

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

(Zweites Stück der Artikelserie: Die Schule des Spezialisten.)

Von Franz Heikertinger, Wien.

II.

Ueber die phylogenetische Systematik der niederen Kategorien.

In der ersten Hälfte dieses Artikels¹⁾ wurden die allgemeinen Grundsätze phylogenetischer Reihung und die koleopterologische „Großsystematik“ beleuchtet. Gegenstand des nun Folgenden ist die „Kleinsystematik“, die ordnende Arbeit des Spezialisten innerhalb der Kategorien der Familie, Tribus, Gattung und Art.

Allerdings wird nur der vorgeschrittene Spezialist ein tieferes Interesse für diese Einzelerörterungen aufbringen können. Der Leser, der kein solches empfindet, möge sie vorläufig überschlagen. Vielleicht kommt später einmal die ungezwungene Teilnahme an solchen Dingen.

Die folgenden konkreten Beispiele sind hauptsächlich Arbeiten über Gruppen der Carabiden und Silphiden, einiges wenige auch meinem Spezialgebiete, den Halticinen, entnommen.

Vorerst einige Beispiele phylogenetischer Anordnung, die noch relativ höhere Kategorien betreffen. Ich will hiezu die Chrysomelidengruppe der Halticinen wählen.

Die Halticinen bilden zusammen mit den eigentlichen Galerucinen (s. str.) die große Unterfamilie der Galerucinen (s. l.).

Es erheben sich die Fragen:

1. Wo sind die Halticinen innerhalb der großen Unterfamilie der Galerucinen hinzustellen, damit sie nach Möglichkeit „natürlich“ stehen? Vor oder hinter die eigentlichen Galerucinen?

2. Welches ist die „natürliche“ Stellung der Unterfamilie *Galerucinae* innerhalb der Familie der Chrysomeliden? Steht sie weit vorne (tief unten) im System, oder weit hinten (hoch)?

¹⁾ Erschienen in Bd. 14, Nr. 1, S. 24–42. — Zur Darstellung der „Großsystematik“ wäre vielleicht noch nachzutragen, daß das dort geschilderte System der Wertung von „Blöcken“ naturgemäß auch Ausnahmen erleiden kann. Es kann sich nämlich zeigen, daß eine relativ hochspezialisierte Gruppe gewissermaßen die phylogenetische Fortsetzung einer noch vorhandenen relativ primitiven ist. Dann wird man wohl kaum vermeiden können, beide unmittelbar hintereinander zu stellen. Das wird aber zur Folge haben, daß dann mitten unter relativ primitiven Gruppen plötzlich eine unverhältnismäßig hochspezialisierte steht; die mit dem sonstigen System der allgemeinen Blockwertung nicht recht im Einklang scheint. Solche Dinge lassen sich nicht vermeiden; erstes Ziel eines natürlichen Systems bleibt immer, das wirklich Verwandte unmittelbar zusammen zu stellen. Die Blockwertung bleibt immer nur ein Notbehelf dort, wo wir keine längeren phylogenetischen Reihen mit einiger Sicherheit bilden können. Mit einiger Sicherheit — denn Phantasien und Träumereien sind wertlos.

Zu 1. — Die Halticinen zeigen eine Anzahl Spezialisierungen, die die Galerucinen zumeist nicht besitzen (Sprungschenkel, kleinere Hüften der Vorderbeine, zuweilen Halsschildlängsfurchen, durchschnittlich geschlossenere Körperform, verschieden spezialisierte Hinter-schienen, u. a.). Es ist kaum ein Zweifel: die echten Galerucinen sind im allgemeinen primitiver gebaut, müssen daher im System wohl vor die Halticinen gestellt werden.

Zu 2. — Die Antwort hängt von der Frage ab: Wie haben wir uns die hypothetische „*Protochrysomela*“ vorzustellen? Sie dürfte wohl länglich-eiförmig, ziemlich locker gebaut gewesen sein (wohl kaum so wie die heutige Gattung *Chrysomela*); ihre Stirn war vielleicht breit und vielleicht ohne Höcker und Furchen (?), die Fühler wohl noch weit voneinander vorne am Kopf eingelenkt; der Halsschild wenig schmaler als die Flügeldecken, mit scharf ausgeprägter Seitenrandkante, wohl ohne besondere Eindrücke; die Beine einfach usw.

Nach diesem Maßstab ist an den Galerucinen vieles noch ziemlich primitiv; so die oft lockere Körperfübung, der seitlich gekantete Halsschild usw. Manches hingegen erscheint spezialisiert, wie die genäherten Fühlerbasen usw. Wir müssen trachten, dieses Gemisch von Ursprünglichem und Abgeleitetem irgendwie zu werten. Dies geschieht durch Vergleich mit anderen Gruppen.

Die genäherten Fühlerbasen und zum Teil die Stirnbeulen haben die Galerucinen mit den großen Gruppen der *Eupoda* (*Donaciinen*, *Criocerinen*, *Sagrinen* bezw. *Orsodacninen*) und der *Cryptostomata* (*Hispinen* und *Cassidinen*) gemein. Aber ohne Zweifel sind die *Eupoda* durch ihre eigenartige Gestalt, den schmalen, seitenkantenlosen Halsschild, die Mandibelzählung usw. durchschnittlich höher spezialisiert als die Galerucinen. Und dasselbe gilt für die *Hispinen* und *Cassidinen* mit ihrem eigenartigen Kopf- und Tarsenbau, ihren sonderbaren Schildgestalten, ihren stacheligen Auswüchsen usw. Sie alle sind den zum Teil recht einfach gebauten Galerucinen an durchschnittlicher Spezialisationshöhe sicherlich überlegen und sind im natürlichen System wohl hinter die Galerucinen zu stellen. Der mutmaßliche Grund, weshalb im Gegensatz hierzu die *Eupoda* bisher in der Chrysomelidenreihe vorangestellt wurden, ist weiter unten dargelegt.

Nun ein Blick auf die Zerlegung der Gruppen innerhalb der Halticinen selbst. F. Chapuis¹⁾ teilte sie in 19 Tribus. Einige Proben auf deren Natürlichkeit.

Gruppe XVI, *Mniophilites*. Hauptsächlich auf kurze, hochgewölbte Körperform und ein (als Folge davon) verdecktes oder querstreifenförmiges Mesosternum, offene Vorderhüftlöcher usw. aufgestellt. Enthält die Gattungen *Mniophila*, *Hypnophila*, *Apteropeda*, *Argopus*, *Sphaeroderma*, *Argopistes*. Die Gattungen ähneln einander allerdings habituell stark; aber die Ähnlichkeit ist vielfach eine rein äußerliche, eine Konvergenzerscheinung. Die nähere morphologische Prüfung zeigt, daß jene Gattungen zum Teil weit auseinanderstreben. So besitzt *Hypnophila* (*Minota*) basale Halsschildstrichel (übrigens

¹⁾ Hist. Nat. Ins., Genera des Coléoptères. XI. Paris, 1875, p. 20—21.

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 131

auch gar keine offenen, sondern geschlossene Vorderhüfthöhlen), und wurde bereits von Weise mit Recht in die *Crepidodera*-Verwandtschaft gestellt. *Argopistes* besitzt einen völlig abweichenden Kopf- und Fühlerbau, besonders gebildeten Elytralrand, spezielle Hinterschienenbildung usw. und ist ein sehr auffälliger Typ für sich. Und so weiter.

Gruppe VI, *Arsipodites*. Die namengebende Gattung *Arsipoda* könnte nach den Merkmalen eines Großteils ihrer Arten ebensogut in die Gruppe IX, *Crépidodérites*, gestellt werden; sie hat zu *Podagrira* wohl kaum nähere Beziehungen. Dagegen hat die Gattung *Systema*, von Chapuis zu den *Crépidodérites* gestellt, in dieser Verwandtschaft wohl nichts zu tun. Und dergleichen mehr.

Es wird uns klar: Chapuis' Gruppen sind künstliche. Wir sehen auch hier das Versagen scharfer Scheidemerkmale, sobald es sich um eine natürliche Gruppierung handelt. Ich gestehe gern: ich kann Chapuis' System wohl berechtigt kritisieren, besser machen kann ich es aber nicht. Ich kann die Halticinengattungen nicht nach klaren Merkmalen in natürliche Gruppen ordnen, und ich fürchte sehr, daß das Gleiche auch für so manche andere Käfergruppe gelten wird, sofern man die Forderung zielklar in ihrer Tiefe erfaßt hat. Man darf die Forderung nach einem natürlichen System, das einfach morphologisch-dichotomisch darstellbar ist, eben überhaupt nicht stellen.

Im allgemeinen können die Gattungen innerhalb einer Familie, Unterfamilie oder Tribus nach folgenden verschiedenen Prinzipien gruppiert werden:

1. Man sucht ein allgemeines, durchgreifendes Grundmerkmal, nach welchem man die Gesamtmasse fundamental in zwei oder drei große Blöcke zerlegen kann, die man nach gleichem Prinzip weiter zerteilt. Auf Sonderspezialisierung nimmt man vorerst keine Rücksicht. Die Methode wird sehr oft ein offenkundig künstliches System ergeben. (Beispiel: Weise's Trennung der Halticinen nach dem Verschuß der Vorderhüfthöhlen usw.).

2. Man greift als erstes besonders hochspezialisierte Formen heraus und stellt sie zunächst ans Ende des Systems. Den Rest zerlegt man dann nach allgemeinen — heute nach phylogenetischen — Gesichtspunkten. (Beispiel: Harold's Gruppierung der Halticinen der Erde.)

3. Man kümmert sich vorerst weder um durchgreifende Scheidemerkmale noch um Hochspezialisierungen, sondern trachtet in erster Linie das natürlich Verwandte zusammenzustellen, sucht „phyletische Reihen“ zu erfassen und — vorläufig isoliert — darzustellen. Die Methode kann im kleinen Rahmen erfolgreich sein und da natürliche Resultate ergeben. Vorsicht und kritischer Blick sind Grunderfordernis.

Eine natürliche, phylogenetische Gruppierung gibt eigentlich wohl nur die dritte Methode. Doch auch nur unter günstigen Umständen und in der Hand eines geschickten Forschers. In der Praxis wird sie sich zumeist mit der zweiten, gegebenenfalls mit der ersten

Methode unter Statuierung von Ausnahmen irgendwie verbinden, bezw. wird notgedrungen verbunden werden müssen. Hier liegt die Kunst des Systembauers.

Erwähnt muß hier auch werden, daß der Wert jedes Merkmals nicht überall gleich ist. Dasselbe Merkmal, das hier zur Scheidung großer, natürlicher Gruppen gut brauchbar ist, scheidet anderswo kaum mehr Gattungen und an dritter Stelle nicht einmal mehr Arten.

Angesichts aller dieser Schwierigkeiten werden die Forderungen und Erwartungen recht klein bleiben müssen. Das Augenmerk des Spezialisten wird vorwiegend einem gelten: Keine offenkundigen, groben Verstöße gegen die derzeit geltenden phylogenetischen Regeln zu begehen. Er wird zumindest darauf achten, sein System nicht mit offenkundig allgemein hochspezialisierten Formen einzuleiten, sondern solche stets gegen das Ende der Reihen zu rücken. Im übrigen wird ihm klar sein: Jeder Typ stellt eine Kombination von Merkmalen dar, primitiven und abgeleiteten vermengt, und je nachdem wir dieses Merkmal für wesentlicher, wichtiger, d. h. stammesgeschichtlich älter erachten als jenes, werden wir eine völlig andere Gruppierung erhalten. Der Spezialist wird trachten, die wichtigeren, phylogenetisch älteren Merkmale zu erkennen und an erster Stelle zu verwenden.

Die alte Systematik hat vielfach nach Grundsätzen gereiht, die den eben dargelegten unbewußt nahe kamen: nach der größeren oder geringeren Kompliziertheit des Baues. Allerdings hat sie hiebei in der Regel eine der heute üblichen phylogenetischen gerade entgegengesetzte Reihung angewendet, nämlich von den höchstentwickelten Formen herunter zu den einfachsten. Unsere alten Zoologie-Lehrbücher beginnen mit Mensch und Säugetier und enden mit den Protozoen. Die heutige Wissenschaft reiht grundsätzlich umgekehrt, dem Gange der Entwicklung folgend, vom Tiefsten zum Höchsten. Daher die manchmal gehörte Klage, die neuen Systeme gefielen sich darin, die alten einfach auf den Kopf zu stellen.

Aber noch einen anderen Reihungsgrundsatz finden wir ab und zu im alten System: das Bestreben, den Uebergang von einer Gruppe zur andern durch habituell ähnliche Formen zu vermitteln. Ein Schulbeispiel hierfür scheint mir die Stellung der Eupoden (Donacien usw.) als Führer in der Familie der Chrysolmeliden zu sein. Jedenfalls erschien es den älteren Systematikern überaus natürlich, aus der Familie der Cerambyciden durch die einigermaßen cerambycidenähnlichen Donacien in die Chrysolmeliden hinüberzuleiten.

Vielleicht tue ich den Systematikern unrecht; aber ich sehe keinen Grund, weshalb man sonst die Chrysolmeliden gerade mit den Donacien einleiten sollte, sicherlich hoch spezialisierten Formen, die bei einer phylogenetischen Anordnung wohl nicht an erster Stelle zu stehen kommen.

Es ist klar, daß ein solches Ueberleitungsprinzip vom Standpunkt phylogenetischer Systematik zu verwerfen ist. Jede Gruppe hat ganz ohne Rücksicht auf Anschluß an die vorangehende mit den ursprüng-

lichsten Formen zu beginnen. Die höchststehende Endform der einen Gruppe wird von der tiefststehenden Anfangsform der nächsten Gruppe im Regelfalle sogar sehr auffällig abstechen.

Wir kommen zur letzten systematischen Einheit, zur Spezies. Die Reihung der Arten innerhalb der Gattung war bisher der schrankenlosen Willkür des Monographen ausgeliefert. Und der reihte vielfach, wie ihm die augenfälligsten Merkmale gerade in die Hand gerieten. Der baute eine Bestimmungstabelle, und die war dann zugleich auch das „System“. In der einen Gattung begann er die Tabelle zufällig mit den flügellosen Arten, in der nächsten ebenso zufällig mit den geflügelten. Das wurde kaum beachtet.

Der phylogenetisch eingestellte Systematiker muß dies naturgemäß vermeiden. Ueberall dort, wo ein Merkmal phylogenetisch gewertet werden kann, wird er die Reihenfolge mit dem primitiveren Typus beginnen.

Wo ein Merkmal gewertet werden kann — leider ist dies bei Artmerkmalen nicht allzuoft der Fall. Da finden sich geringe Unterschiede in Größe, Färbung, Ausprägung der Skulptur, der Behaarung usw. Was soll da als ursprünglicher gelten? Stärkere oder schwächere Punktierung, längere oder kürzere, eine graue oder eine gelbe Behaarung usw.? Gewiß kann man im allgemeinen ein einfaches Chitin-Gelbbraun tiefer stellen als eine glänzende Metallfärbung — aber damit ist wenig getan; denn diese Färbungen treten beide nicht selten innerhalb der gleichen Art auf und überschneiden sich mit anderen, gerade gegensätzlich zu wertenden Merkmalen in allen möglichen Kombinationen.

Uebersaus dürftig sind die allgemeinen Fingerzeige, die die Art-systematik aus phylogenetischen Studien schöpfen kann. Hier ist alles dem Blick des phylogenetisch bewanderten Monographen anheimgestellt. Er muß gemeinsame Merkmale suchen, die ihm gestatten, natürliche Verwandtschaftsreihen zu bilden; diese Merkmale dürfen keine Konvergenzmerkmale sein, keine Merkmale, die auf späterer Parallelentwicklung beruhen; denn solche leiten irre.

Ein Beispiel macht dies augenfällig. Höhlenkäfer zeigen vielfach die Tendenz zur Rückbildung der Augen. In den verschiedensten phyletischen Reihen finden wir als Endpunkte einer Parallelentwicklung augenlose Formen. Stellen wir uns nun eine große Gattung vor, die aus mehreren solchen natürlichen Reihen besteht, deren höchstspezialisierte Formen augenlos geworden sind.

Die Reihen erkennen wir an stammesgeschichtlich bedeutsamen Merkmalen, die oft viel weniger auffällig sind als die Augen, z. B. aus einer gewissen Gruppierung der Beborstung, oder aus gewissen Bildungen des Kopulationsapparates oder dergl. Sache des geistvollen Systematikers wird es sein, durch sorgfältig vergleichendes Studium solche Merkmale zu finden und als phylogenetisch bedeutsam oder bedeutungslos zu erkennen.

Gruppieren wir die Formen innerhalb solcher Reihen der Entwicklungshöhe entsprechend, so erhalten wir eine Anordnung, in der die Ausbildung der Augen folgendes Bild zeigt:

- Natürliche Reihe A: geäugte ➤—➤ augenlose Formen.
 „ Reihe B: geäugte ➤—➤ augenlose Formen.
 „ Reihe C: geäugte ➤—➤ augenlose Formen. Usw.

Die alte Systematik nun geriet zuerst an diese auffälligeren Konvergenzmerkmale. Da war z. B. ein vermeintlich vorzügliches, leicht sichtbares Merkmal: das Fehlen der Augen. Das mußte doch wohl ein gutes Gattungsmerkmal sein! Und so schnitt man von allen natürlichen Reihen die augenlosen Endpunkte ab und machte eine einzige Gattung daraus. Es ist klar: statt in natürlicher Weise mit der Längsrichtung der Entwicklung zu verlaufen ging der gattungstrennende Schnitt unnatürlich quer¹⁾. Je tiefer wir mit phylogenetischen

¹⁾ Jos. Müller hat dies in seiner Revision der blinden *Trechus*-Arten (Beiträge zur Kenntnis der Höhlenfauna der Ostalpen und der Balkanhalbinsel. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturwiss. Klasse, Bd. XC, 1913, 14) näher erläutert. Er sagt:

„Die Abstammung der blinden Trechen von mit Augen versehenen Formen als selbstverständlich vorausgesetzt, kann man wohl annehmen, daß nicht alle blinden Formen von einer bestimmten *Trechus*-Art oder -Gruppe abzuleiten sind, sondern daß die in verschiedenen Gegenden lebenden, zahllosen Anophthalmen von verschiedenen mit Augen begabten Vorfahren — also polyphyletisch — durch Anpassung an das unterirdische Leben entstanden sind. Denn es ist nicht gut denkbar, daß eine einzige seinerzeit entstandene Urform nach erfolgtem Augenverlust und anderen mehr oder weniger weitgehenden Anpassungen an das unterirdische Leben ihr eigenartiges Milieu hätte verlassen können, um andere, oft weit entlegene Höhlengebiete zu bevölkern. Wir sind vielmehr gezwungen, uns vorzustellen, daß seinerzeit in jedem Karstgebiet verschiedene *Trechus*-Arten sich an das unterirdische Leben angepaßt und, je nach Umständen, mehr oder weniger stark verändert haben. Daß dabei gewisse durch Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen entstandene Merkmale bei den blinden Trechen verschiedener Gegenden wiederkehren, ist keineswegs auf nähere natürliche Verwandtschaft, sondern auf Konvergenz zurückzuführen...“ (Das Zitat wird weiter unten im Text fortgesetzt.)

So Müller als Vertreter einer phylogenetischen Systematik. Als Vertreter der alten, nicht-phylogenetischen Systematik hat sich E. Reitter (Ueber die blinde Trechiden-Gattung *Aphaenops* Bonv., Wien. Ent. Zeitg., XXXV, 1916, 291—294) dagegen gewendet:

„Es kann wohl nicht bestritten werden, daß die Anophthalmen augenlose Trechen sind. Trotzdem war es uns bisher nicht schwer, *Anophthalmus* von *Trechus* zu scheiden und die so große Zahl der Vertreter beider Formen, die besonders bei *Anophthalmus* noch immer wächst, läßt es uns aus praktischen Gründen wünschenswert erscheinen, beide als Gattungen zu trennen, zumal sich eine Grenze beider leicht ziehen läßt:

Augen groß oder klein, normal facettiert und pigmentiert = Gen. *Trechus*.

Augen rudimentär, ohne ausgebildete Facetten und pigmentlos = Gen. *Anophthalmus*.

Solange nicht eine *Trechus*-Art bekannt wird, die gleichzeitig mit oder ohne ausgebildete Augen vorkommt, so lange kann die Gattung *Anophthalmus* aufrecht erhalten bleiben... Für mich ist *Anophthalmus*, weil durch die fehlenden oder rudimentären Augen scharf von *Trechus* begrenzt, eine normale Gattung...“

Dies ist ein Schulbeispiel für den Gegensatz zwischen der alten und der neuen, phylogenetisch eingestellten Systematik, für den Widerstand, den eine neue Lehre findet.

Erkenntnissen und spezialisierter Untersuchungstechnik (Kopulationsapparat u. dgl.) in die Systematik eindringen, desto mehr solcher quergeschnittener Gattungen werden wir finden. Freilich — die schönen, scharfen, einfachen Scheidemerkmale gehen hiebei verloren, die Systematik wird schwieriger, komplizierter. Aber dies läßt sich leider nicht vermeiden. Die Erkenntnis der natürlichen, phylogenetischen Verwandtschaften muß angestrebt werden, um welchen Preis immer.

Eines der wichtigsten Hilfsmittel, nicht nur zur Ermittlung natürlicher Verwandtschaften, sondern auch zur Artsystematik überhaupt, sind die Kopulationsorgane der Männchen. Seit etwa der Mitte des vorigen Jahrhunderts hat die Untersuchung dieser Organe allmählich Eingang gefunden, freilich noch lange nicht bei allen Gruppen und bei vielen nur in recht primitiver Weise. Bei den Halticinen beispielsweise hat sie C. Foudras in seiner Monographie schon vor dem Jahre 1859 herangezogen; J. Weise hat die Untersuchungen fortgesetzt und heute ist es schlechterdings unmöglich, die Arten einer Gattung ohne Untersuchung der ♂ Kopulationsorgane mit Sicherheit zu trennen. In manchen Gattungen (z. B. *Haltica*) sind vielfach überhaupt nur die ♂♂ und nur nach dem Kopulationsapparat sicher zu bestimmen. Ähnliches gilt für manche Gruppen der Canthariden usw.

In neuerer Zeit sind manche Forscher über die in der Regel geübte Untersuchung der trocken konservierten Kopulationsorgane hinausgegangen, haben die auf Objektträgern eingebetteten Organe mikroskopisch durchleuchtet und in der Armatur des im Innern befindlichen Hautsackes (Präputialsackes nach K. W. Verhoeff¹⁾, Rutenblase nach W. Harnisch²⁾, sac interne nach R. Jeannel³⁾) systematisch wichtige Merkmale entdeckt. Insbesondere sind hier Arbeiten von K. Holdhaus⁴⁾ und R. Jeannel⁵⁾ aufzuführen. Ich halte es nicht für überflüssig, in deutscher Uebersetzung zu zitieren, was letzterer Autor mit recht energischer Betonung über den Gegenstand schreibt⁶⁾:

¹⁾ Ueber den Kopulationsapparat männlicher Koleopteren. Deutsche Entom. Zeitschr. 1895, 66—78.

²⁾ Ueber den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. CXIV, 1915, 26—34.

³⁾ Revision des *Bathysciinae*. Archives Zool. 5. sér., t. VII, 1911, 43. — Sehr ausführlich behandelt in des genannten Forschers neuer: Monographie des *Bathysciinae*. Arch. Zool. exp. et gén., t. 63, 1924, p. 1—436, 498 fig.

⁴⁾ Monographie der paläarktischen Arten der Koleoptergattung *Microlestes*. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVIII, 1912, 478—488. —

Monographie du genre *Reicheia*. L'Abeille, XXXII, 1924, 165—167. — In ersterer Arbeit hat Holdhaus auch den Bau des weiblichen Fortpflanzungsorgans in den Dienst der Systematik gestellt.

⁵⁾ Biospeologica XLVII: *Silphidae Catopinae*. Archives Zool. expér. gén., t. 61, 1922, 1—98.

⁶⁾ l. c. p. 3.

„Wenn ich hier den Gang meiner Untersuchungen im Einzelnen darlege, so geschieht es nicht, um mich damit zu brüsten, sondern um zu beklagen, daß die ungeheure Menge der entomologischen Publikationen, welche sich seit mehr als einem Jahrhundert aufgehäuft hat, zur Errichtung einer natürlichen Klassifikation nicht mehr beigetragen hat¹⁾.

Alle Beschreibungen der Arten und Gattungen der Koleopteren werden noch einmal zu machen, werden durch Hinzufügung der Geschlechtsmerkmale zu ergänzen sein. Ich behaupte, daß niemand mehr das Recht habe, von Phylogenie zu sprechen oder nur eine Art als verwandt oder nicht verwandt mit einer andern zu bezeichnen, ohne sich den größten Irrtümern auszusetzen, wenn er sich nicht vorher mit den mikroskopischen Präparaten der Geschlechtsorgane der von ihm besprochenen Arten vertraut gemacht hat.

Es ist richtig, daß schon seit längerer Zeit viele Autoren ein nützliches Werk getan zu haben vermeinten, wenn sie ungefähre Aeüßerlichkeiten des chitinierten, getrockneten und neben die Type auf ein Kartonblättchen geklebten „Forceps“ beschrieben. Ueber eine solche Methode soll nicht abgehandelt werden. Was es auch so manchem Entomologen kosten mag, die Zeit der Arbeit mit der Lupe ist vorüber. Man wird künftighin die übrigens recht einfache mikroskopische Technik heranziehen müssen, welche ein genaues und vollständiges Studium nicht nur der Mundteile, sondern auch der Kopulationsorgane und insbesondere des Internalsacks des Oedeagus ermöglicht.

Die Untersuchungen, welche ich seit acht Jahren in der schwierigen Gruppe der Trechinen durchführe, haben mich nur bestärkt in dem, was mir die Revision der *Bathysciinae* seinerzeit gezeigt hat und was uns jene der *Catopinae* abermals zeigt.

Jede Art besitzt eine spezielle chitinöse Bewehrung des Internalsacks, welche in ihrer Form völlig unveränderlich ist. Ich konnte dies feststellen bei Untersuchung des Oedeagus aller Männchen, die ich vornehmen konnte, und die Zahl der Präparate ging bei manchen Arten in die Hunderte.

Anderseits zeigt es sich, daß bei Reihen von Arten von oft recht verschiedenem Aussehen, aber von gleichartiger geographischer Verbreitung, der gleiche Typus des Internalsacks zu beobachten war, sodaß die gleiche Abstammung dieser Arten nicht zu bezweifeln ist. Die Merkmale ihrer Kopulationsorgane sind in gewissem Sinne die Signatur ihrer phyletischen Reihe.“

Aehnlich spricht sich auch Holdhaus aus. Und Freund Otto Scheerpeltz hat seine Untersuchungen über Systematik der Staphyliniden in weitem Ausmaße auf Unterschiede am Internalsack gegründet und hat erst kürzlich in dieser Zeitschrift (Bd. 13,

¹⁾ Ich möchte hier zur teilweisen Entschuldigung erwähnen, daß wir klare, stammesgeschichtlich orientierte Gesichtspunkte eigentlich erst seit dem Durchdringen der Deszendenzlehre nach Darwin, also etwa seit einem Halbjahrhundert, besitzen. (Heikertinger.)

1927, 246—251) eine Methode zweckmäßiger, für die Untersuchung des Internalsacks besonders geeigneter Konservierung der Tiere bekanntgemacht, die jedem Spezialisten zumindest zum Versuche empfohlen sei.

So sehr man hier das Unbehagen und den Widerspruchsdrang des Systematikers der alten Schule auch verstehen und bis zu einem gewissen Grade nachfühlend teilen mag, so kann man doch kaum anders, als zuzugeben: Ja, Jeannel hat im allgemeinen recht. Ob es bequem ist oder nicht, ob die alte Schule des gemütlich pfeifenrauchenden, alle Käferfamilien bestimmenden und beherzt beschreibenden Systematikers damit für immer geschlossen sein wird oder nicht — es muß wohl einmal sein.

Freilich, ob andererseits das Loblied speziell auf den Internalsack, der sich bei Carabiden und Silphiden so lichtbringend erwies, auch in allen anderen Gruppen, so bei den hochspezialisierten Phytophagen und Rhynchophoren, in gleicher Stärke Wiederhall finden wird, bleibt vorläufig noch recht fraglich. Das Universalheilmittel systematischer Schmerzen ist ganz gewiß auch er nicht.

Das vorangehende Zitat aus R. Jeannel's Arbeit zeigt klar, daß es diesem zeitgemäß arbeitenden Forscher weniger darum zu tun ist, allgemeinere Grundsätze für phylogenetische Wertungen aufzustellen, als vielmehr darum, durch tiefgehend vergleichendes Studium in jeder einzelnen Gruppe ganz spezielle, bisher unbeachtet gebliebene Einzelmerkmale — hier die Bedornung des Internalsacks, dort eine Bezahnung der Vorderschienen, dort wieder eine besondere Stellung eines Mandibelzahnes, einer Borste oder dgl. — zu finden und mit Hilfe solcher Einzelmerkmale im Detail natürliche Verwandtschaften, phylogenetische Reihen, aufzustellen. Alle Formen, denen dieses phylogenetisch höchst gewertete Merkmal eigen ist, gehören dieser Reihe zu, gleichgültig, welche Eigenschaften ihnen sonst noch zukommen. Diese Methode ruht allerdings auf der Voraussetzung, daß das gefundene Merkmal auch wirklich ein stammesgeschichtlich altes, monophyletisch entstandenes, nicht etwa ein nachträglich bei verschiedenen Formen unabhängig aufgetretenes, eine Konvergenz, eine Parallelentwicklung ist. Es bedarf einer großen allgemeinen und speziellen Kenntnis der Materie und eines genialen Blicks, um hier nicht der Gefahr des Fehlgreifens ausgesetzt zu sein. Denn die Methode ist wieder nur ein verfeinertes Arbeiten mit Einzelmerkmalen.

Aus allem Vorangegangenen erhellt wohl klar, daß der Leser in die phylogenetische Betrachtungs- und Beurteilungsweise nur an der Hand konkreter Beispiele zielklar eingeführt werden kann. Es dürfte daher der breite Raum, den ich im Folgenden solchen Beispielen widme, nicht vergedeut sein. Die zu Worte kommenden Verfasser geben auch für den Spezialisten auf anderem Gebiete gut verwertbare Richtlinien. Allerdings ist relativ viel davon speziell den Höhlenkäfern angepaßt, bei denen besondere, scharf ausgeprägte Verhältnisse vorliegen. Wem die folgenden Ausführungen zu speziell sind, der mag sie überschlagen.

K. Holdhaus schreibt in seiner schönen Monographie der Carabidengattung *Microlestes* (ehedem *Blechnus*) auf S. 537 (Sep. 61):

„Mit Aufstellung eines Stammbaums, der allzuviel Hypothetisches enthalten müßte, wäre kaum etwas gewonnen. Hingegen lassen sich einige phylogenetische Richtlinien ziehen . . .

Die phylogenetische Wertung müßte von folgenden Voraussetzungen ausgehen:

1. Arten mit einfach gebautem Kopulationsapparat sind unter sonst gleichen Verhältnissen primitiver als Arten mit differenziertem . . . Alle Fortsätze, Widerhaken, Zähne außen am Penis oder in der Wandung des Präputialsackes sind als sekundäre Differenzierungen aufzufassen. Als primitivster Typus des weiblichen Kopulationsapparates erscheint. . . : Vagina ohne stärker chitinisierte Partien und ohne Bursa copulatrix, Receptaculum seminis länglich ballonförmig, nicht in mehrere Schläuche gespalten, Annulus receptaculi ein niedriger Chitining ohne Apophysen und ohne das Lumen einengende Obstruktionslamelle¹⁾. Alle Komplikationen, durch welche sich die einzelnen Arten von diesem einfachsten Typus entfernen, sind als sekundäre Differenzierungen zu beurteilen.

2. Arten ohne äußere Sexualauszeichnungen am Abdomen des ♂ sind unter sonst gleichen Verhältnissen als primitiver zu betrachten als solche mit derartigen Auszeichnungen.

3. Arten mit wohlentwickelten Flügeln sind unter sonst gleichen Verhältnissen als primitiver zu betrachten als Arten mit rudimentären Flügeln.

4. Einfarbig schwarze Arten sind unter sonst gleichen Verhältnissen als primitiver zu betrachten als solche mit zweifarbigem Fühlern oder mit eine helle Längsmakel tragenden Elytren²⁾. Diese Färbungsdifferenzen besitzen aber im allgemeinen geringe Konstanz und kommen für die Unterscheidung der Spezies und daher auch für die Phylogenie nur in sekundärer Weise in Betracht. . . .

Es ist keine Art bekannt, die in allen ihren Merkmalen durchaus primitives Verhalten zeigte.“

Und nun bildet Holdhaus Verwandtschaftsgruppen. Die Wertung dieser ist erschwert durch das Durcheinandergelien verschiedenwertiger Merkmale. Bei einer Gruppe ist der Penis einfach gebaut, aber der weibliche Sexualapparat zeigt eigenartige Differenzierungen. Bei einer anderen sind ♂ und ♀ ziemlich primitiv gebaut, aber gerade die diesbezüglich primitivst gebaute Art zeigt atrophierte Flügel. Usw.

¹⁾ Terminologische Erläuterung und Bild bei Holdhaus.

²⁾ Hiezu gibt Holdhaus die Fußnote: „Die große Mehrzahl der terrikolen Carabiden besitzt einfarbigen Körper, wie es dem dunklen Aufenthaltsorte entspricht.“ — In anderen Gruppen wird diese Farbenwertung natürlich nicht allgemeine Geltung haben; es muß stets der mutmaßliche Archetypus der Gruppe als Wertmesser genommen werden.

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 139

Noch einen Bearbeiter einer Carabidengattung möchte ich ausführlicher zu Wort kommen lassen. J. Müller¹⁾ trennt Anpassungsmerkmale von Organisationsmerkmalen und wertet sie — in der Gattung *Trechus* und deren nächster Verwandtschaft, mit besonderer Berücksichtigung der höhlenbewohnenden Formen — folgendermaßen:

„Direkt oder indirekt durch Anpassung an das unterirdische Leben entstandene, also sekundär erworbene Merkmale sind meines Erachtens:

1. Die Körpergröße. Arten von geringerer Größe sind . . . als primitivere Formen zu betrachten. . . .

2. Grad der Augenreduktion. Hierin lassen sich alle erdenklichen Übergänge von den mit vollkommen entwickelten Augen versehenen Arten zu den ganz augenlosen Formen erkennen. Die mit deutlicheren, oft schwach pigmentierten Augenrudimenten versehenen Arten sind natürlich als ursprüngliche, die mit vollkommen geschwundenen Augen als abgeleitete Formen zu betrachten.

3. Die mit der Augenreduktion Hand in Hand gehende Verlängerung der Beine und Fühler. . . . Die mit abnorm langen Beinen und Fühlern versehenen Formen . . . stehen auch durch ihre sonstigen Merkmale auf der höchsten Differenzierungsstufe.

4. Veränderungen der Kopf- und Halsschildform. Während bei den mit Augen versehenen Trechen der Kopf und Halsschild relativ kurz sind, verlängern sich diese Körperteile bei fortschreitender Anpassung an das Höhlenleben.

Hand in Hand mit dieser Verlängerung des Vorderkörpers findet oft eine Vergrößerung des Kopfes auf Kosten des Halsschildes statt, so daß die extremen Formen (*Aphaenopsis*, *Aphaenopidius*, *Pseudaphaenops* und *Aphaenops*) einen abnorm großen Kopf, der die Halsschildbreite deutlich übertrifft, besitzen. Auf die ganz analogen Veränderungen bei den Höhlensilphiden und ihre Bedeutung für das unterirdische Leben habe ich vor längerer Zeit hingewiesen²⁾.

5. Randung der Halsschildseiten und Stellung der Epipleuren. Die Streckung des Halsschildes hat eine seitliche Abplattung des Prothorax zur Folge, wodurch die Pleuralteile der Vorderbrust . . . allmählich in die senkrechte Stellung gelangen. Hand in Hand damit erfährt die aufgebogene Seitenrandleiste des Halsschildes eine fortschreitende Reduktion, bis sie bei den Formen mit senkrechten Halsschildepipleuren . . . fast gänzlich obliert. . . .

6. Verkürzung der Stirnfurchen. Die echten Trechen besitzen vollständige, hinten um die Schläfen nach außen und unten

¹⁾ In der weiter oben zitierten Arbeit, S. 4—8. — Ich führe das Folgende unter Anführungszeichen an, um es als Müllers Darlegung zu kennzeichnen, habe es aber raumeshalber stark gekürzt.

²⁾ J. Müller: Beitrag zur Kenntnis der Höhlensilphiden. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1911, 20—22.

gebogene Stirnfurchen. Mit der fortschreitenden Anpassung . . . obliteriert oft der apikale Teil der Stirnfurchen. . . .

7. Behaarung des Körpers. Da die mit Augen versehenen *Trechus* s. str. einen kahlen Chitinpanzer besitzen, müssen wir . . . Pubeszenz als ein sekundäres . . . Merkmal betrachten. . . .

8. Supraorbitalborsten . . . jederseits am Kopfe . . . Ihre ursprüngliche Zahl ist jedenfalls zwei; das Hinzutreten einer dritten . . . ist sicherlich als eine sekundäre Neuerwerbung zu betrachten.

9. Marginalborsten des Halsschildes . . . je eine vordere und hintere Marginalborste . . . es kommt eine (oft nur einseitig ausgebildete) sekundäre Verdoppelung der vorderen Borste vor.

10. Vermehrung der Dorsalborsten der Flügeldecken. Bei den mit Augen versehenen Trechen . . . sind im dritten Flügeldeckenstreifen drei grübchenartige Punkte vorhanden, aus denen „Dorsalborsten“ entspringen. . . . Eine Vermehrung derselben auf vier bis fünf ist als ein sekundär erworbenes Merkmal aufzufassen, ebenso das Auftreten von Borstenpunkten auf anderen Streifen und Zwischenräumen der Decken.

11. Verschiebung des vordersten Punktes der Series umbilicata. Innerhalb des Seitenrandes der Flügeldecken . . . befindet sich eine Reihe ungleich starker borstentragender Punkte, die . . . „Series umbilicata“. Die vier vorderen Punkte dieser Reihe bilden . . . eine enger zusammengehörige Gruppe . . . Bei allen mit Augen versehenen . . . Trechen . . . bilden diese vier Punkte eine mit dem Seitenrande der Flügeldecken vollkommen parallele Reihe (normales, ursprüngliches Verhalten). Bei nicht wenigen blinden Arten rückt aber der erste Punkt weiter nach innen und hinten, so daß er vom Seitenrande der Decken weiter entfernt ist als der zweite. Meist verschoben sich dabei auch der dritte und vierte Punkt nach innen, so daß die Punkte zwei, drei und vier mit dem Seitenrand der Decken nach hinten divergieren . . . (Trotzdem eignet sich dieses Merkmal nicht gut als oberstes Kriterium der Einteilung, denn erstens zeigen sich alle Uebergänge und zweitens scheint sich dieser Prozeß in verschiedenen Artengruppen unabhängig vollzogen zu haben.)

12. Reduktion der Schultern und Verlängerung der Flügeldeckenbasis. . . . Da viele terrikole und alle kavernikolen Trechen . . . der Flügel entbehren, sind bei ihnen auch die Schultern mehr oder weniger reduziert, das heißt flacher und breiter verrundet. Bei den blinden Trechen . . . verschmälert sich die Mittelbrust . . . halsartig nach vorne . . . die Flügeldecken werden nach vorne gestreckt, so daß hiedurch der basale Schulterrand immer stärker abgeschrägt, ja sogar ausgebuchtet erscheint. . . .

13. Reduktion der Flügeldeckenstreifung. Diese Reduktion . . . müssen wir zu den sekundären Merkmalen rechnen. Primär sind acht Streifen vorhanden.

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 141

Außer diesen sekundär erworbenen Merkmalen gibt es aber auch solche, die sich nicht als Anpassungsstufen an das unterirdische Leben deuten lassen, da sie in gewissen Entwicklungsreihen sowohl bei den niedrig- wie bei den höchststehenden Formen unverändert auftreten, wogegen sie in anderen natürlichen Artengruppen gänzlich verschieden gebildet sind. Wir müssen diese Merkmale als **ursprüngliche,¹⁾ bereits bei den Vorfahren der betreffenden Artengruppen fixierte Charaktere** auffassen.

„Solche ursprüngliche Stammesmerkmale bei den blinden Trechen sind:

1. Die Zahl der beim ♂ erweiterten Vordertarsenglieder. Danach zerfallen die blinden Trechen in zwei scharf begrenzte Gruppen. Bei der einen . . . sind die zwei ersten Glieder erweitert und am inneren Apikalwinkel zahnförmig vortretend. Bei der anderen Gruppe . . . ist bloß das erste Glied erweitert und am inneren Apikalwinkel zahnförmig ausgezogen, das zweite nicht.

2. Die Ausbildung der hinteren Marginalborsten des Halsschildes. Der Ausbildungsgrad (normal ausgebildet, stark reduziert, ganz fehlend) scheint nicht vom Höhlenleben abhängig, sondern primär fixiert zu sein.“

„Wo es anging, habe ich natürlich in erster Linie diese ursprünglichen²⁾ Merkmale zur Abgrenzung von Untergattungen herangezogen, so als oberstes Einteilungsprinzip die Beschaffenheit der männlichen Vordertarsen, ferner den Ausbildungsgrad der hinteren Marginalseta des Halsschildes. Andere Untergattungen mußten jedoch durch sekundäre Anpassungscharaktere definiert werden . . . vor allem dort, wo sie innerhalb gewisser natürlicher Artengruppen eine verschiedene Ausbildungstendenz zeigen, so daß sich die betreffenden Artengruppen nicht voneinander ableiten lassen³⁾.“

In verbreitungsgeographischer Beziehung setzt Müller:

„1. Je niedriger die Entwicklungsstufe einer Tiergruppe ist, desto größer ist gewöhnlich ihre geographische Verbreitung:

2. Hoch spezialisierte, extrem und einseitig angepaßte Gruppen sind im allgemeinen auf kleinere Faunenbezirke beschränkt.“

¹⁾ Das Wort „ursprünglich“ hat hier eine etwas anders gefaßte Bedeutung als in unseren übrigen Ausführungen. Es bezeichnet hier Merkmale, die von Anpassung unabhängig sind, Organisationsmerkmale. Ansonsten haben wir in dieser Abhandlung „ursprünglich“ ohne Rücksicht auf den Begriff der Anpassung an äußere Verhältnisse einfach als Bezeichnung des älteren Typus gebraucht. (Heikertinger.)

²⁾ Siehe die vorige Fußnote!

³⁾ Erwähnt sei, daß R. Jeannel kürzlich ein weiteres grundlegendes Organisationsmerkmal in der Behaarung und Längsfurchung der Vorderschienen entdeckt hat und hienach eine neue Gruppenteilung vornahm. Ich führe Freund Prof. Müllers Erörterungen ohne Rücksicht auf systematische Einzelfragen als Beispiel einer phylogenetischen Betrachtungsweise an. Jede Auffindung neuer Merkmale verschiebt nur das Ergebnis, nicht das Prinzip, wengleich es über Einzelheiten der phylogenetischen Auffassung naturgemäß stets größere oder geringere Meinungs-differenzen geben wird. (Heikertinger.)

Ganz kurz soll noch ein anderer Carabidenspezialist zu Wort kommen, der Bembidiinenkenner F. Netolitzky¹⁾. Er spricht u. a. über die phylogenetische Bedeutung der Penisparameren des ♂ und erwähnt, daß es keinem Widerspruch begegnen werde, wenn man die symmetrischen Parameren als die stammesgeschichtlich ältere Bildung auffasse; „doch wäre es durchaus verfehlt, wenn wir dieses Merkmal allein in den Vordergrund schieben wollten, um die Gattungen phyletisch zu ordnen“.

„Früher hat man die *Elaphrini* und *Bembidiini* in eine Gruppe, ja in eine Gattung vereinigt, bis man auf den Bau der Mittelbrust jenes entscheidende Gewicht legte, wodurch die Trennung *Carabinae* und *Harpalinae* erfolgte. Wo man früher eine enge Verwandtschaft sah, erblickt man jetzt nur ‚Konvergenz‘.“

„Wenn wir annehmen, daß alle jetzt lebenden Adephega von einer gemeinsamen Wurzel ausgegangen sind, so müssen in dieser zwei Tendenzen wirksam gewesen sein: die Tendenz der Beharrung und die Tendenz der Differenzierung. . . . Nach unserem heutigen Wissen können wir aber nicht mit Sicherheit entscheiden, ob z. B. die Aehnlichkeit zwischen *Elaphrus* und *Bembidium* die Auswirkung der Beharrungskraft, also die Bewahrung des Urhabitus ist, oder das Ergebnis nach derselben Richtung abändernd wirkender und erfolgreicher Kräfte.“

„Ich stehe auf dem Standpunkt, daß es eine polytope Artbildung gibt. Der Ausdruck stammt vom Botaniker J. Briquet, der auf Grund seiner Untersuchungen über die Gebirgsflora der Westalpen und von Korsika der eifrigste Verfechter der Annahme einer ‚mehrortigen Artbildung‘ wurde. Denn ebenso wie an der Baumgrenze im Hochgebirge weitentfernter Gebiete Knieholzbildungen unabhängig von einander auftreten, weil in der Pflanze gelegene Eigenschaften auf denselben Reiz der Umgebung in gleicher Weise antworten müssen, so können auch gleiche Tierformen in geographisch getrennten, sonst aber klimatisch ähnlichen Gebieten sich bilden, die nach erfolgter erblicher Fixation dieselben Rassen, vielleicht auch Arten bilden können. Als Beispiel unter den *Bembidion*-Arten will ich hier die Rassen des *B. dalmatinum* wählen: Die Gesamtart ‚*B. dalmatinum*‘ könnte meines Erachtens aus *B. nitidulum* hervorgegangen sein. In diesem lag vielleicht die Fähigkeit, die Mikroskulptur der Oberseite zu unterdrücken, zu verlieren. Dies geschah im ganzen Mittelmeergebiete, so daß nicht etwa eine Wanderung das *B. dalmatinum* von Persien bis nach Marokko oder umgekehrt brachte, sondern es bildete sich aus dem phylogenetisch älteren *B. nitidulum*, oder beide sind Parallelförmigen einer gemeinsamen, jetzt ausgestorbenen Art.“

So Netolitzky. Allzuweit sollen wir uns in solchen Vermutungen nicht vorwagen; denn über die Wirkung von Reizen der

¹⁾ Gedanken über die Urform und das natürliche System der Bembidiini und der mit ihnen nächstverwandten Carabidengruppen. In dieser Zeitschr. Bd. 13. 1927, 100—112.

Umgebung auf das Artbild bei Käfern wissen wir noch so gut wie nichts Exaktes. Was wir sehen, ist, daß Formenreihen vielfach auffällig gewisse Entwicklungsrichtungen zeigen, die manchmal als Parallelismen in benachbarten Gruppen nebeneinanderherlaufen. So kann in einer Gruppe beispielsweise die Tendenz zur Ausbildung von Kopfhörnern auftreten, und früher oder später können an diesem und jenem Punkte der Verwandtschaft tatsächlich solche Hörner erscheinen, während diese Fähigkeit bei anderen Verwandten nicht zum sichtbaren Ausdruck kommt.

Welche Ursachen solche „Fähigkeiten“ primär entstehen lassen und welche dann das tatsächliche Werden von Hörnern auslösen, darüber wissen wir nichts. Bloße „Reize der Umgebung“ erscheinen mir kaum hinreichend. Jedenfalls können wir überall, wohin wir in der Organismenwelt blicken, keine regellos zerflatternde Variabilität, sondern in gewissen Richtungen verlaufende Gestaltungsbahnen, „orthogenetische Prinzipien“, rein empirisch wahrnehmen; diese einfache Erfahrungstatsache als solche wollen wir festhalten. Weiter unten wird hievon noch die Rede sein. Im Wesentlichen genügt hier der Hinweis, daß Netolitzky an dasselbe Dilemma gerät, das im Folgenden an konkretem Beispiele schärfer beleuchtet ist: Ob gewisse Entwicklungsrichtungen aufsteigend oder absteigend vorzustellen sind. Mit der Schablone, daß die Entwicklung vom Einfachen zum Komplizierten fortschreite, ist nur ein brauchbarer allgemeiner Rahmen für das Ganze gegeben, im Einzelnen aber nichts getan. Nur ein Exempel dafür: Niemand wird behaupten, daß ein ungeflügelter Käfer „komplizierter“ gebaut sei als ein geflügelter; und doch stammt er von letzterem Typ ab.

Ein konkretes Beispiel aus Netolitzky:

„Da die meisten *Carabidae* im männlichen Geschlechte an den Vorderbeinen erweiterte, auf der Sohle behaarte Tarsenglieder haben, können wir das Auftreten nicht erweiterter Tarsen als ‚abgeleitete‘ Bildung auffassen, umsomehr, weil sie gerade bei Gruppen auch sonst schon stark abgeänderter Arten vorhanden ist.“

Hier wird die Tarsenverbreiterung als ein altes Merkmal, als ein Zug des hypothetischen „Protocarabiden“, also als ein „primäres“ Merkmal für Carabiden aufgefaßt. Und doch unterliegt es keinem Zweifel, daß, ganz allgemein beurteilt, einfache Vordertarsen auf jeden Fall die einfachere, allgemein genommen „ursprüngliche“ Bildung sind und eine Erweiterung etwas besonders Entwickeltes, Abgeleitetes ist. Der erste Arthropodenurahn hatte wohl noch einfache Tarsen. So gelangen wir, jedesmal mit einwandfreier Logik, zu den einander geradeaus widersprechenden Ergebnissen, daß die Tarsenerweiterung ebensowohl ein ursprüngliches wie auch ein abgeleitetes Merkmal sei. Sie ist ein ursprüngliches, wenn wir am Urtyp der Carabiden messen; sie ist ein abgeleitetes, wenn wir tiefer unten am Stammbaum, am Urtyp des Arthropoden messen. Irgendwo am Stammbaum liegt also ein Punkt, an dem die Bedeutung des Merkmals in ihr Gegenteil umschlägt. Das ist dort, wo wir die

Form mit erweiterten Tarsengliedern des Männchens das erstmal auftreten, entstehen lassen. Leiten wir von dieser Form monophyletisch, „einstämmig“, alle Typen ab, die eine Tendenz zu solcher Erweiterung zeigen, dann dürfen wir die Tarsenerweiterung für die Carabiden (und vielleicht für eine Gruppe noch viel größeren Umfangs, die von jenem Ahn abstammt) als eine „primäre“, „alte“ Bildung ansprechen. Dieser einstämmigen Ableitung steht die immerhin bestehende Möglichkeit eines vielstammigen Entstehens der Tarsenerweiterung gegenüber. Es ist nämlich zwanglos denkbar, daß die Formen mit Tarsenerweiterung nicht bloß sozusagen an einem einzigen Punkte aus dem Stamm hervorbrachen und nicht nur einen dicken Ast einheitlicher Nachkommenschaft darstellen, sondern daß an den äußersten Spitzen zahlreicher Aeste und Zweige des Stammbaumes gesondert Formen mit erweiterten Tarsen entstanden sind und noch dauernd entstehen. Meines Erachtens wird diese Möglichkeit in stammesgeschichtlichen Spekulationen über Gebühr vernachlässigt. Jedenfalls mahnen alle diese Ueberlegungen zu äußerster Vorsicht im stammesgeschichtlichen Werten der Merkmale, denn das hier über die Tarsenerweiterung Gesagte gilt grundsätzlich für viele andere, vielleicht in gewissem Sinne sogar für alle Merkmale. Ich glaube, wir trauen den orthogenetischen Entwicklungsrichtungen, der vielleicht heute noch regen, in bestimmten Bahnen vorgehenden Schöpferkraft der Natur zu wenig zu. Und ohne meine Bewunderung für die führenden Geister der phylogenetischen Forschung einzuschränken oder mir ein nicht begründetes Urteil anzumaßen, möchte ich doch die bescheidene Frage aufwerfen, warum es denn der Natur, bei aller Hochachtung vor dem „Irreversibilitätsgesetz“, nicht doch einmal möglich sein sollte, dieselbe Bildung, die sie schon einmal „gedacht“ und geschaffen hatte, noch einmal, und zwar gerade so zu „denken“ und zu schaffen? Warum sollte sie gerade das nicht können . . . ? Am gleichen Objekt wie an anderen.

Doch noch einmal — ich maße mir auf diesen Gebiete weder Urteil noch Kritik an. Nur zur Vorsicht möchte ich mahnen diejenigen, die, ohne paläontologische Fachleute zu sein, eine phylogenetische Beurteilungsweise in der Systematik anwenden wollen.

Doch übergenuß der Beispiele! Der Interessent wolle *Netolitzkys* weitere belangreiche Ausführungen in seiner zitierten Arbeit nachlesen. Auch auf *R. Jeannels* wertvolle Darlegungen kann hier nur hingewiesen werden¹⁾. Desgleichen auf die interessante Arbeit von *Melville H. Hatch* über die phylogenetische Gruppierung der *Gyriniden*²⁾, in welcher der Autor auch eine wertende Uebersichts-

¹⁾ Z. B. auf seine „*Morphologie de l'élytre des Coléoptères adéphages*“ (*Arch. zool. exper. gén.*, t. 64, 1925, p. 1–84, 65 figs., 2 pls.).

²⁾ *Phylogeny and Phylogenetic Tendencies of Gyrinidae*. *Papers of the Michigan Academy of Sciences, Arts and Letters*. Vol. V., 1925, 429–467.

Wie ordnet der Spezialist Gattungen und Arten nach einem natürlichen System? 145

tafel der Merkmale dieser Gruppe gibt, nach dem Muster jener, wie wir sie in der Leng'schen Tabelle bei der „Großsystematik“ kennen gelernt haben.

Dem Vorwurfe, im Zitieren schon zu weit gegangen zu sein, möchte ich mit der Bemerkung begegnen, daß nur der schmieden lernt, der in die Werkstätten geht und zusieht, wie andere, Geübtere, den Hammer anfassend.

Ein paar Worte mehr allgemeiner Art dürften nicht unnütz sein. Für's erste: Es ist dringend davor zu warnen, das Vorgeführte als irgendwie heilige Sicherheit, als fertige, für alle Fälle brauchbare Schablonen anzusehen und blindlings nachzuahmen. Es sind nur Anleitungen, Einführungen in die ungefährlichen Methoden des phylogenetischen Denkens. Viele der Darlegungen sind außerdem nur auf bestimmte Gruppen, z. B. Höhlenkäfer zugeschnitten, denen ihre Umwelt auffällige morphologische Konvergenzzeichen aufprägt, deren meist eng beschränkte geographische Verteilung außerdem systematisch wichtige Fingerzeige abgibt. Hier ist die Arbeit relativ leichter. Alles dies fehlt oft bei freilebenden, insbesondere bei freizügigen, weitverbreiteten, wohlgeflügelten Formen. Da werden die phylogenetisch brauchbaren Merkmale der Artengruppierung recht spärlich, und die Art des Systembaues verlangt wieder andere, selbständige Ueberlegungen.

Dringend zu warnen ist auch vor üppiger, türmebauender Phantasie. Speziell der Anfänger, dem ein paar dürftige, schwankende Grundregeln bekannt geworden sind, die er für viel sicherer hält als sie sind, ist allzuleicht geneigt, mit ihnen schon freudig den Himmel zu stürmen, alles restlos erklären, alle Systeme schon reformieren zu wollen. Nüchternste Vorsicht, jahrelanges Ausreifen lassen, vorläufiges Unangetastetlassen des Alten ist nötig. Andernfalls sieht sich der Verfasser leicht veranlaßt, sein eigenes System im Verlauf der Jahre umstoßen und wieder umstoßen zu müssen, was für ihn wie für die Wissenschaft wenig erfreulich ist.

Und schließlich ist auch zu warnen vor dem oft unbewußten Dünkel, die eigene Kombination für die bessere, ja die alleinseligmachende, alle anderen aber für „falsch“ zu halten. Alles, was selbst der Genialste heute geben kann, sind nichts als Vermutungen. Es kann so sein, es kann aber in manchem auch anders sein. Das dürfen wir nicht vergessen. Nicht aburteilen, sondern phylogenetisch denken soll der Spezialist lernen.

Noch einige weitere Schwierigkeiten seien beleuchtet.

Zuweilen lassen sich Verwandtschaften für das geschulte Auge ahnen, ohne daß es gelänge, sie für den, dem kein Vergleichsmaterial zur Verfügung steht, in eindeutig verständliche Worte zu kleiden. Eine nach solchen Merkmalen gebaute Bestimmungstabelle ist praktisch fast unbrauchbar, während eine recht primitive, etwa nach Färbungen angelegte vielleicht gut zum Ziele führt. Dann baut der Systematiker eben eine Bestimmungstabelle nach den Färbungen

und ordnet das System an anderer Stelle unabhängig davon nach den von ihm erkannten oder vermuteten Verwandtschaften.

Alles Systemordnen aber hat sein Mißliches. Für's erste stellt kein Systematiker gern ein System auf (und verwirft damit ein bestehendes), wenn er es nicht klar und fest und sicher begründen kann. Für's zweite mag er fühlen, daß er zur Zeit doch nur etwas Unreifes, Provisorisches liefern könnte, das er vielleicht später, bei umfassenderem Wissen, wieder umstoßen müßte. Dies diem docet. Der ehrlich Lernende wird nie fertig. So mag es kommen, daß ein Systematiker recht wohl weiß, das ein altes System unnatürlich, völlig unbefriedigend, ja schlecht ist, und daß er es trotzdem vorläufig aufrecht beläßt, weil er nichts Provisorisches an seine Stelle setzen mag und noch nichts Ausgereiftes setzen kann.

Ein konkretes Beispiel für solche Verhältnisse ist die Halticinen-gattung *Longitarsus*, deren mehr als hundert paläarktische Arten einander zum Teil überaus nahe stehen. Sie wurden von den Autoren, um überhaupt eine Orientierung zu ermöglichen, nach den Färbungen gruppiert. Dieser Modus, praktisch recht brauchbar, führt naturgemäß niemals zu irgend einer Art natürlicher Anordnung. Nahe Verwandtes wird weit getrennt. Aber so lange ein natürliches System noch nicht reif ist, verschlägt es nichts, wenn das Färbungsgruppenbild auch als provisorisches Systembild dient¹⁾.

Manches könnte nun zu einer natürlichen Gruppierung der Longitarsen Anhaltspunkte bieten. Gewisse Eigenheiten der Körperform, Skulpturen, so z. B. der Bau der Stirnhöcker. Da hebt sich eine Gruppe mit gut umgrenzten Stirnhöckern ab, sie klammert gelbe Arten (*lycopi*, *membranaceus*, *nanus* etc.) mit schwarzen Arten (*obliteratus* etc.) zusammen und diese Zusammenklammerung wird als eine natürliche erwiesen durch den schönen Einklang mit einem biologischen Merkmal: Die Arten mit solchen scharf umgrenzten, schmalen Stirnhöckerchen sind Gäste auf lippenblütigen Pflanzen, auf *Mentha*, *Lycopus*, *Salvia*, *Thymus* usw.

Das führt uns auf den nicht mehr neuen Gedanken: Vielleicht lassen sich nach den Standpflanzen natürliche Artengruppen umgrenzen?

Tatsächlich treten hier offenkundige Verwandtschaftsgruppen zusammen, die nach dem Farbenscheidungsprinzip weit auseinandergerissen waren. So die Gruppe der Boraginaceengäste, der Bewohner von *Echium*, *Anchusa*, *Cynoglossum*, *Pulmonaria*, *Symphytum* usw.

Da sind die großen metallischen Arten *echii* und *Linnaei*, der große gefleckte *quadriguttatus*, der schwarze *Hubenthali*, die gelben Formen *exoletus* und *pulmonariae*. Zwanglos bilden sie eine natürliche Verwandtschaft. Aber daneben finden sich auch kleinere Boraginaceengäste, die zu verschiedenen anderen *Longitarsus*-Typen hinüberführen; so *anchusae*, *nasturtii*, *pectoralis* (*nervosus*) u. a.

¹⁾ Nur halte ich es für besser, die spezialisierten flügellosen Formen an das Systemende zu rücken, und auch die Färbungstabelle wird wohl besser mit den einfach chitingelben Arten begonnen werden.

Und eine Gruppe meist großer Longitarsen von Scrophulariaceen, von *Verbascum* und *Scrophularia*, ist da. Aber auch sie verschwimmt mit anderen Formen. Es gelingt nicht, die biologisch zusammengehörigen Artenkomplexe morphologisch klar, scharf zu begründen.

Und zudem können, wie ich andernorts bereits gezeigt habe, Arten, die nächstverwandt sind, auch völlig verschiedene Nährpflanzen besitzen, wogegen auf derselben Pflanzenart recht verschiedene Arten einer Käfergruppe leben können.

Beispiele für ersteren Fall sind die beiden voneinander kaum zu unterscheidenden Halticinenarten *Psylliodes hyoscyami* auf *Hyoscyamus* (Solanacee) und *chalconera* auf *Carduus* (Komposite); die einander nächstverwandten Arten *Chaetocnema concinna* auf *Polygonum* und *Rumex* (Polygonaceen) und *Chaetocnema semicoerulea* auf *Salix*, usw. Beispiele für letzteren Fall sind zahlreiche, untereinander recht verschiedene *Aphthona*-Arten auf *Euphorbia*¹⁾, *Epithrix*- und *Psylliodes*-Arten auf *Solanum* usw. usw.

Womit indes nicht gesagt sein soll, daß die Berücksichtigung der Nährpflanze nicht eines der wertvollsten Hilfsmittel zur Feststellung natürlicher Verwandtschaften ist. Sie besitzt hohen Wert, aber sie ist immer nur ein Hilfsmittel; ein schablonenhaftes Vorgehen erlaubt sie nicht.

Eine andere Schwierigkeit der phylogenetischen Systematik ist die bereits erwähnte richtige Wahl des Archetypus, den wir als Grundmaß der Entwicklungshöhe nehmen wollen. Eines und dasselbe Merkmal erscheint das einmal als primitiv, das anderemal als derivativ; je nachdem wir unseren Maßstab weiter oben oder weiter unten am Stammbaum anlegen. Ein bereits oben kurz gestreiftes Beispiel wird dies beleuchten.

Jedes Insekt ist ein Arthropod. Bei den Arthropoden nun stellt die Ausbildung von Flügeln eine Spezialisierung dar. Das Urarthropod war ja noch flügellos. Jeder diesem Urarthropod ähnliche Typus ist der ältere. Sohne wäre ein flügelloses Insekt ein älterer Typ, als ein geflügeltes.

Das aber ist nicht wahr in dem Augenblicke, als es sich um ein echtes Insekt handelt. Bei einem echten Insekt sind die Flügel ein Grundmerkmal des Typs, daher ist hier wieder das Geflügeltsein der ältere Typ und eine Flügellosigkeit ist sekundär. Zwei schroffe Gegensätze. Die Ursache liegt darin, daß wir im ersteren Falle den Archetypus zu tief am Stammbaum genommen haben. Nicht das Urarthropod, sondern erst das Urinsekt muß unser Grundmaß sein. Denn vom Entstehen des Urinsekts an schlägt die Bewertung der Hautflügel plötzlich ins Gegenteil um: Zuerst keine Flügel

¹⁾ Vergl.: Die Nahrungspflanzen der Käfergattung *Aphthona* und die natürlichen Pflanzenschutzmittel gegen Tierfraß. Zeitschr. wissensch. Ins.-Biol. XII (XXI), 1916, 64—69, 105—108. — Resultate fünfzehnjähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. Entom. Blätt., 20.—22. Jahrg. 1924—1926.

als Grundmerkmal, dann mit einem Schläge Flügel als Grundmerkmal, alle Wertung umkehrend.

Wie sind diese Flügel, die jede Wertung verdrehen, entstanden?

Bei Flügeln, Beinen usw. ist dies übrigens noch augenfällig. Schwieriger wird es erst bei anderen Merkmalen. Nehmen wir beispielsweise die Stirnhöcker und Stirnlinien vieler Halticinen her. Sind sie eine primäre oder eine sekundäre Bildung? Die Antwort scheint vorerst leicht. Da sie der Mehrzahl der Chrysomeliden und der Käfer überhaupt fehlen, sind sie wohl eine Spezialisierung, ein Sekundäres in der Familie der Chrysomeliden. Dann ist ihr Fehlen also wohl ein Zeichen ursprünglicher Bildung?

Andere Überlegungen aber machen uns stutzig. Wir sehen, daß die Mehrzahl der einfacher gebauten Galerucinen und Halticinen scharf ausgeprägte Höcker aufweist, während solche Höcker manchen höher spezialisierten Formen fehlen.

Hinsichtlich der Stirnhöcker und Stirnlinien tritt daher an den Beobachter der Gedanke heran: Ist es nicht wahrscheinlich, daß der Urahn der Galerucinen schon mit Stirnhöckern ausgestattet gedacht werden muß, daß das Fehlen solcher also ein nachträgliches Verloren-gangensein bedeutet?

Dann haben wir zweierlei Meßprinzipien mit entgegengesetzten Ergebnissen:

1. Messen wir an der „*Protochrysomela*“, an der Urchrysomelide, dann sind Stirnhöcker ein später erworbenes Merkmal, ein Neues.

2. Messen wir an der „*Protogaleruca*“, an der Urgalerucine, dann sind Stirnhöcker vielleicht ein ursprünglicher Grundtypus, ein Altes.

Und dieses seltsame Dilemma reicht, alle erdenklichen Merkmale umfassend, im System hinauf und hinunter so weit wir blicken.

Da ist das bereits erwähnte Halsschildlängsstrichel der Halticinen. Messen wir an dem *Protocoleopteron*, der *Protochrysomela*, der *Protogaleruca*, dann ist es sekundär; denn dem Urtyp der Käfer, oder der Chrysomeliden, oder der Galerucinen kommt es primär gewiß nicht zu. Messen wir aber an dem immerhin denkbaren gemeinsamen Ahn der stricheltragenden Halticinenverwandtschaft, dann wird das Strichel mit einemmale für diesen Stamm primär und sein Fehlen innerhalb dieser Gruppe ist dann späteres Geschwundensein, ist sekundär. Wie bereits erwähnt, ist es nun in der Tat fraglich, ob wir eine schwache Ausbildung, eine Andeutung des Strichels jeweils als ein Auf oder Ab der Entwicklung werten sollen, als das Werden eines neuen Merkmals infolge orthogenetischer Parallelentwicklung¹⁾, oder als das Verschwinden eines alten Merkmals durch Rückbildung.

¹⁾ Diese Auffassung hat manches für sich, wenn wir bedenken, daß ein ähnlicher Stricheleindruck in verschiedenen, gar nicht verwandten Käfergruppen vereinzelt auftritt, z. B. bei den Halipliden (*Brychius*), Dytisciden (*Bidessus*), Endomychiden usw. Auch mit gewissen morphologisch-physiologischen Bedingungen (Körperlumen im Halsschild, Verbindung von Pro- und Mesothorax, Muskelinsertion oder dgl.) könnte die Strichelentstehung in Zusammenhang gebracht werden. Jedenfalls wissen wir nicht, wann und warum es entsteht oder wann und warum es vergeht.

Diese offene Frage aber hat schwere systematische Folgen. Wir verlieren plötzlich den Maßstab, denn jede dieser Auffassungen bedingt eine andere Reihung des Systems.

Doch genug. Ne quid nimis. Vielleicht habe ich mich schon dagegen vergangen. Gleichviel, wenn ich nur mein gestecktes Ziel erreicht habe: Den aufstrebenden Spezialisten tief genug in die phylogenetische Denkweise einzuführen, ihm zu sagen, daß die Systematik der Insekten nicht mehr wie einst der Willkür des Autors anheimgestellt ist, sondern daß es gewisse Regeln gibt, nach denen gearbeitet werden muß, daß diese Regeln aber Grenzen und Schwierigkeiten zeigen, die der gewissenhafte Arbeiter kennen und beachten soll, wenn er den Besten seiner Zeit genug tun will.

Kurz zusammengefaßt: Pflicht des zeitgemäß arbeitenden Spezialisten ist:

1. Sich gründlich darüber zu unterrichten, was nach dem derzeitigen Forschungsstande in der phylogenetischen Systematik der Koleopteren als ursprünglich (primitiv) und was als abgeleitet (derivativ) zu gelten hat.

2. Die Tiere seiner Spezialgruppe selbständig gründlich vergleichend zu untersuchen und zu trachten, mit Hilfe bisher unbeachtet gebliebener Merkmale natürliche Verwandtschaften aufzudecken. Hiezu wird auch der Bau des Kopulationsapparates, speziell der Männchen, heranzuziehen sein.

3. Bei allem handelt es sich in erster Linie darum, die phylogenetisch wirklich bedeutsamen Merkmale als solche zu erkennen, mit ihrer Hilfe phyletische Reihen zu bilden; dagegen die phylogenetisch wertlosen Konvergenzerscheinungen zurückzustellen.

4. Dort, wo keine fest begründeten phyletischen Reihen erkennbar sind, wird als Grundlage der Reihung ein Vergleichsmaß der Entwicklungshöhe herangezogen werden müssen. Als Maß wird ein hypothetischer Archetypus, ausgestattet mit allen vermutlich ursprünglichen Eigenschaften, dienen können. Eines der schwierigsten Probleme ist es, diesen hypothetischen Archetypus an der richtigen Stelle des — hypothetischen — Stammbaums zu wählen. Eine Verschiebung nach unten oder nach oben kann die Wertungen geradezu umkehren. (Vergl. Flügel, Halsschildstrichel u. a.)

5. Die natürlichen Gruppen sind im allgemeinen so zu reihen, daß zuerst jene aufgeführt werden, die die meisten primitiven und die wenigsten hochspezialisierten Merkmale aufweisen. Gruppen mit herausfallenden Hochspezialisierungen sind nach Möglichkeit gegen das Ende zu rücken; es sei denn, sie ließen sich phylogenetisch natürlich an eine primitive Gruppe — gleichsam als deren Weiterbildung — anschließen (phyletische Reihen).

6. Bei diesen Reihungen wird der persönlichen Anschauung des Forschers ein breiter Spielraum gegeben sein. Kaum zwei Systematiker werden ganz gleich reihen. Es hätte wenig Wert, sich auf einen Standpunkt zu versteifen. Eines ist wichtig: Offenkundige Vor-

stöße gegen die phylogenetische Reihenfolge von niedrig zu hoch spezialisiert sind auf jeden Fall zu vermeiden.

7. Man beeile sich nicht mit der Aufrichtung eines neuen Systems. Sonst kommt man allzubald in die Lage, es selbst wieder verwerfen zu müssen. Aeüßerste Zurückhaltung, jahrelanges Prüfen und das Abwarten eines besonderen Anlasses (Katalog- oder Monographien-Veröffentlichung) sind zu empfehlen.

8. Man vergesse nicht: Alles ist Tappen im Dunkeln! Keiner weiß Sicheres. Diese Einsicht bewahre uns davor, unsere Arbeit zu überwerten, sie im Tone sicherer Erfahrungen hinauszugeben. (Leider war es bis vor kurzem geradezu üblich, hiegegen zu sündigen, eine Gruppe von der andern „abzuleiten“, Stammbäumchen aufzurichten mit einer Gebärde, als könne es gar nicht anders sein. Diese Zeitperiode klingt eben aus.) Fremde Arbeit wäre dort zu tadeln, wo sie mit klaren phylogenetischen Grundsätzen in offenem Widerspruch steht.

9. Die phylogenetischen Gesichtspunkte sind für die natürliche Reihung der Gattungen von geringem Wert. Für die natürliche Reihung der Arten aber sind sie zumeist fast wertlos. Es ist eine recht entmutigende, aber unvermeidliche Einsicht: Das Prinzip Darwins läßt uns in der Artsystematik im Stich. Man versuche, nach dem Entwicklungsprinzip oder gar nach dem Prinzip der Auslese des Bestausgestatteten die Arten einer größeren Gattung natürlich zu reihen. Nehmen wir diese Tatsache zur Kenntnis; hüten wir uns, mit Spekulationen nachzuhelfen!

10. Jedes neu aufgestellte oder angenommene System ist klar und ausführlich im Einzelnen zu begründen. Jeder soll wissen, warum wir gerade so und nicht anders gereiht haben. Nur dann vermag er Wert und Stichhaltigkeit unserer Gründe zu überprüfen und bleibt vor voreiliger und einseitiger Kritik bewahrt.

Denn die Kritiker der Zukunft werden uns redlich vergelten, was wir an der Vergangenheit tun. Und das ist gut so, denn anders könnte die Wissenschaft ja nicht vorwärts schreiten. Ueber unsere Köpfe hinweg muß dereinst der Weg gehen . . .

ZOBODAT - 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? \(Zweites Stück der Artikelserie: Die Schule des Spezialisten.\). 129-150](#)