

Mitt. Münch. Ent. Ges.	71	1–31	München, 1. 12. 1981	ISSN 0304–4943
------------------------	----	------	----------------------	----------------

Über Wesen und Aussagegrenzen
der „Phylogenetischen Systematik“ von Hennig,
untersucht am Beispiel der Zygaenidae

(Lepidoptera)

Von B. Alberti

I. Einleitung	1
II. Über die Grundprinzipien der „Phylogenetischen Systematik“	2
III. Stellungnahme zu den einzelnen Begriffen und Prinzipien der „Phylogenetischen Systematik“	9
a) Plesiomorphie und Apomorphie	9
b) Sympletiomorphie	9
c) Synapomorphie	10
d) Die Schwestergruppe	11
e) Autapomorphie	12
f) Die monophyletische Gruppe	13
g) Hierarchisches Prinzip und „Phylogenetische Systematik“	13
h) „Typologische“ und „Phylogenetische“ Systematik	15
IV. Die „Phylogenetische Systematik“ in Anwendung auf die <i>Zygaenidae</i> bei NAUMANN	15
a) Die Stellung der <i>Pryerini</i> zu den <i>Zygaenini</i>	17
b) Über die Genera <i>Orna</i> KIRBY und <i>Epiorna</i> ALBERTI	19
c) Über die Subgenera <i>Epizygaenella</i> TREMEWAN & POVOLNY u. <i>Praezygaena</i> ALBERTI	21
d) Über die Gattung <i>Zygaena</i> FABRICIUS	22
1. Die Herkunft der Gattung	22
2. Anmerkungen zum Aufbau der Gattung	24
V. Tiergeographische Probleme bei <i>Zygaenidae</i>	27
VI. Zusammenfassung	28
VII. Summary	29
VIII. Literaturhinweise	29

I. Einleitung

Seit HENNIG (1950 und in weiteren Arbeiten) eine „Phylogenetische Systematik“ nach Methode und Zielsetzung von der bis dahin geübten Forschung unterschieden wissen wollte, ist die Diskussion um Theorie und Praxis der mit ihr zusammenhängenden Probleme nicht zur Ruhe gekommen, aber gewisse Anwendungsbegriffe des Autors und ihre Handhabung beginnen sich mehr und mehr bei den Systematikern einzubürgern, was offenbar für ihren höheren Aussagewert spricht. Demgegenüber sind kritische Meinungen

der „alten Schule“ in den Hintergrund gedrängt worden, besonders, wenn es um die Frage geht, welche Fortschritte die „Phylogenetische Systematik“, heute auch als „Kladistik“ bezeichnet, bei kritischer Überlegung gebracht hat. Fast ist es schon üblich geworden, von einer neuen Lehre zu sprechen, deren Bedeutung kürzlich ein Systematiker in lit. so hoch einschätzte, daß er den Schöpfer als gradlinigen Nachfolger von DARWIN ansprach.

Neuerdings hat C. NAUMANN (1977a, b, c) sich bemüht, meine stammesgeschichtlichen Untersuchungen in der Lepidopterenfamilie der *Zygaenidae* (1954, 1955a, 1958/59) einer kritischen Prüfung an Hand der „Phylogenetischen Systematik“ zu unterziehen. Dabei kam er zu dem etwas widersprüchlichen Ergebnis, daß meine Befunde zwar für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte nicht beweiskräftig wären, nur morphologischen Wert besäßen und zahlreiche Konvergenzen aufgedeckt hätten, zumal sie „typologisch“ und nicht „phylogenetisch“ erarbeitet wären, daß sie aber trotzdem nur in Ausnahmefällen unter dem Blickwinkel der „Phylogenetischen Systematik“ neu interpretiert werden könnten (NAUMANN 1977a: 5). Schon hier sei bemerkt, daß MAYR (1975: 198) schreibt:

„Im kladistischen Ansatz ist ein ausgeprägtes typologisches Element enthalten.“

Bereits frühzeitig hatte ich abweichende Standpunkte zur Lehre von HENNIG publiziert (ALBERTI 1955b, c, 1957, 1962a, b), nachdem die Ansichten des Autors auch vielfach in Gegensatz zu denen älterer Autoren geraten waren, was HENNIG auch vermerkt. Meine neuerlichen Bedenken blieben fast ohne jeden Widerhall. Nur einmal wurden sie schroff abgelehnt (GÜNTHER 1962: 279) wegen ihrer „trostlos absurden Folgerungen für die Klassifikationsmöglichkeiten und phylogenetischen Verwandtschaftsabstufungen“, obwohl der Autor meinen Arbeiten über die *Zygaenidae* gleich danach (l. c. 405/406) eine unabhängige Erarbeitung und Anwendung der HENNIG-Lehre (nicht ganz korrekt) testiert.

Die unterschiedlichen Urteile über die „Phylogenetische Systematik“ wurden neuerdings durch weitere Stimmen ganz im Sinne eigener Argumente, doch ohne diese zu erwähnen, bereichert. Das ist bei der Fülle des Schrifttums und seiner Unübersichtlichkeit verständlich, doch darf es erwähnt und in den weiteren Ausführungen belegt werden. Im einzelnen beziehe ich mich dabei auf JANETSCHKE (1967), auf SCHLEE (1971) und auf E. MAYR (1969), in deutscher Übersetzung von O. KRAUS (1975).

II. Über die Grundprinzipien der „Phylogenetischen Systematik“

In seiner Lehre geht HENNIG (1950 und a. a. O.) von fundamentalen Ansichten über System, Stammbaum und Artumbildung aus, denen nicht zugestimmt werden kann.

IIa. Die Artentstehung

Der Autor schreibt (1953: 7):

„Als gut begründete Tatsache darf gelten, daß neue Arten nur durch Aufspaltung bereits bestehender Arten entstehen.“

Hier möchte ich zunächst formal die Begriffe „Art“ und „Artphase“ unterscheiden. Der Artbegriff gilt dann für den Zeitquerschnitt und jede Art ist im Normalfall als bisexuelle Fortpflanzungsgemeinschaft gut von nächstverwandten Arten durch Eigenmerkmale (apomorphe Merkmale) getrennt. Die Artphasen möchte ich für den Zeitaufriß gelten las-

sen ohne scharfe Trennung von Phase zu Phase, die möglicherweise als Fortpflanzungsgemeinschaften in ihrer „Variationstiefe“ gegeneinander verschiebbar sind, so daß sie in zeitlich relativem Artverhältnis zueinander stehen.

Unter qualitativ gleichen genetischen Ursachen kann es eintreten, daß nur ein Teil eines Rassenkreises (Art) aus hinreichender geographischer Isolierung heraus und bei stärkerer Evolutionsgeschwindigkeit sich in eine neue Art umwandelt, der Rest aber als deren „Stammart“ erhalten bleibt und nur im theoretischen Grenzfall „gleichzeitig“ ebenfalls zu einer neuen Artphase wird. Es kann aber auch die Artumwandlung den ganzen Rassenkreis bei ungenügender geographischer Disjunktion seiner Teile ohne Spaltung erfassen, sich also der Genpool als Ganzes zur neuen Art wandeln.

So darf wiederholt werden, was ich schon früher ausführte (ALBERTI 1962a: 495), daß neue Arten nicht nur durch Spaltung schon bestehender Arten entstehen, sondern auch durch Umwandlung einer Artphase auf der gleichen Stammlinie.

IIb. Stammbaum und hierarchisches Prinzip

HENNIG schreibt (1950: 23):

„... dazu muß bemerkt werden, daß der Stammbaum nur eine andere, aufrißartige Darstellungsform des Hierarchischen Systems ist.“

Hierzu ist zunächst zu sagen, daß man im Prinzip zwei Stammbaumarten unterscheiden sollte, den „idealen phylogenetischen“ und den „kladistischen“ Stammbaum.

Der ideale Stammbaum entsteht im Regelfall auf der Grundlage der Artabspaltung (vgl. unter II d) und der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit bei der Stammbaumverzweigung. Bei ihm sind aber auch Artumwandlungen auf der Stammlinie zu berücksichtigen und sogar sein eigentliches Rückgrat, soweit sie als Artphasen in groben Stufenfolgen (Trendstufen) erkennbar sind. Dazu gehören also besonders Merkmalstrends, in Artphasen und -gruppen übersetzbar. Der ideale Stammbaum enthält ferner die Möglichkeit strauchförmiger Artspaltung aus einer Artphase heraus, was dann allerdings eine Artaufspaltung neben der Stammart bedeutet, also das Entstehen mehrerer neuer Stammlinien aus einer einzigen. Der ideale Stammbaum stellt sich uns gleichsam in Draufsicht dar, als ob wir bei der Evolution dabei wären.

Der kladistische Stammbaum, schon seit DARWIN gehandhabt, beruht auf der Schau aus dem Zeitquerschnitt heraus mit Blick auf die Vergangenheit und ihre noch erkennbaren und deutbaren Reste von Merkmalen und Verwandtschaftsgruppen. Er stützt sich nur auf das Prinzip der Artaufspaltung zu neuen Stammlinien, wie er der Vorstellung auch von HENNIG entspricht. Aber er entspricht nur mehr oder weniger angenähert der Wirklichkeit des konsequent phylogenetischen Stammbaums, weil er gleichbleibende Evolutionsgeschwindigkeit voraussetzt. Artphasen auf der Stammlinie hat er gleichsam gerafft zwischen einander folgenden Verzweigungen, so daß auch Merkmalssprünge (Artsprünge) unvermeidlich erscheinen.

Weder die eine noch die andere Art des Stammbaums ist streng hierarchisch aufgebaut und schon deshalb grundverschieden von unserem „Natürlichen“ hierarchischen Kategoriensystem (vgl. auch unter III g). Beide Stammbaumarten sind ferner theoretisch unbegrenzt gliederungsfähig bis in feinste Verästelungen. Der Stammbaum kennt keine „Gattungen“, „Familien“ usw. unseres nur auf kladistischer Grundlage aufgebauten Ordnungssystems größter Abstufungen. Das dynamische Prinzip des idealen Stammbaums ist durch die Kategorienstufen des Klassifikationsprinzips im „Natürlichen System“ gleichsam statisch geworden, wobei Verwandtschaftszweige und -gruppen gebün-

delt auf die wenigen Kategorienstufen unter stark subjektiver Wertung übertragen werden.

Hier mag auch der richtige Standpunkt von NAEF (1919: 75), den ich schon früher hervorhob (ALBERTI 1962b: 74) noch einmal zitiert werden. Der Autor schrieb:

„Die phylogenetische Verwandtschaft wird am vollkommensten durch den Stammbaum ausgedrückt. Der Stammbaum ist nicht ohne weiteres in die systematischen Kategorien zu übersetzen, die in der üblichen Form nur mit Einschränkung die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen wiedergeben können trotz der prinzipiellen Forderung einer ‚phylogenetischen Systematik‘.“

IIc. Der Identitätsbegriff

Bei HENNIG (1950: 111 und a. a. O.) heißt es:

„Es gilt an der Definition festzuhalten, daß zum Zeitpunkt t_3 zwei Tochterarten existieren, die nur gemeinsam mit der nur in ihnen gemeinsam weiterexistierenden Stammart zu identifizieren sind.“

Hier wird rundheraus gesagt, daß eine Art mit zwei anderen „identisch“ sei, was eine seltsame Anwendung des Identitätsbegriffes bedeutet. Das gleiche gilt für die Handhabung des Begriffes „Definition“, wenn wir ihn üblicherweise auf Ausdrücke beschränken.

IId. Artspaltung und Evolutionsgeschwindigkeit

Im Zusammenhang mit seiner unter IIa besprochenen These verwendet HENNIG als Grundformel für die Stammbaumverzweigung und zugleich Artspaltung unausgesprochen die Formel $A \rightarrow \frac{B}{C}$, wobei die Artphase A verschwindet und aus ihr gleichzeitig die Phasen B und C hervorgehen. Dieser Standpunkt ergibt sich auch ganz klar aus einem verfeinerten Schemabild des Autors (1957: 58). Das Schema setzt nicht nur sprunghafte Artumbildung, sondern auch überall und schon innerhalb der Artphase A eine gleiche Evolutionsgeschwindigkeit aller Teile dieser Phase voraus, was allen Vorstellungen über den Ablauf der Evolution zuwider ist. Auch dies habe ich früher schon festgestellt (ALBERTI 1962a: 494), der HENNIG-Formel die Formel $A \rightarrow \frac{A}{B}$ gegenübergestellt und zugleich betont, daß die erstere Formel nur als theoretischer Grenzfall gelten kann, wenn wir nur dichotome Verzweigung im Auge haben, wie dies für HENNIGS Überlegungen gilt, und die Evolutionsgeschwindigkeit gleichbleibend ist.

Ich habe früher auch schon einmal versucht, die Artspaltungsphase in einem Schemabild zu analysieren (ALBERTI 1955b: 217). Darin kommt auch die Unschärfezone bei Arttrennungen zum Ausdruck, gekennzeichnet durch zunehmend verminderte individuelle Fortpflanzungsfähigkeit zwischen Mutter- und Tochterart in der Spaltungsphase.

Hat eine Unterartphase als erste oder einzige einen neuen Artstatus erreicht, so ergibt sich denkwürdigerweise aus der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit, daß der Rest noch mehr oder weniger lange im alten Artverband bleibt, bis auch er eigenen Artstatus erreicht oder ausstirbt. Das bedeutet ferner, daß Stammart und Folgeart, vom theoretischen Grenzfall abgesehen, immer noch mehr oder weniger lange nebeneinander existieren müssen, auch wenn es nicht exakt nachweisbar ist und sich nur aus der logischen Konsequenz der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit ergibt. Diesen Standpunkt haben schon lange vor HENNIG auch andere Zoologen (z. B. NAEF 1919, KARNY 1927) vertreten und HENNIG erwähnt sie auch, tritt ihnen aber mit einem erstaunlichen Argument entgegen (1950: 111 und a. a. O.). Er erkennt offenbar, daß in dieser Sachlage eine un-

überwindliche phylogenetische Hürde für seine Spaltungsformel besteht, erklärt aber einfach, wie wir schon unter IIc kritisch beleuchteten, daß wir „definieren“ wollen, eine Art, die nach der Abspaltung einer Tochterart selbst praktisch als Art unverändert geblieben wäre, solle trotzdem ebenfalls eine neue Art sein, selbst wenn noch, wie der Autor ebenfalls ausdrücklich hervorhebt, unbegrenzt fruchtbare Kreuzung zwischen Individuen vor der Abspaltung und nach ihr in der Theorie möglich bliebe. HENNIG bezeichnet diese „Definition“ sogar als von großer Bedeutung für den ganzen Fragenkreis der Typogenese, Aramorphose und Realität der taxonomischen Gruppen. Er wiederholt seinen Standpunkt noch einmal nachdrücklich mit anderen Worten (1950: 260) und erklärt, lebende Stammformen seien als ein „Scheinproblem“ entlarvt, die lebende Stammform habe „nur“ die Merkmale der gemeinsamen Stammart vor der Artabspaltung behalten. Man darf hier fragen, welche Merkmale dann beide Phasen artverschieden machen sollen?

SCHLEE (1971: 29) verurteilt etwas sarkastisch HENNIGS Standpunkt und schreibt:

„Tatsächlich ist es unvorstellbar, wie eine großflächige Population „merken“ sollte, daß sich an einem Ende ihres Areals ein Teil der Population abgliedert und zu einer eigenen Art geworden ist, und warum sich die große „Rest“-Population pflichtschuldigst insgesamt in eine ebenfalls auf Art-niveau veränderte neue Spezies umformen sollte.“

Unter dem Druck dieser Erwägungen sah sich, wie wir bei SCHLEE (1971: 29) ebenfalls lesen, HENNIG genötigt, etwas verklausuliert zu erklären:

„Die Benennung auch der unverändert erscheinenden Restpopulation der Stammart als selbständige Art ist daher als Vorsichtsmaßnahme bei Anlegen eines äußerst strengen Maßstabes (also im theoretischen Grenzfall, der Verf.!) zu betrachten.“

Und weiter:

„Ein obligatorisches Aufspalten einer Stammart in zwei und nur zwei veränderte neue Arten unter gleichzeitigem Aussterben der Stammpopulation sollte mit der Deviationsregel nicht behauptet werden.“

Zunächst darf man hier fragen, warum der Autor die gleiche Kategorie einmal „Stammart“, gleich danach aber „Stammpopulation“ nennt, was doch kaum der Klarstellung des Sachverhaltes dient.

Als Deviationsregel bezeichnet HENNIG die schon mehrfach vermerkte altbekannte Theorie unterschiedlicher Evolutionsgeschwindigkeit in ihren Folgen bei der Umbildung nächstverwandter Taxa. Da sie seinen Zwecken entgegen war, stellte der Autor die oben erwähnten „Definitionen“ auf. So nur wird die wahre Deviationsregel für die Rekonstruktion der „Phylogenese“ ganz entbehrlich, wie SCHLEE (1971: 30) meint. Dem darf allerdings insofern widersprochen werden, als doch nicht die Phylogenese, sondern die Kladistik rekonstruiert werden soll, denn für die Phylogenese ist die Deviationsregel, d. h. die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit vergleichener Taxa nebst Folgen schon von der Artspaltung an geradezu ein Hauptfundament. So ist es auch ein Fehler, von „Phylogenetischer“ Systematik zu sprechen, wenn es sich um kladistische Systematik handelt. Ich habe das schon früher sinngemäß gesagt (ALBERTI 1962a: 493).

Eine ganz gleiche Kritik kommt auch allenthalben bei MAYR (1975) zum Ausdruck. So schreibt der Autor auf p. 70:

„HENNIG (1950, 1966) ... aber auch andere haben sich in irreführender Weise als die „phylogenetische Schule“ verstanden und hierdurch seit 1950 alle Argumente verwirrt.“

Und weiter:

„Bei Benutzung der neueren Literatur wird empfohlen, auf die irreführende Verwendung des Ausdrucks „Phylogenie“ durch die Kladisten zu achten.“

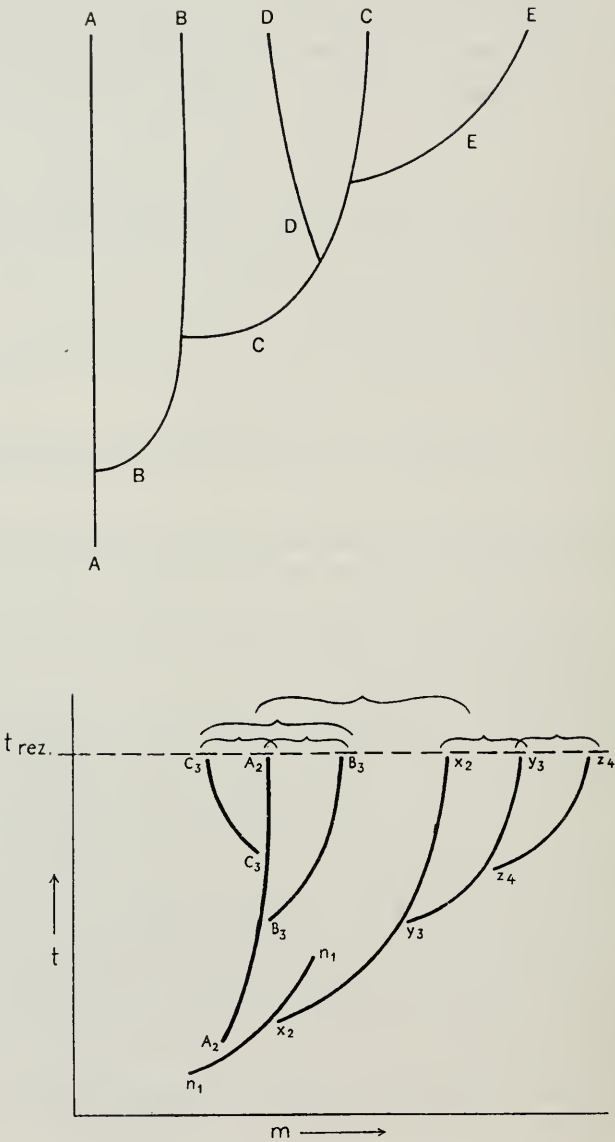


Abb. 1: Gegenüberstellung eines Stammbaumschemas bei MAYR (1975) für Tetrapoden, und ALBERTI (1957) als allgemeines Prinzip. Oben Schema von MAYR, unten Schema von ALBERTI.

Sodann heißt es bei MAYR auf p. 71:

„HENNIG ignoriert die Evolutionsgeschwindigkeit sogar derart weitgehend, daß er (1966: 235) behauptet: „Entscheidend ist die Tatsache, daß der Vorgang der Aufspaltung von Arten die entscheidende Besonderheit der Evolution darstellt.“

Schließlich zitiert MAYR (1975: 72) ganz im Sinne der Ausführungen von SCHLEE und der Abspaltungsformel noch den Autor SHAROV (1965), der schreibt:

„Die Kladisten unterstellen weiterhin (was in den meisten Fällen nicht zutrifft), daß ein ursprüngliches Taxon zu bestehen aufhört, wenn es durch Dichotomie Ursprung von zwei Tochter-Taxa (= Schwestergruppen HENNIGS) ist. In Wirklichkeit kommt dies in der Phylogenese selten vor. Eine neue Gruppe zweigt fast immer vom elterlichen Taxon ab, das mit sehr geringen Abwandlungen weiter existiert, manchmal länger als 100 Millionen Jahre. In solchen Fällen ist die ‚Schwestergruppe‘ des elterlichen Taxons als neue Gruppe anzusehen.“

Am Beispiel der Tetrapoden belegt MAYR (l. c. 74) diese Situation auch in einem Schemabild. Es deckt sich im Prinzip der Darstellung ganz mit einem allgemeinen Stammbaumschema, das ich früher brachte (ALBERTI 1957: 144), wobei auch erwähnt wurde, daß neue Arten stets durch Abspaltung von Mutterarten entstehen, was GÜNTHER (1962), wie schon eingangs erwähnt wurde, für Zwecke der Kladistik kritisierte, diese aber für eine phylogenetische Aussage hielt. In Abb. 1 sind beide Schemabilder einander gegenübergestellt.

Eine Arttaufspaltung kann allerdings vorgetäuscht werden, wenn im Phasenablauf der Artumbildungen ein schneller Wechsel der Abspaltung, gleichsam als „Evolutionwechsel“ eintritt, bei dem die abgespaltene Art also bald wieder selbst zur Stammart bei neuer Spaltung wird, so daß etwas ungenau eine „Aufspaltung“ vorgetäuscht wird.

Es ist recht bemerkenswert, daß HENNIG das altbekannte Phänomen der ungefähren Gleichheit des Stammbaumquerschnitts und seines Aufrisses zwar sehr richtig mit der Wirksamkeit der Deviationsregel begründet (1950: 135, 351), dennoch sich aber nicht zur Anerkennung des Prinzips der Artabspaltung durchringt und die Aufspaltung „phylogenetisch“ nennt.

Bemerkenswert ist ferner eine Erklärung, die SCHLEE für den Standpunkt von HENNIG mutmaßt, aber mit vollem Recht ablehnt. Arttaufspaltung und Artabspaltung sollten danach nur ein „semantisches“ Problem sein. Er schreibt dazu (1971: 27):

„Es fällt schwer, aus Sätzen, wie den folgenden, zu erkennen, daß hier kein Aussterben der Stammart im biologischen Sinne behauptet, sondern die Bewältigung eines semantischen Problems angestrebt wird.“

Es folgen bei SCHLEE dann die schon behandelten Standpunkte von HENNIG (1950: 102, 110 und a. a. O.). NAUMANN (in lit.) tritt dieser semantischen Erklärung bei, hält das ganze Problem der Artab- und -aufspaltung für nicht wissenschaftlich und vergleicht die Artspaltung mit einer Zellspaltung, um darzutun, daß das Nebeneinander von Stammform und Folgeformen eine sinnlose Vorstellung sei. Wie abwegig der genannte Vergleich ist, braucht kaum weiter ausgeführt zu werden. Die Zellspaltung ist ein endogener, asexueller Vorgang, die Artspaltung ist bei höheren Lebewesen, die für uns in Frage kommen, auf bisexueller Grundlage mit allen Konsequenzen exogener Beeinflussung (physiologisch, psychologisch, tiergeographisch, Genfluß, Evolutionsgeschwindigkeit usw.) aufgebaut.

Wir haben der Erörterung des Problems der Artspaltung breiten Raum gewährt, weil es das Fundament aller weiteren Fragen ist und in ihm der Unterschied von phylogenetischer und kladistischer Systematik besonders hervortritt. Die letztere spiegelt aber nur die Prinzipien der alten Schule in der Stammbaumkonstruktion wider und hat manchem

Systematiker diese Prinzipien nur besser zum Bewußtsein gebracht, wie JANETSCHEK (1967) meint. Auch GISIN (1966, zitiert nach JANETSCHEK) urteilt:

„... cette théorie a jeté la confusion en se qualifiant de phylogénétique alors qu'elle est purement généalogique au mépris de lois fondamentales de l'évolution.“

Die Kladistik ist nicht „phylogenetische“ Systematik, sondern verlangt von dieser grundlegende Konzessionen nach Ansatz und Zielsetzung, was HENNIG nirgends zum Ausdruck bringt, vielmehr nur durch Einführung neuer, mangelhaft definierter Begriffe und ihre Anwendung verwirrt. Das Beispiel ihrer Anwendung in praxi bei den *Zygaenidae* durch NAUMANN wird dies weiter belegen.

Ile. Zwei Stammbaumprinzipien

Schon unter Abschnitt IIb wurde bemerkt, daß wir im Prinzip zwei Formen des Stammbaums unterscheiden sollten, den idealen und den kladistischen Stammbaum. Das unterschiedliche Grundprinzip beider ist in Modellschemabildern enthalten, die ich schon früher aufzeichnete (ALBERTI 1954: 125) und mit ausführlichen Erläuterungen versah, wenn auch ohne ausdrückliche Unterscheidung als phylogenetisches und kladistisches Prinzip. In Abb. 2 wird die Gegenüberstellung noch einmal wiederholt.

Im idealen Grenzfall des phylogenetischen Stammbaums sind in jedem Zeitquerschnitt mit der „Urtat“ beginnend auch die nacheinander von ihr und den Folgearten (Artphasen) abgespaltenen Gruppen, soweit sie nicht wieder ausstarben oder sich nur auf den Stammlinien umwandelten bis zur jeweiligen „Gegenwart“ erhalten. Praktisch erkennbar ist uns dies in der Rückschau allerdings fast nur für die größeren Typen der Entwicklung, die heute die Gleichheit von Grundriß und Aufriß des Stammbaums widerspiegeln.

Im idealen Grenzfall des kladistischen Stammbaums sind „Urtat“ und Folgearten und Gruppen, die durch „Artaufspaltungen“ entstehen, bis zur letzten nachweisbaren Teilung zu noch lebenden Taxa vor dem Zeitquerschnitt wieder umgewandelt oder als Artgruppen ausgestorben.

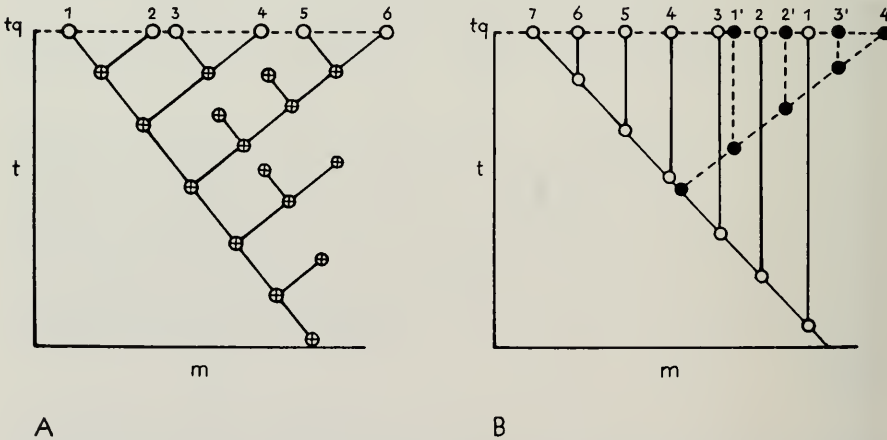


Abb. 2: Zwei Grundschemata des Stammbaumaufbaus. A. Aufspaltungsprinzip des kladistischen Stammbaums, B. Abspaltungsprinzip des phylogenetischen Stammbaums, Erläuterungen im Text.

III. Stellungnahme zu den einzelnen Begriffen und Prinzipien der „Phylogenetischen Systematik“

IIIa. Plesiomorphie und Apomorphie.

Der Ausdruck „plesiomorph“ deckt sich, wie HENNIG (1953: 13) ausdrücklich sagt mit den Begriffen „primitiv“, „primär“, „ancestral“ usw. der alten Schule, kennzeichnet also von Vorfahren her quasi unverändert auf Nachfahren übernommene Merkmale.

Für den Aussagewert in der Kladistik scheint es mir aber notwendig, bei dem Begriff grundsätzlich zwei Fälle zu unterscheiden:

1. wenn plesiomorphe Merkmale innerhalb eines behandelten Taxons entstehen und als „intraplesiomorph“ bezeichnet werden können.

2. wenn plesiomorphe Merkmale auf die behandelte Gruppe schon von Vorfahren übernommen sind und dann „interplesiomorph“ heißen sollten.

Der Aussagewert ist für die Kladistik in beiden Fällen ein ganz verschiedener, wie noch gezeigt werden wird. Zu beachten ist dabei, daß jedes plesiomorphe Merkmal ja irgendwann als apomorphes Merkmal entstanden ist.

Der Ausdruck „apomorph“ deckt sich, auch als Verlustmerkmal mit „abgeleitet“, „sekundär“, „speziell“ o. ä. der alten Schule. Auch Trends, quantitative Merkmalsänderungen in einer Stufenfolge, können als apomorphe Schrittfolgen gelten.

Apomorphie und Plesiomorphie gehen aber im Grenzfall ineinander über, je nachdem, ob wir Merkmale noch als quasi gleich oder schon verschieden von einander werten wollen.

Wir können ferner noch den Satz aufstellen:

Jedes Taxon ist gekennzeichnet durch spezielle (apomorphe) Merkmale, keines aber allein durch Plesiomorphien, da es ja dann identisch mit seinem Stammtaxon bleibt.

Fassen wir Artgruppen als Einheiten auf, so können wir wohl auch bei deren speziellen Merkmalen von „Apomorphie“ sprechen, obwohl dieselben Merkmale in der Stufenfolge ihrer Teilgruppen plesiomorph sind. Sie wurden ja innerhalb der ganzen Gruppe von einer Taxonstufe auf die nächste unverändert übernommen. Beim Problem der „Synapomorphie“ kommen wir hierauf wieder zurück.

IIIb. Sympletiomorphie

Unter diesem, von HENNIG geprägten Begriff kann nichts anderes verstanden werden als „gleiche plesiomorphe Merkmale bei mehreren Taxa einer Gruppe“. Aber ebenso wie beim Begriff der Plesiomorphie wäre, wie schon unter III a bemerkt, innerhalb einer untersuchten Gruppe von „Intrasympletiomorphie“ zu sprechen, darüber hinaus rückwärts von „Intersympletiomorphie“. Auch die Vorsilben „cis“ und „trans“ oder „prae“ und „post“ könnten für diese Unterscheidung gewählt werden.

Schon hier sei bemerkt, daß NAUMANN (1977a: 17) in anderem Zusammenhang die Ausdrücke „inter“ und „intra“ verwechselt. Man gewinnt manchmal den Eindruck, daß in der zoologischen Systematik zwar peinlich genau auf die Einhaltung der Nomenklaturregeln bei Tiernamen geachtet wird, die Anwendung der richtigen Nomenklatur bei wichtigen anderen Begriffen aber oft sehr im argen liegt. Die vorliegende Arbeit enthält zahlreiche Beispiele hierfür und die von HENNIG neu geschaffenen Begriffe belegen dies besonders, wie wir weiterhin feststellen werden. Durch solche Mängel wird eine Diskussion ungeheuer erschwert und Mißverständnissen wird Tür und Tor geöffnet.

IIIc. Synapomorphie

Der Begriff hat eine zentrale Bedeutung in der HENNIG-Lehre und erfordert genaue Besprechung besonders im Verhältnis zur Sympletiomorphie. Für Sinn und Reichweite lassen sich drei Standpunkte gegenüberstellen.

1. Synapomorphie bezieht sich auf ein gruppenspezifisches abgeleitetes Merkmal, das monophyletische Entstehung einer Gruppe (A) belegt, so TARMANN (1979:80), auch bei NAUMANN 1977 c: 37 (spezielle Synapomorphie der *favonia*-Gruppe).

2. Synapomorphie bedeutet Übereinstimmung eines Merkmals bei zwei oder mehr Gruppen, die dieses Merkmal von einer nur ihnen gemeinsamen Stammart übernommen haben. HENNIG (1953: 15) kleidet dies in die Worte:

„Übrig bleiben für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse also nur die Merkmale, in denen zwei oder drei Gruppen apomorph übereinstimmen („Synapomorphien“). Nur diese Synapomorphien würden also eine nähere Verwandtschaft zweier Gruppen begründen, da sie die Annahme nahelegen, daß die beiden Gruppen das synapomorphe Merkmal von einer nur ihnen gemeinsamen Stammart übernommen haben.“

3. Synapomorphie ist phylogenetisch und auch kladistisch ein Widerspruch in sich, hat keine Existenzgrundlage und ist durch „Intrasympletiomorphie“ zu ersetzen.

Auszugehen ist in jedem Fall von einem apomorphen Merkmal x einer Artphase A, die übereinstimmend mit HENNIG als „Stammart“ bezeichnet werden kann. Spaltet sie eine Tochterart ab oder spaltet sie, wie HENNIG will, in zwei Tochterarten auf, so übernehmen diese das Merkmal x nicht mehr als „apomorph“, sondern als intrasympletiomorph und entwickeln selber eigene apomorphe Merkmale, anderenfalls der Widerspruch entstände, daß sowohl übernommene wie auch neu entstandene Merkmale „apomorph“ sind. Dann gäbe es für Plesiomorphie überhaupt keinen Raum mehr oder doch nur als Interplesiomorphie, weil übernommene Merkmale eben nicht apomorph sind, wie sie es bei HENNIGS „Synapomorphie“ sein sollen.

Betrachtet man nun den Synapomorphie-Begriff unter der Definition von TARMANN, so kennzeichnet er nichts anderes als was schon die alte Schule unter den „speziellen Merkmalen eines Taxons“ versteht, sofern sie auf Monophylie gegründet sind. Das, worauf es der Kladistik ankommt, nämlich eine Stammbaumverzweigung zu fixieren, enthält die Definition von TARMANN nicht. Seine Definition bedeutet nichts anderes, als was HENNIG (1953: 15) in die Worte kleidet:

„... Im Grunde nur eine andere Fassung desselben Grundsatzes ist die Feststellung, daß auch apomorphe Merkmale, die nur eine Gruppe besitzt („Autapomorphien“), dieser Gruppe bedeutungslos sind.“

Die Synapomorphie von TARMANN ist bei HENNIG einfach Apomorphie = Autapomorphie, auch auf eine ganze Verwandtschaftsgruppe bezogen. Im Sinne der alten Schule sind es die speziellen, (abgeleiteten) Merkmale eines Taxons.

Zu alledem kommt, daß die Anwendung des Synapomorphie-Begriffes bei HENNIG auf eine Konvergenz beim Merkmal x zurückgehen würde, wenn es als Apomorphie erst bei den Folgearten von A erworben würde, denn unabhängige Entstehung eines Merkmals bei mehreren Arten bedeutet ja konvergente Entstehung. Es ist sehr bemerkenswert, daß HENNIG diese Schwäche der Begriffshandhabung möglicherweise fühlte, denn wir lesen bei ihm (1953: 17):

„Als Hilfsprinzip möge schließlich noch der Grundsatz eingeführt werden, daß Synapomorphien stets den Verdacht auf Verwandtschaft nahelegen und ihre konvergente Entstehung nicht von vornherein angenommen werden sollte. Manche Autoren verfahren nach dem entgegengesetzten Prin-

zip... Ein wenig Überlegung zeigt aber leicht, daß die phylogenetische Systematik allen Boden unter den Füßen verlieren würde, wenn sie alle Synapomorphien zunächst als Konvergenzen auffassen und in jedem Falle den Beweis des Gegenteils verlangen wollte.“

Der Standpunkt jener Skeptiker scheint mir in der Tat generell berechtigt, wie wir sahen und trotzdem die Sorge des Autors unnötig, sofern wir nur bei der Begriffswahl logisch sind und statt „Synapomorphie“ das Wort „Intrasympleiomorphie“ verwenden, um im Sinne kladistischer Zielsetzungen zu handeln. Plesiomorphien sind für Konvergenzen belanglos. Sie bedeuten ja keinen Evolutionsfortschritt, können also auch nicht als Konvergenzen „entstehen“.

Es ist bemerkenswert, daß NAUMANN im Gegensatz zu seiner strengen Befolgung der HENNIGschen Prinzipien an einer Stelle (1977b: 79) schreibt, daß Merkmale, die Taxa unverändert von einem gemeinsamen Vorfahr übernommen habe, als Sympleiomorphien gelten müssen. Höher kann die Verwirrung der Begriffe und ihrer Handhabung kaum getrieben werden, wenn Merkmale einmal Synapomorphien, ein anderes Mal beim gleichen Vorgang Sympleiomorphien sein sollen.

Wichtig ist noch, daß mit der Entwirrung der Begriffe auch die fundamentale Aussage der Kladisten korrigiert werden muß, die Plesiomorphie schlechthin habe für die Konstruktion der Lagepunkte von Stammbaumverzweigungen keine Bedeutung. Dies gilt dann nur noch für die Intersympleiomorphie, also die Übernahme von Plesiomorphien aus Vorstadien der Evolution auf untersuchte Verzweigungen.

Man könnte den Versuch machen, den Synapomorphie-Begriff zu retten dadurch, daß man ein gleiches Merkmal x bei den Tochterarten B und C auf gemeinsame genotypische Anlage bei der Stammart A zurückführt, also den Homoiologie-Begriff von PLATE (vgl. bei REMANE 1952: 58) in die Diskussion einbringt. HENNIG erwähnt diese Möglichkeit aber nicht und „Synapomorphie“ bliebe dann phänotypisch nur auf die ersten Folgearten von A beschränkt, um bei den weiteren dann doch plesiomorph zu werden.

Zusammenfassend darf also behauptet werden, daß der Synapomorphie-Begriff weder bei phylogenetischer noch bei kladistischer Betrachtungsweise eine korrekte Ausdrucksform dessen ist, was HENNIG mit ihm bezweckt und somit gegenstandslos wird. Der Ausdruck „Intrasympleiomorphie“ muß an seine Stelle treten, um die Lage eines Artspaltungspunktes für den kladistischen Stammbaum zu fixieren.

III d. Die Schwestergruppe

Neben dem Synapomorphie-Begriff gehört der der „Schwestergruppe“ zum wichtigsten Werkzeug der HENNIG-Lehre. Schon hier sei formal bemerkt, daß der Ausdruck wenig glücklich ist, besonders, wenn die Kladistik ein genealogisches Prinzip verfolgt. Man sollte besser neutral von einer „koordinierten“ Gruppe sprechen und sie etwa als „Ko-Gruppe“ abkürzen.

Die Aussage über eine Schwestergruppe steht in engstem Zusammenhang mit dem „Synapomorphie“-Begriff. Nur in der kladistischen Artspaltungsformel $A \rightarrow \begin{smallmatrix} B \\ C \end{smallmatrix}$ sind B und C wirkliche Schwestern.

HENNIG (1953: 10) schreibt:

„Wollte man die Aufgabe des Systematikers ... schlagwortartig kennzeichnen, so könnte man sagen, sie bestehe in der ‚Suche nach der Schwestergruppe‘.“

In der Kladistik, die nur Artaufspaltung kennt und keine Artumwandlung auf der Stammlinie, hat jede Gruppe notwendig eine oder mehrere koordinierte „Schwestergruppen“. Die Suche nach ihnen beruht auf der Suche nach entsprechenden „Synapo-

morphismen“ (Intrasympleiomorphismen) womit zugleich eine Stammlinienverzweigung, das eigentliche Anliegen der Kladistik zum Ausdruck kommt.

HENNIG (1953: 9/10) schreibt ferner:

„Man kann die Meinung vertreten hören, die Schwestergruppe einer rezenten Tiergruppe sei ausgestorben. Das ist natürlich möglich. Trotzdem bleibt die Tatsache bestehen, daß die Gruppe auch in der rezenten Tierwelt eine Schwestergruppe hat. Es ist dies nur ein Schwestergruppenverhältnis auf der Ebene einer höheren Rangstufe. Hier findet das Problem der sog. ‚leeren Einheiten‘ seinen Platz.“

Hier bewegt sich die „phylogenetische“ Systematik (Kladistik) also ganz auf dem Niveau unseres „Natürlichen“ Ordnungssystems der Kategorien, was ihrem Wesen als Stammbaumprinzip nicht entspricht (vgl. unter Abschnitt IIb). Man erkennt unschwer, daß die Schwestergruppe, phylogenetisch gesehen eine rein formale Funktion hat. Diese wird letztlich zurückgeführt auf die Aussage bei einer Stammbaumkonstruktion, daß jeder Zweig, um überhaupt ein „Zweig“ zu sein, irgendwo einen koordinierten Zweig aus gemeinsamer Wurzel haben muß, was von Anbeginn der Evolutionslehre an eine Selbstverständlichkeit war. Bei der Artspaltung ist die Verzweigung noch lückenlos, je weiter zurück sie aber im Querschnittssystem für wachsende Artgruppen liegt, um so mehr ausgestorbene „Schwestergruppen“ können angenommen werden, oder Artphasen auf einer Stammlinie, oder auch Artphasen von langer Lebensdauer, also von lebenden Fossilien als „Schwestern“ ganzer Artgruppen, in Wahrheit aber als deren Urahnen. Wie sich dies in der Praxis auf historisch-tiergeographische Fragen auswirkt, werden wir später bei ihrer Erörterung für die *Zygaeninae* durch NAUMANN sehen.

So kommt es auch, daß für die Entwicklung der Lebewelt die Suche nach Bindegliedern (missing links) viel bedeutsamer ist, als die „Suche“ nach Schwestergruppen. Echte Schwestergruppen bestehen in der konsequent phylogenetischen Systematik nur bei strauchförmiger Verzweigung aus einer Artwurzel.

IIIe. Die Autapomorphie

Auch der von HENNIG geprägte Begriff der „Autapomorphie“ steht in engstem Zusammenhang mit den schon behandelten Begriffen. Er wird angewendet für den Fall, daß ein Zweig der Kladistik keinen „Schwesterzweig“ erkennen läßt und damit paraphyletisch wird, zugleich irgendwo auf dem übergeordneten Ko-Zweig apomorph beginnt.

Beim phylogenetischen Stammbaum ist die Autapomorphie der normale Fall, denn schon bei der Artabspaltung ist sie wirksam, weil hier die neue Art aus ihrer Stammart „herausgeschnitten“ wird, ohne eine volle Schwesterart zu haben (vgl. auch unter III f). In der Kladistik bedeutet die Autapomorphie eine unerwünschte Situation, da sie die genaue Fixierung einer Verzweigung nicht zuläßt, also für eine Aussage hierüber wertlos erscheint.

Autapomorphie oberhalb der Artstufe bringt zunehmend unser unvollkommenes Wissen zum Ausdruck, weil ja auch jeder autapomorphe Zweig einen quasi koordinierten Zweig haben muß, der kladistisch aus gemeinsamer, aber unbekannter Wurzel entspringt, wenn er nicht bis zum Zeitquerschnitt ausgestorben oder höchstens fossil noch erhalten ist. Notwendig fehlt er auch bei Artumwandlung auf der Stammlinie oder wenn wir lebende Artfolgen nach Trendmerkmalen unterscheiden, wie oftmals bei *Zygaenidae* nachgewiesen ist (vgl. unter IV c).

Die Unsicherheit eines Stammbaumschemas im Autapomorphie-Falle bringt man am besten zum Ausdruck, wenn man Stammlinien nicht bis zu einer (unsicheren) Verzwei-

gungswurzel auszieht, womit zugleich angedeutet wird, daß auch polyphyletische Entstehung einer Verzweigung nicht auszuschließen ist.

III f. Die monophyletische Gruppe

HENNIG definiert eine monophyletische Gruppe wie folgt (1953: 9):

„Eine monophyletische Gruppe ist jede Gruppenbildung des Systems, für die gilt, daß eine beliebige, zu ihr gehörige Art mit jeder beliebigen anderen, ebenfalls zu ihr gehörigen Art näher verwandt ist, als mit irgend einer Art, die nicht zu ihr gehört.“

Ergänzend sagt der Autor dann noch, daß häufig, aber fälschlich auch als monophyletisch solche Gruppen bezeichnet werden, aus denen markant morphologisch gekennzeichnete Teilgruppen vorher „herausgeschnitten“ sind.

An anderer Stelle heißt es bei HENNIG (1969: 17):

„Wir nennen solche Gruppen, von denen wir annehmen dürfen, daß sie alle bekannten Nachkommen einer einzigen Stammart umfassen, monophyletische Gruppen.“

Hier liegt der Schwerpunkt auf dem Wort „alle“, doch läuft dies auf dasselbe hinaus, was HENNIG mit dem Einschluß auch solcher Gruppen in die Monophylie-Definition fordert, die „markant herausgeschnitten“ sind.

Soweit meine Übersicht reicht, treten alle Anhänger der HENNIG-Lehre dieser Definition bei, insbesondere auch NAUMANN (1977c: 38).

Zunächst ist zu fragen, wo eine „markant herausgeschnittene Gruppe“ anfängt und wo sie aufhört. Von einer solchen, rein subjektiven Wertvorstellung kann die Monophylie-Aussage unmöglich abhängen. Im einen Extrem sind die Vögel aus einer Teilgruppe der Reptilien „markant herausgeschnitten“, aber ebenso gilt dies, wie schon erwähnt wurde, im Prinzip für jede Artspaltung, bei der die neue Spezies markant (durch ihre eigenen Apomorphien) aus der Stammart herausgeschnitten ist.

Aber sind solche Teilgruppen weniger monophyletisch als ihre Restgruppen? Um dies zu sein, müßte eine Gruppe doch auf mehrere Stammarten als Wurzeln zurückgehen, also polyphyletisch sein. Das ist aber nicht der Fall, da ja keine Konvergenzen im Spiel sind. Nur liegen die monophyletischen Wurzeln solcher „herausgeschnittenen“ Teilgruppen innerhalb der „Stammgruppe“ und diese hat ihre monophyletische Wurzel im Stammbaum auf tieferer Zeitebene.

MAYR (1975: 75) verurteilt denn auch mit vollem Recht die Definition von HENNIG als in „völligem Gegensatz zum gesunden Menschenverstand stehend“ und im Widerspruch zu den Erscheinungen evolutionärer Divergenz.

In der Tat scheint mir hier bei HENNIG (1953 und a. a. O.) und seinen Anhängern eine ganz unzulässige Verquickung des Monophylie-Prinzips mit dem subjektiv-menschlichen Ordnungsprinzip der Klassifikation im hierarchischen System vorzuliegen und damit ein Eingriff in die taxonomische Freiheit, auch wenn diese nicht zu einer gerechten Einstufung der Stammbaumzweige führt, was gar nicht möglich ist bei der geringen Zahl der System-Abstufungen. Aber mit Monophylie hat das nichts zu tun.

III g. Hierarchisches Prinzip und „Phylogenetische Systematik“

HENNIG (1957: 55 ff) stellt den hierarchischen Systemtypus durchaus zutreffend dar in einem Schemabild mit Erläuterungen unter Bezug auf eine Schrift von WOODGER & GREGG, die mir nicht vorliegt. Damit ist aber nichts weiter gesagt, als was schon seit alten Zeiten unter hierarchischem Prinzip verstanden wurde, ein pyramidenförmiger Stufen-

aufbau von Einheiten quer durch diesen ganzen Aufbau, bei dem auf jeder höheren Stufe (Kategorie) eine geringere Anzahl von Einheiten steht als auf der unmittelbar vorangehenden, und der letztlich in einer Spitze endet. Diesem Prinzip entspricht voll und ganz unser (richtig gehandhabtes) „Natürliches System“ mit „Arten“, „Gattungen“, „Familien“ usw.

Aber schon im Abschnitt IIb wurde der falsche Standpunkt von HENNIG behandelt, daß das hierarchische System nur eine andere Ausdrucksform des kladistischen Stammbaumsystems sei. Der kladistische Stammbaum hat keine Stufenfolge, die sich durch den ganzen Aufbau hindurchzieht. Jeder Punkt einer Artspaltung und jeder Beginn einer neuen Verwandtschaftsgruppe, von strauchförmiger Verzweigung oder dem Grenzfall gleichbleibender Evolutionsgeschwindigkeit abgesehen, steht auf eigener Stufe (Kategorie).

Es ist unverkennbar, daß der Autor mit Hilfe dieses Grenzfalls als Normalfall anstrebt, eine objektive Definierbarkeit der Kategorienstufen mit Hilfe des Zeitfaktors zu erreichen. Das Bestreben muß notwendig am Normalfall unterschiedlicher Evolutionsgeschwindigkeit scheitern und kein Autor ist diesem Ziel bisher gefolgt. Selbst NAUMANN (1977a: 14) schreibt:

„Aufschluß über die tatsächlichen genealogischen Verhältnisse wird letztlich ja nur die stammbaumartige Darstellung und nicht ein Kategoriensystem mit einer begrenzten Anzahl verfügbarer Abstufungen geben können... Dieses Beispiel zeigt wiederum, daß die strenge Forderung der Kladisten (z. B. HENNIG 1969), allen Taxa gleichen phylogenetischen Alters auch gleich hohen taxonomischen Status einzuräumen nicht haltbar ist.“

Dazu ist nur zu bemerken, daß kein Taxon „gleiches phylogenetisches Alter“ mit einem anderen hat außer bei Strauchverzweigung oder gleicher Evolutionsgeschwindigkeit.

Auch STAMMER (1960) ist in diesem Zusammenhang zuzustimmen, wenn er schreibt:

„Die gesamte bisherige Hierarchie des Systems würde zu einem Chaos werden, alte Tiergruppen würden in unendlich viele Kategorien zerfallen, junge in wenigen zusammengedrängt werden müssen.“

Bestenfalls kann man von näherungsweise hierarchischem Prinzip, gleichbedeutend mit näherungsweise gleicher Evolutionsgeschwindigkeit in kleinsten Teilen des kladistischen Stammbaums sprechen, beginnend bei der strauchförmigen Artspaltung. Aber das Prinzip verliert sich dann mit zunehmenden Schwankungen der Evolutionsgeschwindigkeit auf den verschiedenen Entwicklungszweigen mehr und mehr, so daß von durchlaufender Stufung nicht mehr die Rede sein kann. Eine angenäherte Gleichheit in einem Teil-sachverhalt begründet noch keine Hierarchie der Ordnung für das Ganze.

Die Sachlage wird weiter verwirrt, wenn wir bei RÖSLER (1978) feststellen müssen, daß hier der hierarchische Begriff „Kategorie“ mit dem Begriff „Taxon“ zusammenfällt. Dies geht aus Formulierungen wie den folgenden klar hervor: „Stammesgeschichte der Kategorien“, „plesiomorphe und apomorphe Merkmale für abzugrenzende Kategorien“, „Gegenüberstellung gefundener systematischer Kategorien“, „Gerüst einer gewünschten systematischen Kategorie“ usw. An Stelle von „Merkmal“ gebraucht der Autor das Wort „Nenner“. In anderer Hinsicht sind die Erörterungen aber durchaus diskutabel, wie unter Abschnitt IVa noch ausgeführt werden soll.

Zusammenfassend soll noch einmal abgelehnt werden, was HENNIG (1957:59) auf den Hierarchie-Begriff bezogen ausführt:

„Seit dem Auftreten der Deszendenztheorie ist die möglichst vollständige Erfassung und Darstellung der zwischen den Arten bestehenden phylogenetischen Beziehungen eine unabweisbare Auf-

gabe der Zoologie bzw. der Biologie. Sie wird gelöst durch Aufstellung eines phylogenetischen Systems, das, wie wir gesehen haben, zwangsläufig den Charakter eines hierarchischen Systems haben muß.“

Dem wird die These entgegengestellt:

Der Entwicklungs- und Entfaltungsprozeß der Lebewelt bedeutet nicht das Entstehen einer Hierarchie, weil ihm die strenge Rangordnung der Teile im Wechsel der Evolutionsgeschwindigkeit fehlt. Erst der Mensch schafft die Stufen dieser Rangordnung auf Kosten der wahren phylogenetischen Beziehungen zwischen Arten und Artgruppen.

IIIh. „Typologische“ und „Phylogenetische“ Systematik

Beide Prinzipien werden von HENNIG bei der „phylogenetischen“ Betrachtungsweise der Systematik als grundlegend verschieden angesehen, ohne daß es mir gelungen wäre, eine klare unterschiedliche Definition zu finden. Vielleicht soll sich „typologische Systematik“ mit „holomorphologischer Systematik“ in der Gegenüberstellung bei HENNIG (1950: 35, auch 13, ferner 1953: 12) decken. MAYR (1975: 352) nennt typologisches Denken recht gut „ein Konzept, bei dem die Variation unberücksichtigt bleibt und die Vertreter einer Population als Kopien des Typus aufgefaßt werden“. In diesem Sinne sieht er, wie schon einleitend bemerkt, im kladistischen Ansatz ein ausgeprägt typologisches Element. Ich sehe diesen Ansatz in jedem Taxon, das durch „Synapomorphien“ im Sinne von TARMANN (1979: 80) zu einer Verwandtschaftsgruppe von Arten vereinigt ist, weil sie dem Typus dieser Gruppe entsprechen. In diesem Sinne ist also jedes höhere Taxon typologisch, wobei es gleichgültig ist, ob der Typus auf Homologie oder fälschlich auf Konvergenz beruht (vgl. auch bei Abschn. IIIc). Nur im idealen phylogenetischen Stammbaum-System gibt es dann keine Typologie, da es rein dynamisch ist ohne ordnende Zusammenfassung von Arten zu Gruppen mit ihren speziellen typologischen Merkmalen.

Man darf also wohl die Ansicht vertreten, daß typologische und kladistische Systematik überhaupt nicht scharf trennbar sind, wie dies auch die Feststellung von MAYR besagen dürfte. Auch die Kladistik kann ohne typologische Verwandtschaftsgruppen nicht auskommen.

IV. Die „Phylogenetische Systematik“ in Anwendung auf die *Zygaenidae* bei NAUMANN

In drei Arbeiten nimmt NAUMANN kritische Stellung zu meinen Publikationen an Hand der von ihm vertretenen „Phylogenetischen Systematik“ (1977a, b, c). Im Zusammenhang damit nehmen Fragen der historischen Tiergeographie der *Zygaeninae* bei ihm einen breiten Raum ein und werden in der Hauptarbeit (1977a) den stammesgeschichtlichen Fragen einleitend sogar vorgeordnet.

Zunächst sei auf einige grundsätzliche Beanstandungen des Autors eingegangen, wobei ich mich kurz fassen kann, da die von NAUMANN vertretenen allgemeinen HENNIG-Prinzipien schon behandelt wurden.

Der Autor schreibt (1977a: 2):

„ALBERTI's Gliederung der *Zygaenidae* beruht auf einer im HENNIG'schen Sinne typologischen Klassifikation.“

NAUMANN vermeidet es, darzulegen, wie er HENNIGS typologische Vorstellungen versteht.

Wir lesen weiter (1977a: 3):

„Angesichts der Bedeutung für die historische Tiergeographie... scheint es gerechtfertigt, die Fragen der stammesgeschichtlichen Beziehungen bei den *Zygaenini* vom Standpunkt der phylogenetischen Systematik erneut zu diskutieren.“

Aber zwei Seiten weiter heißt es:

„Das von ihm (ALBERTI) erarbeitete systematische Gerüst (1954) wird auf lange Sicht die Basis der Zygaeniden-Gliederung bleiben und nur in Ausnahmefällen wird es möglich sein, seine Befunde unter dem Blickwinkel der Phylogenetischen Systematik erneut zu interpretieren.“

Der Autor läßt offenbar schon in der gleichen Arbeit einen Ausnahmefall gelten.

NAUMANN fordert von meinen Aussagen fast stets „Beweise“, „Sicherheit“, „Eindeutigkeit“ u. ä. (1977a: 5, 6, 7, 11, 21 usw.) zugunsten der Phylogenetischen Systematik, bei eigenen Aussagen macht er aber (mit Recht) in der Regel Vorbehalte mit Wendungen, wie „möglich“, „wahrscheinlich“, „es wird vorgeschlagen“, „nicht auszuschließen, daß“ usw.

Alle unsere Aussagen über stammesgeschichtliche Fragen, insbesondere auch über Verzweigungspunkte beruhen auf mehr oder weniger großem Wert als Indizien, über die selbstverständlich eine Diskussion nützlich ist. Dabei sollten allerdings die verwendeten Begriffe vorher hinreichend in Übereinstimmung gebracht und auf ihre Aussagekraft geprüft sein, was, wie wir sahen, in der Phylogenetischen Systematik nicht vorbildlich geschieht. Fast möchte man den Eindruck gewinnen, daß hier manchmal mit Begriffen gedankenlos wie bei einer tibetanischen Gebetsmühle umgegangen wird.

NAUMANN beanstandet im besonderen vom Standpunkt der Kladistik aus meine Verwendung von „Leitmerkmalen“ für stammesgeschichtliche Untersuchungen, weil in ihnen „Synapomorphien“ und „Plesiomorphien“ vermengt seien, so daß sie nur Zufallsergebnisse für die Kladistik liefern, falls überhaupt ein Anteil von Synapomorphien in dem Gemenge enthalten ist. So schreibt der Autor (1977a: 5):

„Dies gilt zu einem gewissen Teil auch für die *Zygaenini*-Arbeit ALBERTI's (1958/59), der zwar sehr viel Mühe für das Auffinden sogenannter „Leitmerkmale“ der von ihm bearbeiteten Taxa verwendet, ohne hierbei jedoch die Frage zu stellen, wieweit diese „Leitmerkmale“ Plesiomorphien... und somit für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte der jeweiligen Gruppe nicht beweiskräftig sind...“

Und an anderer Stelle (l. c. 20) heißt es:

„Es bleibt noch zu fragen, wieso die Ergebnisse ALBERTI's so weitgehend mit den vom Standpunkt der Phylogenetischen Systematik erhaltenen Vorstellungen übereinstimmen... Dies ist dadurch zu erklären, daß die meisten von ALBERTI herangezogenen „Leitmerkmale“ Synapomorphien darstellen... Dort hingegen, wo ALBERTI's Klassifizierung auf Symplesiomorphien beruht (*Pryeria*, *Orna/Epiorna*) weichen die Vorstellungen ab.“

Zu den speziell genannten Abweichungen wird noch Stellung genommen werden. Allgemein ist aber zu sagen, wie schon unter IIIa betont, daß Taxa, die nur auf Plesiomorphien beruhen, überhaupt keine Existenzberechtigung haben, da sie ja nur Merkmale besitzen, die auch Taxa vor ihnen schon haben, sie also mit diesen identisch sein müssen. Keinesfalls können also meine Leitmerkmale nur Zufallswert für die Kladistik besitzen.

Es ist ferner allgemein zu bemerken, daß NAUMANN sich praktisch nur auf Arbeitsergebnisse von mir stützt, um sie neu und in der Regel ohne anderes Ergebnis zu interpretieren. Es wäre eine dankbare Aufgabe gewesen, diese Ergebnisse durch Untersuchung von Arten zu ergänzen, die mir unter den besonderen Bedingungen eigenen früheren Ar-

beitens noch nicht zugänglich waren. Es ist nicht ganz richtig, wenn der Autor (1977a: 3) schreibt:

„Eine zuverlässige Erweiterung unserer jetzigen Kenntnisse wird zudem erst dann zu erwarten sein, wenn umfangreiches neues Material der Gruppe aus dem aethiopischen Raum vorliegt.“

Solches Material ist bereits seit langem vorhanden, besonders im Britischen Museum, aber noch nicht genügend ausgewertet. Hätte NAUMANN sich dieses Ziel gesetzt, wären dann vielleicht begründete Fortschritte und Korrekturen auch im Sinne der „Phylogenetischen Systematik“ möglich geworden. So aber kann aus der Arbeit des Autors nur gefolgert werden, daß mit der Kladistik keine besseren Erkenntnisse zu gewinnen sind als mit der alten Schule, was den Standpunkt von JANETSCHKE (1967) rechtfertigt, daß der Wert der Phylogenetischen Systematik nur darin liegt, durch klare Argumentations-schemata manchem Systematiker die praktisch geübte Verfahrensweise in das volle Bewußtsein gerückt zu haben. Andererseits geschah dies, wie wir sahen, zusammen mit schwerwiegenden neuen Verwirrungen, wie MAYR (1975: 70) mit vollem Recht betont.

Anmerkungen zu den Einzelheiten der Arbeiten von NAUMANN

IVa. Die Stellung der *Pryerini* zu den *Zygaenini*

NAUMANN streift zunächst kurz die Frage, ob überhaupt die von mir 1954 unterschiedenen 7 Subfamilien der *Zygaenidae*, die *Phaudinae*, *Charideinae*, *Chalcosinae*, *Himantopterinae*, *Anomoeotinae*, *Zygaeninae* und *Procridinae*, ohne sie einzeln aufzuzählen, monophyletischer Herkunft seien und nicht teilweise in paraphyletischem Verhältnis zueinander ständen, so daß es nicht überraschend wäre, wenn sich das letztere herausstellte (1977a: 4). Der Autor übersieht, daß ich selbst schon 1954 nicht nur diese Unsicherheit betont habe und in einem Stammbaumentwurf kennzeichnete (p. 136), sondern selbst die Monophylie der ganzen Familie *Zygaenidae* als fraglich erklärte. Zu dem Stammbaumentwurf schrieb ich damals:

„Die ausgezeichneten Linien deuten den Bereich der einzelnen Subfamilien an. Die gestrichelten Linien sollen wiedergeben, daß die Frage der Wurzelbeziehungen (Koordination oder Subordination) offen bleiben muß, womit zugleich das Problem der monophyletischen Herkunft der *Zygaenidae* gekennzeichnet ist (l. c. p. 135).

NAUMANN stellt die Frage erneut, doch ohne die geringsten Beiträge zu ihrer Förderung.

Weiter heißt es bei ihm (1977a: 7):

„ALBERTI (1954: 219) hatte bereits aufgrund der abgeleiteten Merkmale der *Phaudinae* gezeigt, daß ähnliche Zeichnungsmuster bei *Arniocera* konvergent entstanden sind...“

Auf der falsch zitierten Seite 219 meiner Arbeit steht nichts über diese Frage und statt „abgeleitete Merkmale der *Phaudinae*“ müßte es wohl richtiger „*Charideinae*“ heißen, weil *Arniocera* zu dieser Subfamilie gehört, die ich zwar für abgeleitete *Phaudinae* halte, für sie aber den vordem gültigen Subfamilienrang übernahm, was auch NAUMANN nicht ändert. Wir können also, wie auch NAUMANN zugibt (vgl. unter IVb), in der praktischen Handhabung auch der Kladistik auf das Kategoriensystem nicht verzichten. Das bedeutet zugleich wieder verstärkten Rückgriff auf die „Typologie“ in deren schon behandelter Definition (Abschn. IIIh).

Bei den *Pryeriini* hält der Autor es für kladistisch nicht erwiesen, daß diese offensichtliche Reliktgruppe mit den äußerst disjunkt in der Aethiopis lebenden primitiven *Zygaenini* näher verwandt ist als mit den *Phaudinae*. Meinen sorgfältigen Merkmalsvergleich mit der hohen Wahrscheinlichkeit naher Wurzelbeziehungen zwischen *Zygaenini* und *Pryeriini* hält NAUMANN kladistisch für nicht ausreichend, weil „Synapomorphien“ zwischen ihnen nicht erkannt seien. In einer Übersicht hatte ich 1954 p. 182 das Fehlen oder Vorhandensein von 14 Merkmalen bei den 3 Gruppen dargelegt. Danach haben speziell gemeinsam:

<i>Pryeriini</i> und <i>Phaudinae</i>	0 Merkmale
<i>Pryeriini</i> und <i>Zygaenini</i>	7 Merkmale
<i>Phaudinae</i> und <i>Zygaenini</i>	1 Merkmal
allen gemeinsam sind	4 Merkmale
nicht eindeutig zuteilbar	2 Merkmale

Die Übersicht zeigt eine erdrückende Merkmalsübereinstimmung zwischen *Pryeriini* und *Zygaenini*. Mit dem Vokabular der HENNIG-Lehre ließe sich die Ansicht vertreten, daß die 7 Merkmale eine „spezielle Kombination“ und als solche eine „Synapomorphie“ darstellen. Hierin besteht Übereinstimmung mit RÖSLER (1978: 102), der bei *Pyraloidea* ebenfalls aus Merkmalskombinationen Verwandtschaftsgruppen herleitet. NAUMANN dagegen kommt mit der Suche nach „Synapomorphien“ bei Einzelmerkmalen überhaupt zu keinem Ergebnis für eine Verwandtschaftsaussage außer im negativen Sinne einer Kritik meines Verfahrens nach „Leitmerkmalen“.

Nach Publikation meiner Untersuchungen 1958/59 hat sich aber noch ein Argument ergeben, das den strengen Forderungen von NAUMANN entgegenkommt (publiziert 1965: 165, von NAUMANN übersehen). Ich konnte ermitteln, daß *Pryeriini* und primitive *Zygaenini* an der gleichen Futterpflanzen-Familie, den Celastraceen leben, während für *Phaudinae* als Futter u. a. *Ficus* genannt wird (SEITZ II: 5, ferner MELL 1938: 210, der für *Phanda kantonensis* MELL als Futterpflanze *Ficus retusa* nennt). Für *Pryeria sinica* MOORE nennt dagegen ESAKI (1969: 155 No. 806) die Celastracee *Euonymus japonicus* und die gleiche Pflanze gibt INOUE (1959: 163, No 1) an. Als weitere Pflanze erwähnt MORIUTI in lit. *Euonymus sieboldianus*. Damit ist „Synapomorphie“ auch an einem Einzelmerkmal erwiesen. Die *Pryeriini* können somit als „Schwestergruppe“ der *Zygaenini* hinreichend sicher gelten. In Wahrheit aber sind sie, stammesgeschichtlich beurteilt ein altes Vorläuferstadium selbst der primitiven *Zygaenini* der Aethiopis, was phylogenetisch besonders kraß die Schwäche kladistischer „Schwestergruppen“-Aussage belegt. Zwischen *Pryeriini* als lebendem Fossilstadium der Evolution und den *Zygaenini* sind zweifellos noch unbestimmt viele Evolutionsstadien als „Schwestergruppen“ eingeschaltet, die ausgestorben sind und in abgestuft näherem „Schwestergruppen“-Verhältnis zu den noch lebenden *Pryeriini* stehen würden als die *Zygaenini*. Auch die große geographische Disjunktion zwischen Ostasien, der Heimat der *Pryeriini* und Südafrika, dem Häufungszentrum primitiver *Zygaenini* macht dies zur fast notwendigen Annahme. Das Beispiel zeigt aber ferner, wie stammesgeschichtlich irreführend die Wortwahl „Schwestergruppe“ ist an Stelle der oben vorgeschlagenen neutralen Bezeichnung Ko-Gruppe (vgl. unter Abschn. III d). Unberührt hiervon bleibt die praktische Bedeutung für die Konstruktion des kladistischen Stammbaums, doch ist dieser kein anderer als der der alten Schule.

Bemerkt sei hier schon, daß NAUMANN in allen Arbeiten den Namen der Pflanzenfamilie Celastraceen irrtümlich Celestraceen schreibt.

IVb. Über die Genera *Orna* KIRBY und *Epiorna* ALBERTI

Hier besteht das zweite von NAUMANN (1977a: 20) zitierte und von meinen Befunden nach „Leitmerkmalen“ abweichende Ergebnis im Sinne der „Phylogenetischen Systematik“.

Zunächst ist grundsätzlich zu bemerken:

Spezialisationskreuzungen trüben das Bild bei den primitiven *Zygaenini* so sehr, daß fast alle Erörterungen zu Spekulationen werden, wenn es sich um „Synapomorphien“ und „Schwestergruppen“ handelt. NAUMANN hat das lückenhafte Merkmalsbild auch nicht durch Genitaluntersuchung schon bekannter Arten zu ergänzen versucht, die von eigenen Untersuchungen 1954 und 1958/59 noch nicht erfaßt werden konnten, wie schon unter Abschn. IV vermerkt wurde. Es dient m. E. auch der Sache nicht, wenn der Autor in die Diskussion noch Fragen der Klassifikation und Nomenklatur, wie „Gattung“ oder „Untergattung“, „nominelle Untergattungen“, „Typus eines Taxons“ einbringt, wofür eine phylogenetische Diskussion wohl kaum Anlaß bietet. Wenn dann am Ende der Erörterungen die Abweichung von eigenen Ausführungen nur darin besteht, den Taxa *Orna* und *Epiorna* den Status von „Gattungen“ zuzuteilen (1977a: 14), während ich sie als zwei Untergattungen einstufte (1958: 282), so ist das ein belangloser und subjektiver Unterschied im Rahmen der taxonomischen Freiheit, ohne die phylogenetische oder kladistische Problematik zu berühren.

Im einzelnen sei noch bemerkt:

Die von mir beschriebene *Orna (Epiorna) angolensis* (ALBERTI 1961) zeigt im gesamten Merkmalsbild Übergänge zwischen *Orna* und *Epiorna*. Der Autor berücksichtigt die Art nicht. Er schreibt, daß Fleckenbildung bei beiden Gruppen fehlt oder unscharf sei (1977a: 13). Bei *angolensis* ist sie recht scharf und noch deutlicher bei den Arten *microsticha* JORDAN und *lateralis* JORDAN, die auch im Genitalbild der Gattung *Orna (Epiorna)* nahestehen (vgl. ALBERTI 1958: 284), ohne daß NAUMANN darauf eingeht. Die Arten bedürfen allerdings noch eines genaueren Vergleichs mit den Merkmalen von *Orna* und *Epiorna*. Ich konnte dies nur flüchtig bei einem kurzen Besuch im Britischen Museum tun.

Bedeutsamer, weil geradezu irreführend ist der Standpunkt von NAUMANN zur Rostrum-Bildung bei *Orna-Epiorna*. Der Autor schreibt (1977a: 12):

„Sicherlich muß davon ausgegangen werden, daß das Fehlen des Rostrums ein abgeleitetes Merkmal und nicht etwa einen Primitivzustand darstellt. Die gegenteilige Annahme (ALBERTI 1958/59: 261) würde ja bedeuten, daß der im Grundbauplan der *Zygaenidae* vorhandene Saugrüssel zunächst reduziert und dann . . . in baugleicher Weise wieder neu gebildet worden ist. Hingegen muß angenommen werden, daß die Reduktion einen spezialisierten Zustand darstellt.“

Es ist nicht ersichtlich, worauf der Autor die Feststellung des vorhandenen Saugrüssels im Grundbauplan der *Zygaenidae* stützt. Abgesehen davon, daß die *Zygaenidae*, wie schon erwähnt, eine fraglich monophyletische Gruppe sind, ist der Saugrüssel bei der Mehrzahl der Subfamilien an deren mutmaßlicher Basis ebenfalls schwach oder fehlt. Dies gilt gerade für *Phaudinae* und *Pryeriini*. Ausnahmen bilden nur die *Procridinae*, soweit bekannt, also die am fraglichsten zu den *Zygaenidae* gehörige Gruppe, sowie die *Charideinae* als mutmaßlich abgeleitete *Phaudinae*.

Der Autor geht hier von ganz falschen Voraussetzungen aus, die leicht vermeidbar waren und gerät so in Konflikt mit meinen unmißverständlichen Feststellungen, die überhaupt keine sekundäre Reduktionsmöglichkeit des Rostrums beinhalten. Ich schrieb ja: „Der Rüssel ist bei der Basis-Gattung *Orna* noch relativ schwach“, ausgehend vom

gänzlichen Fehlen bei der *Pryeria*-Stufe. Auch ein „Fehlen“ des Rostrums bei *Orna*, wie der Autor schreibt (1977a: 12), ist ein vermeidbarer Irrtum, nur ist die Ausbildung noch schwächer als später und wohl noch funktionslos.

NAUMANN ergänzt dann diese Verwirrung noch, indem er (1977a: 13) die ganz spekulative Erklärung für die angeblich sekundäre Reduktion gibt, sie hänge möglicherweise mit dem Verschwinden geeigneter Futterpflanzen für die Imagines zusammen.

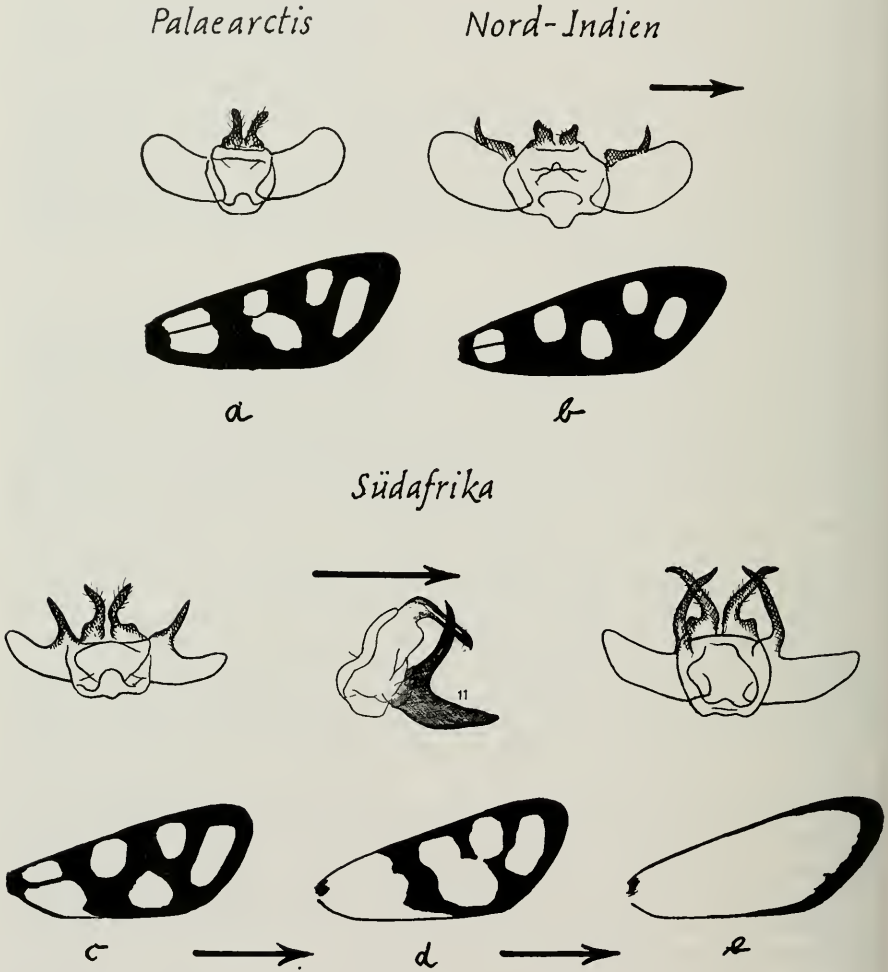


Abb. 3. Entwicklungsstufen der Gattung *Praezygaena*, Vorderflügel und Genitalapparat des ♂. a. *Zygaena*-Typ, b. *Praezygaena caschmirensis*, c. *Praezygaena agria*, d. *Praezygaena myodes* (Genital seitlich), e. *Praezygaena ochroptera*, Erläuterungen im Text.

IVc. Über die Subgenera *Epizygaenella* TREMEWAN & POVOLNY und *Praezygaena* ALBERTI

Hier ist zunächst zu bemerken, daß mir die *Praezygaena* (*Epizygaenella*) *caschmirensis* KOLLAR und die Typus-Art von *Praezygaena* (*myodes* DRUCE) ganz unzutreffend verglichen scheinen, wenn NAUMANN (1977b: 80) schreibt:

„Die bei der Typusart von *Praezygaena* (*myodes* [DRUCE 1899]) ausgeprägte Merkmalsstufe entspricht weitgehend dem bei *caschmirensis* realisierten Typus (ALBERTI 1955), die sich mit einer überraschenden habituellen Ähnlichkeit beider Formen deckt.“

Von einer solchen Ähnlichkeit, weder im Habitus noch im Genitalbild kann keine Rede sein. Die Art *caschmirensis* hat scharf geprägte 6 Flecke der Vorderflügel und rote Hinterflügel, *myodes* hat die Vorderflügel-Flecke ausgeweitet, in letzter Phase bei der (mit *myodes* artgleichen ?) *ochroptera* FELDER sind die Vorderflügel ganz gleichmäßig gelb, die Hinterflügel bei beiden sind gelb. Die Unkus-Hörner sind bei *caschmirensis* stummelförmig, bei der *myodes*-Gruppe mächtig entwickelt. Die Valve ist bei *caschmirensis*, wie bei *Zygaena* distal breit abgerundet, bei der *myodes*-Gruppe schlank ausgezogen. Man muß fragen, ob NAUMANN überhaupt einen Vergleich der Arten vornahm. Abb. 3 zeigt die Unterschiede, entnommen meinen Arbeiten 1955a und 1965.

Schwerwiegender sind noch die kladistischen Standpunkte des Autors zur Evolutionsrichtung der Gattung *Praezygaena*. NAUMANN erörtert zwar mehrere Möglichkeiten, darunter auch die von mir vertretene, entscheidet sich dann aber für die ganz unwahrscheinliche. Nach der Merkmalslage handelt es sich hier um den Modellfall eines Trend. Strittig ist merkwürdigerweise seine Entwicklungsrichtung neben der üblichen Anwendung der HENNIG-Begriffe „Synapomorphie“ und „Schwestergruppe“, die mir bei einem Trend selbst kladistisch sinnlos erscheinen, zumindest extrem irreführend sind. NAUMANN entscheidet sich für eine Entwicklungsrichtung von der stärksten zur schwächsten Merkmalsumprägung. Er sagt uns nicht, wie diese Richtung zu vereinbaren ist mit der Tatsache, daß nirgends in der Aethiopis rezent Arten bekannt sind, die, insbesondere in der Valvenbildung zu der extremen Trendform überleiten. Aber die schwache Ausbildung des Valvendorns bei *caschmirensis* in Verbindung mit dem abgerundeten Valvenende und der Verbreitung der Art an der Grenze der heutigen *Zygaena*-Verbreitung lassen uns schwer den Trendbeginn hier und zugleich nähere evolutive Zusammenhänge mit mutmaßlich primitiven *Zygaena*-Formen im Subgenus *Agrumenia* dieser Gattung vermuten. Dem stimmt insofern auch NAUMANN zu (1977a: 22), wenn er die „Stammgruppenvertreter“ von *Zygaena* in Randgebieten des palaearktischen Raumes vermutet und die heute noch lebenden Arten *cocandica* ERSCHOFF in Zentralasien und *escalerae* POULJADE in Persien als ihnen nahestehend vermutet, allerdings im Widerspruch zu Ausführungen an anderer Stelle (1977a: 20, 24), wonach „Stammgruppenvertreter“ von *Zygaena* in der Aethiopis lebten bzw. aus ihr auswanderten (vgl. auch unter Abschn. IV d, 1).

Im übrigen entspricht der immerhin bedeutende Merkmalsabstand von *Epizygaenella* und *Praezygaena* sehr gut der gewaltigen Disjunktion beider Gruppen, erstere am Himalaja-Rand, letztere in Südafrika. Die Disjunktion läßt viel Raum für ausgestorbene Zwischenformen und „Schwestergruppen“. Eine ganz ähnliche Situation lag ja bereits im Verhältnis der *Pryerini* zu der aethiopischen Gattung *Orna* vor. Mit den Prinzipien der Kladistik kann man diesen phylogenetisch äußerst aussagekräftigen Verhältnissen nicht beikommen.

Die *Zygaenidae* zeigen uns eine Fülle weiterer Merkmaltrends, die uns einen Einblick in ihre Evolution gestatten (vgl. ALBERTI 1954, 1965).

IVd. Über die Gattung *Zygaena* FABRICIUS

1. Zur Herkunft der Gattung

Wie bei *Epizygaenella-Praezygaena* so ist auch bei *Zygaena* der Standpunkt von NAUMANN kaum verständlich, zumal er selbst tiergeographische Fragen unentwegt mit der „Phylogenetischen Systematik“ eng koppelt. Die Verbreitung der Tiere aber folgt eigenen Gesetzmäßigkeiten, nicht denen der Phylogenese oder gar Kladistik, sobald die Phylogenese den Artbildungsprozeß überschritten hat. Danach folgt sie Umwelteinflüssen und deren Veränderungen und ist nur ganz bedingt noch für Evolutionsfragen verwendbar.

Der Autor kritisiert zunächst meine rein tiergeographische Feststellung, die ich in den kurzen Satz kleidete (1958: 289):

„Alle zygaenoiden Tiere der Palaearktis gehören zu *Zygaena*“.

Dazu schreibt NAUMANN (1977a: 21):

„Gegen diese Definition ist natürlich einzuwenden, daß sie auch eine mehrmalige (polyphyletische) Besiedlung der Palaearktis durch zygaenoide Vorfahren zuläßt und somit als Monophylie-Kriterium nicht ausreicht. Auch hier haben wir also ein typologisches Vorgehen festzustellen.“

Der Autor, in der Befangenheit kladistischer Vorstellungen, vermag offenbar meinen kurzen Satz überhaupt nicht zu verstehen. Ich habe ja nicht geschrieben, daß alle Zygaenen, die die Palaearktis besiedeln zu *Zygaena* gehören, weil sie zygaenoid sind. Diese Formulierung ließe offen, daß auch andere zygaenoide Genera die Palaearktis besiedelt haben. Der Satz setzt vielmehr Monophylie voraus und macht lediglich eine Verbreitungsaussage. Wo bei einer solchen „Polyphylie“ und „Typologie“ im Spiel sein sollen, vermag ich nicht zu erkennen. Im übrigen betrachtet auch NAUMANN die Gattung *Zygaena* als monophyletisch. Damit scheidet eben „polyphyletische“ Besiedlung der Palaearktis eo ipso aus. Und von einer „Definition“ ist in meinem Satz auch keine Rede. Das Beispiel zeigt erneut, wie die HENNIG-Lehre, wenn sie sich als „phylogenetische Schule“ versteht (MAYR 1975: 70) geradezu groteske Verwirrung schaffen kann. Sie macht die Hilfsdisziplin „Tiergeographie“ dann zu einer Hauptgrundlage ihrer Aussagen.

Ein zweiter unverständlicher Standpunkt des Autors betrifft die Herkunft der „Stammform“ von *Zygaena*. Er schreibt abwechselnd auch „Stammart“, „Stammgruppe“ oder „Stammgruppenvertreter“ (1977a: 19, 20, 24; 1977c: 81), ohne die Begriffe zu definieren. Insbesondere fehlt eine Angabe, ob er diese Formen schon theoretisch in die Gattung *Zygaena* einreicht mit deren „Leitmerkmalen“ oder Apomorphien. Er entscheidet sich nach längerer Erörterung für die Einwanderung der „Stammformen“ von *Zygaena* aus der Aethiopis in die Palaearktis. Zugleich läßt er aber Stammgruppenvertreter von *Zygaena* am Rande der Palaearktis leben, wie wir schon oben (Abschn. IVc) bemerkten. Mit der ersten Version läßt sich jedenfalls die Vorstellung schlecht vereinbaren, daß sich die „Stammgruppenvertreter“ von *Zygaena* auf dem langen Weg aus der Aethiopis bis an den Rand der Palaearktis nicht erheblich verändert haben sollen.

Durch nichts ist bewiesen, daß primitive *Zygaena*-Arten noch in der Aethiopis gelebt haben. Hier findet sich heute keine Art, die schon als *Zygaena* angesprochen werden könnte oder ihr ganz nahe steht. Alle zygaenoiden Formen der Aethiopis sind durch eine große Merkmalskluft von heutigen *Zygaena*-Arten getrennt. Selbst die heute nächststehliche *Praezygaena caschmirensis* vom Himalaja-Rand läßt noch Raum für manche ausgestorbene „Schwestergruppen“ zu *Zygaena*.

Als ganz unzulässig möchte ich die Vorstellung der Kladisten werten, wenn sie meinen, daß „Schwestergruppen“ grundsätzlich „gleiches phylogenetisches Alter“ haben sollen.

Dies mag gelten, wenn „Schwestergruppen“ „ersten Grades“, also solche vorliegen, die unmittelbar aus kladistischer Artaufspaltung hervorgingen. Es gilt aber nicht mehr, wenn nach der ganzen Merkmalslage zu vermuten ist, daß unbestimmt viele ausgestorbene „Schwestern“ die heute lebenden trennen, die Evolutionsgeschwindigkeit in den verglichenen Zweigen eine mehr oder weniger unterschiedliche war. In gleichem Maße ist dann auch die Entstehungszeit der verglichenen „Schwestergruppen“ unterschiedlich.

Weder der Wanderrichtung noch dem „gleichen phylogenetischen Alter“ kann zugestimmt werden, wenn NALMANN 1977b: 81) schreibt:

„Sind *Praezygaena (caschmirensis)* und *Zygaena* demzufolge Schwestergruppen, so folgt daraus, daß *P. (Epizygaenella) caschmirensis*-Vorfahren und die Stammart von *Zygaena* unabhängig voneinander aus der Aethiopia in die Orientalis resp. Palaearktis eingewandert sind... denn beide Teilgruppen haben ja gleiches phylogenetisches Alter...“

Hier sind Spekulationen im Spiel, die nicht die geringste Grundlage in der Merkmals-situation finden! Wenn der Zweig, an dem die heutige Gattung *Zygaena* hängt, mit dem Zweig, an dem die heutige Gattung *Praezygaena* hängt, auch irgendwann aus gemeinsamer Artwurzel hervorgegangen sind, so ist das „gleiche phylogenetische Alter“ der Zweige doch für ihre lebenden Zweigspitzen, die allein wir in ihrem stammesgeschichtlichen Verhältnis zueinander betrachten und werten können, völlig nebensächlich, zumal in Wirklichkeit nicht beide koordiniert entstanden sind, sondern sie in paraphyletischem Verhältnis zueinander stehen dürften. Werten wir den Valvendorn bei *Praezygaena* als „Leitmerkmal“, so sind alle seine Träger jüngere Abkömmlinge eines Zweiges ohne diesen Dorn, der in *Zygaena* einmündete. Werten wir die Celastraceen als Futterpflanze als Leitmerkmal, so zweigen die *Zygaena*-Vorfahren von denen der *Praezygaena*-Vorfahren ab. Welche Merkmale die Zweige an ihrer gemeinsamen Wurzel, ob monophyletisch oder paraphyletisch, hatten, wissen wir nicht. Wir wissen nur, daß beide phylogenetisch nicht gleiches Alter haben konnten und daß beide mit größter Wahrscheinlichkeit nicht aus der Aethiopia eingewandert sind, der eine Zweig aber, *Praezygaena*, in sie hinein sich entwickelte.

Nicht die geringsten Anzeichen deuten darauf hin, daß der Wechsel der Futterpflanze Celastraceen zu den Leguminosen, dem Futter der mutmaßlichen Stammgruppe von *Zygaena* (Subg. *Agrumenia*) schon in der Aethiopia stattgefunden hat.

Zu alledem kommt, daß mir die Vorstellung der Kladisten recht unwahrscheinlich erscheint, „Synapomorphie“-Merkmale in ihrer vollen Ausprägung bei rezenten „Schwester“-Gruppen seien, besonders in Mehrzahl, erst bei der Stammart dieser Gruppen entstanden und nicht in einem mehr oder weniger allmählichen Bildungsprozeß über mehrere Artphasen hinweg entwickelt, also in einer Folge von „Stammarten“ erst nacheinander herausgebildet. Das würde dann natürlich unsere Vorstellung scharfer Verzweigungspunkte beeinträchtigen und ebenso die damit zusammenhängenden tieergeographischen Fragen. Auf jeden Fall sind *Zygaena* und *Praezygaena* nicht gleichzeitig entstanden, haben also nicht gleiches phylogenetisches Alter, vielmehr ist *Zygaena* jünger als ihre „Schwestergruppe“ *Praezygaena* und mit ihr zweifellos noch durch „missing links“ verbunden. Das zeigt ebenso wie beim Problem *Pryerini-Zygaenini* die Schwäche der Kladistik bei phylogenetischen Aussagen. Vorstufen in der Evolution können nicht „Schwestern“ späterer Stufen sein (vgl. auch unter III d).

Ein Kuriosum mag hier noch Platz finden. BURGEFF (1951: 3) läßt *Zygaena*-Vertreter speziell vom marokkanischen Atlas aus in die Aethiopia und bis Südafrika einwandern, dort die heute als primitiv erkannten *Zygaenini* aus ihnen entstehen und schließt in diesen

Vorgang gleich auch noch die *Charideinae* ein, weil ihre Fleckenzeichnung entfernt der von *Zygaena* ähnlich ist.

2. Anmerkungen zum Aufbau von *Zygaena*

NAUMANN diskutiert den stammesgeschichtlichen Aufbau von *Zygaena* nach der derzeitigen Großgliederung der Gattung in Subgenera und hält deren paraphyletische Entstehung aus einander für möglich (1977 c: 38). Er erwähnt nicht, daß ich die gleiche Frage schon früher erörterte (ALBERTI 1958: 280) mit dem Ergebnis einer wahrscheinlichen paraphyletischen Stufenfolge *Agrumenia-Zygaena-Mesembrynus*. Aber der Autor liefert zu diesem Problem nur einen geringen Beitrag und diesem muß ernsthaft widersprochen werden. Die eigenen wohlbegründeten Auffassungen hierzu übergeht NAUMANN vollständig. Es handelt sich um die Stellung der Verwandtschaftsgruppe um *Zygaena loti* DENIS & SCHIFFERMÜLLER (*achilleae* ESPER) im System der Untergattungen.

Die Ansichten des Autors gehen auf unklare Standpunkte schon von REISS & SCHULTE (1967) bei ihrer Beschreibung von *Zygaena christa* zurück. Die Art gehört unzweifelhaft, wie auch alle Autoren zugeben, zur *loti*-Gruppe, hat aber in Zeichnungsmerkmalen (Fleckenbildung) gewisse Ähnlichkeit mit *Z. carniolica* SCOPOLI. Die *loti*-Gruppe rechne ich zum Subgenus *Zygaena*, während *Z. carniolica* fraglos zum Subgenus *Agrumenia* gehört. *Z. christa* soll nun die schon früher von REISS vertretene Möglichkeit bekräftigen, daß die ganze *loti*-Gruppe bei *Agrumenia* einzuordnen ist. NAUMANN meint, neben der Flügelzeichnung spreche auch die eiförmige Kokonform von *carniolica* und *loti* hierfür, da sie beim Subgenus *Zygaena* spindelförmig sei. Dazu ist aber zu bemerken, daß sie auch im Subgenus *Agrumenia* zumeist spindelförmig ist und im übrigen beträchtlich variabel im ganzen Genus *Zygaena*. Auch als nicht komplex zusammengesetztes Merkmal ist die Konvergenz-Gefahr hier groß. Noch größer ist aber, wie zahlreiche Beispiele bei *Zygaena* zeigen, diese Gefahr bei der Fleckenbildung der Imago. Die gute Sechsfleckbildung, die *Z. christa* auch mit *Z. ecki* CHRISTOPH aus der *loti*-Gruppe gemeinsam hat und beide mit *carniolica* verbindet, ist in der ganzen Gattung *Zygaena* so konvergent verbreitet, daß sie für Verwandtschaftsaussagen kaum Wert hat, zumal die Fleckenzahl selbst im Unterart-Bereich mancher Arten verschieden ist. Überdies ist bei *loti* selbst und anderen Arten der Gruppe das Sechsfleckmuster gar nicht ausgeprägt. Ich habe das alles schon früher betont (ALBERTI 1971), aber NAUMANN läßt es unerwähnt. Das gleiche gilt für stammesgeschichtlich viel schwerer wiegende Argumente, die für die Zugehörigkeit der *loti*-Gruppe zum Subgenus *Zygaena* sprechen (ALBERTI 1958/59). Das muß hier wiederholt werden, weil es, wie schon in anderen Fällen, den ganzen Gegensatz zwischen phylogenetischer und kladistischer Aussage beleuchtet. Auch im Falle der *loti*-Gruppe ist ein Trend bedeutsam, wie er der phylogenetischen Aussage hochwillkommen, der Kladistik aber unbequem ist.

Die *loti*-Gruppe hat ein ausgezeichnetes Bindeglied zum Subgenus *Zygaena* in der Spezies *anthyllidis* BOISDUVAL. Folgende Merkmale erweisen dies (vgl. Abb. 4):

1. Der Habitus von *anthyllidis* ist dem von *Z. armena* ssp. *caucasica* REBEL aus der *loti*-Gruppe (und mit *loti* vielleicht artgleich) so ähnlich, daß *caucasica* von ihrem Autor noch zu *anthyllidis* gestellt wurde.
2. Die gewaltig entwickelte, langgestreckte aber schmale Lamina dorsalis am ♂ Genitalapparat der *loti*-Gruppe ist bei *anthyllidis* ebenso lang, aber breiter und nähert sich damit in der Form, nicht Größe der bei *Zygaena*-Arten sonst zwar viel kleineren aber auch breiteren Ausprägung.

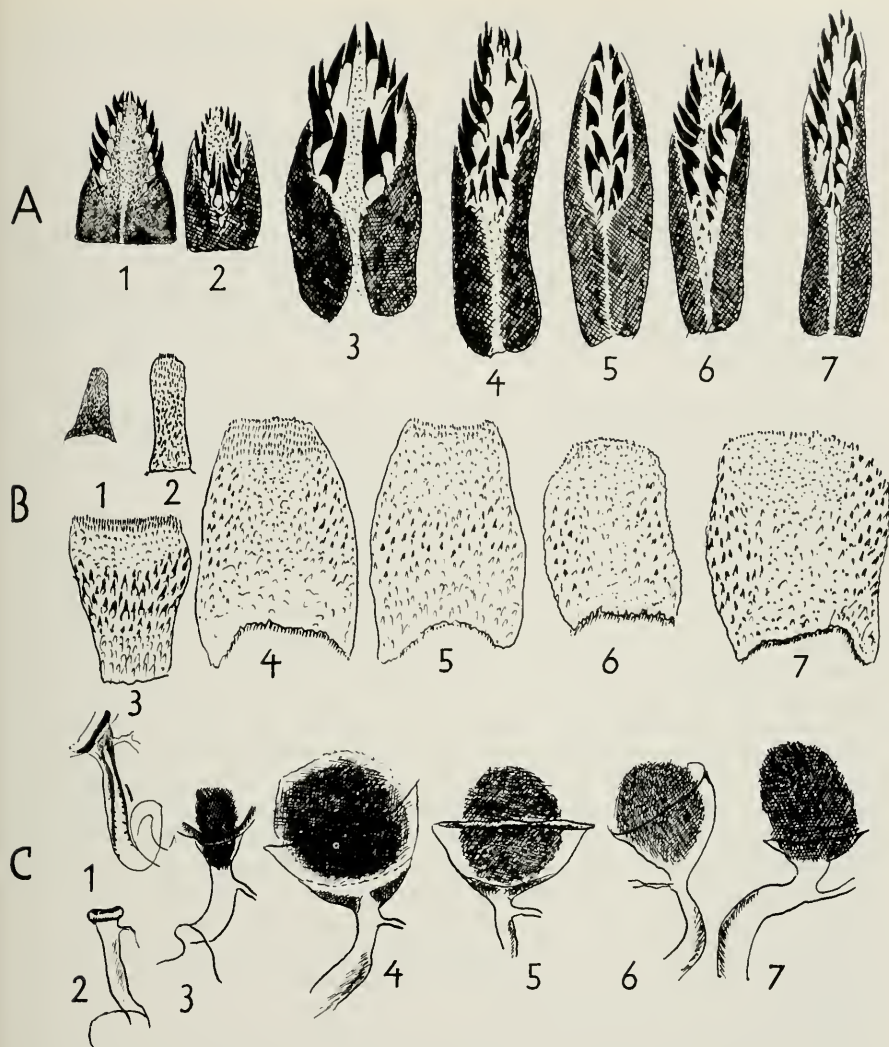


Abb. 4: Stammesgeschichtliche Beziehungen der *Zygaena loti*-Gruppe an Hand von Genitalstrukturen, mit Bindeglied *Z. anthyllidis* zum Subgenus *Zygaena*: 1. *Zygaena carniolica* (zum Vergleich), 2. *Zygaena exulans* (zum Vergleich), 3. *Zygaena anthyllidis*, 4. *Zygaena loti*, 5. *Zygaena armena*, 6. *Zygaena ecki*, 7. *Zygaena ignifera*. A. Lamina dorsalis, B. Lamina ventralis, C. Ostium bursae, Erläuterungen im Text.

3. Die bei der *loti*-Gruppe riesig entwickelte, aber schwach bedornte Lamina ventralis ist bei *anthyllidis* ebenfalls viel größer als normal bei *Zygaena*, auch etwas anders geformt als bei *loti* und noch kräftiger bedornst wie bei dieser, der Norm bei *Zygaena* entsprechend.

4. Meist deutlich ausgeprägte Cornuti an der Vesica des Subgenus *Zygaena* fehlen der *loti*-Gruppe ganz, sind bei *anthyllidis* aber noch schwach ausgebildet, bei der *loti*-Gruppe also ein Verlustmerkmal.
5. Eine mächtige Inkrustierung am Ostium bursae als spezielles Merkmal der *loti*-Gruppe ist bei *anthyllidis* wohl nicht ganz so umfangreich, fehlt aber normal bei *Zygaena* ganz, ist also ebenfalls ein Übergang zur *loti*-Gruppe, bei der *loti*-Gruppe also ein Gewinnmerkmal.
6. Die Kokon-Form ist bei *anthyllidis* nicht mehr spindelförmig wie normal bei *Zygaena*, sondern fast oder ganz von der Eiform der *loti*-Gruppe und auch bei *Z. camiolica*. Sie gleicht auch der Form bei *Z. exulans* HOCHENWARTH des Subgenus *Zygaena*, die ich in die nahe Verwandtschaft von *anthyllidis* stelle und die ungefähr die Stelle der Abzweigung der *loti*-Gruppe (mit *anthyllidis*) vom Hauptstamm des Subgenus *Zygaena* angibt.

Die ganze stammesgeschichtliche Situation der *loti*-Gruppe habe ich 1958/59 und nochmals 1971 mit Abbildung der Genitalmerkmale eingehend dargelegt. NAUMANN geht darauf überhaupt nicht ein, meint lediglich in lapidarer Kürze, die Kokon-Form scheine bei *anthyllidis* sekundär abgewandelt (1977 c: 38).

Übergangsmerkmale im Genitalbild zur *loti*-Gruppe sind weder im Umkreis von *Z. camiolica* noch überhaupt in der ganzen Untergattung *Agrumenia* festzustellen¹⁾.

Wiederum kann hier noch BURGEFF (1975) zitiert werden. Er stellt für *Z. anthyllidis* ein eigenes Genus *Raphidozygaena* auf. Das wesentliche Merkmal sind „Raphidonten“, Zähnchen an der Vesica, wohl nichts anderes als die unter Ziff. 4 schon erwähnten, schwach ausgeprägten Cornuti, die normal bei *Zygaena*-Arten viel deutlicher sind. Als monotypisches Gattungsmerkmal ist deren Wertung ganz unbrauchbar. Selbst wenn es ein spezielles Eigenmerkmal von *anthyllidis* wäre, könnte man damit aus dem Gesamtkomplex der Verwandtschaftsgruppe kein eigenes „Genus“ herauschneiden (vgl. auch unter Abschn. III f), ohne daß fast jede Art ihre eigene „Gattung“ wird. Hier geht es nicht mehr um taxonomische Freiheit, sondern um die vernünftige Handhabung unseres hierarchischen Kategoriensystems als menschlichem Ordnungsprinzip, was mit der „Atomisierung“ der Genera immer stärker verkannt wird. Auch dabei ist neben einsichtigen anderen Zoologen MAYR (1975: 89) zuzustimmen, wenn er schreibt:

„Eine der Funktionen der Gattung besteht seit den Zeiten von LINNAEUS darin, Gedächtnisstütze zu sein (also das Wiederauffinden von Informationen zu erleichtern); der empfehlende Hinweis... schützt vor der Anerkennung einer belastenden Zahl monotypischer Gattungen.“

Und MAYR (1975: 90) schreibt weiter:

„Der Wert eines Merkmalskomplexes ist in der Naturgeschichte tatsächlich ganz offensichtlich. Dieses Prinzip ist von den Taxonomen als derart wichtig angesehen worden, daß es vielfach zur Aufsplitterung von Gattungen führte, sobald ein Taxonom eine Art fand, welcher das eine oder andere Merkmal eines korrelierenden Komplexes fehlte. Statt seine Vorstellung von der Gattung zu revidieren, unterschied und benannte er eine weitere.“

¹⁾ Nach Einreichen meines Manuskriptes bei der Redaktion erhielt ich die sehr bemerkenswerte Arbeit von P. KAMES (DDR): „Das abdominale Duftorgan der *Zygaena*-Männchen“ in Ent. Abh. Mus. Tierkunde Dresden, Bd. 43, No. 1 vom 5. Mai 1980. Darin stellt der Autor fest, daß abweichend vom Normalfall bei *Zygaena* die *Z. loti*-Gruppe einschließlich *Z. anthyllidis* überhaupt kein Dufthaarbüschel besitzt. Damit ist ein weiteres schwerwiegendes Argument für ganz nahe verwandtschaftliche Verbindung von *anthyllidis* und der *loti*-Gruppe gewonnen.

Dies trifft vollständig auf das Verhalten von BURLIFF zu. Im Sinne von MAYR äußerten sich schon STAUDINGER (1861), ferner HANDIRSCH (1925), MARTINI (1944), RICHTER (1948) und andere bedeutende Zoologen.

3. Tiergeographische Probleme bei *Zygaeninae*

Wie schon mehrfach erwähnt, behandelt NAUMANN tiergeographische Probleme bei den *Zygaeninae* in engem Zusammenhang mit der Kladistik. Einige Ergänzungen scheinen aber noch nötig. Als besonders wichtig sieht der Autor die Frage an, wieviel „Stammlinien“ der *Zygaenini* aus der Aethiopis herausführen oder in sie hineinführen.

Es besteht kein Zweifel, daß es vor langen Zeiträumen zwischen Aethiopis und Orientalis einen intensiven Faunenaustausch gab, der heute weitgehend durch breite Wüstengürtel unterbrochen ist. Zumindest periodisch, letztmalig etwa in Glazialzeiten waren die heutige Sahara und wohl auch Arabien Grünland und damit auch für einen Faunenaustausch durchlässig. Darüber hinaus können diese weiten Räume aber sehr wohl auch Evolutionszentren gewesen sein, von denen dann eine Besiedlung mit neuen Artgruppen sowohl der Aethiopis wie der Palaearktis ausgehen konnte. Von dieser Möglichkeit gehe ich bei den *Zygaenini* aus. Setzt man ferner nach heutigem Bild voraus, daß die Urheimat der *Zygaeninae* Asien, vielleicht Ostasien war, weil dort heute noch die primitive Gruppe der *Pryerini* als Relikt lebt, so ist bei weiterer Annahme etwa gleichbleibender Grenzen von Festland und Meer ein zwingender Schluß die südwärts gerichtete Ausbreitung der *Zygaeninae* bei weiterer Evolution. Diese kann im arabischen Raum zu einer Entwicklungsstufe geführt haben, die den heutigen südafrikanischen *Zygaenini* schon nahe steht oder sie erreichte. Dann wird also etwa von Arabien die Aethiopis mit heute noch primitiven *Zygaenini* besiedelt worden sein, die sich dort dann weiter entfalteten (*Oma*, *Epiorna* usw.). Als heutige Relikte auf diesem Ausbreitungsweg können wir in Abessinien die primitive *Oma abessinica* KOCH und im Yemen Arabiens die dort offenbar ganz begrenzt verbreitete *Reissita simonyi* REBEL ansehen, die auch morphologisch relativ isoliert ist, so daß NAUMANN ihr kladistisch keine leidlich sichere Stellung geben konnte. Dies würde also ein Evolutionszentrum in Arabien auch an Hand einer heute noch lebenden Art belegen. Dazu kommt die ebenfalls reliktdäre Art *Praezygaena caschmirensis* am südwestlichen Himalaya-Rand als weiteres Indiz für eine früher viel reichere Fauna primitiver *Zygaenini* im Großraum Indien-Arabien. Wir erörterten bereits im Abschnitt IVc, daß, von *caschmirensis* ausgehend, ein kleiner Teilzweig der *Zygaenini*, die Gattung *Praezygaena*, in die Aethiopis hineingeführt haben wird und nicht, wie NAUMANN es vorzieht zu glauben, daß er aus ihr herausführte. Wir erörterten ebenfalls schon, daß die Gattung *Zygaena* ihren unmittelbaren Ursprung, also ihre „Stammart“ kaum in der Aethiopis gehabt haben kann, wie NAUMANN meint, sie vielmehr viel wahrscheinlicher etwa im Ostteil des heutigen Wüstengürtels von Arabien und der Sahara oder nördlich davon ihre Wurzel hatte. Die Merkmale der wenigen Reliktarten in diesem Bereich lassen auch mit Hilfe der Kladistik keinen weiteren Einblick in die stammesgeschichtlichen Linien mehr zu, ebensowenig wie sie historisch-tiergeographische Zusammenhänge erkennen lassen außer in den groben Zügen, die wir schon behandelten und die eine Umkehrung der Annahmen von NAUMANN nahelegen.

Bei anderen Lepidopterengruppen glauben wir die gleiche Situation wahrscheinlich machen zu können, so für die primitiven *Phaudinae* Ost- und Südasien und die aus ihnen offenbar abgeleiteten *Charideinae* der Aethiopis, ebenso vielleicht bei den *Pyrginae* (Gruppe *Spialia*) der *Hesperiidae*, um nur noch dieses Beispiel zu nennen.

Aus ökologischer Sicht kann in diesem Zusammenhang noch eine andere Auffassung von NAUMANN zumindest präzisiert werden. Der Autor meint (1977a: 8), daß *Zygaenini* wohl im wesentlichen an steppen- und savannenähnliche Biotope gebunden seien. Nach eigenen Erfahrungen ist die Steppe Südrußlands ohne jedes Vorkommen von *Zygaena*-Arten. Wo man sie dort spärlich antrifft, leben sie auf azonalen kleinen Vegetationsinseln, z. B. im Donez-Gebiet, wo ich sie in einem Gebiet kleiner Seen auf Sandboden antraf oder am Rande von Flüssen und in Balkas (Schluchten) sowie auf azonalen Kalkböden, auch am Rande kleiner Schluchtwäldchen. In Savannengebieten wird es nicht anders sein. Auch sind die Celastraceen, an denen die primitiven *Zygaeninae* leben, Bäume und Sträucher und keine Steppenpflanzen. Die ökologischen Verbreitungsschwerpunkte für *Zygaenen* liegen auch bekanntlich in Berggebieten mit vielseitiger Vegetation, mit Massenvorkommen einzelner Arten, wie *exulans* in den Alpen, *alpherakyi* SHELJ. im Hochkaukasus, oft ganz lokal. Das ist jedem *Zygaena*-Sammler geläufig.

Der Faunenaustausch an der Nahtstelle von *Orientalis* und *Aethiopis* wird sich wohl nach der heutigen Konfiguration der Landschaften vornehmlich über den Ostteil von Arabien und über Abessinien abgespielt haben zusammen mit der Ausbreitung entlang der Grabensenke Ostafrikas bis Südafrika zu Zeiten starker Klimaverschiebungen, vielleicht durch Polwanderungen begünstigt. Dabei müssen wir wohl allein für die Evolution und Ausbreitung der *Zygaenini* viele Millionen Jahre rechnen. Während aber solche Zeiträume nur einen geringen Fortschritt der allgemeinen Tierweltentwicklung bedeuten, sind ökologische Wandlungen und mit ihnen stark geänderte Verbreitungsbilder und Existenzvoraussetzungen von Arten und Artgruppen schon in wenigen Jahrtausenden oft von gewaltigem Ausmaß, so daß historisch-geographische Hilfsaussagen für die Phylogenie wohl immer nur mit größter Vorsicht und Unsicherheit zu machen sind und ich den Ansichten von NAUMANN auch in dieser Hinsicht nicht folgen kann.

Herrn Dr. G. TARMANN, Innsbruck, danke ich herzlich für Durchsicht des Manuskriptes, gedankenreichen Briefwechsel und Unterstützung mit Literatur. Herrn Prof. Dr. C. NAUMANN, Bielefeld, bin ich Dank schuldig für aufschlußreiche schriftliche Diskussion. Herrn Prof. Dr. L. KOBES, Göttingen, habe ich zu danken für die Vermittlung von Angaben aus der japanischen Literatur zur Biologie der *Pryerini*.

Zusammenfassung

Die kritische Behandlung von stammesgeschichtlichen Arbeiten des Verfassers über die Lepidopteren-Familie der *Zygaenidae*, speziell in einem Teilbereich, den *Zygaeninae* durch NAUMANN auf der Grundlage der „Phylogenetischen Systematik“ („Kladistik“) von HENNIG führte in der vorliegenden Arbeit zunächst zu einer Überprüfung der HENNIGschen Thesen. Anschließend wurden die Bedenken von NAUMANN, bezogen auf meine Standpunkte als haltlos beurteilt. Fundamentale Schwächen und Unklarheiten der HENNIG-Lehre wurden aufgedeckt, oder, soweit schon im Schrifttum enthalten, bestätigt. Dies bezieht sich im besonderen auf die Anwendung des Begriffes „Phylogenie“ an Stelle von „Kladistik“, beginnend beim Vorgang der Artspaltung, die als Aufspaltung im Sinne von HENNIG rein theoretischer Grenzfall ist mit allen Konsequenzen, und auf den zentralen Begriff der „Phylogenetischen Systematik“, die „Synapomorphie“, die als Widerspruch in sich erscheint.

Die Anwendung der Kladistik auf die *Zygaeninae* führte zu keinem anderen Ergebnis, als es der Verfasser mit Hilfe der alten Schule erzielt hatte. Wo NAUMANN glaubte, zu an-

deren Befunden gekommen zu sein, beruht dies auf mangelhafter Kenntnis der Arbeiten des Verfassers oder auf der Schwäche der HENNIG-Lehre.

Den historisch-tiergeographischen Folgerungen von NAUMANN aus der „Phylogenetischen Systematik“ für den Faunenaustausch zwischen Aethiopia und Orientalis werden ganz entgegengesetzte Standpunkte gegenübergestellt und begründet. Die Vernachlässigung des Trend-Prinzips in der Kladistik und auch bei den *Zygaeninae* wird als Teilursache der Differenzen angesehen.¹⁾

Summary

NAUMANN's critical dealing with the author's publications on phylogenetic aspects of the *Zygaenidae* (family of the *Lepidoptera*) and especially of the subdiscipline, the *Zygaeninae*, based on HENNIG's „Phylogenetic Systematics“ („Cladistics“) initially lead the author to a reconsideration of HENNIG's hypotheses. In consequence, NAUMANN's critique with regard to the *Zygaeninae* were rejected as being unsubstantial. Fundamental deficiencies and uncertainties of HENNIG's approach were discovered or confirmed, if they were not already found in the literature. This specifically concerns the applications of the concept of „Phylogeny“ instead of „Cladistics“, starting with the splitting of species. The splitting of species in the sense of HENNIG is merely a theoretical marginal case with all its consequences, but this also concerns the principal concept of „Phylogenetic Systematics“, the „Synapomorphy“, which appears to be a contradiction in itself.

The application of cladistics on the *Zygaenidae* resulted in nothing else than what has been achieved by the author with the aid of conventional methods. When NAUMANN believed to have arrived to different conclusions, this is founded on his deficient knowledge of the author's work or on the weakness of HENNIG's hypotheses.

Fully opposed viewpoints are proposed and substantiated here to counter the historical-biogeographical conclusion of NAUMANN in the phylogenetic systematics of the faunal exchange between Aethiopia and Orientalis. The disregard of the trend principle in cladistics and also in the *Zygaeninae* is a partial cause for these discrepancies.

Literaturhinweise

- ALBERTI, B. 1954. Über die stammesgeschichtliche Gliederung der *Zygaenidae* nebst Revision einiger Gruppen (Insecta, *Lepidoptera*). – Mitt. Zool. Mus. Humboldt-Univ. Berlin 30: 115–478.
- 1955a. Zur Stammesgeschichte und Systematik der *Zygaenini* (Lep. *Zygaenidae*). – Deutsche Ent. Ztschr. N. F. 2: 301–321.
- 1955b. Über Dualspezies, Artspaltung und Monophylie. – Deutsche Ent. Ztschr. N. F. 2: 211–224.

¹⁾ Fast erschöpfend gleiche Zweifel an der „Phylogenetischen Systematik“ werden im soeben erschienenen Heft 1 der „Paläontologischen Zeitschrift“ Bd. 55 (1981), welches nur paläontologische Beiträge pro und contra der HENNIG-Lehre enthält, vom Schriftleiter der Zeitschrift in einem zusammenfassenden Dialog angeführt.

- — 1955c. Zur Kenntnis der Gattung *Carcharodus* Hbn. (Hesperiidae) mit einer Betrachtung zum Art- und Gattungsbegriff. – Ztschr. Lep. 3: 105–142.
- — 1957. Wesen und praktische Bedeutung des Gattungsbegriffes. – Ber. 8. Wandervers. Deutscher Ent. München: 138–147.
- — 1958/59. Über den stammesgeschichtlichen Aufbau der Gattung *Zygaena* F. und ihrer Vorstufen (Insecta, Lepidoptera). – Mitt. Zool. Mus. Humboldt-Univ. Berlin 34: 245–364; 35: 203–240.
- — 1961. Eine neue *Zygaenide* aus Angola (Lep. *Zygaenidae*). – Opuscula Zoologica München, No. 54.
- — 1962a. Anmerkungen zur Theorie der Artspaltung. – Zool. Anz. 169: 492–497.
- — 1962b. Natürliches System, Typologisch-Morphologisches System und Phylogenetisches System. – Ber. 9. Wandervers. Deutscher Ent. Berlin: 63–76.
- — 1965. Abstammungslehre und Tiergeographie. – Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre, Bd. 1, herausgegeben von Manfred GERSCH, Veröffentlichung der Friedrich-Schiller-Universität Jena: 149–168.
- — 1971. Zur systematischen Stellung von *Zygaena christa* REISS & SCHULTE (Lep. *Zygaenidae*). – Ent. Ztschr. 81: 137–141.
- BURGEFF, H. 1951. Die Meeralpengrenze der *Zygaenen*. – Biol. Zentralblatt 70: 1–23.
- — 1975. Über *Raphidozygaena anthyllidis* Boisduval. – Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, II. Math. Phys. Klasse: 1–18.
- ESAKI, T. 1969. *Icones Heterocerum Japonicorum* Bd. 1, p. 155. No. 806 (japan.).
- GISIN, H. 1964. Synthetische Theorie der Systematik. – Z. zool. System. Evolut. Forschg. 2: 1–17
- GUNTHER, K. 1962. Fortschritte der Zoologie 14, Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954–1959: 262–547.
- HENNIG, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – Deutscher Zentralverlag Berlin.
- — 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. – Beitr. z. Ent. 3, Sonderheft: 1–85.
- — 1957. Systematik und Phylogenese. – Ber. über 100-Jahr-Feier der Deutschen Ent. Ges. Berlin: 50–71.
- — 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. – Kramer Frankfurt/M.
- INOUE, H. 1959. *Iconographia Insectorum Japonicorum* 1, p. 163 No. 1 (japan).
- JANETSCHKE, H. 1967. Numerische Taxonomie? – Mit Bemerkungen zur Methode synbiologischer Systematik. – Beiträge z. Ent. 17: 109–126.
- HANDLIRSCH, A. 1925. In Chr. Schröders Handbuch der Entomologie 3, Jena.
- KARNY, H. 1925. Die Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung, in: Abderhalden, Handb. der biolog. Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3; 211–500.
- MARTINI, E. 1944. Sind Nomenklatur, Systematik und vergleichende Morphologie auf richtigen Wegen?. – Biologia Generalis XVIII, 1/2: 65–125.
- MAYR, E. (Kraus, O.) 1969/75. Grundlagen der zoologischen Systematik (aus dem Englischen übertragen von O. KRAUS 1975). – Parey, Hamburg-Berlin.
- MELL, R. 1938. Beiträge zur Fauna sinica XVII. – Deutsche Ent. Ztschr. 1938, Heft II: 14–345.
- NAEF, A. 1919. Idealistische Morphologie und Phylogenetik: Jena.
- NAUMANN, C. 1977a. Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der *Zygaenini* (Insecta, Lepidoptera, *Zygaenidae*). – Mitt. Münchn. Ent. Ges. 67: 1–25.
- — 1977b. Biologie, Verbreitung und Morphologie von *Praezygaena* (*Epizygaenella*) *caschmirensis* (Kollar, 1848). – Spixiana 1, München: 45–84.
- — 1977c. *Zygaena* (*Mesembrynus*) *halima* n. sp. und einige Bemerkungen zur stammesgeschichtlichen Gliederung der Gattung *Zygaena* F. (Lepidoptera, *Zygaenidae*). – Ztschr. Arb. Gemeinsch. Österr. Ent. 29. 1/2: 35–40.
- REISS, H. & SCHULTE, G. 1967. *Zygaena* (*Agrumenia*) *christa* n. sp. (Lep. *Zygaenidae*). – Ent. Ztschr. 77: 129–134.

- REMANE, A. 1952. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – Akadem. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig.
- RICHTER, R. 1948. Einführung in die zoologische Nomenklatur durch Erläuterungen der Internationalen Regeln, 2. Aufl., Frankfurt/M.
- ROESLER, U. 1978. Die Wertigkeit von Merkmalen bei phylogenetischen Untersuchungen am Beispiel der Pyraloidea. – *Nota lepid.* 1 (3): 99–105.
- SCHLEE, D. 1971. Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIG's Prinzip. – Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. – Kramer, Frankfurt/M.
- SEITZ, A. 1913. Die Großschmetterlinge der Erde, II. Pal. Spinner und Schwärmer. – Kernen, Stuttgart.
- STAMMER, H.-J. 1960. Neue Wege der Insektensystematik. – Verh. Internat. Congr. Ent. I, Wien 1960: 1–6.
- STAUDINGER, O. 1861. Catalogue des Lépidoptères d'Europe, I. Macrolepidoptera. – Selbstverlag, Dresden.
- SHAROV, A. G. 1965. Evolution and Taxonomy. – *Z. zool. System., Evolutionsforschung* 3: 349–358.
- TARMANN, G. 1979. Die statices-Gruppe des Genus *Procris* F. (Lepidoptera, Zygaenidae). – *Mitt. Münchn. Ent. Ges.* 68: 45–108.

Anschrift des Verfassers:

Dr. B. ALBERTI, An der Autobahn 2, D-3405 Rosdorf 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [071](#)

Autor(en)/Author(s): Alberti Burchard M.

Artikel/Article: [Über Wesen und Aussagegrenzen der "Phylogenetischen Systematik" von Henning, untersucht am Beispiel der Zygaenidae Lep.\). 1-31](#)