

## Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System?

(Zweites Stück der Artikelreihe: Die Schule des Spezialisten.)<sup>1)</sup>

Von Franz Heikertinger, Wien.

### I.

#### Allgemeine Grundsätze der phylogenetischen Systematik.

Immer klarer bricht sich in der Systematik der Gegenwart eine Forderung Bahn — die Forderung nach einem natürlichen, phylogenetisch begründeten System. Und an jeden Spezialisten, der über das erste Artenkennnen hinausgewachsen ist, tritt eines Tages die Frage heran: Ist die Gruppierung der Gattungen und Arten, wie er sie von seinen Vorgängern übernommen und bis heute angewendet hat, wirklich die bestmögliche? Ist sie überhaupt eine gute? Vor allem: Ist sie im Wesentlichen eine natürliche, d. h. phylogenetisch begründete? — Und weiter: Woran erkennt man überhaupt eine natürliche Gruppierung? — Bis zu welchem Grade ist eine solche möglich? — Welche allgemeinen und speziellen Grundsätze gibt es für das phylogenetische Reihen systematischer Kategorien? Eine ganze Gruppe von Fragen flattert auf. Wir wollen sie zu beantworten versuchen.

Ein Blick auf Wesen und Entwicklungsgang der Systematik mag uns führen. Die Pioniere unserer Wissenschaft fanden einst eine völlig ungeordnete Gestaltenfülle vor, unübersehbar, erdrückend. Es galt vorerst, diese Fülle: 1. analytisch in Elemente, „Arten“, zu zerlegen und 2. diese Elemente sodann synthetisch wieder in Gruppen, in ein „System“ zusammenzustellen. Etwa wie wir bei der Anfertigung eines großen Registers zuerst jedes Wort auf einen Zettel isolieren, dann die Zettel ordnen. Damals, als es galt, das Chaos zu meistern, zu zerspalten, suchte man zunächst nach scharfen, konstanten Scheidemerkmalen. Linné schuf das Muster der Organismensystematik. Ein Jahrhundert lang wurde nach diesem Muster gearbeitet.

Bald indes tauchte eine Einsicht auf: Mit scharfen Scheidemerkmalen erhielt man wohl reinliche Schubfächer, aber was in diesen Schubfächern beisammen lag, war durchaus nicht immer die natürliche Verwandtschaft. Sichere Verwandte waren da oft in recht weit voneinander entfernte Laden geraten. Um nur ein drastisches Beispiel zu nennen: Noch Linné führt in seiner ersten Zeit die Wale unter den Fischen auf. Man stellte also unablässig richtig, erweiterte den Inhalt, verengerte den Umfang der Begriffe. Und da zeigte sich, langsam immer klarer emportauchend, eine eigenartige Erscheinung:

<sup>1)</sup> Erstes Stück: „Wie wird man Spezialist?“ Wien. Ent. Zeitg., 43. Bd., 1926, 49—68. — Drittes Stück: „Wie baut man eine Bestimmungstabelle?“ Wien. Ent. Zeitg., 41. Bd., 1924, 141—158.

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 25.

Je näher man der ersehnten natürlichen Ordnung kam, desto mehr verwischte sich die Schärfe der Scheidemerkmale. Belege dafür sollen weiter unten geboten werden.

Zwei Systemtypen liefen allmählich klar auseinander: 1. Ein Typ, der sich in erster Linie an scharf ausgeprägte, unbedingt gültige Scheidemerkmale hielt, der glatte Schubfächer forderte und auch schuf: die künstlichen Systeme, und 2. ein anderer Typ, der darauf ausging, nur das als wirklich verwandt Erkannte zusammenzustellen und es vom Ursprünglicherem zum Abgeleiteten ansteigend natürlich zu gruppieren: der Versuch zu einem natürlichen System.

Schon Linné hat diesen Kampf der Systeme erfaßt. Er hat mit seinem künstlichen System eine vorbildlich brauchbare Registratur geschaffen. Daneben aber hat er die Anfänge eines natürlichen Systems versucht — doch ohne scharfe Scheidemerkmale<sup>1)</sup>. Seit damals schon besteht der Kampf zwischen künstlichem und natürlichem System. Allerdings — so mancher biedere Systematiker hat bis heute noch nichts davon vernommen.

Doch ohne konkrete Beispiele wird das, worum es sich hier handelt, dem Leser wohl nicht anschaulich werden. Darum möchte ich die Frage stets mit einer Hand im Konkreten abhandeln.

Ein bezeichnendes, vielleicht das bezeichnendste Merkmal echter Insekten sind die Flügel. Wir statten das „Protentomon“, den hypothetischen Urahn aller echten Insekten, mit vier Flügeln aus. Also werden wir in ihnen wohl ein grundlegendes, scharfes, natürliches Scheidemerkmale haben? Werden sagen können: Ein geflügeltes Insekt steht in der natürlichen Rangordnung bedingungslos höher als ein flügelloses?

Diese Erwartung wird nur zum Teil erfüllt. Wollten wir wirklich versuchen, die Arthropoden nach diesem Grundmerkmal tabellarisch zu scheiden („Flügel fehlend — Flügel vorhanden“), so erhielten wir in der ersten Gruppe neben allen primär flügellosen Arthropoden (Urinsekten, Spinnen usw.) auch alle sekundär flügellos gewordenen Endpunkte verschiedener jüngerer Entwicklungsreihen von echten Insekten (z. B. flügellose Hautflügler, Fliegen, Flöhe, Wanzen, Läuse u. dgl.) — also ein völlig unnatürliches Gemischstammesgeschichtlich ungleichwertiger, zum Teil ganz tief, zum Teil ganz hoch stehender Typen. Trotz dieser Unbrauchbarkeit zu scharfer, mechanischer Gruppenscheidung aber sind die Flügel dennoch ein charakteristisches, natürliches Merkmal der echten Insekten. Nur Schablonenmerkmale sind es keine.

Wir lernen hier den Begriff der Ausnahme kennen, der Ausnahme infolge nachträglicher Um- oder Rückbildung, in-

<sup>1)</sup> Treffend hat dies S. Tschulok geschildert in seinem gediegenen Buche: *Deszendenzlehre (Entwicklungslehre)*. Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Jena, 1922 (S. 103 ff). Das Buch kann zur methodischen, klar-sachlichen Einführung in die Abstammungslehre speziell dem Systematiker aufs beste empfohlen werden. Es ist zuverlässig das anregendste in dieser Hinsicht.

folge des späteren Verlorengehens eines Merkmals. Dieses Verlorengehen spielt in allen Kategorien eine wichtige Rolle. Neben den eben besprochenen Flügeln seien nur noch die Beine erwähnt, ein ebenso bedeutsames, namengebendes Merkmal der Arthropoden. Die Beine sind sekundär geschwunden bei manchen parasitischen Krustazeen und Insekten, bei vielen Insektenlarven usw. (Der Laie, nach den Beinen allein urteilend, zählt ja die beinlosen Insektenlarven ohneweiters den „Würmern“ zu.)

Wir können die Arthropoden kaum besser charakterisieren als eben durch die Beine, und die Insekten unter ihnen kaum besser als durch die Flügel — und dennoch sind beide Merkmale, wenn wir unbedingte Gültigkeit und klare Schärfe fordern, nicht brauchbar.

Hier fällt klares Licht auf eine erste Quelle der Schwierigkeiten: auf die fehlende Sicherheit der Scheidung zwischen primär einfach und sekundär einfach. Diese Widersprüche zwischen unbedingter Gültigkeit eines Merkmals und natürlicher Verwandtschaft ziehen sich einheitlich herunter von den höchsten Kategorien bis zu den tiefsten. Wir können die höchsten Hauptgruppen der Organismenwelt, Pflanzen und Tiere, bekanntlich nicht scharf von einander scheiden; und wir begegnen denselben Schwierigkeiten bei den letzten Unterformen innerhalb einer Spezies. Wir lernen aus immer wiederkehrender Tatsachenerfahrung: Ein einziges scharfes Merkmal genügt zumeist noch nicht zur Trennung wirklich natürlicher Gruppen; es sind zumeist mehrere nötig, von denen dann eines oder das andere sekundär erloschen sein kann.

Wohlgermerkt — wir behaupten damit nicht, daß die natürlichen Kategorien nicht scharf begrenzt wären, daß sie ineinander übergingen. Dies ist keineswegs der Fall. Nur das Einzelmerkmal kann im Verlaufe der Entwicklung zurückgehen, verschwinden.

Nicht immer aber liegen offenkundig Rückbildungen vor. Ein konkretes Beispiel anderer Art.

Die Käfergruppe der Halticinen ist im allgemeinen durch verdickte Hinterschenkel und Sprungfähigkeit vor den übrigen Chrysomeliden ausgezeichnet. Nach dem Stirnbau usw. gehört sie zur großen Gruppe der Galerucinen s. l., welche in folgender Weise zerlegt wird: 1. Vorderhüften bei den Galerucinen s. str. hochragend, kegelig-zapfenförmig aufstehend, aneinanderstoßend, bei den Halticinen dagegen niedrig, kugelig, nicht aneinanderstoßend. 2. Prosternum bei den Galerucinen s. str. äußerst schmal, zwischen den Hüften versenkt, bei den Halticinen nicht versenkt, sondern als freiliegender Streifen ausgebildet. 3. Hinterschenkel bei den Galerucinen s. str. nicht verdickt, bei den Halticinen zu Sprungschenkeln verdickt.

Also eine klare, scharfe Scheidung nach drei Merkmalen hin. Sind alle drei Merkmale da, dann ist die Scheidung leicht und sicher. Aber sie sind bedauerlicherweise nicht immer vollzählig gegeben.

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 27.

Da sind Formen mit den ausgeprägten Sprungschenkeln der Halticinen, aber mit den hochragenden Vorderhüften und dem versenkten Prosternum der echten Galerucinen (wie etwa *Luperomorpha*, *Allomorpha*, *Hespera*, *Nonarthra* usw.). Sind dies nun Galerucinen oder Halticinen? Da sind weiters Formen ohne verdickte Hinterchenkel, wie die Galerucinen, aber mit freiliegendem Prosternum, wie die Halticinen; sind es Galerucinen oder Halticinen?

Solche Formen werden naturgemäß von den Systematikern verschieden gewertet. Manche, die offensichtlich zu einer bestimmten Verwandtschaft gehören, werden ohneweiters dieser zugestellt. So gehört *Exosoma lusitanicum* selbstverständlich zu den Galerucinen, *Crepidodera simplicipes* selbstverständlich zu den Halticinen. Andere hinwiederum wandern unstet im System herum; je nach subjektivem Ermessen dieses oder jenes Autors stehen sie bald in dieser, bald in jener Gruppe.

Gehen wir noch tiefer herunter im System. Innerhalb der Halticinen gibt es ein klassifikatorisch wertvolles Merkmal: kurze, eingegrabene, strichelförmige Längsfurchen jederseits an der Halschildbasis. Ganze Gattungsgruppen werden gut und natürlich charakterisiert mit seiner Hilfe — und doch, die verlässliche Schärfe fehlt ihm. Mitten in mancher Gattung wird dieses Merkmal plötzlich bei einigen Arten unbestimmt, verloschen und fehlt schließlich ganz (so in *Derocrepis*, *Podagrica*, *Mantura*, *Chaetocnema*, *Psylliodes* usw.). Und doch ist auch dieses Merkmal ein stammesgeschichtlich überaus belangreiches.

Der Fall ist dem der Flügel der Insekten ähnlich, doch entwicklungsgeschichtlich minder klar. Denn, wer vermöchte mit Sicherheit zu sagen, ob das Furchenmerkmal gewissen Halticinenentwicklungsreihen von vorneherein eigen und erst sekundär einzelnen Formen wieder abhanden gekommen ist, oder aber ob es im Gegenteil eben im Begriffe steht, sich an den Enden verschiedener Entwicklungsreihen selbständig auszubilden, gewissermaßen als eine orthogenetische Entwicklungsspitze in jeder Gruppe, oder vielleicht als eine Wirkung bestimmter, uns unbekannter Einflüsse. Die orthogenetische Auffassung darf heute nicht mehr ohneweiters abgelehnt werden.

Und gehen wir noch tiefer im System. Je mehr Arten, insbesondere Exoten, aus manchen Gattungen bekannt werden, desto schwerer hält es, scharfe Gattungsdiagnosen zu geben. Die klassischen, vermeintlich scharfen Merkmale werden hinfällig, verlöschen in Einzelfällen, die Worte der Diagnosen werden unzulänglich — das feine Gefühl des Kenners ist zuweilen der letzte Leitstern. Bis auch er verlischt.

Das sind bekannte Schwierigkeiten beim Suchen nach einem natürlichen System. Es ist ein Irrtum, zu glauben, es müsse unbedingt je ein einzelnes scharfes Scheidemerkmal zwischen den natürlichen systematischen Kategorien geben und es gelte nur, es jedesmal zu suchen und zu finden. Es ist im Gegenteile so gut wie sicher, daß

das natürliche System nicht mit einzeln herausgerissenen konstanten Merkmalen aufgebaut werden kann<sup>1)</sup>).

Für diese Tatsache möchte ich nun Zeugen aufrufen. A. Handlirsch<sup>2)</sup> schreibt:

„Wir sehen, wie schwierig es ist, Charaktere zu finden, welche uns eine scharfe Trennung der Insektengruppen ermöglichen, und tatsächlich sind alle bisher unternommenen Versuche, nach einzelnen Merkmalen höhere Gruppen zu unterscheiden, vollkommen gescheitert. Hervorragende und einander gleichwertige Zoologen kamen zu ganz verschiedenen Systemen, weil eben jeder ein anderes Merkmal für wichtig hielt. So entstanden die vielen in Lehr- und Handbüchern verbreiteten, mehr oder weniger künstlichen Systeme, die uns jedoch alle nicht befriedigen können, weil die wahre Verwandtschaft in denselben viel zu wenig zum Ausdrucke kommt. Wir werden uns denn auch entschließen müssen, den bisher benützten Weg zu verlassen und nicht mehr nach einzelnen Merkmalen zu suchen, durch welche die Klasse der Insekten in Untergruppen zu zerlegen wäre, und werden lieber versuchen, von dem *Protentomon* ausgehend, mit Hilfe des fossilen und rezenten Materials die verschiedenen Richtungen festzustellen, in denen sich die höhere Entwicklung bewegt.“

Ausführlich behandelt Handlirsch die Frage auch in seinem weiter unten zitierten großen Werke über die fossilen Insekten.

Das Gleiche geht auch aus der von Ch. W. Leng in der Einleitung zu seinem Katalog der nordamerikanischen Käfer<sup>3)</sup>, von dem später noch eingehender die Rede sein soll, vorgeführten kurzen Geschichte des Koleopteren-systems hervor.

Und das Gleiche führt auch S. Tschulok in seinem bereits erwähnten lesenswerten Buche über die Deszendenzlehre aus.

Was ergibt sich nun aus all' dem für unser praktisches Verhalten? Welche Maßstäbe gibt es für die Anordnung eines natürlichen Systems?

Grundprinzip ist der Entwicklungsgedanke. Die heutigen Arten sind geworden, haben sich aus ursprünglicher gebauten Ahnenformen entwickelt. Ein natürliches System soll diese Entwicklung spiegeln. Es muß von den ursprünglicheren Formen zu den abgeleiteten ansteigen.

An erster Stelle steht hier die Grundfrage auf: Was soll als ursprünglich, als primitiv — was soll als abgeleitet, als derivativ gelten?

<sup>1)</sup> Ch. Darwin schreibt im 14. Kapitel seiner „Entstehung der Arten“: „Wie alle anderen Gegenstände lassen sich die organischen Wesen ohne Zweife in vielfacher Weise in Gruppen ordnen, entweder künstlich nach einzelnen Charakteren oder natürlicher nach einer Anzahl von Merkmalen.“

<sup>2)</sup> Ueber Konvergenzerscheinungen bei Insekten und über das *Protentomon*. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. 54. Bd., 1904, 134—142.

<sup>3)</sup> Catalogue of the Coleoptera of America, North of Mexico: 1920.

Von dieser selben Grundfrage schreibt Handlirsch (im weiter unten zitierten „Handbuch“, III. Bd., S. 311): „Die Beantwortung dieser Frage gehört wohl zu den allerschwierigsten Aufgaben phylogenetischer Forschung, denn es gibt hier keine allgemeingültige Regel. Die Entscheidung muß von Fall zu Fall selbständig und nach sorgfältiger Erwägung aller in Betracht kommenden Umstände erfolgen, erfordert vor allem große Erfahrung, ausgebreitete Formenkenntnis und vorhergegangene ehrliche systematische Aufarbeitung des betreffenden Materials. Trotzdem wird gerade in diesem Punkte am meisten gesündigt, und jeder grüne Anfänger oder selbst Dilettant glaubt nach Betrachtung einiger weniger aus einer eng begrenzten Tiergruppe und aus einem beschränkten Faunengebiet stammender Tiere, sofort das Ursprüngliche von dem Abgeleiteten unterscheiden zu können. Diesem Umstande verdanken wir die zahllosen total verfehlten Stammbäume und Systeme, welche unsere Literatur unnütz beschweren . . .“

Ich setze mit Absicht diese recht wenig ermunternden Worte eines grünlischen Kenners der Materie hierher. Nicht Stammbäume und Systeme ersinnen soll der Spezialist — nur einen festen, kritischen Maßstab soll er erwerben, um ruhig und zielklar über die Ordnung dessen nachdenken zu können, was er von seinen Vorgängern übernommen und was er selber erforscht hat. Nur für diesen Zweck wollen wir der Frage: Was soll als ursprünglich gelten? nunmehr näher treten.

Ein Grundmaß ergibt sich im allgemeinen wohl durch Vergleich der Regelfälle. Die Mehrzahl der Käfer beispielsweise zeigt einfache, fadenförmige, elfgliedrige Fühler. Es liegt nahe, besonders kurze oder besonders lange, besonders gekulte, gesägte, geblätterte usw. als spezielle Sonderentwicklungen aufzufassen. Ähnliches gilt von den Beinen, den Flügeln usw. Auf solche Art erhalten wir gewissermaßen von selbst eine Reihe mutmaßlich ursprünglicherer Merkmals-Typen als Grundstock für unsere Betrachtungen. Weitere Anhaltspunkte liefert der Vergleich fossilen Materials, der Jugendstände mancher Insekten usw. Fassen wir schließlich alle die so ermittelten mutmaßlich primären Gestaltungen zusammen und stattdessen das vorgestellte Idealbild eines Urkäfers damit aus, so erhalten wir ein Normalmodell, einen Maßstab für die Beurteilung der Entwicklungshöhe eines Käfers.

So macht es die Paläo-Entomologie, das Wissen von den Insekten der Vorwelt, durch Aufstellung des hypothetischen Urinsekts, des „Protentomon“. Es ist wohl nicht überflüssig, das Bild dieses „Protentomon“ hier mit etlichen Strichen zu zeichnen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Vorwiegend nach der Charakteristik von A. Handlirsch (Verh. Zoolbot. Ges. Wien, 54. Bd., 1904, 134—142). — Ausführliches darüber gibt der genannte Verfasser in seinem grundlegenden großen Werke: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen, Leipzig, 1906 bis 1908, S. 3—10, sowie in dem jüngst erschienenen, von ihm bearbeiteten dritten Bande von Schröder's Handbuch der Entomologie, Jena, Gust. Fischer, S. 310—322.

Der Körper des Protentomon wird als ziemlich groß und mäßig schlank, ungefähr walzenförmig angenommen; Kopf, Thorax und Abdomen nicht durch sehr tiefe Einschnürungen geschieden. Der Kopf mäßig groß, gerundet, orthognath, mit gut begrenztem Clipeus und anschließender kurzer Oberlippe, lateralen Komplexaugen und drei einfachen Stirnagen. Die an der Vorderseite des Kopfes ober dem Clipeus inserierten Fühler bestanden aus einer mäßig großen Zahl homonomer Glieder. Die Mundteile orthognath, zum Kauen eingerichtet und aus drei Kieferpaaren bestehend: aus den tasterlosen Mandibeln oder Oberkiefern, aus den mit einem mehrgliedrigen Taster und zwei getrennten, freien Kauladen versehenen getrennten ersten Maxillen und den vermutlich auch getrennten, ganz ähnlich gebauten zweiten Maxillen. Der Thorax war aus drei ziemlich gleich großen und einander ähnlichen, nicht fest miteinander verbundenen Segmenten (Pro-, Meso- und Metathorax) zusammengesetzt. Jedes dieser Segmente trug ein ähnlich gebautes, zum Laufen geeignetes, mäßig langes Beinpaar. Die Beine waren Schreitbeine und bestanden aus einem kurzen Basalgliede, dem Trochantinus, aus der Hüfte (Coxa), ein oder zwei Schenkelringen (Trochanteren), einem verlängerten Schenkel (Femur), einer Schiene (Tibia) und aus einem mehrgliedrigen Tarsus, dessen Endglied zwei Klauen trug. Meso- und Metathorax trugen je ein Flügelpaar. Die Flügel waren in ihren Bewegungen voneinander unabhängig und nur in vertikaler Richtung beweglich, nicht über dem Hinterleibe faltbar, gleich groß und einander sehr ähnlich, häutig. Ihr Geäder bestand aus einer marginalen Costa, einer Subcosta, einem Radius, der einen mehrfach verzweigten Sektor nach hinten entsandte, aus einer ähnlich gebauten Medialis und Cubitalis und aus einigen gegen den Hinterrand ziehenden Analadern. Alle diese Adern waren durch unregelmäßige Queradern miteinander verbunden. Der Hinterleib saß mit breiter Basis an dem dritten Thorakalsegmente und bestand aus elf einander ähnlichen Segmenten und aus einem Aftersegment oder Telson. Das elfte Segment trug vielgliedrige, fühlartige Extremitäten (Cerci). Außerdem trugen das achte und neunte Segment vermutlich auch schon Gonapophysen, paarige Anhänge des 8. und 9. Sternites, welche der Eiablage dienten, aber jedenfalls nur aus kurzen, einfachen, zapfenartigen Ausstülpungen bestanden.

Die jungen Larven waren der Imago ziemlich ähnlich, nur die Flügel gelangten erst im Verlaufe mehrerer Häutungen zur Ausbildung. Ein ruhendes Nymphenstadium war jedenfalls nicht vorhanden. Das Protentomon lebte vermutlich räuberisch und seine Jugendformen dürften ähnlich jenen unserer Perliden, Ephemeriden und Sialiden wasserbewohnende Räuber gewesen sein.

Soviel über das hypothetische Protentomon. Die ältesten fossilen Insekten der Steinkohlenzeit, die Paläodictyopteren, entsprechen ungefähr diesem Bilde.

Für speziell koleopterologische Zwecke haben wir uns allerdings einen spezielleren Archetypus, einen hypothetischen Urkäfer, ein

„Protokoleopteron“ zu konstruieren. Haben wir dieses einmal festgelegt, so besitzen wir wenigstens einen gewissen Rahmen für unsere — vorsichtigen! — Urteile.

Auch hierfür gibt uns Handlirsch<sup>1)</sup> Richtlinien: „Kurz zusammenfassend können wir sagen, daß die ersten echten Käfer oder „Protokoleopteren“ bereits holometabole Insekten waren, welche typisch kauende Mundteile besaßen, einen erweiterten, mit Seitenkanten versehenen freien Prothorax, homonom vielgliedrige einfache Fühler, Komplex- und Stirnagen, homonome Schreitbeine mit fünfgliedrigem Tarsus, derbe, deckenartige Vorderflügel, häutige, haltbare Hinterflügel mit gut erhaltenem Sector radii, freier, in den Rand mündender Medialis, Querader, panoistische Ovarien, jedenfalls sechs malpighische Gefäße und frei bewegliche, mit kauenden Mundteilen, mehrgliedrige Fühlern und Cercis versehene Larven.“

Wir wollen nun den einzelnen Merkmalen im Sinne einiger neuerer Autoren, insbesondere H. Kolbe's, L. Ganglbauer's und A. Handlirsch's nähertreten. Im voraus sei bemerkt: Durchwegs unantastbare Wahrheiten sind es naturgemäß nicht, die da vorgeführt werden; es sind begründete Vermutungen, Analogieschlüsse, nicht mehr.

1. Fühler. — Der primitive Käferfühler besteht aus 11 einander ähnlichen, ziemlich gestreckten, walzigen, behaarten Gliedern. Abgeleitet ist jede Veränderung der Grundzahl 11, sei es nach oben oder nach unten. Abgeleitet ist der gekniete, mit einem langen Schaftglied versehene Fühler. Abgeleitet sind alle Verwachsungen, Keulenbildungen, Ueberentwicklungen einzelner Glieder, Fortsätze, Fächerbildungen, Haarbüschel usw. Als ursprünglicher gilt der unterhalb des seitlichen Stirnrandes vor den Augen eingelenkte Fühler; als abgeleitet der hochgerückt zwischen den Augen stehende.

2. Mundteile. — Der primitive Maxillartaster besitzt vier einander ähnliche, walzige Glieder; dreieckige oder keilförmige Endglieder sind eine Spezialisierung; desgleichen ist Verwachsung oder Verkümmern von Gliedern abgeleitet. Ursprünglich ist eine zweigliedrige, tasterförmige Außenlade der Maxillen; abgeleitet ist eine verwachsene und nicht gegliederte. Horizontal nach vorn gerichtete (prognathe) Mundteile sind primitiver als senkrecht nach unten gerichtete (hypognathe).

3. Augen. — Blinde Käfer sind hochspezialisierte Endpunkte von Entwicklungsreihen. Das Vorhandensein von Ozellen (Neben-Augen) gilt als altertümlich, da solche bei tiefstehenden Insektenformen vielfach vorkommen.

4. Kehlnähte. — Bei primitiven Formen ist die Kehle groß, breit, mit zwei parallelen Längsnähten. Bei derivativen Formen verschmelzen die zwei Kehlnähte zu einer einzigen, und schließlich schwindet auch diese (z. B. bei den Brenthiden).

<sup>1)</sup> Ueber die Abstammung der Koleopteren. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. 57. Bd. 1907. S. (191). — Näheres in den „Fossilen Insekten“, S. 1271 bis 1280, und im „Handbuch“, III., S. 354.

5. Prothorax. — Als ursprünglich gelten scharfe, zuweilen breit überragende Seitenränder (Blattidenhabitus). Das Verschwinden der Seitenrandkanten ist Spezialisierung (vergl. Prioninen mit Lamiinen bei den Cerambyciden).

6. Hüftlöcher und Hüften. — Hinten offene Vorderhüftlöcher gelten als ursprünglich; es ist Spezialisierung, wenn die Fortsätze der Epimeren sich hinter den Hüften verlängern, mit den Fortsätzen des Prosternums sich vereinigen und so das Hüftloch hinten schließen. — Die Mittelhüftlöcher gelten als primitiv, wenn sie seitlich offen, nicht von den Seitenstücken der Mittelbrust abgeschlossen sind.

Die Vorderhüften sind primitiv, wenn sie groß, hochragend, zapfenförmig lang sind; als abgeleitet gelten niedrige, kleine, runde Hüften. Doch findet die Differenzierung der Hüften und Hüftlöcher vielfach erst spät, hoch heroben am Stammbaum, bei den Endgliedern verschiedener Entwicklungsreihen statt.

7. Beine. — Der Trochanter (Schenkelring) ist ursprünglich groß, symmetrisch, walzig oder mehr kugelig; der abgeleitete ist asymmetrisch, dreieckig. Ursprüngliche Tarsen sind fünfgliedrig, die einzelnen Glieder ziemlich lang und einander ähnlich. Jede Veränderung der Fünfzahl ist abgeleitet; eine Dreizahl ist spezialisierter als eine Vierzahl. Grabfüße, Schwimmfüße, lappige Glieder usw. sind selbstverständlich spezialisiert. Als ursprünglich gelten ferner gewisse häutige Anhänge an den Klauen, Lappen zwischen den Tarsen, Onychium, Paronychium; auch ausgeprägte Trochantinen.

8. Flügeldecken. — Altweltliche Flügeldecken sind langgestreckt, behaart, dem Körper nur wenig vollkommen angeschmiegt. Jede Verkürzung, Hochwölbung, besondere Skulptur, jedes enge Anlegen an Abdomen und Halsschild ist Spezialisierung. Man hat regelmäßig gestreifte Flügeldecken schon bei sehr alten fossilen Käferformen gefunden. Deshalb sind viele Kenner geneigt, die regelmäßige Streifung der Decken als ein ursprüngliches Merkmal anzusehen<sup>1)</sup>. Eine Stütze gewinnt diese Anschauung durch die Überlegung, daß die Flügeldecke (in Analogie mit dem Hautflügel, von dem sie hergeleitet wird) von sechs Tracheenstämmen durchzogen ist; welche im Hohlraum zwischen der oberen und der unteren Chitinschicht der Decke verlaufen. Diese obere und untere Chitinlamelle der Decke sind durch Chitinsäulen miteinander verbunden; auf der äußeren (obersten oder untersten) Seite der Lamellen ist die Stelle der Säule als ein eingezogener Punkt kenntlich. Wenn sich nun die Säulen zu beiden Seiten eines Tracheenstammes regelmäßig längsreihig anordnen, so läuft die Trachee durch eine Säulenallee, die sich oberseits auf der Decke als eine Doppelreihe von Punkten darstellt. So gewinnt die regelmäßige Punktstreifung der Decken eine natürliche Begründung und kann als phylogenetisch alter Charakter ge-

<sup>1)</sup> Vergl. u. a.: L. Ganglbauer, Ueber die Beziehungen der Skulptur zum Tracheenverlauf in den Elytren der Koleopteren. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 59. Bd., 1909, (17)–(26).

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 33

wertet werden. Auch die normale Zehnzahl der Deckenstreifen wird verständlich (die erste und letzte Trachee liegt am Deckenrande und ist nur innen von einer Säulenreihe begleitet).

Ohne mir ein Urteil über diese Auffassung anzumaßen, möchte ich doch einer auf meinem Spezialgebiete gemachten Erfahrung Ausdruck geben, welche zu einer etwas abweichenden Anschauung zu führen scheint. Bei den Halticinen treten nämlich verworren, unregelmäßig punktierte Elytren so auffällig oft bei Formen auf, die so viele altertümliche Züge an sich tragen, einen so ursprünglichen Gesamteindruck bieten, daß ich mich zur Frage gezwungen sehe, ob nicht vielleicht gegebenenfalls doch die reihenlose, mehr oder minder gedrängt und verworren punktierte (manchmal auch kurz und gedrängt behaarte) Flügeldecke als eine primitive Bildung zu werten sein sollte.

9. Hautflügel. — Sie bilden eines der wichtigsten Merkmale für die Großsystematik. Als ursprünglich gelten wohlentwickelte, flugtüchtige Hautflügel, deren Längsadern noch durch Queradern verbunden sind. Reduktion der Queradern ist abgeleitet, ebenso die Reduktion von Längsadern oder des ganzen Unterflügels. Flügellosigkeit ist bei echten Insekten stets Spezialisierung; doch sind die Flügel in manchen Gruppen erst spät verloren gegangen. (So finden wir bei Halticinen innerhalb der gleichen Art geflügelte neben ungeflügelten Stücken.)

10. Abdominalsegmente. — Als Höchstzahl der freiliegenden Sternite gilt acht; eine geringere Anzahl ist abgeleitet.

11. Allgemeine Körpergestalt. — Der Urkäfer dürfte ein ziemlich lang gebautes, in den einzelnen Körperteilen ziemlich lose, gleichsam noch schlotternd zusammengefügtes Tier gewesen sein. Alles Enganeinanderpassen einzelner Körperteile, alles Gedrungenwerden (insbesondere Halbkugel- oder Kugelform) ist derivativ. Auch das Verwachsen von Körperteilen und das Verschwinden von Nähten ist so zu beurteilen.

12. Merkmale im Körperinnern. — Eine weit nach hinten reichende Ganglienreihe des Nervensystems gilt als primitiv, eine nach vorn zusammengedrückte, mit verschmolzenen Nervenknäueln, als abgeleitet. Der Bau der Ovarien folgt zwei Grundplänen: Entweder es wechseln in jeder Eiröhre regelmäßig Eikammer und Dotterkammer (polytrophe Ovarien), oder es folgen die Eikammern unmittelbar aufeinander und die Nährkammer ist endständig (telotrophe Ovarien). Die adephegen Käfer, die im allgemeinen viele primitive Züge zeigen, gehören ersterem Typ an. Die Malpighischen Gefäße sind zu vier oder sechs vorhanden. Die Adephegen besitzen vier, manche Polyphagen sechs; letzteres dürfte einen ursprünglicheren Zustand darstellen, da das Protentomon mit einer größeren Anzahl ausgestattet gedacht wird.

13. Differenz zwischen Larve und Imago. — Je größer der morphologische Unterschied zwischen Larve und Käfer, für desto höher entwickelt gilt im allgemeinen der Typus. (Vergl. die Larven

der Carabiden und Staphyliniden mit jenen der Curculioniden und Ipiden). Die ursprüngliche Larve ist beweglich und hat drei Paare wohlentwickelter Brustfüße; Beinlosigkeit ist stets Spezialisierung.

14. Ernährungsweise. — Manche Forscher (z. B. Simroth) halten den Pilz- und Moderfraß für primitiv, wogegen andere (z. B. Handlirsch) die ältesten Insekten zum Teil als Räuber ansprechen. Zweifellos ist der Fraß an Phanerogamen ein Abgeleitetes und besonders der Holz- und Blattfraß sind höhere Spezialisierungsstufen.

Das Vorgeführte wird dem Leser wenigstens die wesentlichen Grundzüge des Prinzips erkennen lassen. Er wird finden, daß manches sich anscheinend leicht und ziemlich sicher ohneweiters abschätzen und werten läßt, daß es aber andererseits auch Merkmale gibt, für die der ältere oder jüngere Typ nicht ohneweiters bezeichnet werden kann, bei denen er fraglich bleibt. In solchen Fällen kann das Verfahren vorsichtig umgekehrt werden; nicht das Merkmal sagt uns dann etwas über die Entwicklungshöhe des Tieres, sondern die aus anderen Merkmalen erschlossene Entwicklungshöhe des Tieres kann zu — vorsichtigen! — Rückschlüssen auf das eine fragliche Merkmal verwertet werden.

Nach Grundprinzipien solcher Art nun ist das phylogenetische Koleopterensystem aufgerichtet worden. Ehe wir uns näher damit beschäftigen, müssen wir indes noch einen kurzen kritischen Blick auf die Schwierigkeiten und Grenzen werfen, welche der Errichtung eines natürlichen Systems überhaupt gezogen sind.

Wir müssen hiezu als erstes das klare Bild der natürlichen Verhältnisse anschaulich in unserer Vorstellung haben. Wir denken uns die natürliche Verwandtschaft der Käfer im Sinne der Deszendenzlehre am besten als einen mächtigen Baum. Der Stamm stellt die ältesten, längst ausgestorbenen, gemeinsamen Voreltern dar. Aus dem Stamm brechen Hauptäste hervor: auch das sind längst verschwundene Ahnenformen. Aus den Hauptästen brechen kleinere Aeste, aus diesen sprießen Zweige hervor, alles noch Formen der Vergangenheit, zurückgelegte Entwicklungswege. An den Zweigspitzen endlich hängen Früchte: die heute lebenden Arten.

Und nun eine Vorstellung: Stamm, Aeste, Zweige sind verschwunden, nur die Früchte allein sind geblieben, schweben zusammenhanglos im Raum. Sie schweben auf oder innerhalb einer Art mächtiger Kugelschale, wirt verstreut: das ist das Bild der heute lebenden Arten.

Und nun ein anderes Bild. Vor uns liegt ein Katalog, eine Monographie, ein Handbuch. In linearer Richtung ziehen sich Gruppen, Gattungen, Arten durch jedes Gedruckte. Die Darstellungsform, zu der die Bücher uns hinzwingen, ist die lineare.

Und die an den Systematiker gestellte Aufgabe ist: Die zusammenhanglos auf und innerhalb der Kugelschale schwebenden Früchte auf eine Schnur zu fädeln, und diese Reihung auf der Schnur

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 35

soll dann die natürlichen Zusammenhänge verwandtschaftlicher Entwicklung spiegeln.

Wer derartiges je versucht hat, weiß, daß es unmöglich ist. Erstens, weil wir das Bild des Verlaufes der unsichtbaren Zweige und Aeste zum Stamme nur aus Formähnlichkeiten der heutigen Arten erschließen und erraten können, die Formähnlichkeiten aber zum Teil nur Konvergenzerscheinungen, später erst gewordene Aehnlichkeiten sind, die für die Zusammenhänge der Abstammung oft nicht nur keine Anhaltspunkte liefern, sondern diese im Gegenteil nicht selten noch verdecken und verschleiern. Und zweitens, weil selbst dann, wenn wir den Verlauf aller Zweige und Aeste klar vor Augen hätten, wir die über die große Kugelschale verstreuten Früchte niemals in eine die natürlichen Verwandtschaften befriedigend darstellende lineare Reihenfolge bringen könnten. Eine solche ist prinzipiell unvereinbar mit dem räumlich verzweigten Bilde des Baumes.

Diese natürlichen Grenzen unserer Aufgabe müssen uns als erstes klar sein.

Was ist nun die Aufgabe des Systematikers, angesichts der Unmöglichkeit, das natürliche System sicher zu ermitteln und befriedigend graphisch auszudrücken?

Die erste Aufgabe ist zuverlässig die: Nach geeigneten, stichhaltigen Merkmalen, die keine Konvergenzmerkmale sein dürfen, das wirklich natürlich Verwandte in Gruppen zusammenzustellen. Dies ist keine auf ein einziges scharfes Merkmal zugespitzte mechanische Zerfällung, sondern ein sorgfältiges, eingehendes, vergleichendes Wägen und Werten auf Grund eines wirklichen, jahrelangen Vertrautseins mit den Objekten und mit den phylogenetischen Grundprinzipien. Näheres über dieses Werten ist weiter unten ausgeführt.

Hiedurch erhalten wir Formenblöcke, die wir nach morphologischen Kriterien (andere fehlen uns ja) für Verwandtschaftsgruppen zu halten geneigt sind. Diese Formenblöcke sind dann später vergleichend zu werten. Jeder Block wird ursprüngliche und abgeleitete Merkmale besitzen. Jener Block nun, der mehr ursprüngliche Merkmale besitzt, bei dem insbesondere viele wichtige Merkmale primitiv geblieben sind, wird tiefer im System zu stellen sein; ein Block mit vielen abgeleiteten Charakteren dagegen höher. Und dasselbe Prinzip gilt auch für die Anordnung aller Unterformen innerhalb aller Kategorien, bis zur niedrigsten herab.

Wir sehen klar, daß alles auf ein vergleichendes Werten, ein Abschätzen der im allgemeinen erreichten Entwicklungshöhe hinausläuft. Es ist einleuchtend, daß bei der Geringzahl sicherer Anhaltspunkte und bei der Verschiedenwertigkeit der einzelnen durcheinandergehenden Merkmale der subjektiven Auffassung des einzelnen Forschers ein breiter, schwer kontrollierbarer Spielraum gegeben ist. Der eine Forscher wird dieses, der andere jenes Merkmal für wichtiger halten und danach gruppieren. Denn überall treffen wir

auf die Erscheinung der „Spezialisationskreuzung“, überall sehen wir, daß in einer Tiergruppe einzelne Merkmale hoch spezialisiert sind, während andere primitiv geblieben sind. Und in jeder Gruppe sind dies andere. Reichten wir beispielsweise nach der Spezialisationshöhe der Hand, so müßte das auf einem Finger laufende Pferd hoch über dem Menschen gereiht werden.

Hier ergibt sich von selbst wieder eine Grundfrage: Sollen die Merkmale gewertet oder bloß gezählt werden? Ersteres, das Werten, führt naturgemäß zu verschiedenen Schätzungen bei den einzelnen Forschern und damit zu verschiedenen Systemen. Letzteres, das Zählen, würde ein halbwegs einheitliches System ergeben; ob dasselbe aber „natürlich“ wäre, ist mehr als fraglich<sup>1)</sup>.

Ein konkretes Beispiel wird den Zwiespalt veranschaulichen, der durch verschiedene Wertung von Merkmalen entsteht. Die Halticinengattung *Psylliodes* fällt aus der Reihe der übrigen Gattungen durch zwei sehr auffällige Merkmale heraus: Die Fühler sind zehngliedrig (ansonsten bei Halticinen in der Regel elfgliedrig) und die Tarsen sind auf dem Rücken der Hinterschienen (nicht, wie es Regel, an deren Ende) eingefügt. Im übrigen gehört *Psylliodes* in die Gruppe der Gattungen mit geschlossenen Vorderhüfthöhlen, gestreift punktierten Decken usw.

Die Stellung, die wir der Gattung im System anweisen, wird nun allein davon abhängen, welches dieser Merkmale wir an erster Stelle zur Scheidung heranziehen, welchem wir in der Bewertung den Vorrang geben. Viele Autoren, z. B. E. v. Harold in seinem Weltkatalog der Koloephteren, haben die reduzierte Fühlergliederzahl und die auffällige Art der Hintertarseneinlenkung für schwerwiegend genug gehalten, um die Gattung als eine der höchstspezialisierten (neben *Nonarthra* mit nur neun Fühlergliedern) an's äußerste Ende des Systems zu rücken.

Anders gruppierte J. Weise die Halticinen. Er zerlegte die Gesamtheit der (europäischen) Gattungen in erster Linie nach dem Bau der Vorderhüfthöhlen (offen oder geschlossen) in zwei Hauptgruppen und stellte *Psylliodes* an's Ende der ersten Gruppe, als welche er die mit geschlossenen Hüfthöhlen setzte. Hiedurch gerät diese auffällig hoch spezialisierte Gattung im Buche mitten hinein in die lineare Folge der Halticinengattungen (siehe z. B. den Katalog der europäischen Käfer von Heyden, Reitter und Weise), eine Unterbringung, die Seidlitz für „verfehlt“ erklärt.

Ist sie wirklich „verfehlt“? Nun, Weise hat eben andere Merkmale zur Grundscheidung genommen als Harold und Seidlitz; und da es ein absolutes Maß vorläufig nicht gibt, ist es müßig, von

<sup>1)</sup> Wir werden weiter unten sehen, wie Ch. W. Leng die quantitative, zählende Methode zur Ueberprüfung des von ihm angenommenen Koloephteren-systems anwendet und wie sie sich, obwohl sie als Schablone abgelehnt werden muß, in bestimmten Rahmen als brauchbar erweist.

## Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 37

„richtig“ oder „verfehlt“ zu sprechen<sup>1)</sup>. Nur davon könnte man sprechen, ob diese oder jene Gruppierung das Gefühl für eine natürliche Anordnung mehr befriedigt als eine andere. Eine wirklich „natürliche“ Reihung in unilinearer Folge gibt es ja überhaupt nicht.

Versuchen wir nun zuerst die weitergehende Frage zu lösen und uns darüber klar zu werden, welche Form der graphischen Darstellung wir wählen würden, wenn uns die in der Vergangenheit liegenden Zusammenhänge der Tiere genau bekannt wären. Zu diesem Behufe wollen wir das Bild des großen Baumes, seiner Aeste, Zweige und Früchte, noch einmal vor unsere Anschauung rufen. Wie müßten wir bei einer „stammesgeschichtlichen“ Darstellung vorgehen? Als Ausgangspunkt gilt der Stamm. Da zweigt von ihm der erste, tiefste Hauptast ab; der ist zweifellos eine natürliche Gruppe, in die alles gehört, was aus diesem Aste an Aestchen, Zweigen und Früchten hervorbricht. Dann zweigt vom Stamm ein zweiter Hauptast ab; der ist ebenso zweifellos samt allen seinen Früchten die zweite natürliche, geschlossene Gruppe. Desgleichen sind die weiteren fünf, zehn, zwanzig Hauptäste ebensoviele primäre Hauptgruppen. — Wie reihen wir sie? Zweifellos nach ihrem Hervorbrechen tiefer oder höher am Hauptstamm. Der tiefste ist der erste; er wird samt allen seinen Zweigen und Früchten an erster Stelle zu behandeln sein. Dann folgt der zweite Hauptast samt allen Früchten usw.

Nun haben wir ein festes Skelett für ein lineares System. Sein Ausbau im einzelnen wird nun nach gleichem Prinzip weiter vor sich gehen können. Am ersten Hauptast wird der erste Nebenast mit all seinen Zweigen und Früchten die natürliche erste Teilgruppe bilden, der zweite Nebenast die zweite usw. Jeder tiefer, das heißt stammnäher entspringende Zweig samt allen seinen Früchten wird vor den nächst höher entspringenden Zweig zu stehen kommen. Jeder Ast wird bis an sein Ende verfolgt, ehe der zweite Ast vorgenommen wird.

Wir sehen klar: Läge der Baum vor uns, wir könnten seine Früchte nach einem einheitlichen System recht wohl mechanisch linear anordnen, sozusagen auf die Schnur fädeln. Aber das Bild einer einheitlich ansteigenden Entwicklungslinie böte diese Schnur nicht. Sie böte das Bild eines Fadens, der schräg aufwärts läuft, aber nicht in einer Linie, sondern der von Zeit zu Zeit abreißt und an einem anderen, tieferen Punkte neu anknüpft. Denn die letzten Zweige des ersten Astes mögen hoch emporgewachsen sein, während die tiefsten Zweige des zweiten Astes (der erst nach dem ersten vorgenommen werden kann) noch niedrig und primitiv geblieben sind. So wird die Linie in jedem Ast ansteigen bis zur höchsten

<sup>1)</sup> Hätte Weise übrigens die Gruppe mit offenen Vorderhüftlöchern als erste gestellt — eine Stellung, die durch die phylogenetischen Erkenntnisse von heute wohl auch gefordert wird — dann wäre *Psylliodes* am Ende der zweiten Gruppe, mithin am Ende des Halticinen-systems überhaupt und somit auch für Harold und Seidlitz befriedigend gestanden.

Stelle, um dann plötzlich abzustürzen zur tiefsten Anfangsstelle des zweiten Astes. Etwa den Zähnen einer Säge vergleichbar.

Und was für die Hauptäste gilt, das gilt im Einzelnen auch für jeden Nebenast, für jeden Zweig. Auf dem Rücken jedes großen Sägezahnes erheben sich kleinere Sägezähne, und der Rücken dieser ist abermals gesägt und so fort.

Das wäre das Bild eines natürlichen Systems, das wir bauen könnten, wenn der Baum der Abstammung geschlossen mit allen Aesten und Zweigen klar vor uns läge. Das aber ist nicht der Fall. Stamm, Ast und Zweige sind weggeschliffen, versunken in der Vergangenheit. Wirr im Raume, zusammenhanglos, hängen die Früchte. Die Früchte, von denen durch Konvergenzerscheinungen viele nicht verwandte einander sehr ähnlich geworden sind, während nahe verwandte zuweilen rasch auseinanderstrebten.

Nur unendliche Mühe, gründliche Kenntnis der Materie und ein genialer Blick vermögen das täuschende Gewirre von Formen ungefähr so zu beurteilen und zu ordnen, daß es wenigstens in manchen Zügen dem oben beschriebenen natürlichen Bilde nahekommt. Es handelt sich darum, die Aeste und Zweige, das heißt die natürlichen, phylogenetischen Zusammenhänge zu erfassen, zu sondern, jede Reihe in ihrer Entwicklung von tiefer zu höher stehenden Formen darzustellen.

Man könnte hier auf die fossilen Ahnenformen hinweisen. Dort liege die Lösung. Aber die Paläozoologie sagt uns hinsichtlich der Phylogenie der Käfer recht wenig. Wir finden unter den ersten fossilen Kolopteren vielfach bereits die heutigen Hauptgruppen gut ausgeprägt und jene ersehnten Uebergangsbilder, die tiefsten Trennpunkte der „Aeste“, fehlen. Wir finden wenig Belehrung über das, was wir brauchen. Vergeblich suchen wir den versunkenen „Stammbaum“.

Zurückkehrend zur Reihung der Aeste müssen wir noch einer anderen Schwierigkeit gedenken. Gesetzt den Fall, der Stamm trüge unter den Aesten auch einige solche, die in völlig gleicher Höhe am Stamm, etwa ringsum wirtelförmig angeordnet, entspringen, die also hinsichtlich der Entwicklungshöhe gleichwertig sind. Hier wird die lineare Reihung auch bei genauer Kenntnis des Astverlaufes ganz von der Willkür des Systematikers abhängen.

Kann eine solche Gleichwertigkeit schon am konkret geschauten Stammbaum auftreten, so wird eine unsichere, mögliche Gleichwertigkeit zur Regel, sobald kein Stammbaum sichtbar, sondern nur eine ungefähre Abschätzung der Wertigkeit heutiger Formen möglich ist. Daher werden wir häufig auf eine unentschiedene Gleichwertigkeit systematischer Aeste stoßen, deren lineare Reihung dann mehr oder minder Geschmacksangelegenheit des Systembauers ist. Volle Einheitlichkeit des Systems wird daher wohl niemals erzielt werden können; außer durch gegenseitiges Uebereinkommen.

Wir wollen uns nach diesen Vorerörterungen wieder der Systematik der Kolopteren zuwenden. Vorerst der „Großsystematik“;

die Kleinsystematik der Gattungen und Arten, die Domäne des „Spezialisten“, fand bislang in phylogenetischer Hinsicht wenig Beachtung.

Ich übergehe die künstlichen Systeme der Klassiker der Entomologie, eines Linné, Fabricius, Latreille u. a., und wende mich der Zeit zu, da die Entwicklungslehre ihren Siegeszug durch die wissenschaftliche Welt bereits vollendet hatte und schließlich auch die noch eine zeitlang träge in alten Geleisen rollende Entomologie mit sich nahm. Als die Forderung nach „phylogenetisch“ begründeten Systemen allgemeiner auftauchte. Dies geschah für die Käfer erst etwa um die Wende unseres Jahrhunderts<sup>1)</sup>.

L. Ganglbauer hatte sich in seinen großen Werke „Die Käfer von Mitteleuropa<sup>2)</sup>“ ursprünglich an die Nordamerikaner J. L. Leconte und G. H. Horn<sup>3)</sup> angeschlossen, war aber später teilweise von ihrer Auffassung abgekommen. D. Sharp<sup>4)</sup> hatte, kaum mit glücklicher Hand, eine Klassifikation der Käfer gegeben. Dann hatte der Belgier A. Lameere<sup>5)</sup> ein System auf phylogenetischer Grundlage versucht. Es wurde das Flügelgeäder herangezogen; so von Ganglbauer (vor diesem übrigens schon 1841 von Burmeister und 1875 von Roger). Dann folgte H. Kolbe<sup>6)</sup> mit einem geänderten System, und auf ihn Ganglbauer<sup>7)</sup> mit einer eingehenden

<sup>1)</sup> Ich zitiere etliche charakterisierende Sätze aus der weiter unten genannten Arbeit Lameere's:

„Un zoologiste ignorant entièrement l'Entomologie et abondant à notre époque l'étude des Insectes éprouverait certainement une double surprise: il admirerait, d'une part, la précision dans la distinction des espèces et la ponctualité dans la nomenclature, mais il déplorerait l'état absolument rudimentaire de la classification. Alors que pour les divers groupes d'Animaux autres que les Insectes, les naturalistes ont depuis longtemps jeté les bases de la classification généalogique, de la seule classification naturelle, et que leur préoccupation constante est d'appliquer les lois de l'évolution à un groupement rationnel, les entomologistes, à part quelques rares exceptions, semblent ne pas se douter des immenses progrès réalisés en dehors de leur domaine, et ils perpétuent les errements du passé sans soumettre les faits à une critique rigoureuse.

L'on s'obstine à rechercher un ordre linéaire, on discute sur les types qui dans un groupe représentent la forme la plus parfaite pour la placer en tête, on rapproche des organismes d'après des caractères qui n'ont rien à voir avec la généalogie, et l'on arrive à un ensemble qu'un zoologiste un peu au courant des règles de la systématique moderne taxerait volontiers de galimatias.“

Das Urteil ist ein wenig hart; aber gegen seine Richtigkeit wird — wenige Ausnahmen abgerechnet — kaum etwas einzuwenden sein.

<sup>2)</sup> Drei Bände, 1891—1899, Wien, Gerold.

<sup>3)</sup> Classification of the Coleoptera of North America. 1883.

<sup>4)</sup> The Cambridge Natural History, Vol. VI., Coleoptera, 1899, 184—303.

<sup>5)</sup> Notes pour la classification des Coléoptères. Ann. Soc. Ent. Belg. XLIV, 1900, 355—377.

<sup>6)</sup> Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Koleopteren nebst Grundlagen zu einem System und zur Systematik derselben. Arch. f. Nat. 1901. Beiheft, Festschr. f. Martens. 89—150, 2 Taf.

<sup>7)</sup> Systematisch-koleopterologische Studien. Münch. Kol. Zeitschrift I. 1903. 271—319.

Darstellung, auf welche wieder Kolbe<sup>1)</sup> eine Antwort folgen ließ. All' dies drängte sich innerhalb weniger Jahre zusammen und das Ergebnis war die Annahme des in Einzelheiten (so besonders in der Höchststellung der Lamellicornier) etwas abgeänderten Ganglbauer'schen Systems. Auf die Systeme der einzelnen Forscher einzugehen fehlt hier sowohl Raum als Anlaß. Für uns ist nur eine Beleuchtung jener Merkmale von Interesse, auf Grund deren über die Höher- oder Tieferstellung der einzelnen Gruppen entschieden wurde. Diese Kenntnisse könnten für unsere Gattungs- und Artenreihung verwertbar sein.

Zu diesem Behufe gebe ich hier eine Tabelle wieder, die ich der Einleitung zu Ch. W. Leng's Katalog der nordamerikanischen Käfer entnehme und die mir zur Gewinnung einer Uebersicht gut geeignet erscheint.

Leng wollte einen Katalog der nordamerikanischen Käfer verfassen; hierbei trat die Frage an ihn heran: Soll das bis nun in Amerika gebräuchliche Leconte-Horn'sche System aufrecht bleiben oder verlangt der heutige Wissensstand, daß es durch ein anderes ersetzt werde? Und wenn — durch welches?

Und Leng gibt in der Vorrede zu seiner Arbeit einen historischen Ueberblick über die Systeme und ihre Grundlagen. Und, gewissermaßen um die Probe auf's Exempel zu machen, stellt er die Valenz der einzelnen Gruppen tabellarisch ziffernmäßig zusammen. Die Tabelle spricht für sich. Die primitiven Merkmale sind durch P, die derivativen durch D ausgedrückt; PD vereinigt zeigt an, daß das betreffende Merkmal in der Gruppe sowohl in primitiver wie in derivativer Ausbildung auftritt. In der Randkolonne rechts sind, als Ziffernmaß der Organisationshöhe, die D summiert (wobei ein PD als  $\frac{1}{2}$  D zählt). Es ist bereits erwähnt worden, daß die solcherweise schablonenmäßig erhaltene Ziffer keinen wissenschaftlich entscheidenden Wert haben kann, da die einzelnen Merkmale ja phylogenetisch sehr verschiedenwertig sein können. Es ist stets eine ergänzende wertende Einzelabschätzung notwendig.

Diese Tabelle zeigt uns mit ihren mehrfach gleichen Ziffernsummen augenfällig die Schwierigkeit einer linearen Anordnung. Viele Gruppen stehen als annähernd gleichwertig nebeneinander. Im Buche jedoch müssen sie hintereinander folgen. Hier gibt das subjektive Ermessen, das Höherwerten dieses oder jenes Merkmals den entscheidenden Ausschlag<sup>2)</sup>. Auch Leng hat sich keineswegs streng an die Ziffern der Tabelle gehalten. Er bespricht die folgenden Gruppen:

<sup>1)</sup> Mein System der Koleopteren. Zeitschr. wiss. Ins.-Biol. IV (XIII), 1908.

<sup>2)</sup> Ich habe die Tabelle genau nach Leng wiedergegeben, samt den nicht-stimmenden D-Summen bei den Gruppen der *Teredilia* ( $7\frac{1}{2}$ ), *Mordelloidea* ( $7\frac{1}{2}$ ), *Sternoxia* (7) und *Dascilloidea* ( $8\frac{1}{2}$ ). Ich überlasse die Richtigstellung dem Autor.

## Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 41

	Flügeldecken	Hautflügel	Tarsen	Abdomen	Fühler	Taster	Tarsalloben	Onychium	Ocellen	Propleurasur	Gularnähte	Larvenform	Gesamt
Adephaga	D	P	P	P	P	P	D	PD	D	P	P	P	= 3 1/2 D
Polyphaga:													
Palpicornia	D	D	PD	PD	PD	D	D	D	D	D	P	P	= 8 1/2 D
Staphyliniformia	D	PD	PD	PD	PD	PD	D	D	PD	D	P	P	= 7 D
Polyformia:													
Cantharoidea	PD	D	P	P	PD	D	D	D	D	D	P	P	= 7 D*)
Cupesioidea	D	P	P	D	P	D	D	D	D	P	P	D	= 7 D*)
Teredilia	PD	D	P	P	P	D	D	D	D	D	D	P	= 6 1/2 D
Mordelloidea	PD	D	D	PD	PD	D	D	P	D	D	P	P	= 6 1/2 D
Sternoxia	PD	D	P	PD	D	D	P	D	D	D	P	P	= 7 1/2 D
Macroductylia	D	D	P	PD	D	D	D	D	PD	D	P	P	= 8 D
Dascilloidea	PD	D	P	D	D	D	D	D	D	D	P	P	= 9 1/2 D
Brachymera	D	D	P	D	D	D	PD	D	D	D	P	P	= 8 1/2 D
Clavicornia	D	D	PD	D	D	D	D	D	PD	D	P	PD	= 9 1/2 D
Coccinellidae	D	D	D	PD	D	D	D	D	D	D	P	D	= 10 1/2 D
Tenebrionoidea	D	D	D	D	D	D	PD	D	D	D	P	PD	= 10 D
Bostrichoidea	D	D	PD	D	PD	D	D	D	D	D	P	D	= 10 D
Lamellicornia	D	D	P	PD	D	D	D	PD	D	D	P	D	= 9 D**)
Phytophaga	D	D	D	PD	D	D	D	D	D	D	P	PD	= 10 D
Rhynchophora	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	= 12 D

\*) In diesen Reihen stellen die breiten Hüften und hervorragenden Trochanteren weitere primitive Merkmale dar. — \*\*) Mit Rücksicht auf das Nervensystem muß dieser Gruppe ein etwas höherer Rang als der ziffernmäßig ermittelte zugerechnet werden.

*Adephaga* (*Caraboidea* und *Gyrinoidea*). — *Polyphaga*: *Palpicornia* oder *Hydrophiloidea*; *Brachyelytra* oder *Staphyliniformia* oder *Staphylinidea*; *Malacodermata* oder *Cantharoidea*; *Archostemata* oder *Cupesoidea*; *Teredilia* oder *Lymexyloidea*; *Mordelloidea*; *Sternoxia* oder *Elateroidea*; *Macroductylia* oder *Dryopoidea*; *Dascilloidea*; *Byrrhoidea*; *Bostrichoidea*; *Clavicornia* oder *Cucujoidea*; *Coccinelloidea*; *Tenebrionoidea*; *Phytophaga* oder *Cerambycoidea*; *Lamellicornia* oder *Scarabaeoidea*; *Rhynchophora*.

Wir verlassen hiemit die „Großsystematik“ der Koleopteren, nachdem wir dem Leser wenigstens einen ungefähren Einblick in ihre modernen Grundlagen vermittelt haben. Wer ein weitergehendes Interesse hiefür besitzt, sei auf die zitierten Arbeiten hingewiesen. Der folgende zweite Teil dieses Artikels wird die „Kleinsystematik“, die eigentliche Arbeit des Spezialisten auf dem Gebiete der Gattungen und Arten zum Gegenstande haben.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Koleopterologische Rundschau](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [14\\_1928](#)

Autor(en)/Author(s): Heikertinger Franz

Artikel/Article: [Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 24-42](#)