

## Systematik und Phylogenese

Von W. HENNIG

*Mit 13 Abbildungen im Text*

Systematische Arbeiten bilden in erster Linie den Inhalt der ersten Bände der Berliner Entomologischen Zeitschrift.

Darüber wird sich niemand wundern, denn die Systematik stand ja überhaupt am Anfang unserer Wissenschaft.

Inzwischen sind 100 Jahre vergangen und 200 Jahre seit LINNÉ, aber systematische Arbeiten bilden immer noch einen sehr wesentlichen Teil des Inhaltes unserer Zeitschriften. Bei einem Jubiläum wie dem heutigen drängt sich daher ganz von selbst die Frage auf, ob das, was wir heute Systematik nennen, denn wirklich noch dasselbe ist wie das, was vor 100 und 200 Jahren so hieß bzw. die Frage, was denn unsere heutige Situation vor der damaligen auszeichnet.

Auf den ersten Blick scheint sich freilich nicht viel geändert zu haben: Artbeschreibungen, Beschreibungen neuer Gattungen, Bestimmungstabellen, Monographien größerer Gruppen bilden heute wie damals den Inhalt systematischer Arbeiten. Und der Artbegriff, der eine so zentrale Bedeutung für die Systematik hat, ist wie viele andere wissenschaftliche Grundbegriffe aus dem vorwissenschaftlichen Denken übernommen worden:

In der Sintflutzerzählung erhält NOAH die Aufforderung: „Und Du sollst in den Kasten tun allerlei Tiere von allem Fleisch, je ein Paar Männlein und Weiblein, daß sie lebendig bleiben bei Dir. Von den Vögeln nach ihrer Art, von dem Vieh nach seiner Art und von allerlei Gewürm auf Erden nach seiner Art; von dem allen soll je ein Paar zu Dir hineingehen, daß sie leben bleiben.“

Es scheint mir, daß in dieser Anweisung an NOAH schon durchaus klar zum Ausdruck kommt, was auch wir meinen, wenn wir heute gern die Art als „Fortpflanzungsgemeinschaft“ definieren: die Vorstellung, daß die ganze Formenmannigfaltigkeit der Tierwelt auf natürliche Weise in eine Anzahl von Gruppen gegliedert ist, die sich durch das Mittel der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung bei Bestand erhalten und ergänzen.

In dieser Hinsicht können wir Systematiker uns in einem durchaus ernsthaften Sinne als Nachfolger NOAHs fühlen, die sich bemühen, von jeder Tierart wenigstens ein Männchen und ein Weibchen in den Kasten zu tun.

Aber die zoologische Systematik wäre eine merkwürdige Wissenschaft, wenn sich ihre Aufgaben und Fragestellungen und auch ihre grundsätzlichen Erkenntnisse in 100 und 200 Jahren oder sogar seit vorwissenschaftlicher Zeit nicht geändert und vertieft hätten. Die Frage „Was haben wir dazu gelernt?“ läßt sich also nicht beiseite schieben. Zunächst das eine, daß wir wissen, um wieviel größer die Zahl der Arten ist als man früher dachte. Wenn LINNÉ, der 1758 4236 Tierarten verzeichnete, auch zweifellos nicht geglaubt haben wird, damit den größten Teil der existierenden Tierarten zu kennen, so wird er sich doch nicht vorgestellt haben, daß allein die Zahl der Insektenarten, oder vielleicht schon die der Käferarten, eine Million übertrifft, wie wir heute wissen.

Man soll diese Entwicklung unserer Kenntnisse nicht für zu unwichtig halten. Sie ist ein Teil der geistesgeschichtlichen Entwicklung, die den Menschen während der letzten Jahrhunderte aus dem Mittelpunkt einer zeitlich und räumlich verhältnismäßig leicht übersehbaren Welt vertrieben hat, und die ihn zwingt, immer mehr zum Spezialisten zu werden.

Aber wichtiger für uns ist die Tatsache, daß viele dieser neuen Arten, die seit LINNÉ und auch seit der Zeit von vor 100 Jahren beschrieben worden sind, nicht aus fernen Ländern und Erdteilen gekommen sind, die man damals nur wenig kannte, sondern daß sie, forschungstechnisch gesehen, aus der Auflösung schon früher bekannter Arten entstanden sind.

Wir wissen ja alle, daß mit den alten Artbeschreibungen, selbst wenn sie sehr viel jünger als 100 Jahre alt sind, meist nicht viel anzufangen ist. Allzuoft stellt sich heraus, daß von dem alten Autor 2, 3, 4 oder noch mehr Arten miteinander vermengt worden sind. Daß wir diese Arten heute unterscheiden können, liegt nur zum Teil an der besseren Untersuchungstechnik, daran z. B., daß wir uns heute nicht mehr mit der Handlupe begnügen. Mehr noch liegt das an unserem vertieften Einblick in die natürlichen Verhältnisse: Wir sind heute darauf aufmerksam geworden, daß die Artunterschiede oft viel geringfügiger, die Artgrenzen viel enger gezogen sind als man früher dachte, und daher finden wir sie nun auch. Das alles hat dazu geführt, daß wir heute ganze Komplexe von Arten unterscheiden, dort, wo man früher nur eine einzige Art erkennen konnte.

Dieser Prozeß ist so heftig im Gange, daß z. B. manche Familienmonographien in LINDNERS „Fliegen der paläarktischen Region“, die in den 30er Jahren erschienen sind, heute schon ganz veraltet sind und nur mit großer Vorsicht benutzt werden dürfen, weil eben zu viele der darin behandelten Arten sich als solche Artenkomplexe erwiesen haben.

Nicht überall wird die Bedeutung dieser Entwicklung begriffen. So las ich vor kurzem in dem Büchlein eines Amateurentomologen die Warnung an die Systematiker, es mit der Aufsplitterung der Arten bei den Käfern so weiter zu treiben wie bisher. Dem könnten die Amateurentomologen nicht mehr folgen, und wenn das so weiterginge, müsse man befürchten, daß sie, die schon jetzt so selten geworden seien, ganz ausstürben.

Hier scheint eine völlige Verkennung der Sachlage vorzuliegen. Der Systematiker, der einige Individuen als Angehörige einer bestimmten Art, *Musca domestica*,



ansieht und in seinen Kasten tut, befindet sich in derselben Lage wie ein Kriminalpolizist, der einen Mann festnimmt, weil er bestimmte Merkmale eines Steckbriefes an ihm festgestellt hat. Nicht weil der Mann eine bestimmte Tätowierung auf dem linken Unterarm hat, wird er festgenommen, sondern weil Grund zu der Annahme besteht, daß diese Tätowierung ihn als Angehörigen einer bestimmten Bande ausweist, die von der Polizei gesucht wird.

So ist es in der Artsystematik. Nicht weil bestimmte Individuen bestimmte Merkmale gemeinsam haben, gehören sie zur selben Art, sondern bestimmte Merkmale können solange als Artmerkmale gelten, solange Grund zu der Annahme besteht, daß sie als Steckbriefmerkmale zur Erfassung einer Gruppe von Individuen wertvoll sind, die sich als Fortpflanzungs-Gemeinschaft von anderen Gruppen getrennt hält.

Wir wissen nun schon lange von Vögeln und anderen Wirbeltieren und neuerdings in steigendem Umfange von den Insekten mit aller Sicherheit, daß Fortpflanzungs-Gemeinschaften, die unvermischt nebeneinander leben, also verschiedene Arten, sich häufig nur durch äußerst geringfügige Merkmale voneinander unterscheiden.

Daher werden weder Zweckmäßighkeits-Überlegungen, noch irgendwelche anderen außerwissenschaftlichen Gründe die wissenschaftliche Systematik davon abhalten können, auch geringfügigste Merkmale als Artmerkmale zu werten, wenn Grund zu der Annahme besteht, daß in einem bestimmten Falle so geringfügige Merkmale wirklich verschiedene Arten trennen.

Gerade diese Erkenntnis aber, daß die morphologischen Merkmale in der Systematik keinen Eigenwert haben, sondern nur als Steckbriefmerkmale für etwas anderes dienen, was hinter ihnen steht, verleiht der Warnung unseres Amateur-entomologen eine merkwürdige Ambivalenz: Tatsächlich läßt sich aus der besonderen Rolle, die die Merkmale in der Systematik spielen, nicht nur eine Rechtfertigung für den Systematiker ableiten, der auch geringfügigste Merkmale als Artmerkmale wertet, sondern ebenso auch eine Warnung.

Mindestens ebenso charakteristisch für die moderne Systematik wie die Erkenntnis, daß die Zahl der Arten viel größer und ihre Unterscheidung oft viel schwieriger ist, als man sich das früher träumen ließ, ist nämlich die andere Erkenntnis, daß nicht alles, was sich, auch an Individuen-Gruppen, unterscheiden läßt, zu verschiedenen Arten gehört.

Auch diese Erkenntnis ist an sich keineswegs neu. Aber die Erkenntnis, daß die Arten keineswegs in sich einheitliche Gebilde sind, hat sich in neuerer Zeit doch gewaltig vertieft und ist von entscheidender Bedeutung für die moderne Systematik geworden.

Zeitweise stand die Entdeckung der geographischen Variationen und das Studium geographischer Rassenkreise im Mittelpunkt des Interesses. Neben der geographischen aber gibt es ökologische Rassenbildung. Geographische und ökologische Rassenbildung, genetisch und nicht genetisch bedingte individuelle Variabilität, Generationsunterschiede, Geschlechtsunterschiede und Unterschiede zwischen verschiedenen Metamorphose-Stadien können, wenn sie bei einer Art zusammentreffen, dieser eine außerordentlich komplizierte und schwer zu durch-

schauende intraspezifische Struktur verleihen. Die Warnung, alle feststellbaren Unterschiede, auch wenn es Gruppenunterschiede sind, als Artunterschiede zu werten, besteht also zu Recht.

Das Charakteristische unserer heutigen Situation besteht also darin, daß wir heute viel deutlicher als frühere Zeiten wissen, daß die Unterschiede, die zwischen verschiedenen Arten bestehen, weder größer noch von anderem Charakter sind oder doch zu sein brauchen als diejenigen, die als Gruppenunterschiede innerhalb der Arten auftreten.

Für die Praxis und für die Beziehungen der Systematik und der Systematiker zu anderen Wissenschaften ist das sehr wichtig. Es bedeutet 1. daß die Entscheidung, ob zwei sich morphologisch voneinander unterscheidende Individuen-Gruppen als verschiedene Arten anzusehen sind oder nicht, immer häufiger mit den traditionellen Methoden des bloßen Abschätzens der morphologischen Merkmale nicht mehr getroffen werden kann; und es bedeutet 2., daß die bloße Artangabe heute in vielen Fällen nicht mehr genügt, wenn biologische Untersuchungen beschrieben werden sollen.

Wenn ein Systematiker gebeten wird, einige Tiere zu bestimmen, d. h. ihre Artzugehörigkeit festzustellen, so geschieht das von seiten des Bittstellers stets in der Erwartung, daß ihm mit dem Artnamen gleichsam der Schlüssel zu einem Schließfach ausgehändigt werden wird. In diesem Schließfach hofft er alles zu finden, was bisher über diese Art schon festgestellt worden ist. Und in diesem Schließfache will er dann den Bericht über seine eigenen Untersuchungen und Beobachtungen deponieren.

Die Einsicht in die komplizierte Struktur vieler Arten und die Beobachtung des geringen Abstandes vieler Arten voneinander hat uns nun den Blick dafür geschärft, daß es etwas dogmatische Voraussetzungen sind, auf denen diese Erwartung beruht. Für manche Zwecke kann es genügen, die Artengruppe, also etwa die Gattung oder Untergattung, zu kennen, zu der bestimmte Individuen gehören. Die Forderung nach einer Artbestimmung ist dann also unnötig streng. Für viele Zwecke aber genügt nicht einmal die Artbestimmung, eben weil wir die Bedeutung der komplizierten intraspezifischen Struktur vieler Arten erkannt haben.

Wir wissen seit langem, daß z. B. bei Malaria-Untersuchungen die Kenntnis der *Anopheles*-Art nicht genügt. Um eine Malaria-Lage beurteilen zu können, muß man intraspezifische Gruppen kennen, die sich morphologisch bei den Imagines nicht unterscheiden lassen. Und diese Fälle mehren sich von Jahr zu Jahr.

Für die Gallmücken z. B. stellt BARNES fest, daß es für den angewandten Entomologen und für den Pflanzenzüchter in sehr vielen Fällen nicht mehr genüge, nahe verwandte Gallmücken-Gruppen nach morphologischen Kriterien zu unterscheiden, weil auch Gruppen, die als tote Individuen keinerlei morphologische Unterschiede zeigen und folglich nicht unterscheidbar sind, sich doch in der Lebensweise voneinander unterscheiden, Rübenfliege, Fritfliege und die große Stubenfliege, die im Zusammenhang mit der DDT-Resistenz heute in den Mittelpunkt des Interesses gerückt ist, das sind nur wenige Beispiele praktisch wichtiger Dipteren, von denen heute bekannt ist, daß sie eine komplizierte intraspezifische Struktur besitzen oder bei denen die Frage noch nicht entschieden ist, ob eine einzige Art oder ein Komplex nahe miteinander verwandter Arten anzunehmen ist.



Die Systematik ist heute im Hinblick auf alle diese komplizierten und ungeklärten Fälle in einer eigenartigen Lage. Sie kann sich nicht, wie etwa die Genetik, auf die genaue Untersuchung weniger Modellbeispiele beschränken.

Wenn ein Systematiker etwa um Auskunft über die Rübenfliege, dem Komplex *Pegomyia hyoscyami*, gebeten wird, dann wird der Auskunftsuchende kaum mit der Mitteilung zufrieden sein, daß hier komplizierte Verhältnisse vorliegen, die im einzelnen zwar ungeklärt, im Prinzip aber anderen genauer untersuchten Fällen ähnlich sein dürften. Er wird vielmehr konkrete Daten über den ganz speziellen Fall *Pegomyia hyoscyami* verlangen.

Wenn der Systematiker diese Forderung auch anerkennt, so wird ihm doch nichts anderes übrigbleiben als dem Auskunft Suchenden zu empfehlen, sich selbst an die Arbeit zu machen, um den Fall zu klären. Er selbst kann das nicht tun, weil die traditionellen Methoden des rein morphologischen Vergleiches toter Individuen hier, wie wir gesehen haben, nicht mehr ausreichen, und weil er mit Rücksicht auf seine anderen Aufgaben die notwendigen Freilandbeobachtungen, Zuchten, Kreuzungs- und Übertragungsexperimente nicht selbst durchführen kann.

Die Grenzen zwischen der Systematik und den anderen biologischen Wissenschaften verwischen sich also. Wir sehen heute, daß die Systematiker an den großen Sammlungsinstituten, den traditionellen Forschungsstätten der Systematik, die Aufgaben der Artsystematik nur noch bis zu einem gewissen Grade lösen können. Die Feinarbeit wird von anderen übernommen. So sehen wir heute schon vielfach, daß die Detailarbeit in der Systematik der Gattung *Drosophila* in genetischen Instituten von genetisch geschulten Bearbeitern und die Bearbeitung der Gallmücken und Blattläuse in landwirtschaftlichen und angewandt-entomologischen Instituten durchgeführt wird, wo die Möglichkeit zu Zuchten in großem Maßstabe, zu Kreuzungs- und Übertragungsversuchen besteht. Man kann leicht voraussehen, daß die weitere Klärung der systematischen Fragen in der Fritfliegen- und in der Rübenfliegengruppe, wahrscheinlich auch bei der Stubenfliege, denselben Weg gehen wird, um nur wenige Beispiele zu nennen.

Legen wir uns nun Rechenschaft darüber ab, was wir unter dem Gesichtspunkte der anfangs gestellten Frage nach dem Verhältnis unserer heutigen Systematik zu der vor 100 und 200 Jahren über das Artproblem sagen können. Da müssen wir feststellen, daß wir Systematiker uns noch immer dem Auftrage verpflichtet fühlen, der an unseren Ältervater NOAH ergangen ist: „Nimm ein Pärchen von jeder Art und tue es in den Kasten“. Aber das naive Vertrauen in die Lösbarkeit dieser Aufgabe haben wir verloren. Wir glauben nicht mehr, daß es auch nur im Prinzip möglich wäre, die gesamte Schöpfung nach einer neuen Sintflut aus dem zu reproduzieren, was wir in den Kasten bekommen können. Zwar sind wir nach wie vor überzeugt, daß es Arten in der Natur wirklich gibt. Aber diese Arten sind uns nicht mehr etwas so Einfaches, wie sie es wohl früheren Systematikern gewesen sind. Die einfache Gleichung Art = Fortpflanzungsgemeinschaft gilt uns nur noch als ein selten verwirklichter Idealfall, in dem die konservativen Kräfte, die sich aus der bisexuellen Fortpflanzungsweise ergeben, den zentrifugalen, die auf einen Zerfall der Fortpflanzungsgemeinschaft hinwirken, einander die Waage halten.

Die Arten sind uns aus einfachen und konstanten Gebilden zum Wirkungsfelde von Kräften geworden. Es ist den Systematikern also in den letzten 100 oder 200 Jahren dasselbe geschehen, was auch anderen Wissenschaften in der gleichen Zeit geschehen ist. Den Physikern z. B., deren Atome sich aus kleinen, stabilen Billardkugeln zu höchst komplizierten und dynamischen Gebilden verwandelt haben.

Auf unserem Gebiete der biologischen Systematik hängt die Veränderung natürlich auf engste mit einem Ereignis zusammen, daß zeitlich mit der Gründung der Deutschen Entomologischen Gesellschaft fast zusammenfällt, mit dem Auftreten bzw. dem Durchbruch der Deszendenztheorie. Wir können der Frage im einzelnen nicht nachgeben, in welcher Weise unsere heutigen Vorstellungen aus den Wechselbeziehungen zwischen den Erkenntnissen der Deszendenztheorie und denen der Systematik sich ergeben haben. Jedenfalls aber steht seit 100 Jahren auch über der Systematik nicht mehr allein der Name LINNÉs, sondern unverrückbar auch der Name DARWINS. Das wird sich ganz deutlich zeigen, wenn wir jetzt nach dem Artproblem noch die andere wesentliche Aufgabe der Systematik etwas genauer betrachten.

Selbst wenn der Systematiker seine, wie wir sagten, von NOAH übernommene Aufgabe vollständig gelöst, alle Arten erkannt und auch ihre innere Struktur aufgegliedert hätte, könnte er sich nicht zur Ruhe setzen. Er hätte dann zwar die Arten, aber noch kein System. Es bliebe ihm also dann noch auf jeden Fall die Aufgabe, ein System aufzustellen.

Wie das System aussieht, an dem die Systematik neben der Aufgabe, von der wir bis jetzt gesprochen haben, von jeher arbeitet, ist allgemein bekannt: Arten werden zu Gattungen zusammengefaßt, diese zu Familien, diese zu Ordnungen, Klassen usw. Dieser Typus eines Systems wird als „Hierarchisches System“ bezeichnet. Mancher Systematiker glaubt, das sei die einzig mögliche Form eines Systems. Aber das ist nicht der Fall. Schon der Hinweis auf das Periodische System der Elemente kann das zeigen. Hier handelt es sich um einen ganz anderen Systemtypus. Dieses Beispiel zeigt zugleich, daß bei der Ordnung einer Mannigfaltigkeit die Wahl des Systemtypus nicht gleichgültig ist. Wenn die Entdeckung (wohlgemerkt: „die Entdeckung“) des Periodischen Systems der Elemente mit Recht eine naturwissenschaftliche Entdeckung ersten Ranges genannt worden ist, so liegt das nur daran, daß hier die Wahl des Systemtypus dem Strukturbild bestimmter Beziehungen entspricht, die zwischen den im System untergebrachten Elementen bestehen. Oder anders ausgedrückt: die geniale Wahl des richtigen Systemtypus hat hier die Entdeckung wichtiger Beziehungen zwischen den Elementen ermöglicht.

Wie steht es nun in dieser Hinsicht mit dem System der Zoologie? Der hierarchische Systemtypus ist in neuester Zeit von WOODGER genauer untersucht worden. GREGG hat die Ergebnisse dieser Untersuchungen in seinem Buche „The Language of Taxonomy“ dargestellt. Das geschieht mit den Methoden der symbolischen Logik. Meiner Ansicht nach ist das Unternehmen von WOODGER und GREGG außerordentlich wichtig, denn es klärt mit Methoden, die jede Unklarheit und jeden Widerspruch ausschalten, die Eigenschaften des hierarchischen System-



typus und fügt sie in die wissenschaftliche Mengenlehre ein. Jeder Systematiker sollte sich daher mit diesen Fragen beschäftigen.

Die Definition des „hierarchischen Systems“ lautet nach WOODGER: HR = the set in which any relation  $z$  is a member if and only if ( $z \in \text{One-Many}$ ) and ( $z \in \text{UN} = z_{po} \{B, z\}$ ).

Ich versuche nicht, den Wortlaut dieser Definition ins Deutsche zu übersetzen. Man kann den Inhalt, die Aussage, dieser Definition auch anschaulich darstellen

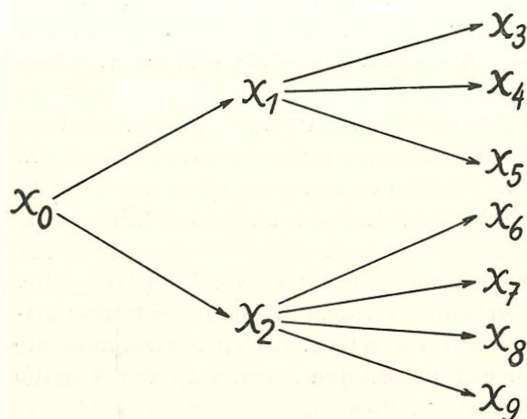


Abb. 1. Struktur der zwischen den Elementen einer „Hierarchie“ bestehenden Beziehungen.  
Nach GREGG

(Abb. 1). Sie besagt, daß die Elemente, aus denen sich die im System geordnete Menge zusammensetzt, paarweise geordnet sind durch einseitig gerichtete Beziehungen. Das sind Beziehungen, wie sie etwa zwischen Mutter und Kind, Vater und Sohn, Vorgesetztem und Untergebenem bestehen. Diese Beziehungen sind in der Abbildung durch Pfeile dargestellt. Es gibt auch Beziehungen, die nicht einseitig gerichtet sind, wie die etwa zwischen zwei Brüdern. Hier sind die Elemente beliebig vertauschbar. Solche Beziehungen sind es also nicht,

die zwischen je zwei Elementen einer Hierarchie bestehen.

Stellt man also wie gesagt, die in einer Hierarchie bestehenden Beziehungen durch einseitig gerichtete Pfeile dar, dann gilt weiterhin

1. daß bei jedem Element der Hierarchie nur 1 Pfeilspitze liegen darf, während mehrere Pfeile von ihm ausgehen können,
2. daß es 1 und nur 1 Element gibt, von dem nur Pfeile ausgehen, zu dem aber kein Pfeil hinführt. WOODGER und GREGG nennen dieses Element „beginner“,
3. daß alle Elemente, zu denen ein Pfeil hinführt, die also an einer Pfeilspitze liegen, auch durch einen Pfeil oder eine Folge von Pfeilen mit dem „beginner“ verbunden sind.

Wenn diese Bedingungen bei einer Menge erfüllt sind, spricht man nach WOODGER von einer Hierarchie.

Die Untersuchungen WOODGERS beziehen sich nur auf die formale Seite des Problems. Es ist also gleichgültig, ob es sich bei der betrachteten Menge um ein Protozoenindividuum und seine Teilungsprodukte handelt oder um Karl den Großen und seine Nachkommenschaft oder um die Beamten einer Verwaltungsbehörde oder um die Priesterschaft einer Kirche (Hierarchie heißt, nebenbei gesagt, ja Priesterherrschaft).

Sehr wichtig aber ist die Tatsache, daß die Frage, ob eine zu untersuchende Menge eine Hierarchie darstellt oder nicht, d. h. also die Frage, ob der hierarchische Systemtypus der für die Ordnung dieser Menge adäquate Systemtypus ist, nicht willkürlich entschieden werden kann. Sie wird vielmehr entschieden durch die Art der Beziehungen, die zwischen den Elementen dieser Menge objektiv bestehen, die also bestehen, gleichgültig, ob ein Mensch da ist, der sie beachtet und erkennt, oder nicht.

Wir müssen nun untersuchen, ob es Gründe gibt, die den hierarchischen Systemtypus, den wir für unser Zoologisches System von jeher verwenden, als denjenigen Systemtypus erscheinen lassen, der seinem Zwecke wirklich angemessen ist.

Die Menge, die im Zoologischen System geordnet erscheint, ist die Gesamtheit aller Tierarten. Wir müssen also fragen, ob zwischen diesen Tierarten Beziehungen bestehen, von denen die oben angeführten Bedingungen WOODGERS erfüllt werden; und zwar müßten das Beziehungen sein, die zwischen dieser Arten objektiv bestehen, unabhängig davon, ob ein Mensch da ist, der sie erkennt, oder nicht.

Um diese Frage zu beantworten, müssen wir ganz kurz noch einmal zum Artproblem zurückkehren. Dabei erinnern wir uns der Feststellung, daß die kurze Formel  $\text{Art} = \text{Fortpflanzungsgemeinschaft}$  den Kern dessen, was wir unter einer Art verstehen, ganz gut zu treffen schien. Graphisch dargestellt sieht das so aus wie in Abb. 2: Wenn wir die genealogischen Beziehungen zwischen den jetzt ebenden Individuen darstellen und uns erinnern, daß jedes Individuum 2 Eltern hat, dann würden wir also ganze Komplexe von Individuen finden, die in der Zeit durch solche genealogischen Beziehungen miteinander verbunden sind. Zwischen diesen Individuenkomplexen würden wir Lücken finden, die nicht durch genealogische Linien überbrückt sind. Diese Lücken entsprechen natürlich den Artgrenzen, die Individuenkomplexe selbst den Arten. Man kann sich das ganze in die Zukunft fortgesetzt denken und da würde sich zunächst nichts ändern: die Lücken zwischen den Arten würden unüberbrückt bestehen bleiben.

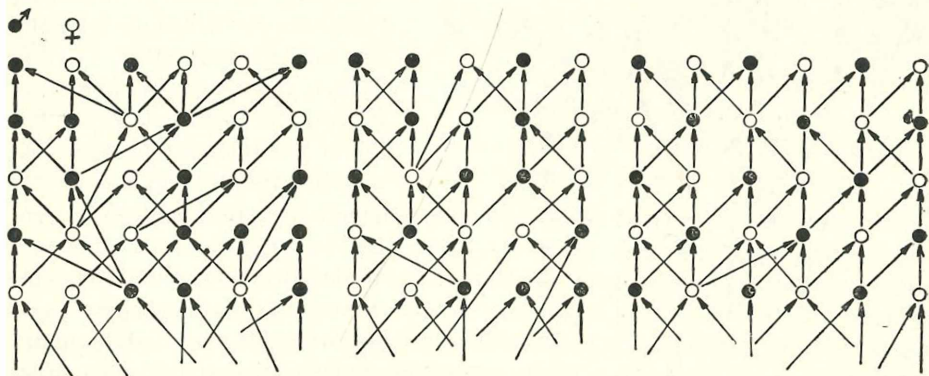


Abb. 2. Schema der genealogischen Beziehungen, die zwischen den Individuen dreier Arten theoretisch bestehen



Nun belehrt uns die moderne Genetik darüber, wie neue Arten entstehen (Abb. 3, unten): Dadurch, daß den Fortpflanzungsbeziehungen der Individuen Schranken gesetzt werden, entstehen im Strome der genealogischen Beziehungen neue Lücken, d. h. es entstehen neue Artgrenzen, neue Arten. Wie DOBZHANSKY und viele andere annehmen, spielen geographische Schranken dabei die Hauptrolle.

Aus diesen, von der Erfahrung gelieferten Tatsachen über die Entstehung neuer Arten können wir die Annahme ableiten, daß auch die heute zwischen den Arten bestehenden Lücken in der Vergangenheit einmal auf die gleiche Weise, durch Auftreten von Schranken entstanden sind. Das bedeutet also, daß wir die Lücken der genealogischen Beziehungen, die heute zwischen verschiedenen Arten bestehen, überbrückt finden würden, wenn wir in die Vergangenheit zurückgehen könnten. Verfolgen wir beispielsweise den Strom der genealogischen Beziehungen, die zwischen den Individuen der Art B bestehen nach rückwärts und tun wir dasselbe von der Art C aus, dann würden wir uns eines vergangenen Tages im Bereiche ein und derselben Art A finden, die wir als die gemeinsame Stammart von B und C bezeichnen können.

Nennen wir nun diese genealogischen Ströme, die verschiedene Arten miteinander verbinden, phylogenetische Beziehungen dieser Arten und stellen wir sie vereinfacht durch Linien oder Pfeile dar (Abb. 3, oben). Für die Struktur der phylogenetischen Beziehungen, die nach Aussage der Deszendenztheorie zwischen allen Arten bestehen müssen, ergibt sich dann zwangsläufig das in Abb. 4 dargestellte Bild.

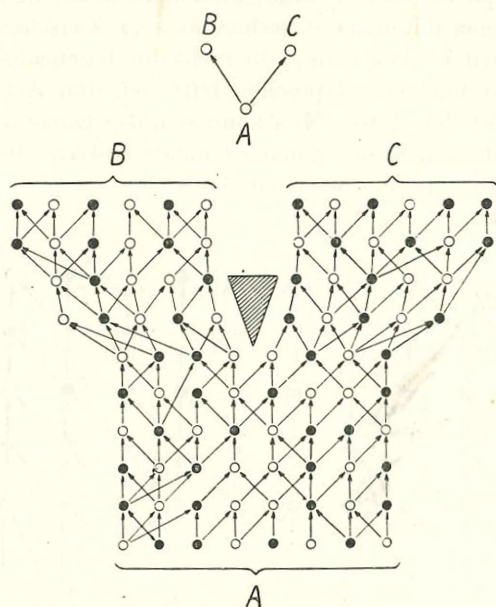


Abb. 3. Schematische Darstellung des Vorganges der Artspaltung

Es liegt auf der Hand, daß dieses Strukturbild der phylogenetischen Beziehungen genau übereinstimmt mit dem Strukturbild der Beziehungen, die zwischen den Komponenten einer Menge bestehen, die nach WOODGERS Definition als Hierarchie bezeichnet werden muß (Abb. 1). Wir können das beweisen, wenn wir WOODGERS Definition Punkt für Punkt mit dem vergleichen, was wir über die Struktur der phylogenetischen Beziehungen wissen. Das bedeutet aber nichts anderes, als daß der hierarchische Systemtypustatsächlich der angemessene Ausdruck für die Darstellung der phylogenetischen Beziehungen ist.

Die beiden Darstellungen Abb. 4, I und II entsprechen einander:

Jeder Kreis in einer der Darstellungen entspricht einem Kreise in der anderen. Die Pfeile der Darstellung II. kommen in I. dadurch zum Ausdruck, daß die Kreise jeweils alle untergeordneten Kreise umfassen. In Darstellung I. ist das Wesentliche des Hierarchischen Systems gleichsam auf eine Dimension reduziert. Daraus ergibt sich, daß auch eine rein textliche Darstellung, die das System ja in linear fortschreitender Folge beschreiben muß, eine durchaus angemessene Darstellung des phylogenetischen Systems sein kann, was manchmal bezweifelt worden ist.

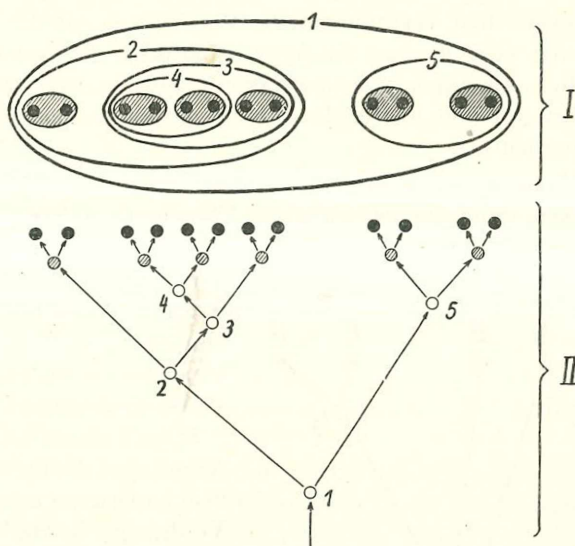


Abb. 4. Schema der zwischen den Arten einer monophyletischen Gruppe bestehenden phylogenetischen Beziehungen in verschiedener Darstellungsform (I und II)

Seit dem Auftreten der Deszendenztheorie ist die möglichst vollständige Erfassung und Darstellung der zwischen den Arten bestehenden phylogenetischen Beziehungen eine unabwiesbare Aufgabe der Zoologie bzw. der Biologie. Sie wird gelöst durch Aufstellung eines phylogenetischen Systems, das, wie wir gesehen haben, zwangsläufig den Charakter eines hierarchischen Systems haben muß.

Diese Feststellung gilt unabhängig von der Frage, ob es neben diesem phylogenetischen System in der Zoologie noch andere Systeme geben kann oder geben muß. Tatsächlich gibt es ja nicht wenige Systematiker, die am zoologischen System mitarbeiten, aber heftig gegen die Forderung opponieren, daß dies ein phylogenetisches System sein soll. Sie befürworten ein morphologisches oder typologisches oder sog. natürliches System oder lehnen es überhaupt ab, sich über den Charakter des Systems zu äußern, das sie mit aufzubauen helfen wollen.

Fast alle diese Systematiker benutzen aber auch den hierarchischen Systemtypus. Man muß daher die Frage aufwerfen, ob es tatsächlich neben den phylogenetischen Beziehungen zwischen den Arten noch andere Beziehungen gibt, deren Struktur ebenfalls einer Hierarchie entspricht. Das ist bisher noch niemals nachgewiesen worden, und solange dieser Nachweis nicht geführt wird, muß den Systematikern, die nicht auf dem Boden der phylogenetischen Systematik stehen, sich aber trotzdem des hierarchischen Systemtypus bedienen, der Vorwurf gemacht werden, daß sie das widerrechtlich tun und damit Verwirrung stiften.



Verwirrungen ergeben sich auch aus Unklarheiten über den Begriff der phylogenetischen Verwandtschaft. Man hört ja oft die Feststellung, im phylogenetischen System seien die Arten nach ihrer phylogenetischen Verwandtschaft geordnet. In welchem Sinne das gilt, müssen wir jetzt untersuchen, denn bisher haben wir den Begriff der phylogenetischen Verwandtschaft ja nicht eigentlich gebraucht.

Wenn wir eine Reihe von Arten in das phylogenetische System einordnen wollen, dann können wir unser Vorgehen anschaulich beschreiben (Abb. 5). Wir zeichnen die Arten auf und stellen uns vor, daß wir als Gruppe von 4 Mitarbeitern von jeder dieser Arten aus auf dem Strome der genealogischen Beziehungen in die Vergangenheit vordringen. Dann fragen wir uns, welche unserer Mitarbeiter zuerst miteinander zusammentreffen werden.

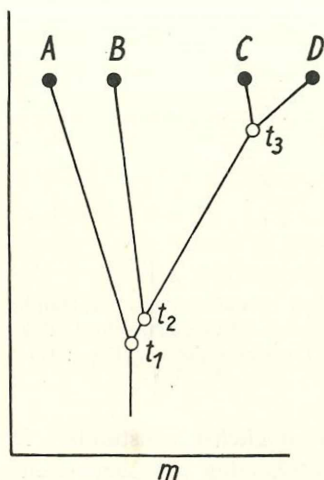


Abb. 5. Schema zur Erläuterung der Definition des Begriffs „phylogenetische Verwandtschaft“

$D$  wird zuerst mit  $C$  zusammentreffen. Beide Arten sind Schwesterarten und werden daher in einer Gruppe zusammengefaßt. Beim weiteren Vordringen in die Vergangenheit wird zunächst unser Mitarbeiter  $B$  mit  $C/D$  zusammentreffen.  $B$  und  $C/D$  sind Schwestergruppen und als solche in einer Gruppe höherer Ordnung zu vereinigen. Zuletzt wird  $A$  zu der vereinigten Reisegesellschaft  $B/C/D$  stoßen. Daraus ergibt sich die exakte Definition des Begriffes „phylogenetische Verwandtschaft“:

„Eine Art  $x$  ist mit einer beliebigen anderen Art  $y$  dann und nur dann näher verwandt als mit einer beliebigen Art  $z$ , wenn sie mit der Art  $y$  mindestens eine Stammart gemeinsam hat, die nicht zugleich auch Stammart von  $z$  ist.“

Demnach ist (Abb. 5)  $C$  mit  $D$  näher verwandt als  $B$ , aber  $B$  ist auch näher verwandt mit  $C$  und  $D$  als mit  $A$ .

Gegen diese Folgerung protestieren nun manche Systematiker, die sich ebenfalls Phylogenetiker nennen. Sie erkennen zwar an, daß  $C$  mit  $D$  näher verwandt ist als mit jeder anderen Art. Aber sie sagen,  $B$  sei mit  $A$  näher verwandt als mit  $C$  oder  $D$ .

Begründet wird das in verschiedener Weise. Entweder macht man geltend, daß  $B$  sich viel weniger weit von  $A$  entfernt habe als  $C$  und  $D$ , oder man weist daraufhin, daß die Zeit ( $t_2$ ) der Entstehung von  $B$  der von  $A$  ( $t_1$ ) viel näher liege als der von  $C$  und  $D$  ( $t_3$ ).

Prinzipiell muß zugegeben werden, daß es verschiedene Möglichkeiten gibt, den Begriff der phylogenetischen Verwandtschaft zu definieren. Wissenschaftlich unmöglich ist es aber, dieselbe Bezeichnung „phylogenetische Verwandtschaft“

für verschieden definierte Begriffe anzuwenden. Dann wird nämlich jede wissenschaftliche Diskussion unmöglich.

Wenn z. B. jemand behauptet, die Symphyla seien mit Diplopoden näher verwandt als mit den Insekten und er meint damit die „phylogenetische Verwandtschaft 1. Art“ (*B* mit *C* und näher verwandt als mit *A* und *D*), und wenn jemand anderes behauptet, die Symphyla seien mit den Insekten näher verwandt als mit den Diplopoden und er meint damit die „phylogenetische Verwandtschaft 2. Art“ (*B* mit *A* näher verwandt als mit *C* und *D*), so werden die beiden, auch wenn sie sachlich vollständig einer Meinung sind, in alle Ewigkeit aneinander vorbeireden, wenn sie nicht merken, daß sie mit dem gleichen Wort „phylogenetische Verwandtschaft“ verschiedene Begriffe verbinden.

Sehr wichtig ist nun die Tatsache, daß der hierarchische Systemtypus für die Darstellung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen nur dann der adäquate Ausdruck ist, wenn dieser Begriff so definiert wird, wie ich das vorhin getan habe („phylogenetische Verwandtschaft 1. Art“).

Diejenigen Systematiker nun, die den Begriff der phylogenetischen Verwandtschaft anders definieren, und trotzdem den hierarchischen Systemtypus benutzen, um das, was sie „phylogenetische Verwandtschaft“ nennen, zum Ausdruck zu bringen, machen sich also desselben Vergehens schuldig wie die morphologischen und typologischen Systematiker, von denen vorhin gesprochen wurde.

Das ist leicht einzusehen, wenn wir uns erinnern (s. oben Seite 58–59), daß die beiden Darstellungsweisen eines hierarchischen Systemes einander genau entsprechen. Wenn nun der Versuch gemacht wird, die „phylogenetischen Beziehungen 2. Art“ in einem hierarchischen System darzustellen (Abb. 6, Ia), so gelten die Entsprechungen nicht: Man erkennt leicht, daß in diesem Falle der schraffierte Kreis und die schraffierten Pfeile (der Darstellung 6, II) unterschlagen worden sind.

Das ist nun sehr gefährlich, weil jemand, der eine ihm fremde Tiergruppe in einem hierarchischen System dargestellt findet, und der zugleich das Bildungsgesetz eines hierarchischen Systems kennt, notwendigerweise annehmen muß, daß zwischen den jeweils in einer Gruppe zusammengefaßten Arten „phylogenetische Verwandtschaft 1. Art“ bestehen. Er kann dem System nicht ansehen, daß sein Urheber diese in einigen Fällen gar nicht zum Ausdruck bringen wollte.

Unter dieses Schema (Abb. 6, Ia) fallen viele Systeme der älteren und auch der neueren Systematik: Wirbellose und Wirbeltiere, bei den Insekten Apterygota und Pterygota, bei den Odonaten wahrscheinlich Zygoptera und Anisoptera, bei den Phthiraptera wahrscheinlich die Einteilung in Mallophaga und Anoplura, bei den Schmetterlingen Jugata und Frenata, Monotrysia und Ditrysia, bei den Dipteren die alte Einteilung in Orthorrhapha und Cyclorrhapha, und vielleicht auch die neue in Nematocera und Brachycera. Alle diese Einteilungen und zahlreiche andere sind Klassifizierungen vom Typus der Einteilung der Tiere in Wirbellose und Wirbeltiere. In allen diesen dichotomischen Einteilungen sind die beiden Gruppen auf verschiedenen Begriffen von „phylogenetischer Verwandtschaft“ aufgebaut. Von allen diesen Einteilungen wird jeweils die eine Gruppe (an 2. Stelle



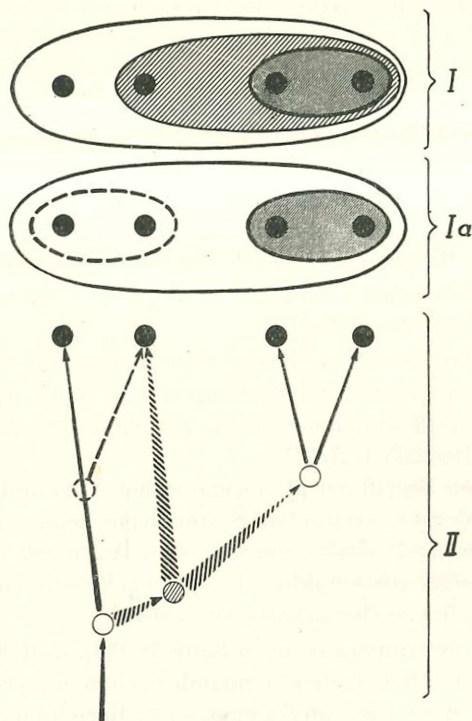


Abb. 6. Schema zur Erläuterung der Tatsache, daß der hierarchische Systemtypus nur dann zur Darstellung der phylogenetischen Verwandtschaft der Arten geeignet ist, wenn dieser Begriff so definiert wird, wie auf S. 60 angegeben

genannt) vor dem Forum der phylogenetischen Systematik bestanden haben, die andere wird der Auflösung verfallen.

Von besonderer Bedeutung sind die Verwechslungsmöglichkeiten, die sich aus der Vermengung verschiedener Begriffe von phylogenetischer Verwandtschaft ergeben, deshalb, weil das phylogenetische System nicht Selbstzweck ist. Für alle Untersuchungen, die sich mit dem Ablauf der Phylogenese, ihren Gesetzmäßigkeiten und eventuell auch ihren Ursachen beschäftigen, ist ein phylogenetisches System geradezu Vorbedingung.

Die Phylogenese ist eine Abfolge von Vorgängen, die sich sämtlich an den Arten abspielen. Meist sind sie mit der Spaltung, der Neubildung von Arten verbunden. Diese zentrale Bedeutung der Arten, die ja nicht zufällig auch im Titel des DARWINschen Buches zum Ausdruck kommt, entspricht ihrer zentralen Stellung im phylogenetischen System. Hier entspricht auch jeder höheren Kategorie, also jedem Taxon, eine Art: Die Stammart aller in diesem Taxon

vereinigten Arten (und nur dieser Arten); und zu jeder Kategorie gleich welcher Rangstufe gehört ein Artbildungsprozeß. Das gilt aber nur für das richtig konstruierte phylogenetische System. Dieses liefert gleichsam eine genaue Liste aller Artbildungsvorgänge, die bei der Herausbildung des gegenwärtigen Zustandes der Tierwelt eine Rolle gespielt haben. Wenn man daher untersuchen will, ob sich bestimmte Ereignisse im Laufe der Phylogenese in bestimmten Zeitabschnitten der Erdgeschichte gehäuft haben, ob das für alle Tiergruppen in gleicher Weise gilt, oder ob sich verschiedene Tiergruppen darin verschieden verhalten, ob dabei palaeogeographische oder andere Ereignisse eine Rolle gespielt haben usw., dann ist man auf ein sauberes phylogenetisches System unbedingt angewiesen.

Dafür möchte ich nur zwei sehr einfache Beispiele bringen:

I. Aus allen Tiergruppen sind Gattungen, Familien oder Taxa anderer Rangstufen bekannt, die einerseits in Australien und eventuell Neuseeland, andererseits in Südamerika,

sonst aber nirgends vorkommen. Das bekannteste Beispiel sind die Beuteltiere. Bei den Homopteren wären die Peloriidae, unter den Dipteren die Chiromyzinae (Fam. Stratiomyiidae) zu nennen und viele andere Gruppen. Für die Coleopteren gibt JEANNEL Beispiele usw.

Selbstverständlich sind es immer andere Untergruppen, mindestens verschiedene Arten, die in Australien und in Südamerika vorkommen. Die Aufklärung dieses Verbreitungstypus ist zweifellos ein sehr interessantes phylogenetisches Problem. Wer dieses näher untersuchen will, muß damit beginnen, möglichst viele Beispiele für diesen Verbreitungs- und Vikariantypus zu sammeln, um sich eine möglichst breite Vergleichsgrundlage zu schaffen, um Gruppen zu finden, bei denen vielleicht ausreichende Fossilfunde eine Erklärung ermöglichen, die auch auf andere Fälle übertragen werden kann, usw. Wer anfängt, ein solches Problem zu bearbeiten, wird bald verzweifeln, weil es ihm nicht gelingt, bei Tiergruppen, die ihm nicht genau bekannt sind, festzustellen, nach welchem Prinzip die Gruppen gebildet sind, die den gesuchten Verbreitungstypus zeigen. Es liegt auf der Hand, daß Gruppen, die nach dem Prinzip (Abb. 6, I bzw. Ia rechts) gebildet sind, nicht ohne weiteres zu vergleichen sind mit Gruppen, die nach dem Prinzip (Abb. 6, Ia links) gebildet sind. In dem einen Falle sind die australischen und südamerikanischen Teilgruppen wirklich Schwestergruppen; im anderen Falle gilt das nicht: die tatsächliche Schwestergruppe etwa der australischen Teilgruppe lebt vielleicht in der Paläarktis oder in Südafrika.

Es ist klar, daß beide Fälle unter Umständen ganz verschiedene Erklärungen erfordern. Mit anderen Worten: Es handelt sich gar nicht um den gleichen Verbreitungs- und Vikariantypus.

Daß dieser Mangel eines Systemes, das verschiedene Begriffe von phylogenetischer Verwandtschaft durcheinander bringt, bisher nicht stärker empfunden wird, liegt größtenteils an unserer Genügsamkeit, die heute im allgemeinen nur sehr geringe Ansprüche an die Präzision solcher doch recht wichtigen Untersuchungen stellt.

II. Ein zweites, gerade in der Entomologie verhältnismäßig viel behandeltes Problem ist die Möglichkeit, aus dem Vorkommen von Parasiten Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Wirtsgruppe zu ziehen.

Da ist z. B. die FAHRENHOLZsche Regel formuliert worden, die besagt, daß in vielen Fällen (denn sonst könnte man ja nicht von einer Regel sprechen) Parasiten und Wirtsgruppe sich parallel aufgespalten haben. Meiner Ansicht nach bedarf die Frage, ob die Fälle in denen das geschehen ist, wirklich so zahlreich sind, daß man hier von einer Regel sprechen darf, noch sehr gründlicher Untersuchung.

Häufiger ist offenbar der Fall, daß eine Parasitenart oder, davon ist meist die Rede, eine Art oligophager pflanzenfressender Insekten von einer Wirtsart, an die sie sich zuerst angepaßt hatte, auf andere Wirtsarten mit ähnlichen Nahrungsbedingungen, z. B. ähnlichem Eiweißaufbau, übergegangen ist. Diese Ähnlichkeit der Bedingungen, die verschiedene Wirtsarten den gleichen Parasiten bieten, kann nun wohl tatsächlich auf naher phylogenetischer Verwandtschaft beruhen. Sie kann aber auch auf dem beruhen, was wir vorhin „phylogenetische Beziehungen 2. Art“ nannten. Es kann sich also um eine Noch-Ähnlichkeit des Eiweißaufbaues der Wirte handeln.

Fast alle Arbeiten, die sich mit diesem Problem beschäftigen, sind, soweit ich sie kenne, unbefriedigend, weil sie nicht klar erkennen lassen, welche Art von „phylogenetischer Verwandtschaft“ der Autor meint, wenn er diesen Begriff gebraucht. Und selbst, wenn aus seiner Arbeit klar hervorgeht, daß er den Begriff so verwendet, wie ich das hier getan habe,



dann bleibt immer noch unklar, welche Gründe er gegen den Verdacht ins Feld führen kann, die Parasiten selbst hätten sich bei der Auswahl ihrer Wirte durch die andere Art von Beziehungen, die „Noch-Ähnlichkeit“ im Eiweißaufbau leiten lassen.

Diese wenigen Beispiele sollten erkennen lassen, wie wichtig es ist, die Begriffe richtig auseinander zu halten. Ein Systematiker, der heute über phylogenetische Verwandtschaft redet, und sich nicht darüber klar ist, was er meint, der also das, was wir phylogenetische Verwandtschaft im eigentlichen Sinne und das, was wir „phylogenetische Verwandtschaft 2. Art“ genannt haben, nicht sauber auseinander hält, und auch erkennen läßt, daß er das tut, der ist so zu beurteilen wie ein Physiker, der von Ursachen redet und dabei den Unterschied zwischen *Causa efficiens* und *Causa finalis* nicht kennt und beide Begriffe daher ständig durcheinanderbringt.

Wir haben bisher darüber gesprochen, wie wir uns als Systematiker bei der Aufstellung des Systems verhalten müssen, wenn wir die phylogenetischen Beziehungen der Arten bereits kennen. Das war unerläßlich nach dem Motto: „Wer das Ziel nicht kennt, kann den Weg nicht haben“. Nun aber ist es nötig, nach dem Wege zu fragen, der zu dem erkannten Ziele führt. Wie stellen wir die phylogenetischen Beziehungen fest, da wir doch nicht auf dem Strome der genealogischen Beziehungen der Individuen in die Vergangenheit reisen können, wie wir das bisher bei unseren theoretischen Überlegungen theoretisch getan haben.

Da ist es an der Zeit sich zu erinnern, daß auch LINNÉ, der noch nichts von phylogenetischen Beziehungen wußte, den hierarchischen Systemtypus wählte. Außerdem haben viele der von ihm aufgestellten Gruppen auch heute noch vor den kritischen Augen der Phylogenetischen Systematik Bestand. Sollte das Zufall sein, oder wie ist das zu erklären?

LINNÉ teilte die Tiere zweifellos im wesentlichen nach ihren morphologischen Übereinstimmungen und Unterschieden ein. Die am nächsten liegende Erklärung wäre wohl die, daß auch die morphologischen Übereinstimmungen der Tierarten ein Strukturbild ergeben, das dem einer Hierarchie entspricht. Aber das ist offenbar nicht der Fall. LINNÉ selbst soll schon gesagt haben, daß die zwischen den Tierarten bestehenden Beziehungen, und damit kann er nur die morphologischen Merkmalsbeziehungen gemeint haben, sich am besten mit einem vielfach zerrissenen Netze vergleichen lassen. Darstellungen dieser „Netzverwandtschaft“ der Arten gibt es in der neueren Literatur verhältnismäßig zahlreich (Abb. 7).

Unsere Frage lautet nun: Wie lassen sich aus diesem netzartig geordneten morphologischen Beziehungen der Tierarten, die wie wir wissen, hierarchisch geordneten phylogenetischen Beziehungen erschließen?

Die am nächsten liegende Hypothese wäre: Je zahlreicher, größer, augenfälliger die Übereinstimmungen, umso näher die phylogenetische Verwandtschaft. Auf die Unzulänglichkeit dieser Hypothese brauche ich nicht näher einzugehen. Sie ist oft genug festgestellt worden. Die Hypothese ist nicht völlig falsch, und darauf beruht zum Teil die vorhin erwähnte Tatsache, daß auch viele Gruppenbildungen der vorphylogenetischen Systematik vor den Augen der phylogenetischen Systematik Bestand haben. Sie gestattet eine Feststellung der phylo-

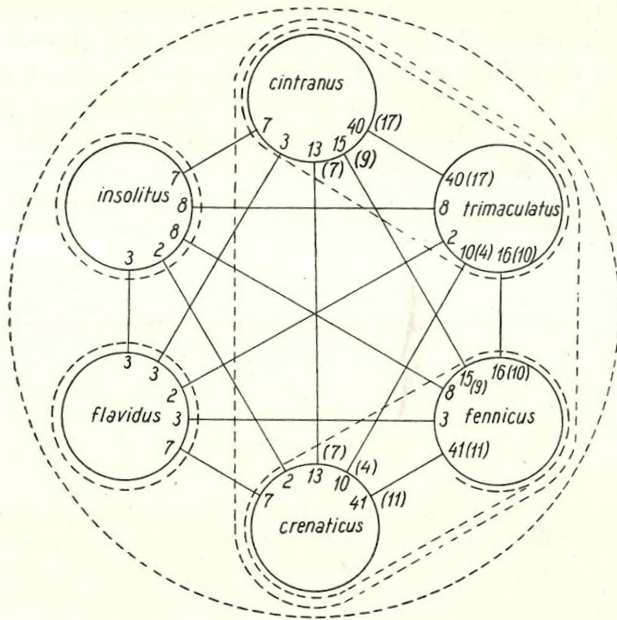


Abb. 7. Schema der typologischen Beziehungen der Arten der Trichopteren-Gattung *Cyrnus*. Die Zahlen bezeichnen die den Arten gemeinsamen Merkmale. Nach KLINGSTEDT

genetischen Verwandtschaftsbeziehungen nur in grober Annäherung, führt manchmal zu offensichtlich falschen Ergebnissen und stellt uns oft vor Schwierigkeiten die auch theoretisch unauflösbar bleiben. Die Unzulänglichkeit dieser Hypothese zwingt uns also, sie durch eine bessere zu ersetzen oder mindestens zu ergänzen. Dazu verhelfen uns einige Überlegungen:

1. Kein Merkmal tritt bei einer Art isoliert auf. Die Merkmale verschiedener Arten sind immer gleichsam nur verschiedenartige Ausprägungsformen ein und desselben Merkmales. Zu dem Merkmal „Halteren“ z. B. gehört als andere Ausprägungsform das Merkmal „wohl ausgebildete Hinterflügel“. Man spricht in diesem Falle ja von homologen Organen. Aber selbst wo das nicht möglich ist, gilt unsere Überlegung: Zu einer Borste, die bei einer Art vorhanden ist gehört immer als Partner-Merkmal das Fehlen dieser Borste bei den anderen Arten.
2. Die verschiedenen Ausprägungsformen eines Merkmales stehen oft, und für rein theoretische Überlegungen darf man wohl sagen immer, in einer solchen Beziehung zueinander, daß man die eine Ausprägungsform als ursprünglich, die andere als abgeleitet bezeichnen kann. Die Literatur ist voll von Angaben darüber, welche Merkmale in einer Gruppe als ursprünglich, welche als abgeleitet zu betrachten sind.



Man kann also je zwei Ausprägungsformen eines Merkmales oft genug so durch einen Pfeil miteinander verbinden, daß die ursprünglichere Ausprägungsform an den Anfang, die abgeleitete an die Spitze des Pfeiles kommt (Abb. 8a und a').

Nichts liegt näher als die Folgerung, daß zwei Arten, denen die abgeleitete Ausprägungs-Form eines Merkmales gemeinsam ist, diese von einer nur ihnen gemeinsamen Stammart übernommen haben; das würde also bedeuten, daß sie miteinander näher verwandt sind, als mit Arten, die diese Ausprägungsform des Merkmales nicht besitzen (Abb. 8).

Man kann also, um auf eines der früher angeführten Beispiele zurückzukommen, wohl den Besitz von Flü-

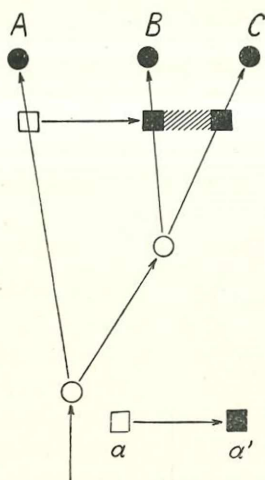
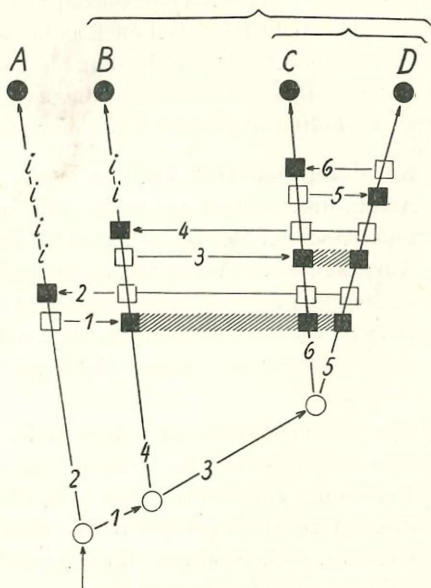


Abb. 8. Morphologische Begründung der Annahme näherer phylogenetischer Verwandtschaft zwischen den Arten B und C: gemeinsamer Besitz der abgeleiteten (apomorphen) Ausprägungsstufe a' des Merkmals paares a/a' („Synapomorphie“)

geln zur Begründung der Gruppe Pterygota heranziehen, da es sich um die abgeleitete Ausprägungsform eines Merkmalpaares handelt. Man kann aber nicht die ursprüngliche Ausprägungsform, das primäre Fehlen der Flügel, zur Begründung einer Gruppe im phylogenetischen System heranziehen.

Das bedeutet aber nichts anderes, als daß der Richtungssinn, der in den Be-

Abb. 9. Argumentierungsschema der phylogenetischen Systematik: Sämtliche als monophyletisch angesehenen Gruppen sind durch den Besitz der abgeleiteten Ausprägungsstufe (schwarz) eines Merkmals paares ausgezeichnet (Synapomorphie der Arten monophyletischer Gruppen). Da die Unterscheidung zwischen ursprünglicher (plesiomorpher) und abgeleiteter (apomorpher) Ausprägungsstufe eines Merkmals nur für die Begründung von Schwestergruppenverhältnissen von Bedeutung ist, kann die Gruppe A für die Merkmale 3—6, die Gruppe B für die Merkmale 5 und 6 als indifferent (i) bezeichnet werden. Durch gleiche Ziffern ist angedeutet, wie die phylogenetischen Beziehungen der Gruppen aus deren Merkmalsbeziehungen erschlossen werden.



ziehungen der Merkmale zueinander liegt, wenn man sie als relativ ursprüngliche bzw. abgeleitete Ausprägungsform eines Grundmerkmals wertet, identifiziert wird mit dem Richtungssinn, der in den phylogenetischen Beziehungen der Arten liegt.

Arbeitet man nun nicht mit Arten, sondern mit Artengruppen, so ist klar, daß jede Artengruppe durch den Besitz solcher abgeleiteten Merkmale ausgezeichnet sein muß, wenn sie als Gruppe nächstverwandter Arten, als monophyletische Gruppe gelten soll.

Aus diesen Überlegungen läßt sich nun ein Argumentierungsschema für den Systematiker ableiten. In diesem Schema (Abb. 9) ist jede Gruppenbildung durch die Angabe abgeleiteter Merkmale begründet. Ebenso gut kann man auch sagen: Jedes Pfeilpaar im Strukturbild der phylogenetischen Beziehungen, das ein Schwestergruppenverhältnis bezeichnet, ist erschlossen und begründet, durch ein Pfeilpaar im Strukturbild der Merkmalsbeziehungen dieser Gruppen. Dieses Schema beansprucht also keinen Erkenntniswert, es ist vielmehr ein aus plausiblen Prämissen abgeleitetes und durch die Erfahrung bestätigtes Mittel der Selbstzucht, daß dem Systematiker zeigen soll, was er sich abverlangen muß, wenn das von ihm aufgestellte phylogenetische System als gut begründet gelten und nicht nur eine unverbindliche Meinungsäußerung darstellen soll.

Das alles gilt nun nicht nur für morphologische Merkmale. Merkmale in diesem Sinne sind vielmehr auch die physiologischen und ökologischen Eigentümlichkeiten der Arten und Artengruppen, die Verhaltensweisen, die Entwicklungsabläufe, wie etwa die komplizierten Ontogenesen parasitischer Würmer, und selbst die geographische Verbreitung. Alle diese Eigentümlichkeiten sind im Verlaufe der Phylogenese entstanden und in ihren gegenwärtigen Zustand gebracht worden. Daher kann auch bei ihnen wie bei den morphologischen Merkmalen zwischen ursprünglicheren und abgeleiteten Ausprägungsformen unterschieden werden. Die Phylogenetik, d. h. die phylogenetische Systematik, ist das einigende Band, das die vergleichenden biologischen Wissenschaften in realer Weise miteinander verbindet.

Wenn wir Systematiker uns meist auf die Berücksichtigung der morphologischen Merkmale und hier sogar meist auf die oberflächlich sichtbaren beschränken, so liegt das nicht an unserem beschränkten Horizont, sondern nur daran, daß uns die vergleichenden Wissenschaften und darunter auch die tiefer eindringende Morphologie meist nur Stichprobenuntersuchungen liefern, die an wenigen Arten gewonnen sind, und mit denen sich daher nicht allzuviel anfangen läßt. Aber alle vergleichenden Wissenschaften müßten sich aufgerufen fühlen, ihren jeweiligen Gegenstand unter denselben Gesichtspunkten zu betrachten, den der Systematiker auf die leichter erreichbaren Merkmale anwendet. Da das phylogenetische System stets nur den jeweiligen Forschungsstand wiedergeben und niemals fertig sein wird, werden sie dann jederzeit in der Lage sein, das System zu berichtigen; aber sie werden auch umgekehrt durch den Zwang, sich mit den im System bereits niedergelegten Ergebnissen anderer Disziplinen auseinanderzusetzen, zu einem vertieften Verständnis ihres eigenen Gegenstandes kommen können.



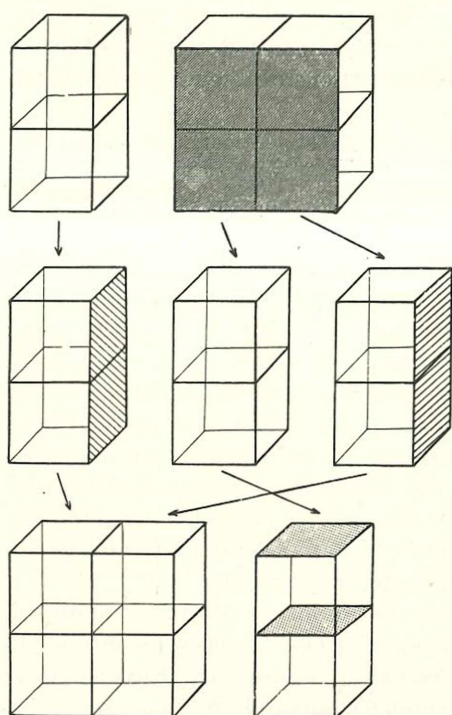


Abb. 10. Verschiedene Gruppierung von 6 verschiedenen Taxa je nach Berücksichtigung der Imaginal- (Vorderfläche der Würfel in J), Larven- (rechte Seitenfläche der Würfel in L) oder Puppen- (obere Fläche der Würfel in P) Merkmale. Unechte Inkongruenz der Systeme, da bei der Bewertung der Merkmale unberücksichtigt geblieben ist, ob die in einer Gruppe zusammengefaßten Arten durch die ursprüngliche (die betreffenden Flächen sind weiß gelassen) oder die abgeleitete Ausprägungsstufe (die entsprechenden Flächen punktiert oder schraffiert) einander entsprechender Merkmale ausgezeichnet sind.

In diesen Zusammenhang gehört auch das Problem der Beziehungen zwischen Larven- und Imaginalsystematik. Hier wird viel von den Inkongruenzen gesprochen, die zwischen Larven- und Imaginalsystem bestehen können. Damit soll ge-

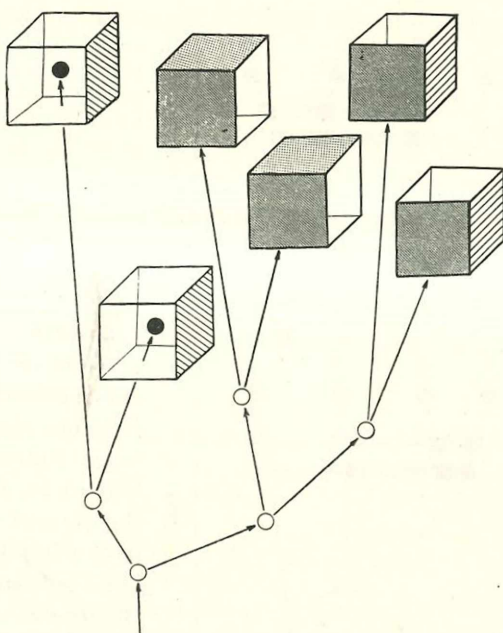
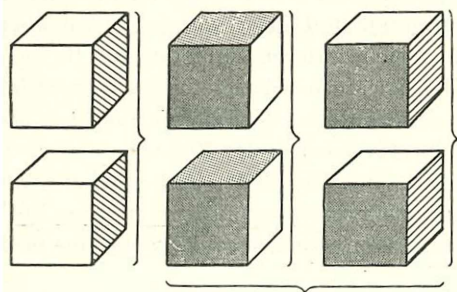
sagt sein, daß man (Abb. 10) z. B. 6 Taxa jeweils anders im System gruppieren möchte, je nachdem, ob man die Imagines, die Larven oder die Puppen betrachtet.

Ein Bearbeiter, der hier von Inkongruenzen spricht, stößt völlig ins Leere, wenn er nicht beachtet, daß z. B. die abweichende Gruppierung bei den Larven sich auf die Übereinstimmung in ursprünglichen Merkmalen gründet, während bei der Gruppierung der Imagines die Übereinstimmungen in abgeleiteten Merkmalen maßgebend waren oder umgekehrt. Das Problem der Inkongruenzen bleibt auch theoretisch unlösbar, wenn wir glauben, wir hätten einmal Larven, das andere Mal Imagines zu klassifizieren. Tatsächlich sind es die Arten, die wir im System nach ihrer phylogenetischen Verwandtschaft einordnen wollen (Abb. 11). Larven, Puppen und Imagines sind dann nur verschiedene Aspekte, unter denen sich uns die Arten und Artengruppen darbieten, sowie auch die verschiedenen morphologischen und physiologischen Eigenschaften und Verhaltensweisen nur verschiedene Aspekte sind.

Es kann denn durchaus vorkommen, daß wir bestimmte Verwandtschaftsgruppen entsprechend unserem Argumentierungsschema nur nach Larvenmerkmalen, andere nur nach Puppenmerkmalen und wieder andere nur nach Imaginalmerkmalen begründen können (Abb. 12). Aber in solchen Fällen von Inkongruenzen zu sprechen wäre sinnlos, weil hier ja kein Widerspruch vorliegt gegen etwas, was wir theoretisch erwarten müssen.

Abb. 11. Phylogenetische Beziehungen der 6 in Abb. 10 dargestellten Taxa. Vorderflächen: Imaginal-, rechte Seitenflächen: Larven-, obere Würfelflächen: Puppenmerkmale.

Von echten Inkongruenzen kann man nur dann sprechen, wenn bei den Larven und Imagines jeweils andere Artengruppen durch abgeleitete Merkmale gekennzeichnet sind (Abb. 13). Dann müssen in dem einen Falle Konvergenzen vorliegen und dann ergibt sich die Frage, wie kann man Konvergenzen, die ja auch Übereinstimmungen in abgeleiteten Ausprägungsstufen von Merkmalen sind, unterscheiden von Übereinstimmungen, die wirklich auf Abstammung von einer gemeinsamen Stammart beruhen. Auch dafür gibt es Regeln, aber darauf und auf andere Methodenfragen näher einzugehen, ist im Rahmen dieses Vortrages unmöglich.



Wenn wir nun zum Schluß auf unsere Ausgangsfrage zurückkommen,

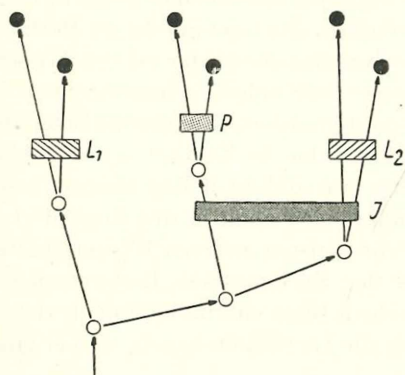


Abb. 12. Gruppierung der in Abb. 10 und 11 dargestellten 6 Taxa nach ihrer phylogenetischen Verwandtschaft (Klammern neben den Würfeln oben). Erschlossen werden die Verwandtschaftsbeziehungen aus der Verteilung abgeleiteter (apomorpher) Ausprägungsstufen der Merkmale (Punktionierung, Schraffur, Kreuzschraffur) entsprechend dem in Abb. 9 dargestellten Argumentierungsschema. Dabei können manche Verwandtschaftsgruppen nur nach Imaginal- (J), andere nach Larven- ( $L_1$ ,  $L_2$ ) wieder andere nur nach Puppenmerkmalen (P) erkannt werden.



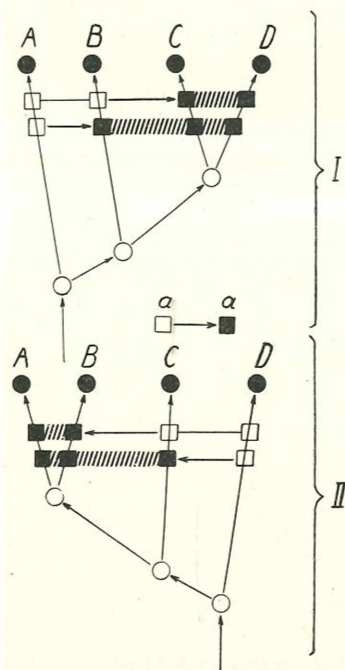


Abb. 13. Echte „Inkongruenz“ zwischen Imaginal- (I) und Larvensystem (II). In diesem Falle muß angenommen werden, daß entweder die Ausprägungsstufen der Merkmale bei Larven oder bei Imagines falsch gedeutet sind, oder daß die scheinbar synapomorphe Übereinstimmung bei Larven oder Imagines auf Konvergenz beruht.

wodurch sich denn etwa unsere heutige Systematik von der Systematik von 1856 und von 1758 unterscheidet, so kann ich wohl feststellen, daß sie ihre entscheidende Prägung erhalten hat durch das Ereignis, das fast mit der Gründung der Deutschen Entomologischen Gesellschaft zusammenfällt, d. h. durch das Auftreten der Deszendenztheorie und durch die Entwicklung dieser Theorie in den 100 Jahren, die seitdem vergangen sind.

Es gab eine Zeit, vor etwa 200 Jahren, in der Biologie zu sein fast selbstverständlich hieß, Systematiker zu sein. Diese Zeit ist endgültig vorbei. Später galt die Systematik als ein notwendiges Übel, das je schneller um so besser zu überwinden

wäre, damit man sich anscheinend wichtigeren und interessanteren Aufgaben widmen könnte. Die besten Köpfe wandten sich anderen Gebieten der Biologie zu, manchmal selbst dann, wenn sie Stellen an Museen besetzten, die eigentlich ausschließlich Systematikern vorbehalten sein sollten. Der Systematiker galt nur noch als Registraturbeamter und Schlüsselbrettverwalter der Biologie.

Diese Zeit ist noch nicht endgültig vorbei. Aber durch die Deszendenztheorie ist die Systematik in Geben und Nehmen wieder unlösbar mit den übrigen Teilgebieten der biologischen Wissenschaft verbunden worden, selbst wenn das noch nicht überall bemerkt worden ist.

Freilich hat die Systematik dafür den Preis bezahlen müssen, daß sie nicht mehr hoffen darf, ihr Ziel jemals vollständig zu erreichen. Aber gerade dieses Merkmal der unendlichen Aufgabe ist das untrügliche Kennzeichen jeder echten Wissenschaft. Auf dem Wege zu diesem Ziele wird jeder neue Schritt schwieriger als alle vorhergehenden. Die Anforderungen an den Systematiker, was theoretische und methodologische Vorbildung anbelangt, werden daher in Zukunft immer höher werden. Die Zeit, in der ein durchschnittlicher Autodidakt hoffen konnte, mehr als Handlangerdienste leisten zu können, nähert sich auch in der Zoologischen Systematik schnell ihrem Ende, sowie sie für die meisten anderen Wissenschaften ja schon lange zu Ende gegangen ist. Aber der Systematiker, der sich diesen Bedingungen unterwirft, und bei der Arbeit seinen Blick auf das einmal als richtig erkannte Ziel gerichtet hält, darf dafür auch die Gewißheit haben, daß er einer

Wissenschaft dient, die für alle Zukunft ein lebendiges Glied der großen biologischen Wissenschaft bleiben wird.

Literatur:

- GREGG, J. R., (1954): The Language of Taxonomy. An Application of Symbolic Logic to the Study of Classificatory Systems. New York.
- GÜNTHER, K., (1956): Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1939—1953. — Fortschr. Zool. (N. F.) 10, p. 33—278.
- HENNIG, W., (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.
- , (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — Beitr. Ent. 3, Sonderheft, p. 1—85.
- , (1954): Flügelgeäder und System der Dipteren. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388. (mit allgemeinen Erörterungen über die Rolle der Fossilien im phylogenetischen System, p. 377—385)
- , (1955): Meinungsverschiedenheiten über das System der niederen Insekten. — Zool. Anz. 155, p. 21—30.
- KIRIAKOFF, S. G., (1953): Zoogéographie et phylogénie. — Bull. Ann. Soc. Ent. Belg. 89, p. 126—134.
- , (1954): Chorologie et systématique phylogénétique. — l. c. 90, p. 185—198.
- , (1954): Paléontologie et Taxonomie. — l. c. 90, p. 107—116.
- , (1955): Le Système phylogénétique: Principes et méthodes. — l. c. 91, p. 147—158.
- , (1955): De „Nieuwe Systematiek“ en het Soortproblem in de Dierkunde. — Naturwetenschapp. Tijdschr. 37, p. 57—66.
- , (1956): Das Vavilovsche Gesetz, die Taxonomie und die Zoogeographie. — Zool. Anz. 156, p. 277—284.
- , (1956) Beginselen der Dierkundige Systematiek. Antwerpen.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [100 Jahre](#)

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

Artikel/Article: [Systematik und Phylogenesse 50-71](#)