R_2 występuje, podobnie jak w *Neoneura*, w postaci spionizowanej żyłki (rys. 18, 19). Należą tu: kopalna rodzina *Vladipteridae* z przełomu środkowego i górnego triasu Kirgizji oraz współczesne: *Trichoceridae* (znane już od dolnej jury), *Limoniidae* (rys. 18, 19; według naszych nie publikowanych danych obecne już z przełomu dolnego i środkowego triasu Francji), *Pediciidae* i *Tipulidae* (od środkowej kredy) oraz *Cylindrotomidae* (znane dopiero z trzeciorzędu).

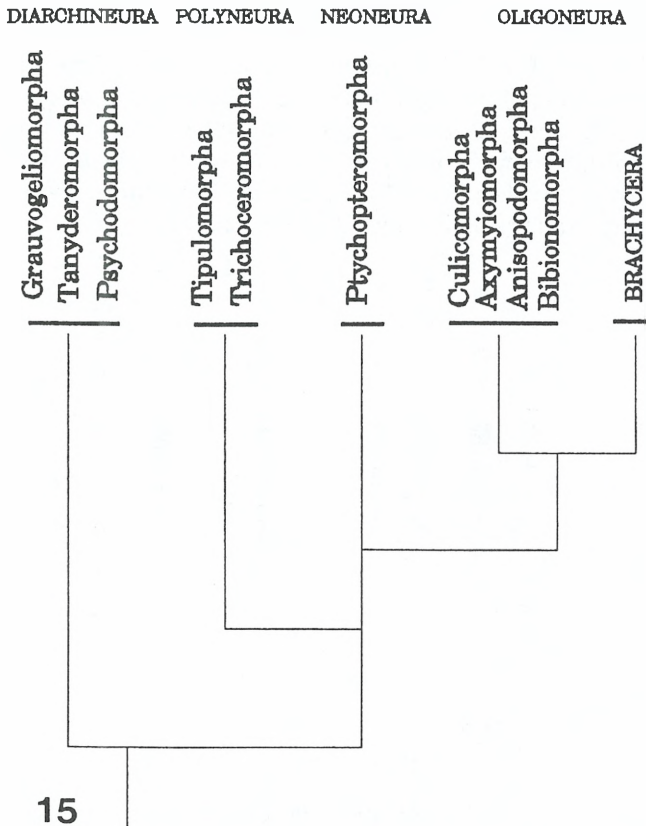


Rys. 14. Pokrewieństwa między rzędami w obrębie nadrzędu Mecopteroidea (HENNIG 1981)

Do podrzędu *Oligoneura* należą wszystkie pozostałe rodziny kopalnych i współczesnych muchówek łącznie z *Diptera Brachycera* (o krótkich czułkach). Wszystkie *Oligoneura* charakteryzują się całkowitym zanikiem żyłki R_2 (rys. 20–23) i postępującą redukcją żyłek radialnych i medialnych (rys. 21 i 23). Podrząd ten jest w triasie jeszcze stosunkowo słabo reprezentowany. Z *Diptera Nematocera* (muchówek o długich czułkach) dotychczas opisano rodzinę *Procrampptonomyiidae* (rys. 20; KRZEMIŃSKI 1992), *Crosaphididae* z górnego triasu Australii (rys. 21; KOVALEV 1983) i *Protorhyphidae* (SHCHERBAKOV i współaut. 1995). Natomiast z grupy *Brachycera* KRZEMIŃSKI (1992) opisał z górnego triasu Ameryki Północnej rodzinę *Alinkidae*, która posiada bardzo długą żyłkę R_{4+5} , nie występującą ani u współczesnych ani u kopalnych *Nematocera* i jest charakterystyczna wyłącznie dla *Brachycera*. Niewątpliwie rodzina ta stoi wyraźnie na granicy pomiędzy *Diptera Nematocera* a *Diptera Brachycera*.

Podrząd *Oligoneura* w okresie górnego triasu i dolnej jury charakteryzuje gwałtowna radiacja muchówek z długimi czułkami (*Diptera Nematocera*), nato-

miast muchówki z krótkimi czułkami (Diptera Brachycera) są bardzo nieliczne, a ich ewolucyjna ekspansja rozpoczyna się dopiero w środkowej jurze.

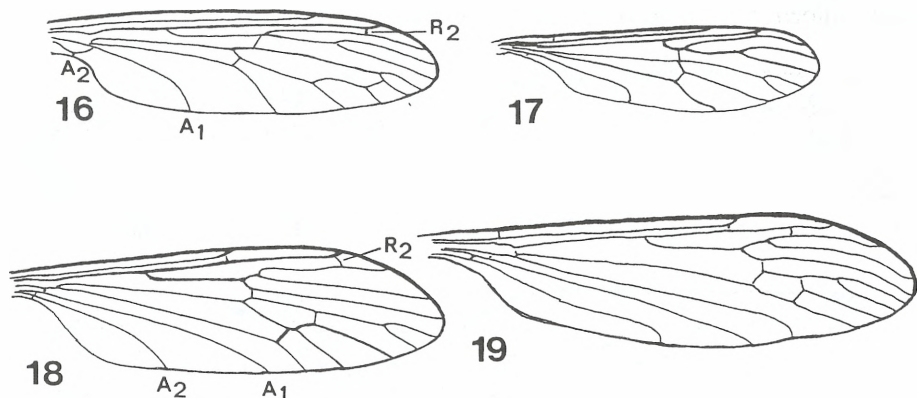


Rys. 15. Drzewo filogenetyczne muchówek utworzone na podstawie użytkowania muchówek kopalnych i współczesnych (KRZEMIŃSKI 1992, uproszczone).

JURA

Okres ten, trwający około 63 mln lat, zaznacza się w materiałach kopalnych wzrastającą ilością szczątków muchówek w stosunku do pozostałych grup owadów. Na wielu stanowiskach muchówki stają się dominującą fauną, co świadczy o gwałtownie wzrastającej liczebności tych owadów w ówczesnym środowisku. Swoją sukces ewolucyjny w tym okresie prawdopodobnie zawdzięcza muchówki opanowaniu środowisk wodnych i wodno-błotnych przez ich stadia larwalne. Widać ogromną plastyczność morfologiczną i adaptacyjną do nowych nisz ekologicznych i nowych źródeł pokarmu. Ciągłe usprawnianie lotu, widoczne w materiale kopalnym przez kolejne modyfikacje użytkowania skrzydeł, umożliwiło im szybkie opanowanie dużych obszarów, które być może przyczyniło się do wymierania niektórych linii Mecoptera, wypartych przez muchówki, które zajmowały ich nisze ekologiczne. Bogaty materiał kopalny z wielu dobrze dato-

wanych stanowisk pozwala coraz dokładniej opisać kolejne etapy ewolucji muchówek wyrażone w kolejnych modyfikacjach morfologicznych, dzięki którym owady te uzyskiwały tak ogromny sukces ewolucyjny, jaki możemy obserwować współcześnie.



Rys. 16–19. *Neoneura* kopalne i współczesne: 16. *Proptychoptera* sp. (Eoptychopteridae; środkowa jura); 17. *Ptychoptera* sp. (Ptychopteridae; współczesna). Strzałka wskazuje zredukowaną żyłkę R₂. 18, 19. *Polyneura* kopalne i współczesne: 18. *Architipula youngi* Krzem., najstarsza muchówka z rodziny Limoniidae (górny trias); 19. *Pseudolimnophila* sp., gatunek współczesny.

Najliczniejsze i najlepiej zachowane materiały kopalne dotyczące muchówek z pierwszych etapów ewolucji odkryto w Issyk-Kul (Kazachstan) w Azji Centralnej, które według ROHDENDORFA (1961, 1964) pochodziły z górnego triasu. Jednak okazało się, że warstwy, w których znajdują się Diptera, są nieco młodsze i są określone na dolną jurę, (prawdopodobnie synemur). Znalezione tam okazy przez długi czas były najstarszymi znanymi dowodami na istnienie prawdziwych Diptera w odległych epokach geologicznych.

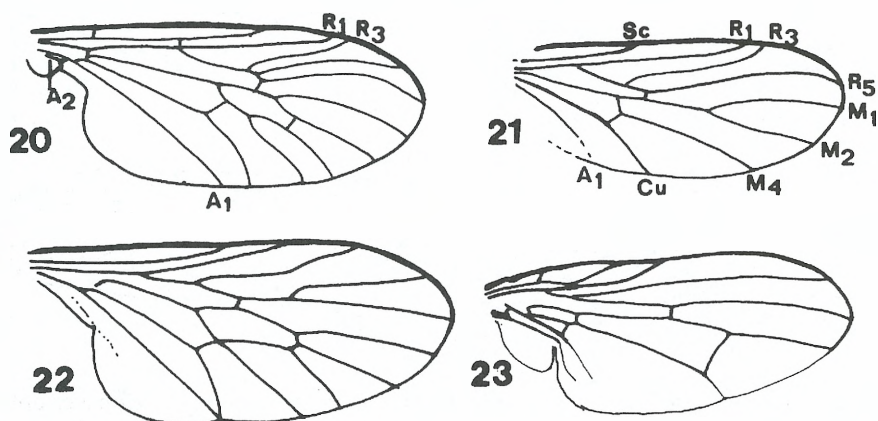
Nieco młodszą faunę muchówek z dolnej jury znaleziono w Niemczech (Dobbertin, Braunschweig, Grimmen — okres toark), natomiast w Anglii znaleziono nieliczne okazy w Dorset i Forhampton (okres synemur) oraz Dumbleton (toark). Poznano również kilka stanowisk w Azji, lecz nie są one tak dokładnie datowane, jak stanowiska z Niemiec i Anglii.

W dolnej jurze zdecydowanie dominują Diptera Nematocera, tworzące wówczas bogate zespoły. Natomiast Diptera Brachycera są nadal znane jedynie z bardzo nielicznych okazów.

W podrzędzie Diarchineura przeważają Tanyderidae. Najstarsze Psychodidae opisał ANSORGE (1994) z dolnej jury. Charakteryzują się użytkowaniem jeszcze pierwotniejszym niż współczesne Bruchomyiinae (obecnie najprymitywniejsza podrodzina Psychodidae) i bardzo podobnym do użytkowania małych Tanyderidae z rodzaju *Nannotanyderus*. Na tej podstawie można bez trudu prześledzić przejście pomiędzy Tanyderidae (rys. 8) a Psychodidae (rys. 9–11); udało się więc znaleźć bezpośrednie dowody na bliskie pokrewieństwo tych dwu rodzin. Jest to dowód nieoczekiwany przez badaczy opracowujących wyłącznie

muchówki współczesne: zaawansowane morfologicznie Psychodidae nie przypominają bowiem prymitywnych Tanyderidae; różnią się też stadiami larwalnymi.

Podrząd *Neoneura* nie był w historii rozwoju muchówek bogato reprezentowany, tym niemniej prawdopodobnie w niektórych środowiskach wilgotnych niektóre gatunki musiały być bardzo liczne. Z dolnej jury znamy tylko jedną rodzinę należącą do tego podrzędu — *Eoptychopteridae*.



Rys. 20–23. *Oligoneura* kopalne i współczesne: 20. *Yala argentata* Krzem. (*Procramptonomyiidae*; górny trias); 21. *Crosaphis anomala* EVANS (*Crosaphididae*; górny trias); 22. *Palaeobrachyceron willmanni* Ans. (*Brachycera*, *Rhagionidae*; dolna jura Niemiec); 23. *Fannia* sp., współczesne *Muscidae*.

Podrząd *Polyneura* był reprezentowany w dolnej jurze przez rodziny *Trichoceridae* i *Limoniidae*. O ile *Trichoceridae* są znajdowane sporadycznie, to liczne gatunki *Limoniidae* występują masowo w większości stanowisk (HANDLIRSCH 1906–1908, 1937–1939, BODE 1953, KALUGINA i KOVALEV 1985, 1986, KRZEMIŃSKI i KOVALEV 1988, KRZEMIŃSKI i ZESSIN 1990). Obie rodziny są reprezentowane wyłącznie przez wymarłe rodzaje, wyraźnie różniące się użytkowaniem od współczesnych.

Już w dolnej jurze liczne stają się muchówki z podrzędu *Oligoneura*. Radiację tej grupy stwierdza się w materiale kopalnym na podstawie okazów reprezentujących nowe rodziny: *Protorhyphidae*, *Anisopodidae*, *Heterorhyphidae*, *Protopleciidae*, *Pleciomimidae*, *Eoditomyidae*, *Eomycetophilidae*, *Pleciotungivoridae*, *Procramptonomyiidae*, *Chaoboridae*, *Rhaetomyidae* i *Chironomidae*. Nieco później pojawiają się między innymi *Siberhyphidae*, *Perissomatidae*, *Canthyloscelidae*. Wiele z tych rodzin przetrwało do chwili obecnej, odgrywając nadal istotną rolę we współczesnych biotopach.

W dolnej jurze bezwzględna dominacja *Nematocera* jest nadal wyraźnie widoczna. Z tego okresu poznano również nieliczne okazy *Brachycera* z wymarłych rodzin *Oligophrynidae* z Anglii (Dorset) i Azji (Issyk-Kul) oraz *Protobrachyceridae* i *Rhagionidae* z Niemiec.

W środkowej jurze następuje dalsze różnicowanie się muchówek *Brachycera*. Pojawiają się trzy nowe rodziny: *Vermileonidae*, *Mythicomyiidae*, *Rhagionempididae*. Wszystkie rodziny, oprócz wymarłej *Oligophrynidae* i *Rhagionempididae*

znanej jedynie ze środkowej i górnej jury, występują do chwili obecnej, a Rhagionidae stanowią istotny składnik współczesnej fauny Diptera.

Z Diptera Brachycera przeważnie są znajdowane nieliczne okazy, co może wynikać z tego powodu, że większość rodzin nie była bezpośrednio związana ze środowiskiem wodnym i w związku z tym miały mniejszą szansę zachować się w stanie kopalnym niż muchówki występujące masowo nad wodą. Dlatego tak zwane gatunki otwartych przestrzeni, doskonale latające, znajdujemy bardzo rzadko w materiale kopalnym. Diptera Brachycera, nawet te związane z wodami, są znajdowane liczniej dopiero od środkowej jury. Wydaje się, że rozwój i ekspansja większości rodzin Diptera Brachycera była dosyć ściśle skorelowana z rozwojem roślin okrytonasiennych, a w okresie późniejszym dodatkowo z radiacją ssaków. Zdecydowaną większość informacji o kopalnych Brachycera z ich pierwszych etapów radiacji zawdzięczamy takim badaczom, jak ROHDENDORF (1938, 1962), USSATCHEV (1968), KOVALEV (1981, 1982, 1985).

Charakterystyczną cechą wszystkich opisanych kopalnych gatunków jest bardzo prymitywne użytkowanie. Przedstawiciele Brachycera z bardziej apomorficznym (zredukowanym) użytkowaniem znamy dopiero z przełomu środkowej i górnej kredy.

Podsumowując, w okresie jurajskim niewątpliwie nastąpiło znaczne zróżnicowanie fauny Diptera i kopalne materiały pokazują ogromne możliwości adaptacyjne tych owadów, przejawiające się bardzo szybkimi zmianami morfologicznymi. Podrząd Oligoneura ukazuje swoje ewolucyjne możliwości zarówno w grupie Nematocera, jak i Brachycera. Te ostatnie są reprezentowane w jurze jedynie przez prymitywne rodziny zaliczane do grupy Asilomorpha (KOVALEV 1987), natomiast całkowicie brak jeszcze dowodów na obecność w jurze jakichkolwiek muchówek Brachycera z grupy Cyclorrapha.

KREDA

Kreda trwająca ponad 80 mln lat, rozpoczęła się około 145,6 mln lat temu i tradycyjnie jest dzielona na dolną i górną kredę. W ewolucji muchówek granica pomiędzy jurą a kredą jest bardzo rozmyta. W dolnej kredzie istnieje jeszcze bogata fauna triasowo-jurajska, ale jest to już wyraźnie jej okres schyłkowy. Fauna ta zaczyna wymierać a jednocześnie pojawiają się nowe rodziny i rodzaje, które będą dominować w trzeciorzędzie i czwartorzędzie aż do chwili obecnej.

Wielkie wymieranie Diptera nastąpiło na przełomie dolnej i górnej kredy, to jest około 90 mln lat temu. Niestety, z tego okresu, jak i z górnej kredy mamy bardzo niewiele stanowisk i informacji. Jedynie można z całą pewnością stwierdzić, że w górnej kredzie występowała już fauna Diptera bardzo podobna do fauny współczesnej zarówno na poziomie rodzin, jak i rodzajów. Wielki kryzys z Diarchineura przetrwały Tanyderidae i Psychodidae. Zwłaszcza ta ostatnia rodzina stawała się coraz liczniejsza w gatunki i rodzaje.

W podrzędzie Neoneura wymarły bardzo charakterystyczne dla okresu jurajskiego i dolnej kredy Eoptychopteridae, a przetrwały jedynie Ptychopteridae.

W podrzędzie Polyneura nieustannie dominują Limoniidae, lecz nie ma już typowych dla okresu triasowo-jurajskiego podrodzin Architipulinae i Eotipulinae. Pojawiają się współczesne Hexatominae, Limoniinae i Eriopterinae. Brak

z górnej kredy materiałów dotyczących Trichoceridae, prawdopodobnie wymarła większość rodzajów znanych z jury i dolnej kredy. Z początku górnej kredy znane są pierwsze Tipulidae.

Spośród Oligoneura liczne skamieniałości muchówek Brachycera wskazują na gwałtowną radiację tej grupy; większość dzisiejszych rodzajów i rodzin wywodzi się właśnie z górnej kredy.

Z dolnej kredy jest znana nastarsza kopalna żywica — tak zwany bursztyn libański — licząca około 120 mln lat i zawierająca inkluzje owadów, między innymi muchówek. Są to najstarsze owady, jakie możemy oglądać przestrzennie. Dzięki temu, że w żywicach zachowują się wszystkie struktury morfologiczne, można te owady badać prawie tak dokładnie, jak współczesne. Żywice kopalne stanowią także jedyną okazję studiowania owadów bardzo drobnych, które — jeśli nawet są zachowane w osadach — są najczęściej nieczytelne. W Polsce badaniem inkluzji takich drobnych muchówek z rodziny Ceratopogonidae (wymiary 1–3 mm) i rodzin pokrewnych zajmuje się prof. Ryszard SZADZIEWSKI z Uniwersytetu Gdańskiego (np. 1988).

TRZECIORZĘD

Trzeciorzęd rozpoczął się około 65 mln lat temu i trwał prawie 63,5 mln lat. Skończyła się era wielkich gadów. W ekosystemach lądowych niepodzielnie zaczęły dominować rośliny okrytonasienne, a wśród zwierząt wyższych ssaki i ptaki. Ewolucja owadów jest stosunkowo wolna, ale pojawiające się nowe nisze ekologiczne były stopniowo zajmowane przez nowe grupy owadów, w tym również muchówek.

Podrząd Oligoneura charakteryzuje się dalszą bardzo silną ekspansją Brachycera. Właśnie w trzeciorzędzie pojawia się aż 51 nowych rodzin, między innymi Bombyliidae, Conopidae, Agromyzidae, Drosophilidae, Muscidae, Sarcophagidae, Tachinidae.

Swoją ewolucyjny sukces niewątpliwie zawdzięczają Brachycera szybkiemu przystosowywaniu się do nowych nisz ekologicznych, powstających dzięki ewolucji roślin okrytozalążkowych i ssaków. Ogromna biomasa produkowana przez Angiospermae pociągała za sobą nagromadzanie się ściółki leśnej i eutrofizację zbiorników wodnych. Powstała w ten sposób bogata baza pokarmowa umożliwiła ewolucję zwierząt.

Na tle Brachycera, gwałtownie ewoluujących i zajmujących coraz więcej nisz ekologicznych, Nematocera, jeżeli chodzi o powstawanie nowych rodzin, wyglądają bardzo skromnie. Pojawiają się zaledwie 3 rodziny: Ditomylidae, Diadocidiidae, Ligistorrhinidae. Natomiast gwałtownej przebudowie podlegają rodziny na poziomie rodzajów. Jest to szczególnie widoczne w takich rodzinach, jak: Chironomidae, Mycetophilidae i pokrewnych rodzinach, Ceratopogonidae, Cecidomyiidae i Blephariceridae.

Wśród Brachycera swoją szansę wykorzystała również rodzina Muscidae, do której należy *Musca domestica* (much domowa). Jednak najstarsze okazy reprezentujące tę rodzinę są znane dopiero z eocenu (COCKERELL 1921); natomiast nie oznaczony okaz z rodzaju *Musca*, a więc bliski naszej musze domowej był podany przez ŁOMNICKIEGO (1894) z Borysławia na Ukrainie. Okaz ten jest

datowany na plejstocen i liczy około 30–35 000 lat, czyli z okresu, kiedy w Europie żył jeszcze neandertalczyk. Być może już wtedy rozpoczął się okres synantropizacji muchy domowej.

Przedstawione w tym artykule wnioski wynikają z analizy użytkowania skrzydeł kopalnych i współczesnych muchówek. Obecnie otworzyły się nowe możliwości badań molekularnych także okazów kopalnych, zachowanych w żywicach. Prace takie są prowadzone, ale ich wyniki nie zostały jeszcze opublikowane.

THE ORIGIN OF FLIES

Summary

Evolution of the Diptera began probably at the end of the Permian. The lineage branched off the Mecoptera. The first fossil fly, *Grauwogelia arzvilleriana* from France, is dated at the Lower/Middle Triassic, ca. 240 Ma. Since the Lower Jurassic, fossil Diptera become frequent in the sediments. Their best preserved feature is wing venation. It appears to be an excellent basis for studies on the phylogenetic system of the order; the more so that such a system can be extended also to the Recent Diptera. Tracing the transitions in the venation patterns, the following four main suborders of the Diptera (including also their living descendants) have been defined: Diarchineura, Neoneura, Polyneura and Oligoneura.

The historical order of appearance of dipteran families, as documented by the fossils, is presented.

LITERATURA

- ANSORGE J., 1994. *Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of northeastern Germany*. Palaeont. Z. 68(1/2), 199–210.
- BODE A., 1953. *Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen Oberr. Lias*. Palaeontographica, (A), 103 (1–4), 1–375, Stuttgart.
- COCKERELL T. D. A., 1921. *Fossil Arthropod in the British Museum - VI. Oligocene Insects from Gurnet bay, Isle of Wight*. Ann. Mag. Nat. Hist. 9(7), 453–490.
- EVANS J. W., 1971. *Some Upper Triassic Hemiptera from Mount Crosby, Queensland*. Mem. Queensl. Mus. 16, 145–51.
- EVENHUIS N., 1994. *Catalogue of the Fossil Flies of the World (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publ. Leyden, Netherlands. 600 pp.
- HANDLIRSCH A., 1906–1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. Bd. 1–3, 1430 S, Leipzig.
- HANDLIRSCH A., 1937–1939. *Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten*. Ann. Naturhist. Mus., Wien, 49, 1–240.
- HANDLIRSCH A., 1939. *Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. II Teil*. Ann. Naturhist. Mus. Wien.
- HENNIG W., 1972. *Insektenfossilien aus der unteren Kreide*. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 241, 1–67.
- HENNIG W., 1981. *Insect phylogeny*. Translated and edited by A.C. Pont. John Wiley and Sons. 1–514.
- KALUGINA N., 1986. *Infraotriady Tipulomorpha i Culicomorpha*. [W:] Nasekomye v rannemelovykh ekosistemakh Zapadnoj Mongolii. M., Nauka. 112–115.
- KALUGINA N., 1989. *New Mesozoic psychodomorph dipteran insects from Siberia (Diptera: Eoptychopteridae, Ptychopteridae)*. Paleontol. J. 23(1), 62–73.
- KALUGINA N. S., KOVALEV V. G., 1985. *Dvukrylyye nasekomyye yury Sibiri [Jurassic dipteran insects of Siberia]*. Nauka, Moscow, 198 pp.
- KALUGINA N., KOVALEV V., 1985. *Dvukrylyye yuri Sibiri*. M., Nauka. 1–198.
- KOVALEV V., 1981. *The oldest representatives of the Diptera with short antennae from the Jurzssic of Siberia*. Paleontol. J. 15(3), 84–100.

- KOVALEV V., 1982. *Some Jurassic Diptera - rhagionids (Muscida, Rhagionidae)*. Paleontol. J. 16(3), 87-99.
- KOVALEV V. G., 1983. *A new family of the Diptera from the Triassic deposits of Australia and its presumable descendants (Diptera, Crosaphididae fam. n., Mycetobiidae)*. Revue d'Entomologie de l'URSS. 62(4), 800-805.
- KOVALEV V., 1985. [W:] KALUGINA, N. i V. KOVALEV, 1985.
- KOVALEV V.G., 1987. *Classifications of the Diptera in the light of palaeoentomological data. [W:] Two-winged insects: systematics, morphology and ecology*. USSR Acad. Sci., Zool. Inst. Petersburg, 40-48 pp.
- KRZEMIŃSKI W., 1992. *Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 65, 39-59.
- KRZEMIŃSKI W., KOVALEV V., 1988. *The taxonomic status of Architipula fragmentosa (BODE) and the family Eoasilidae (Diptera) from the Lower Jurassic*. Systematic Entomology, 13, 55-56.
- KRZEMIŃSKI W., KRZEMIŃSKA E., PAPIER F., 1994. *Grauwogelia arzvilleriana sp. n. — the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France)*. Acta zool. cracov., 37(2), 95-99.
- KRZEMIŃSKI W., LUKASCHEVITCH L., 1993. *Ansorgiidae, a new family from the Upper Jurassic of Kazakhstan (Diptera, Ptychopteromorpha)*. Acta zool. cracov., 35(3), 593-596.
- KRZEMIŃSKI W., TESKEY H., 1987. *New taxa of Limoniidae (Diptera: Nematocera) from Canadian Amber*. Can. Ent. 119, 887-892.
- KRZEMIŃSKI W., ZEISSIN W., 1990. *The Lower Jurassic Limoniidae from Grimmen (GDR)*. Dtsch. ent. Z., N. F., 37(1-3), 39-43.
- ŁOMNICKI A. M., 1894. *Fauna pleistocenica insectorum Boryslaviensium*. Muzeum im. Dzieduszyckich. Lwów, 116p.
- RIEK E. F., 1977. *Four-winged Diptera from the Upper Permian of Australia*. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 101(4), 250-255.
- ROHDENDORF B. B., 1938. *Dipterous insects of the Mesozoic Karatau. I. Nematocera and Brachycera*. Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk ZSSR 35, 1-180.
- ROHDENDORF B. B., 1957. *Palaeontological investigations in USSR*. Trudy Paleont. Inst. [In Russian]. 66, 1-101.
- ROHDENDORF B. B., 1961. *The oldest infraorders of Diptera from the Triassic of Middle Asia*. Paleont. Żur. 2, 90-100.
- ROHDENDORF B.B., 1962. *Arthropoda-Tracheata and Chelicerata*. [W:] *Textbook of Palaeontology USSR*, 9, 1-561.
- ROHDENDORF B. B., 1964. *The historical development of the Diptera*. Trudy paleont. Inst. 100, 1-311.
- SHCHERBAKOV D. E., LUKASHEVICH, E. D., BLAGODEROV V. A., 1995. *Triassic Diptera and initial radiation of the order*. An International Journal of Dipterological Research 6(2), 75-115.
- SZADZIEWSKI R., 1988. *Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber*. Pol. Pis. Entomol. 57, 3-283.
- TILLYARD R.J., 1929. *Permian Diptera from Warner's Bay*. N.S.W. Nature, 123, 778-779.
- TILLYARD R.J., 1937. *The ancestors of the Diptera*. Nature, 139, 66-67.
- USSATCHEV 1968. *New Jurassic Asilomorpha (Diptera) in Karatau*. Entomol. Obozr. 47, 617-28.
- WOOTTON R. J., ENNOS A. R., 1989. *The implications of function on the origin and homologies of the dipterous wing*. Systematic Entomology, 14, 507-520.