

Universität Innsbruck  
Zoologisches Institut  
Innsbruck (Österreich)

HEINZ JANETSCHKEK

## Numerische Taxonomie? — Mit Bemerkungen zur Methode synbiologischer Systematik<sup>1</sup>

Herr Präsident, meine Damen und Herren!

Es ist unwidersprochen und unbestreitbar, daß die Systematik die Grundlage aller biologischen Teildisziplinen ist. Die Betonung dieses grundlegenden Faktums bei jedem Anlaß ist geboten im Hinblick auf die heutige Situation in der Zoologie, in welcher moderne Apparatwissenschaften das Übergewicht in Interessenzuwendung und leider auch Wertung erlangen. Ich verweise auf die sehr verdienstvolle Darlegung der gegenwärtigen Situation der Systematik in der Zoologie durch HARTMANN (1965). Umso wichtiger sind daher alle Bemühungen um eine Abklärung der theoretischen Grundlagen der Systematik, um dem Vorwurf einer mangelnden Objektivität dieser Wissenschaft begegnen zu können.

Ohne Zweifel besteht jener Vorwurf nicht ganz zu Unrecht, daß der praktisch arbeitende Systematiker sich vielfach recht wenig um die erkenntnistheoretischen Grundlagen seiner Tätigkeit kümmert. Und ohne Zweifel besteht weiterhin vielfach der Eindruck, daß systematisches Arbeiten weitgehend subjektiv bestimmt ist durch die sogenannte Intuition des erfahrenen Systematikers, durch sein nicht objektivierbares Fingerspitzengefühl, den systematischen Takt, der sich nicht auf objektivierbare Methoden stütze, sondern nur auf dem Wege der Tradition vom Bearbeiter einer Gruppe auf den Nachwuchs weitergegeben werden könne. Vielfach ist sogar die Auffassung zu hören, daß eine Art eben das sei, was der in der Gruppe erfahrene Bearbeiter als solche anspreche. Angesichts eines solchen Subjektivismus ist es nicht verwunderlich, daß der wissenschaftliche Nachwuchs sich eher Wissenschaftszweigen zuwendet, die von vornherein objektiviert erscheinen, zumal in einer Zeit, die von persönlicher Verantwortung immer weniger wissen will und diese gerne auf die Methodologie abschiebt, für die man nicht mehr selber verantwortlich ist, sondern sie nur sekundär benutzt. Wie es de facto mit der Objektivität in anderen Bereichen steht, kann uns das Beispiel der Erörterungen in der theoretischen Physik zeigen, wo eine beachtliche Anzahl von Autoren den Relativismus so weit getrieben hat, daß Aussagen folgender Art zustande kommen, wie etwa: Naturgesetze sind nicht in der Natur

<sup>1</sup> Niederschrift eines Festvortrages anläßlich der achtzigsten Wiederkehr des Gründungstages des heutigen Deutschen Entomologischen Instituts am 7. Juni 1966 in Eberswalde.

vorhanden, sie sind lediglich Ordnungsrelationen, die unser Geist in die Natur projiziert. Naturgesetze sind nur subjektiv und stehen in Beziehung zur Methodologie. Entsprechend gibt es für ein Naturgebiet mehrere richtige Theorien (richtig im Sinne in sich widerspruchsfreier Gebäude, was man nicht verwechseln darf mit wahr). Aus der Fülle der je nach der Art der verwendeten Geometrien und Koordinatensysteme möglichen richtigen Theorien verschiedensten Komplikationsgrades, wird die einfachste und ästhetisch ansprechendste vorgezogen. Vom Standpunkt der theoretischen Physik haben daher sowohl KOPERNIKUS wie PTOLEMÄUS recht; und was letztlich bleibt ist allein die Koinzidenz einer Zeigerstellung als einzige Basis. Bei dieser Situation in einer Wissenschaft, die uns allen als Vorbild des Exakten und Objektiven gilt, ist es nicht verwunderlich, daß in den um so viel höheren und komplizierteren Ebenen der idiobiologischen und noch mehr der synbiologischen Systematik keine Übereinstimmung der Auffassungen besteht. Die verschiedenen Diskussionen über die theoretischen Grundlagen der Systematik, die gerade in den letzten Jahrzehnten, vor allem angeregt durch die Vorstellungen der New Systematics seit 1940, erwachsen, sind daher durchaus zu begrüßen.

Gerade vom Deutschen Entomologischen Institut, dessen 80. Wiederkehr des Gründungstages wir heute feiern, gingen entscheidende Anregungen solcher Art aus wie in dem imponierenden und oft diskutierten Opus von Willi HENNIG, besonders in dessen 1950 vom Deutschen Entomologischen Institut herausgegebenen Buch „Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik“, sowie um Beispiele aus der Synbiologie zu zitieren, die anregenden Aufsätze von SZELÉNYI (1955) und KARAMAN (1964) über die Kategorisierung von Zoozoosen, die in den „Beiträgen zur Entomologie“ des Institutes erschienen.

Bevor wir in die Problematik der numerischen Taxonomie und der damit zusammenhängenden Fragestellungen eingehen, ist zunächst festzustellen, daß der Systematik eine zweifache Aufgabe zukommt (STAMMER 1961). Darüber besteht wohl Einhelligkeit der Auffassungen, daß die Systematik erstens einmal als Ordnungswissenschaft eine nomenklatorische Aufgabe hat. Sie gibt jeder Tierart einen allgemein anerkannten Namen und stuft sie in eine Rangordnung ein, die ebenfalls nomenklatorisch gekennzeichnet ist. Diese Ordnung, die vor allem der praktischen Verständigung dient, sollte eine gewisse Stabilität aufweisen, einfach aus Gründen der praktischen Verwendbarkeit. Die zweite Hauptaufgabe der Systematik ist die Erstellung eines natürlichen Systems: das ist die Abgrenzung und Kennzeichnung von systematischen Einheiten, die Feststellung ihres Ranges, verbunden mit der Einstufung dieser Einheiten nach der Ranghöhe, sowie der davon abhängige Komplex der Stammbaumforschung. Ohne Zweifel ist die Evolutionstheorie der Organismen, der heutzutage auch noch eine vororganismische Evolution angeschlossen werden muß, die zentrale Theorie der Biologie. — Bewußt oder unbewußt stehen alle Zweige der Biologie, ob Verhaltenslehre, Biochemie, Physiologie, in ihrem Dienst. Während aber die genannten Disziplinen doch mehr oder weniger nur zusätzliche Kriterien zur Erhellung phylogenetischer Zusammenhänge bringen, ist nach wie vor die wich-

tigste Grundlage aller Fragen phylogenetischer Forschung unbestreitbar die Systematik, neuerdings in zunehmendem Maße gekoppelt mit der Ökologie, da sich immer klarer herausstellt, daß die ökologische und auch ethologische Spezialisierung einer der entscheidendsten, wenn nicht der wichtigste der Evolutionsfaktoren ist. (Ich verweise auf MAYR, 1963; GISIN 1964; GHILAROV 1965 in einer Diskussionsbemerkung zu einem Referat von STAMMER beim Entomologenkongreß 1961, und viele andere).

Die Aufhellung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge ist also sicher ein Hauptanliegen der Systematik. Dabei ist andererseits zu betonen, daß das natürliche System primär mit diesen phylogenetischen Zusammenhängen nichts zu tun hat, was allein schon daraus hervorgeht, daß es ein natürliches System schon lange vor DARWIN gegeben hat. Unter vielen anderen ist dies von REMANE in seinem verdienstvollen Buch „Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik“ (1952) ganz klar herausgestellt worden. Das natürliche System beruht also nicht auf den phylogenetischen Zusammenhängen, sondern umgekehrt, die phylogenetischen Zusammenhänge werden sekundär aus den Beziehungsgefügen der natürlichen Gruppierungen erschlossen.

Dem ersten Anspruch, der an die Systematik gestellt wird, ihrer Funktion als Ordnungsprinzip zu entsprechen, würde ein x-beliebige künstliches System genügen, wie es solche in der Geschichte der Wissenschaften verschiedenste gegeben hat. Künstliche Einteilungsmöglichkeiten gibt es theoretisch unzählige, doch besteht wohl ebenfalls allgemeine Übereinstimmung darüber, daß nur das natürliche System wirkliche wissenschaftliche Information liefert. Die Merkmale, auf denen dieses natürliche System basiert, sind im Bereich der sogenannten „Groß-Systematik“ die homologen Übereinstimmungen und Korrelationen homologer Teile, wobei dieser Begriff durchaus nicht auf die Morphologie beschränkt zu sein braucht. Im Bereich der „Klein-Systematik“, der Spezies- und Gruppensystematik also, sind es Entsprechungen dieser Homologien, wie sie sich in Korrelationen bestimmter Merkmale finden, welche Gruppierungen charakterisieren und ihre Grenzen gegen andere Gruppierungen bestimmen. Diese gruppencharakteristischen Übereinstimmungen und die grenzbestimmenden Diskontinuitäten sind die einzigen Charaktere, die für die Gruppenbildungen des Systems de facto verwendbar sind. Diese erwähnten Übereinstimmungen, Korrelationen einerseits beziehungsweise Diskontinuitäten andererseits, können nun nicht gleichgesetzt werden mit äußerer Ähnlichkeit, Affinität oder Unähnlichkeit.

Überraschenderweise ist die Annahme weit verbreitet, daß das natürliche System nach dem Grad der Ähnlichkeit der Organismen aufgebaut sei. Diese irriige Anschauung ist unschwer durch eine beliebige Fülle von Beispielen widerlegbar. Wir können also resümieren, daß das natürliche System primär weder nach dem Grad der Ähnlichkeit der Organismen aufgebaut ist, noch primär auf den phylogenetischen Zusammenhängen beruht. Letztere werden ja erst aus den zumeist morphologisch erschlossenen Gruppierungen gefolgert. Die

Phylogenese erklärt damit die zunächst überaus auffallende Erscheinung, daß es so etwas wie ein natürliches System, daß es Diskontinuitäten gibt.

Wenigstens diese kurzen Vorbemerkungen schienen mir nötig, bevor ich auf das eigentliche Thema eingehe, die sogenannte numerische Taxonomie bzw. vergleichbare numerische Methoden in der Synökologie oder Biozoenotik.

Der scheinbare Mangel eines theoretischen Unterbaus des natürlichen Systems wurde nun im Sinne der bekannten Anregungen der New Systematics besonders in den USA und besonders in den letzten Jahrzehnten dadurch zu beheben versucht, daß man das Heil in einer mit dem Vergleich möglichst vieler gleichbewerteter Einzelmerkmale arbeitenden quantifizierenden Methode suchte. Die hervortretendste der verschiedenen Schulen ist die von SOKAL und SNEATH. Sie gipfelt in dem 1963 erschienenen Buch „Principles of Numerical Taxonomy“. Zufolge der großen Zahl der verwerteten Merkmale und auch in Entsprechung ihrer statistischen Aufarbeitung hat sich die Durchführung des erforderlichen Rechenaufwandes mit Computern empfohlen, weshalb man diese Richtung wohl auch als Computer-Taxonomie bezeichnet, was aber den Kern der Sache nicht trifft. Denn über die Verwendung von Rechenmaschinen, von Elektronengehirnen, könnte man höchstens im Sinne der Verfahrensökonomie diskutieren. Numerische Taxonomie (neuerdings als Phenetik bezeichnet) wird von den erwähnten Hauptvertretern definiert als die zahlenmäßige Auswertung der Affinität (= Ähnlichkeit) zwischen taxonomischen Einheiten und deren Verwertung zum Aufbau einer Rangordnung von Taxa. Als Hauptziele ihrer Methodik werden angegeben: Wiederholbarkeit und Objektivität, so daß verschiedene Wissenschaftler, unabhängig voneinander arbeitend, die Affinität zweier Organismen gleich bewerten können und müssen. Vorläufer einer numerischen Taxonomie gingen bereits in den Zwanziger Jahren analog vor, — ja, JACCARD hat bereits 1908 in der Pflanzensoziologie mit Ähnlichkeitsindizes gearbeitet. Als Hauptunterschiede gegenüber diesen Versuchen bezeichnen SOKAL und SNEATH 1. den befreienden Effekt der Annahme aller Merkmale als gleichwertig; 2. die Verwendung vieler Merkmale (mindestens 40, möglichst mehr als 60) und 3. die Verwendung von Methoden der Gruppenanalyse zum Aufbau einer taxonomischen Hierarchie.

Die Numeriker, sowohl jene im Bereich der idiobiologischen Systematik wie die mit völlig analoger Methodik synbiologisch arbeitenden, worüber später zu sprechen sein wird, beanspruchten, durch den Verzicht auf eine Merkmalswertung völlige Objektivität erreicht zu haben, da ja der Rechenprozeß an sich oder der eine Rechenprozeß, der aus der Auswahl vieler möglicher eben durchgeführt wird (ich selbst erlaube mir als Nicht-Mathematiker kein Urteil darüber, welcher Methode bei Verarbeitungen von Matrizen im jeweiligen Fall der Vorzug zu geben ist), von jedermann nachvollziehbar ist, wobei selbstverständlich gleiche Ergebnisse resultieren müssen.

Nun — Objektivität beanspruchen auch die Gegner der Numerik ebenso aus wohlfundierter Überlegung heraus. In dieser Situation, die übrigens auch in anderen Wissenschaften durchaus gegeben ist, könnte man versucht sein,

VON BÉKÉSY zu zitieren, der auf einer Nobelpreisträger-Tagung in Lindau objektiv und subjektiv folgendermaßen definierte: „Objektiv: Meine Ansicht. Subjektiv: Die Ansicht der Anderen“. Die Numeriker arbeiten also nach dem Prinzip der Ähnlichkeit. Da Ähnlichkeiten in Abstufungen auftreten, lassen sie sich leicht als Indices oder als mehr oder minder willkürlich gewählte Klassenwerte in Maß und Zahl ausdrücken. Entsprechend läßt sich die Summe der Ähnlichkeiten im Vergleich ganzer Organismen im Wege von Matritzenrechnungen mit Hilfe einer Methodik, die uns im einzelnen hier nicht zu interessieren braucht, relativ leicht ausdrücken. Es ist verständlich, daß man unter dem Eindruck des vielgebrauchten Satzes, daß eine Wissenschaft umso exakter sei, je mehr Mathematik in ihr stecke, das heißt je weiter die Quantifizierung, die Verwendung von Maß und Zahl fortgeschritten ist, diese Möglichkeit ergriff, um einen Ähnlichkeitsgrad (den Ausdruck „Verwandtschaftsgrad“ möchte ich hier vermeiden, da er nicht am Platze ist) erfassen zu können.

Die entscheidenden Ansatzpunkte der Kritik an der Methodik der numerischen Taxonomie sind

1. Das Arbeiten nach dem Ähnlichkeitsprinzip.
2. Die Gleichwertigkeit der Merkmale.

Beides sind durchaus irrige Grundvoraussetzungen. Im Rahmen dieses kurzen Referates ist es nicht möglich, diese Feststellung im einzelnen ausführlich zu belegen, ich muß auf die einschlägige Literatur verweisen, wie das erwähnte Buch von REMANE; Schriften von SIMPSON, deren deutsche Ausgaben merkwürdigerweise nahezu unbeachtet geblieben sind; MAYR, besonders ein Aufsatz, den er 1965 in der Zeitschrift *Systematic Zoology* veröffentlicht hat, und viele andere.

Zunächst zur Ähnlichkeit: Schon eingangs betonten wir, daß Ähnlichkeit und Verwandtschaft in der Biologie nicht gleiche Begriffe sind, und daß im Gegenteil Ähnlichkeit ein sehr trügerisches Kriterium ist. Ich zitiere noch GISIN (1964): „Die Biologen haben in jahrhundertelanger Forschung gelernt, daß Verwandtschaft nicht nach dem Ähnlichkeitsgrad, sondern ausschließlich nach der Art der Diskontinuität, nach dem Wesen des Sprunges zwischen Organismen beurteilt werden kann.“

Wir sind heute noch weit entfernt von dem erstrebten natürlichen System, welches, wie CUVIER 1817 sagte, der genaue und vollständige Ausdruck der gesamten Natur sein sollte. Daher erleben wir immer wieder Verbesserungen. Wo aber immer entscheidende Änderungen der Auffassung — besonders im groß-systematischen Bereich ist das deutlich — in näherer Vergangenheit nötig waren oder gerade im Begriffe sind, nötig zu werden, zeigt sich, daß Gruppierungen aufgelöst werden, die auf Grund von Ähnlichkeiten gebildet waren: das Verschwinden des Begriffes Würmer, die Auflösung der Tausendfüßler, der Urinsekten, die ungeheuren Umwälzungen, die sich heute in der Auffassung der Wirbeltiere vollziehen, wie die Auflösung des Begriffes Fisch, ja selbst innerhalb der Rundmäuler die Auflösung in zwei Linien, die Auflösung des Be-

griffes Amphibium, Reptil, ja sogar die beginnende Auflösung des Begriffes Säugetiere. Überall zeigt es sich, daß Gruppen aufgespalten werden, die zufolge einer äußeren Ähnlichkeit zunächst einheitlich, monophyletisch erschienen, bei vertiefter Forschung mit Hilfe der Methode der Merkmalskorrelation beziehungsweise der Homologienforschung dagegen solche Diskontinuitäten zeigen, daß sie nicht mehr als monophyletische Gruppen bestehen können. Maßgebend sind Merkmale bzw. Merkmalskorrelationen und die Herausarbeitung der Diskontinuitäten, wobei es sich oftmals um habituell durchaus unauffällige, ja sogar minutiöse, aber für die systematische Einstufung eben entscheidende, kleine Unterschiede handelt, jedoch nicht um Ähnlichkeiten.

Ein zweiter Punkt ist jener der Wertung. Nach Ansicht der Numeriker bedeutet Gleichwertigkeit aller Merkmale Objektivität. Man könnte andererseits der Meinung sein, die Gleichwertigkeit aller Merkmale erleichtere die Computer-Arbeit; das wäre auch mit ein Grund. Aber ich will diesen Vorwurf nicht machen. (Mathematiker neigen ja wohl zu vereinfachten Annahmen; auf den Vorbehalt, daß diese nicht stimmen, kann man dann vielleicht hören, daß das Ergebnis dann natürlich falsch sei, aber jedenfalls die Methodik richtig). Auch der Systematiker anderer Richtung wird zunächst die ihm vorliegenden Merkmale gleich bewerten. Er wird aber bei der Korrelationsanalyse solche Merkmale ausscheiden, die für Gruppierungen nicht relevant sind, da sie zu variabel sind, oder weil sie allgemein vorkommen, wie z. B. der Besitz von zwei Augen bei Wirbeltieren oder (worauf ebenfalls MAYR verweist), weil das Merkmal viel zu aufwendig wäre, um es zu verwenden, wie z. B. die Anzahl der Haare bei einem Säugetier. Diese Gleichbewertung besteht aber nur zunächst. Es wird später wertend gesondert. Und wenn die Numeriker, oder wie MAYR sie nennt, die Phenetiker, mit ihren Analysen vielfach zu Ergebnissen kommen, die sich durchaus mit jenen einer klassischen Methodik decken, so vergißt man nur allzu leicht, daß von einer wirklichen Gleichwertigkeit der verwendeten Merkmale nicht im entferntesten die Rede sein kann. Die numerischen Taxonomen gehen ja nicht voraussetzungslos an ihre Arbeit heran. MAYR hat dies in seinem richtungweisenden kritischen Aufsatz 1965 sehr klar ausgesprochen. Ich zitiere:

„Die Phenetiker vergessen, daß sie selbst auf den Schultern der klassischen Taxonomen stehen. Wenn SOKAL numerische Methoden verwendet, um den *Hoplitis*-Komplex von Käfern zu klassifizieren oder ROHLF den *Aedes*-Komplex von Mücken, dann nützt Ihnen mehr als 100 Jahre taxonomische Forschung in diesen Gattungen. Sie benützen Merkmale, deren Verwendbarkeit von ihren klassischen Vorgängern bereits eingehend durchgeprüft worden ist. Sie vermeiden Merkmale, die von ihren Vorgängern bereits ausgeschieden wurden, weil sie zum Informationsgehalt der in den anderen bereits steckt, nichts beitragen können. Wenn man einmal etwas zur Verfügung hat, was eine vernünftige Klassifikation zu sein scheint, dann ist es gewöhnlich leicht, andere Merkmale hinzuzufügen und schwache Stellen der Klassifikation zu verbessern.“

So weit MAYR. Man könnte ja das Gedankenexperiment machen, einen ethologischen KASPAR-HAUSER-Versuch mit einem präsumptiven Numeriker anzustellen, das heißt, ihn bis zum Beginn seiner numerisch-taxonomischen Arbeit von allem bisherigen systematischen Vorwissen, dem Kenntnisstock der klassi-

schen Taxonomie und des natürlichen Systems völlig abzuschirmen, so daß er mit seiner Numerik vom Stande Null, beispielsweise bei der Arbeit mit Fischen, zu beginnen haben würde, oder bei irgendeiner Würmergruppe, oder was immer auch. Es ist leicht vorstellbar, wie weit er mit seinen Ähnlichkeitsdiagrammen und „Operational Taxonomic Units“ als systematischen Einheiten käme und welche absurden Gruppenbildungen entstünden, die vielleicht vergleichbar wären mit Gruppierungsversuchen aus dem Altertum oder gewisse Ähnlichkeit haben könnten mit rezenten Lebensformengruppierungen nach rein ökologischen Konvergenzprinzipien. Die Unfähigkeit der Methode wäre damit schlagartig und rasch demonstriert. Entsprechend ist auch das Urteil erfahrener Systematiker und Phylogenetiker über die Numeriker einhellig ablehnend. Nicht wegen der Mathematisierung, gegen die an sich kein Einwand wäre, aber wegen der völlig irrigen beiden Grundprinzipien — Ähnlichkeit und Gleichbewertung der Merkmale. Da kann auch die Heranziehung möglichst vieler Merkmale nicht helfen, denn die Ermittlung eines statistischen Durchschnitts ändert nichts an der irrigen Gesamtsituation. Interessanterweise hat einer der führenden Theoretiker der numerischen Schule, CAIN, noch 1956 gesagt: „The natural affinity based only on all the parts of an organism may be very misleading at the specific and generic level“. Diese erwähnten grundsätzlichen Unzulänglichkeiten der numerischen Taxonomie wurden vor allem durch eine Reihe von amerikanischen Kritikern klar herausgestellt, wie SIMPSON (1961, 1964), WEBBSTER (1963), STEBBINS (1963), ROSS (1964), und vor allem MAYR (1965). Ich erinnere weiter an die entsprechenden Diskussionen am Wiener und am Londoner Entomologen-Kongreß. Im deutschen Sprachgebiet hat sich z. B. GÜNTHER (1962) folgendermaßen geäußert:

„Diese Methode lebt vorzugsweise und ausdrücklich aus der Faszination . . . die Klassifikationsgrundlagen objektiviert, weil quantitiert zu haben. Damit will man der als subjektiv und unwissenschaftlich verdächtigen Wertung taxonomischer Merkmale entgehen.“  
 Noch schärfer urteilt GISIN (1964): Die numerische Taxonomie „beruht . . . auf einer völlig falschen Voraussetzung und ist nur eine biologisch unbedeutame Spielerei . . .“.

Da die Grundprinzipien der Numerik irrig sind, lohnt es kaum die Mühe, die Verfahrensweise zu erörtern und auf die aus den Affinitätsbeziehungen abgeleiteten pseudophyletischen Diagramme näher einzugehen.

Die aus den Korrelationsrechnungen und Gruppenanalysen resultierenden Affinitätsbeziehungen beziehungsweise die, wie man sich jetzt gerne ausdrückt, „phenetische Verwandtschaft“ wird von den entsprechend auch als Phenetiker bezeichneten Numerikern in einer Diagrammform dargestellt, wobei als Verknüpfungsmaß der entlang der Abszisse aufgereihten Arten der an der Ordinate aufgetragene Prozentsatz der Ähnlichkeiten benützt wird. Formen mit gleichem Ähnlichkeitsgrad werden auf diese Weise vereint. Es versteht sich von selbst, daß die entsprechenden Verzweigungsstellen mit wirklichen Verbindungen phylogenetischer Linien überhaupt nichts zu tun haben können. Es fehlt weiter auch jeder zeitliche Bezug, der für eine Verbindung im Sinne phyletischer Linien wesentlich wäre. Die Diagramme haben also nur rein äußerlich Stammbaum-

form. Ihr phyletischer Informationsgehalt ist damit praktisch gleich Null. Entsprechend sagt selbst SOKAL (1965): „Numerical taxonomy has shifted emphasis from genetic to phenetic relationships among organisms“. Selbstverständlich liefert diese Methode Gruppierungen, aber wie wir eingangs schon erwähnt haben, gibt es unendlich viele Gruppierungsmöglichkeiten in künstlichen Systemen. Ob aber die Ergebnisse der Numeriker, also ihre OTU's die Operational Taxonomic Units, Taxa im Sinne eines natürlichen Systems darstellen, muß erst durch zusätzliche Untersuchungen nach den bereits erwähnten Methoden der Merkmalskorrelation im Bereich niederer Taxone bzw. der klassischen Homologieforschung im Bereich umfassenderer Gruppen abgeklärt werden. Damit ist also kein Gewinn erzielt, lediglich ein Umweg gemacht, ein nutzloser Umweg, wobei in Anbetracht dieses äußerst dürftigen Ergebnisses die Ökonomie des Vorgangs noch zu diskutieren ist: Wie weit ist der immense Arbeitsaufwand gerechtfertigt durch einen echten Informationszuwachs? — Die innere Unsicherheit der numerischen Taxonomen gegenüber dem Problem der Notwendigkeit einer a posteriori-Wertung der Merkmale beziehungsweise der erhaltenen Affinitäten geht daraus hervor, daß SOKAL und SNEATH am Ende ihres Buches über die numerische Taxonomie S. 270 zugeben, daß die wichtigere Tätigkeit als das Sammeln von Daten zur Speisung des Computers die taxonomische und phyletische Auswertung der von ihm gelieferten Resultate sei, wozu die Erfahrung und das Urteil des Spezialisten im betreffenden Teilgebiet erforderlich sind. Man fragt sich nach diesem Eingeständnis, wozu dann der ganze komplizierte Umweg über sinnlose Datenanhäufungen und aufwendige Rechenverfahren nötig war.

Wenn eine Gruppe Schwierigkeiten macht, dann nicht, weil die Methoden der klassischen oder der neuen Systematik falsch sind, sondern — wie jeder Systematiker aus eigener Erfahrung sehr wohl weiß — weil sie wenig brauchbare Merkmale hat beziehungsweise wenig brauchbare Merkmale bekannt sind. Die Häufung weiterer solcher vager Charaktere im Sinne der Numeriker ist sinnlos. Durch die statistische Aufarbeitung vieler vager Merkmale kann keine Verbesserung der Gruppierung und der Abgrenzung erzielt werden, keine bessere Diagnostik. Der einzig sinnvolle Weg kann nur der sein, nach neuen, besseren Merkmalen und Korrelationen zu suchen, was in praxi getan wird, seit es wissenschaftliche Systematik gibt, und was im Sinne der neuen Systematik unter Einbeziehung anderer Charaktere als solcher der Externmorphologie unter Umständen zu erfolgen hat. Der dazu notwendige Zeitaufwand ist zweifellos besser angelegt als eine reine Vermehrung von Merkmalen an sich, ohne deren Wertung. — Statt Computer zu füttern und vorher vielleicht einen Monat lang zu programmieren, kann durch histologische oder anatomische, ökologische oder ethologische etc. Studien effektiver Fortschritt erzielt werden. Die gegenwärtige numerische Taxonomie ist nicht ein bedeutungsloser Irrweg, wie sich ROSS (1964) in etwa geäußert hat, sondern meiner Ansicht nach in der heutigen Situation, wo viel zu wenig systematisch gearbeitet wird und viel zu wenig Systematiker existieren, eine unverantwortliche Vergeudung an Arbeitszeit und Arbeitskraft, die richtiger

dazu benutzt werden sollte, die schwachen Stellen des natürlichen Systems auf dem oben erwähnten Wege zu beseitigen, etwa im Sinne der Synthetischen Theorie der Systematik von GISIN (1964) durch die gezielte Suche nach neuen Differentialmerkmalen zur Abgrenzung der Einheiten und durch intensivierete autökologische und ethologische Forschung zur besseren Objektivierung der Rangeinstufung zumindest der niedrigeren Taxone.

Zum Abschluß dieses Kapitels möchte ich noch einige beispielhafte Äußerungen, welche die Standpunkte kennzeichnen, gegenüberstellen.

Der Numeriker EHRLICH sagte 1961: „Ich glaube, daß zwischen der Taxonomie von 1958 und 1970 ein größerer Unterschied sein wird als zwischen 1758 und 1958.“ — Die Hälfte der Zeitspanne, über die sich diese hochgeschraubte Vorhersage erstreckt, ist mittlerweile vergangen. Damit wird jedermann, der mit Systematik irgendwie zu tun hat, der völligen Absurdität dieser Prophezeiung unmittelbar einsichtig.

Als Kritiker der Numeriker zitiere ich noch z. B. WEBBSTER, der 1963 die Phenetiker als die „reaktionäre Partei in der Systematik“ bezeichnete, und SIMPSON, dem sicher ein sehr fundiertes Urteil zugebilligt werden kann, äußerte sich 1964 ganz analog: Die Phenetik habe zu einem Rückschritt in den taxonomischen Prinzipien geführt, zu einer bewußten Wiedererweckung präevolutionistischer Prinzipien des 18. Jahrhunderts. GISIN, den ich bereits zitierte, tut ihnen nicht einmal so viel Ehre an und bezeichnet die numerische Taxonomie als eine unbedeutende Spielerei.

Unserem Computer-Zeitalter durchaus entsprechend sind auch im Bereich der synbiologischen Systematik bei der Typisierung von Pflanzen- und Tiergemeinschaften sowie in der Sukzessionsforschung rege Diskussionen im Gange über den Einsatz mathematischer Methoden. Durchaus begrüßenswert, besonders wenn solche Diskussionen zugleich mit theoretischen Grundlagenerörterungen verbunden werden. Es ist unmöglich, im knappen Rahmen dieses Referates auf diese Probleme, die viel diffiziler sind als jene der Spezies-Systematik, näher einzugehen. Ich verweise auf einige weiterführende und anregende Arbeiten, wie z. B. jene von H. VON GLAHN (1965) und von H. VAN GROENEWOUDE (1965) sowie auf BESCHEL & WEBBER (1963). Erwähnt seien auch die sehr interessanten Versuche, die Informationstheorie für Zwecke der Ökologie, speziell in der Sukzessionsforschung, auszuwerten, besonders durch MARGALEF seit 1957 in einer Reihe von Arbeiten, oder die „Erste Anwendung der Informationstheorie auf die ökologische Erforschung der Bodenfauna“ auf Grund besonders von meinen Daten aus Tiroler Gletschervorfeldern durch MARCUZZI (1964) und viele andere. Eine Reihe dieser Methodologien scheint durchaus erfolgversprechend und läßt vertiefte synökologische Einsichten und verbesserte Typisierungsverfahren erhoffen, allerdings auf Kosten eines immensen Arbeitsaufwandes, wobei immer zu überlegen ist (und nach bisherigen Erfahrungen habe ich den Eindruck, daß das so ist), daß die bisher übliche Methodik rascher zum Ziel führt, wenn sie auch nicht mathematisch bestmögliche Ergebnisse

bringt, was aber nicht so relevant ist, weil ja gewöhnlich schon das Primärmaterial mit zu viel Streuung behaftet ist.

Man wird also abzuwarten haben, bis sich die Spreu vom Weizen in etwa gesondert hat. Jedoch muß jetzt schon äußerst eindringlich gewarnt werden vor dem Verfahren, mit Hilfe der Errechnung von Ähnlichkeitsindices auf Grund von Artenlisten eine biozönotische Gliederung zu vollziehen. Diese Methodik ist an sich schon recht alt. Wie erwähnt, hat JACCARD bereits 1908 solche Vorschläge gemacht und einzelne skandinavische Zoologen haben solche Verfahren mit Vehemenz immer wieder vorgetragen. Diese Methodik ist ganz analog der idiobiologischen Schule der numerischen Taxonomie. Man sucht der Schwierigkeiten der synbiologischen Systematik, die ja wesentlich größer sind als jene der idiobiologischen, dadurch Herr zu werden, daß auch hier unter dem Hinweis auf eine vorgebliche Objektivität der Methode Ähnlichkeitsindices errechnet werden. Die Grundvoraussetzung, daß arithmetische Ähnlichkeit ein Maß für Verwandtschaft sei, ist hier genau so irrig wie in der Spezies-Systematik. Die Botaniker haben dementsprechend diesen auch hier begangenen Irrweg meist sehr rasch wieder aufgegeben und eben erst haben BESCHEL und WEBBER klar gezeigt, daß ein qualitativer Vergleich ohne weitere Wertung der Arten zu keinem brauchbaren Ergebnis führt und die Arten zweier Vegetationsauschnitte über ihre Mengenwerte verglichen werden sollten. Ich stimme GISIN, der sich seit Jahren, zuletzt wieder 1964, scharf gegen diese synbiologische Numerik gewendet hat, völlig zu, wenn er derartige Ähnlichkeitsindices und die daraus resultierenden Diagramme als „biologischen Unsinn“ bezeichnet. FRANZ und sein Mitarbeiter LOUB in Wien, welche sich neuestens dieser Methode bedienen, haben denn auch am Kolloquium über Bodenorganismen in Oosterbeek/Holland, 1962, eine durchaus allgemeine Ablehnung gefunden. Analog zur Spezies-Systematik ist auch hier die in langer Erfahrung von botanischer sowohl als auch zoologischer Seite erprobte Methode der Wahl: die Auffindung von einerseits Merkmalskorrelationen und andererseits von Diskontinuitäten gegenüber den Nachbareinheiten, also die Heraushebung der sogenannten charakteristischen Artenkombination, die sich durch positive Korrelationen (Artkonkordanzen) und negative Korrelationen (Vikarianzen) ergibt, unter unbedingt nötiger Mitberücksichtigung der relativen Abundanz. Bei der Spezies-Systematik waren wir gezwungen, auf die Notwendigkeit der Wertung taxonomischer Merkmale zu verweisen. Hier im Bereich der Biozönotik entspricht dem die Heranziehung der Mengenverhältnisse der Arten und wohl auch der Gattungen im Sinne eines gewissen generischen Koeffizienten, der mit Vorsicht anwendbar sein dürfte. Zur Gewinnung von synbiologischen Rangordnungskriterien scheint mir der beste Weg das Studium der Dynamik von Lebensgemeinschaften der verschiedenen Größenordnungen: Sukzessionsstudien, korreliert mit Studien der Bodendynamik, den Pedogenesen und derartigem, und eine resultierende Anordnung in vieldimensionalen ökologischen Reihen. Die vielen Irrwege der botanischen Vegetationsforschung im Bereich der Hierarchie von Kategorien haben gezeigt, daß es auf jeden Fall besser ist, hier so lange Zurückhaltung zu üben, bis im

Bereich der niedersten Einheiten und der ökologischen Bezüge genügend Klarheit geschaffen ist.

Wenn von numerischer Taxonomie und analogen Verfahrensweisen die Rede ist, dann muß wenigstens kurz noch eingegangen werden auf die sogenannte „phylogenetische Systematik“ wie sie HENNIG in seinem 1950, hier vom Deutschen Entomologischen Institut herausgegebenen Buch „Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik“ und später noch wiederholt vorgetragen hat. Dies wirkte sehr anregend, wurde vielfach diskutiert und gelegentlich auch der oben erwähnten numerischen Taxonomie, der „Phenetik“, als scheinbar einzige Alternativlösung gegenübergestellt. Es ist zweifellos ein großes Verdienst von HENNIG, das von der taxonomischen klassischen Praxis bisher mehr oder minder intuitiv angewandte und, seit Taxonomie betrieben wird, erprobte Verfahren der Bestimmung und Abgrenzung der Einheiten durch Merkmalskorrelationen und Diskontinuitäten und damit die Herstellung von kladogenetischen Bezügen, also die Auffindung von Stammverzweigungen, in ein verlässliches Denkschema, sein sogenanntes Argumentationsschema, gebracht zu haben. Damit wurde vielen praktisch tätigen Systematikern die bisher vielleicht nur intuitiv angewandte Verfahrensweise ins volle Licht des Bewußtseins gehoben und zum allgemeinen Nachvollzug angeregt. Die mit der Wertung von Merkmalen verbundene Bedeutungsverleihung hat HENNIG durch die Verwendung phylogenetischer Bezeichnungen, wie apomorph bzw. synapomorph für die abgeleiteten und plesiomorph (synplesiomorph) für die primären, allgemeineren, primitiveren, unspezialisierteren Charaktere klargemacht. Er hat damit gewissermaßen eine Brücke zwischen dem Homologieverfahren der Groß-Systematik mit den Merkmalsvergleichen der Klein-Systematik hergestellt. Man vergleiche z. B. die zum Gebrauch durch Studenten gedachte entsprechende Aufgliederung von Merkmalsgruppen bei Wirbeltieren, wie sie DE BEER in seiner „Vertebrate Zoology“ angewendet hat. Dieses didaktisch vorzügliche Buch, das von 1928 bis 1962 bereits zwölf Auflagen erlebte, ist leider in Deutschland kaum bekannt. Das Vorbild von Argumentationsschemata nach Art jener von HENNIG, unter Verwendung logistischer Symbole, zwingt zweifellos zu einer größeren Präzision und Sauberkeit des Umgangs mit der verfügbaren Information. Eine Reihe kompetenter Autoren widerspricht HENNIG jedoch ganz entschieden, wenn er den konsequenten Aufbau eines natürlichen Systems nun aus Kriterien herleiten will, wie Anzahl von Arteilungsschritten zwischen den Taxonen oder dem absoluten Alter der Taxone. HENNIG ist in dieser Hinsicht ebenfalls Numeriker und Formalist. Die Anwendung seines dementsprechenden Rangordnungsprinzips könnte unter Umständen die abstrusesten Konsequenzen haben. Es ist eben nun einmal so, daß die Evolutionsgeschwindigkeit und die anagenetische Bedeutung der Transformationsschritte im Vergleich der einzelnen Tiergruppen untereinander ebenso verschieden ist wie zu verschiedenen Zeiten der Stammesaufzweigung. Sie ist außerdem auch durchaus verschieden für verschiedene Organe des Organismus. Das Problem der Mosaik-evolution besteht ganz allgemein. Von unserem eigenen Körper her wissen wir,

daß wir sehr primitive Merkmale mit den höchstentwickelten Merkmalen, die im Reich der Organismen zu beobachten sind, vereinen. Daß vor allem die reiche Aufzweigung der Säugetiere, um ein Beispiel zu nennen, in gar keinem Verhältnis steht zu dem geologischen Alter dieser Gruppe, ist bestens bekannt. Rein kladogenetisch aus der Anzahl zu berechnender Teilungsschritte ein Rangordnungskriterium herleiten zu wollen, ist demnach ebenso verfehlt wie aus dem geologischen Alter an sich, falls dieses überhaupt bekannt ist, was ja speziell im Bereich der Entomologie nur selten zutreffen wird. HENNIG macht weiter Vorschläge nomenklatorischer Art. Er möchte die jeweiligen Teilungen, Auseinanderzweigungen, nomenklatorisch festlegen. Daraus würde eine so enorme Schwierigkeit erwachsen, daß die Nomenklatur illusorisch wird; wir brauchen das nicht näher zu diskutieren. — HENNIGS phylogenetische Systematik restringiert sich in ihrem Wert demnach darauf, durch klare Argumentationsschemata im Bereich der Kladogenese, die praktisch geübte Verfahrensweise des Systematikers, des guten Systematikers, ins volle Bewußtsein gehoben zu haben.

Ich komme zum Ende: Wo stehen wir also nun heute? Wir haben eingangs betont, daß ein Grund für die Numeriker, diesen Irrweg zu gehen, ihr Glaube war, damit eine objektive Basis zu bekommen, da der Systematik eine solche sonst eben fehle. Es würde den Rahmen dieses Referates weit überschreiten, nunmehr im einzelnen nachzuweisen, wo die objektive Basis der Systematik zu suchen ist. Ich habe dies in einzelnen Hinweisen angetönt: Merkmalskorrelationen; Diskontinuitäten. Daß dem Systematiker auch bezüglich der Rangordnungskriterien in der Tat objektivierbare Merkmale nicht nur für den Artbegriff, sondern auch für höhere Taxone bzw. höhere Kategorien zur Verfügung stehen, hat unlängst GISIN (1964) in einem grundlegenden Aufsatz gezeigt, auf den ich mich hier schon mehrfach bezogen habe. Er nennt seine Auffassungen „Synthetische Theorie der Systematik“. Unter anderem erscheint seine Anregung, ökologische Spezialisierungen als Rangordnungskriterien für Genera und Familien zu benützen, sehr lohnend. Für phyletische Problemstellungen wurden als primitiv bzw. abgeleitet bewertete ökologische Merkmale von verschiedenen Autoren ja schon mehrfach benützt. Wir müssen darauf verzichten, diese richtungweisende Arbeit zu diskutieren; ich bin gezwungen, auf das Original zu verweisen, zumal ein weiterführender Aufsatz desselben Verfassers in Kürze erscheinen wird (siehe Nachtrag). Weiter verweise ich vor allem auf den ebenfalls mehrfach herangezogenen Artikel von MAYR (1956) über „Numerical phenetics and taxonomic theory“.

Es ist also durchaus nicht so, daß der Systematik ein objektiver Boden fehlt. Zu ihrer Förderung wäre sinnvoll, nach diesen objektiven Methoden weiter vorzugehen und vor allem nach neuen, relevanten Merkmalen zu forschen. Über die numerische Taxonomie kann man wohl die Akten schließen. Die Numeriker selbst führen heute bereits nur mehr Rückzugsgefechte, und wie bereits gesagt, geben SOKAL und SNEATH bereits gegen Ende ihres Buches selbst zu, daß man sich einer a posteriori-Wertung ihrer Computer-Resultate auch

nicht entziehen kann. Der Ökologie wird jedenfalls in Hinkunft, wie allgemein, auch in der Systematik, so eine größere Bedeutung zukommen müssen.

### Nachtrag

Mit der Anregung, diesen kurzen Vortrag zu veröffentlichen, ergab sich die Möglichkeit, einerseits das Erscheinen des angekündigten richtungweisenden Aufsatzes von GISIN (1966) abzuwarten sowie (ohne den geringsten Anspruch auf Vollständigkeit) einige weitere Literatur zum Thema Theorien der Systematik zu berücksichtigen, die mir bei der Abfassung des Referates noch unzugänglich war. Daraus ergeben sich die folgenden drei Zusätze.

#### 1. Zur phylogenetischen Systematik sensu HENNIG:

Auch die Bearbeitung von Fossilmaterial nahm HENNIG (1965a, 1966) nach den unveränderten formalistisch-genealogischen Prinzipien seiner „phylogenetischen Systematik“ vor (siehe z. B. 1965a p. 24 und p. 30). Dementsprechend wurde eine Bernsteinform, die morphologisch von der rezenten *Fannia scalaris* FABRICIUS nicht unterscheidbar war, auch deshalb als zur selben Art gehörig betrachtet, weil die Wahrscheinlichkeit als sehr groß anzusehen war, daß außer *F. scalaris* keine andere bekannte rezente Art zur Nachkommenschaft der in Frage stehenden Art aus der Bernsteinzeit gehört (1966, p. 1—4). Die Kritik an HENNIGS phylogenetischer Systematik bleibt demnach unverändert aufrecht. GISIN hat neuerdings die Verwerfung dieser von ihm als „théorie généalogique“ bezeichneten Auffassung eingehend begründet, worauf verwiesen sei (1966, p. 5—7). Mit vollem Recht führt er abschließend aus:

... . 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. Ainsi l'expression „système phylogénétique“ est devenue ambiguë et doit être dorénavant évitée et remplacée par systématique évolutive, synthétique ou quantique“.

#### 2. Dynamische Taxonomie W. WAGNERS:

Eine phylogenetische Theorie, die sich grundsätzlich von jener HENNIGS unterscheidet, wurde von W. WAGNER seit 1951 entwickelt. Soweit der Nichtspezialist beurteilen kann, wurde sie mit bestem Erfolg an Zikaden angewandt (cf. WAGNER 1962—1966; TODE 1966). Durch die Bezeichnung „Dynamische Taxonomie“ wird das Gewicht auf die Dynamik der Evolution gelegt und damit in praxi auf das Aufsuchen und Untersuchen der relativ kontinuierlich veränderlichen, gleitenden Merkmale an rezentem Material, also der Entwicklungstrends, mit dem Ziel der Einstufung der Einheiten nach der Entwicklungshöhe ihrer Merkmale (Anagenese) einerseits und ihrer kladogenetischen Sonderung in verschiedenen Stammesreihen andererseits, welche durch das Auftreten neuer Trends bedingt bzw. dadurch erkennbar ist.

Anagenese wird dabei definiert als eine Kombination parallel laufender Entwicklungstendenzen (Trends). Solche treten in den verschiedenen Stammesreihen zu ähnlichen Kombinationen zusammen, wobei verwandte Stammesreihen ähnliche Kombinationen haben. „Mit dem Grad der natürlichen Verwandt-

schaft von Artengruppen treten die anagenetischen Entwicklungstendenzen zu immer ähnlicheren Kombinationen zusammen. Die einzelnen Tendenzen, die sich an allen möglichen Organen sowohl als konstruktive wie auch regressive Entwicklungstrends ausdrücken können, erreichen bei den Arten verschiedene Stufen und lassen sich darum quantitativ auswerten. So kann man der Trendkombination jeder Art eine bestimmte Punktzahl, einen bestimmten anagenetischen Wert errechnen. Dieser zeigt die Entwicklungshöhe einer bestimmten Art innerhalb eines Stammbaumes an“ (TODE 1966, p. 267). Es handelt sich also um ein Verfahren, „das bei möglichst großer Objektivität die Konstruktion eines anagenetisch-kladogenetischen Stammbaums ermöglicht“ (WAGNER 1962, p. 59). Die Merkmalsreihen an rezenten Formen (Trends) sind damit nach der Erwartung des Autors „das Phänomen, das die Phylogenese ohne die Benutzung von Fossilien erkennen läßt“ (l.c. p. 58). Abgesehen von der Quantifizierung der Trendkombination, die eine gewisse Parallele zu den Ähnlichkeitsquantifizierungen der Phenetiker darstellt, führt WAGNER an sich keine neuen Prinzipien ein, sondern „was er Kladogenese bzw. Anagenese nennt, ist eine vorbildliche Anwendung des Korrelationsverfahrens nach dem Diskontinuitätsprinzip, bzw. des Stufenordnungsverfahrens nach dem Homologieprinzip“ (GISIN 1964, p. 11). Es bleibt das Problem der Rangkriterien (vgl. Absatz 3) sowie das allgemeine Problem, wie weit das Ergebnis einer Stammbaumforschung in einem „natürlichen System“ Ausdruck finden kann. Denn es gibt „many examples where parallel lines go through the same stages of evolutionary change independently and where a 'horizontal' classification according to grade is far more practical than a phylogenetically more correct 'vertical' classification“ (MAYR 1963, p. 609). Je nachdem nun, ob man die anagenetischen Niveaus (grade) oder die Stammesreihen, und damit die Frage nach der mono- oder polyphyletischen Natur einer Einheit, in den Vordergrund stellen will, wird man zur Anschreibung einer „natürlichen“ Gruppierung aus dem bekannten dreidimensionalen Bezugssystem Zeit, Anagenese und Kladogenese entweder der anagenetischen Koordinate und damit der Entwicklungsstufe oder der kladogenetischen und damit den Stammverzweigungen bzw. ancestralen Beziehungen den Vorrang geben. Unter diesem Gesichtspunkt können zufolge dieser Koordinatenwahl sehr wohl verschiedene Klassifikationen „richtig“ sein; das Problem des anagenetischen Rangkriteriums ist dabei wohl das vordringlichste. Bei einer bewußten Beschränkung auf niedere supraspezifische Taxone innerhalb einer einzelnen Gruppe (z. B. Familie, Unterfamilie) mag die von WAGNER verwendete Bewertung von Entwicklungstrends sicher eine wertvolle Hilfe sein. Für eine verallgemeinerte Theorie der Systematik kann dies nicht ausreichen. Eine solche entwickelt nun GISIN (1966) auf der Grundlage von SIMPSONS „quantum evolution“ (cf. SIMPSON 1962, p. 118). Er nennt diese folgend kurz referierte Konzeption:

### 3. Quantentheorie der Taxonomie.

GISIN sieht demzufolge „die tiefste logische Berechtigung einer relativ objektiven Systematik . . . in dem von SIMPSON entdeckten Phänomen der Ent-

wicklungsquanten, deren verschiedene Stufen die biologisch bedeutsamsten Kriterien für den Rang der verschiedenen systematischen Kategorien liefern“ (1966, p. 11). Seine Übersicht der Quanten, welche die taxonomischen Hauptkategorien bestimmen, sieht folgendermaßen aus:

| „catégorie:      | quantum:  |
|------------------|---|
| espèce           | isolement reproductif                                   |
| genre et famille | différence du faciès adaptatif                          |
| ordre et classe  | différence de forme et de fonction d'organes homologues |
| embranchement    | différence affectant le plan d'organisation.“           |

Diese Quantentheorie erscheint damit als Versuch einer Synthese aller bekannten Evolutionsphänomene, mit welchen die konventionelle, orthodoxe Praxis der Taxonomie theoretisch in Einklang gebracht wird. In der praktischen Anwendung dieser Konzeption wird es sich darum handeln, nach der Methode der Merkmalskorrelationen einerseits die Grenzen zwischen den natürlichen Einheiten festzustellen und nach der Stufe des Entwicklungsquantums ihren dementsprechenden hierarchischen Rang zu bestimmen. Frei von genealogischen Spekulationen (aber nicht frei von Phylogenie) hilft damit diese Theorie, ähnlich wie die Konzeption von WAGNER, aber weitergehend, besonders dem Entomologen, der sich ja kaum einmal auf Fossilmaterial stützen kann, seine praktische Arbeit relativ zu objektivieren, insbesondere im Bereich der Kategorien oberhalb der Art, die bislang nach recht allgemeiner Auffassung ja als rein subjektiv gelten. Zusätzlich kommt der Quantentheorie der Systematik ein bedeutender heuristischer Wert zu, da die Heranziehung ökologisch-ethologischer Merkmale als Rangkriterium (vgl. dazu MAYR 1963, p. 620—21; GISIN 1964, p. 13—15; 1966, p. 10) zur Vertiefung bezüglicher Studien zwingt.

#### Zusammenfassung

Die Ablehnung der numerischen Taxonomie und analoger numerischer Methoden in der Biozönotik sowie der „phylogenetischen Systematik“ sensu HENNIG wird kurz begründet und auf relativ objektive Theorien der Systematik, insbesondere auf die „Quantentheorie der Taxonomie“ von GISIN, verwiesen.

#### Summary

The rejection of the numerical taxonomy and of analogous numerical methods in bioecoenotics as well as the „phylogenetic systematics“ sensu HENNIG is briefly explained. Reference is made to relatively objective theories of systematics, especially to the „quantum theory of taxonomy“ by GISIN.

#### Резюме

Отказ как от нумерической таксономии и аналогических нумерических методов в биоценотике так и от „филогенетической систематики“ sensu HENNIG кратко обосновывается и указывается на относительно объективные теории систематики, особенно на „квантовую теорию таксономии“ GISINA.

Literatur<sup>2</sup>

- AGRELL, I., An objective method for characterization of animal and plant communities. Kungl. fysiograf. Sällskap. Lund Förhandl., **15**, 1—15; 1944.
- , A dubious biocoenological method. Opuscula entomol., **1948**, 57—58; 1948.
- , Further remarks on a dubious biocoenological method. Ibid., **1948**, 126—128; 1948.
- BARR, A. R. & CHAPMAN, H. C., Mosquito Classification. Syst. Zool., **13**, 100—101; 1964.
- BESCHEL, R. E. & WEBBER PATRICK, J., Bemerkungen zur log-normalen Struktur der Vegetation. Ber. Naturw.-Mediz. Ver. Innsbruck, **53** (1959—63), Festschrift HELMUT GAMS, pp. 9—22; 1963.
- BIGELOW, R. S., Classification and phylogeny. Syst. Zool., **7**, 49—54; 1958.
- BROWN, W. L., Numerical taxonomy, convergence, and evolutionary reduction. Syst. Zool., **14**, 101—109; 1965.
- , Numerical taxonomy: A critique of the efforts to date. Proc. XIIth Int. Congr. Ent., London, **110**; 1965.
- CAIN, A. J., Deductive and inductive methods in postlinnean taxonomy. Proc. Linn. Soc. London, **170**, 185—217; 1959.
- CAIN, A. J. & HARRISON, G. A., An analysis of taxonomist's judgment of affinity. Proc. Zool. Soc. London, **131**, 85—98; 1958.
- DOEKSEN, I. & DRIFT, I. VAN DER (Editors), Soil Organisms. Amsterdam, 453 pp.; 1963.
- EADES, D. C., The Inappropriateness of the Correlation Coefficient as a Measure of Taxonomic Resemblance. Syst. Zool., **14**, 98—100; 1965.
- EHRlich, P., Problems of higher classification. Syst. Zool., **7**, 180—184; 1958.
- , Systematics in 1970: Some Unpopular Predictions. Syst. Zool., **10**, 157—158; 1961.
- FORCART, L., Gedanken zur systematischen Wertigkeit der Taxa Genus und Subgenus, dargestellt an Trichia. Arch. Moll., **92**, 36—37; 1963.
- GHEnt, A. W., KENDALL's „Tau“ Coefficient as an Index of Similarity in Comparisons of Plant or Animal Communities. Canad. Ent., **95**, 568—575; 1963.
- GISIN, H., Analyses et Synthèses Biocénétiques. Arch. Sci. phys. nat. (5) **29**, 42—75; 1947.
- , Divergences à propos de la méthode biocénétique. Opusc. entom., **1948**, 42—75; 1948.
- , L'espèce en systématique. XIII Congr. internat. Zool. Paris 1948, 180; 1949.
- , La Biocénétique. Ann. Biol., **27** (Coll. int. C. N. R. S. sur l'écologie, Paris, 1950), 81—88; 1951.
- , Die ökologische Forschung und die Lebensgemeinschaften. Scientia, (6) **46**, 151—155; 1952.
- , Synthetische Theorie der Systematik. Z. zool. Syst. Evol. Forschg., **2**, 1—17; 1964.
- GLAHN, H. VON, Der Begriff des Vegetationstyps im Rahmen eines allgemeinen naturwissenschaftlichen Typenbegriffs. Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. RÜBEL, Zürich, **36**, 14—27; 1965.
- GROENEWOUD, H. VAN, Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forests by various biometric and other methods. Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. RÜBEL, Zürich, **36**, 28—102; 1965.
- GÜNTHER, K., Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1939—1953. Fortschritte d. Zool., N. F. **10**, 33—278; 1956.
- , Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954—1959. Fortschritte d. Zool., **14**, 268—547; 1962.
- HARTMANN, G., Zur gegenwärtigen Situation der Systematik in der Zoologie (mit kritischen Bemerkungen zur Organisation der Zoologie an einigen alten und neuen Universitäten). Zool. Anz., **175**, 92—100; 1965.
- HENNIG, W., Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 370 pp.; 1950.

<sup>2</sup> Für das Nachtragskapitel befindet sich ein gesondertes Literaturverzeichnis auf p. 126.

- HENNING, W., Systematik und Phylogenese. Ber. 100-Jahrf. Dtsch. Entom. Ges. Berlin, (1956), 50—71; 1957.
- , Phylogenetic Systematics. Ann. Rev. Ent., **10**, 97—116; 1965.
- HUGHES, R. E. & LINDLEY, D. V., Application of Biometric Methods to Problems of Classification in Ecology. Nature, **175** (no. 4462), 806—807; 1955.
- INGER, R. F., Comments on the definition of genera. Evolution, **12**, 370—384; 1958.
- JACCARD, P., Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Abderhalden: Hdb. biol. Arbeitsmeth., XI/5/1, 165—202; 1928.
- JAMES, M. T., Numerical versus Phylogenetic Taxonomy. Syst. Zool., **12**, 91—93; 1963.
- KARAMAN, M. S., Über die Kategorisierung der Zoozönosen. Beitr. Ent., **14**, 739—750; 1964.
- KIRIAKOFF, S. G., Phylogenetic Systematics Versus Typology. Syst. Zool., **8**, 117—118; 1959.
- , Comment on JAMES' Letter. Syst. Zool., **12**, 93—94; 1963.
- KONTKANEN, P., On the determination of affinity between different species in synecological analyses. Ann. Entom. Fennici, Suppl., **14**, 118—125; 1949.
- , Sur les diverses méthodes de groupement des récoltes dans la Biocénétique animale. Vie et Milieu, **1**, 121—130; 1950.
- MACARTHUR, R. H. & MACARTHUR, J. W., On bird species diversity. Ecology, **42**, 594—598; 1961.
- MARCUZZI, G., Prima applicazione della teoria dell'informazione allo studio dell'ecologia animale nell'ambiente edafico. Riv. Biol., **57** (N. S. **17**), 35—53; 1964.
- MARGALEF, R., On certain unifying principles in ecology. Amer. Naturalist, **97** (897), 357—374; 1963.
- , Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations. Verh. Int. Ver. Limnol., **15**, 169—175; 1964.
- MAYR, E., Animal Species and Evolution. Harvard Univers. Press, Cambridge, Mass.. 797 pp.; 1963.
- , The new systematics. In: LEONE, C. A. (Ed.), Taxonomie biochemistry and serology. p. 13—32. New York; 1964.
- , Numerical Phenetics and Taxonomic Theory. Syst. Zool., **14**, 73—97; 1965.
- MICHENER, C. D. & SOKAL, R. R., A quantitative approach to a problem in classification. Evolution, **11**, 130—162; 1957.
- MINKOFF, E. C., The Present State of Numerical Taxonomy. Syst. Zool., **13**, 98—100; 1964.
- , The Effects on Classification of Slight Alterations in Numerical Technique. Syst. Zool., **14**, 196—213; 1965.
- REMANE, A., Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. Leipzig, GEEST & PORTIG. 400 pp.; 1952.
- RENSCH, B., Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die Transspezifische Evolution. F. ENKE Verlag Stuttgart, 407 pp.; 1947.
- ROHLF, F. J., Methods for Checking the Results of a Numerical Taxonomic Study. Syst. Zool., **13**, 102—104; 1964.
- , Character correlations in numerical taxonomy. Proc. XIIth Int. Congr. Entom., London (1964), 109—110; 1965.
- ROSS, H. H., Principles of Numerical Taxonomy by R. R. SOKAL & P. H. A. SNEATH. Syst. Zool., **13**, 106—108; 1964.
- SCHILDER, F. A., Statistik in der Taxonomie. Ber. 7. Wandervers. Dtsch. Entom., Berlin (1954), 148—158; 1955.
- SIMPSON, G. G., Auf den Spuren des Lebens. Die Bedeutung der Evolution. Colloqu. Verl. Berlin (Übersetz. von „The Meaning of Evolution“, 1951, New York). 224 pp.; 1957.
- , Principles of Animal Taxonomy. New York-London, 2. Aufl. 247 pp.; 1962.
- , Numerical Taxonomy and Biological Classification. Science, **144**, 712—713; 1964.

- SOKAL, R. R., Die Grundlagen der numerischen Taxonomie. Verh. XI. Int. Kongr. Entom., Wien 1960, **1**, 7–12; 1962.
- , Typology and empiricism in taxonomy. Journ. Theor. Biol., **3**, 230–267; 1962a.
- , Current progress in numerical taxonomy. Proc. XIIth Int. Congr. Entom., London (1964), 108; 1965.
- SOKAL, R. R. & CAMIN, J. H., The Two Taxonomies: Area of Agreement and Conflict. Syst. Zool., **14**, 176–195; 1965a.
- SOKAL, R. R.; CAMIN, J. H.; ROHLF, F. J. & SNEATH, P. H. A., Numerical Taxonomy; Some Points of View. Syst. Zool., **14**, 237–243; 1965b.
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A., Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco–London, 359 pp.; 1963.
- STAMMER, H. J., Neue Wege der Insektensystematik. Verh. XI. Int. Kongr. Entom., Wien (1960), **1**, 1–7; 1962.
- STEFFAN, A. W., Besprechung von: R. R. SOKAL & P. H. A. SNEATH: Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco–London, 375 pp.; 1964. In: Naturw. Rdsch., **18**, 378; 1965.
- SZELÉNYI, G., Versuch einer Kategorisierung der Zoonosen. Beitr. Ent., **5**, 18–35; 1955.
- THROCKMORTON, L. H., Similarity versus Relationship in *Drosophila*. Syst. Zool., **14**, 221–237; 1965.
- WEBSTER, G. L., Population biology. Science, **139**, 236–238; 1963.
- WILSON, E. O., A Consistency Test for Phylogenies Based on Contemporaneous Species. Syst. Zool., **14**, 214–220; 1965.
- ZIMMERMANN, W., Gibt es außer dem phylogenetischen System „natürliche“ Systeme der Organismen? Biol. Zentralbl., **82**, 525–568; 1963.

#### Literatur zum Nachtrag

- GISIN, H., Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique. Ztschr. zool. Syst. Evol. Forschung, **4**, 1–12; 1966.
- HENNIG, W., Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). Stuttgart. Beitr. Naturkunde, Nr. 141, 1–100; 1965.
- , Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins. Ibid., Nr. 145, 1–215; 1965a.
- , *Fannia scalaris* FABRICIUS, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae). Ibid., 150, 1–12; 1966.
- WAGNER, W., Dynamische Taxionomie. 9. Wandervers. Dtsch. Ent., Berlin 1961, p. 43–61; 1962.
- , Dynamische Taxionomie, angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., **60**, 111–180; 1962a.
- , Individuelle Variation und Anagenese als Phänomene des Wachstums. Ibid., Kosswig-Festschrift, 293–314; 1964.
- , Zur Phylogenie der Gattung *Javesella* FENNAH 1963 = *Weidnerianella* WAGNER 1963 (Homoptera, Delphacidae). Ibid., **63**, 91–99; 1966.
- TODE, W. D., Taxionomische Untersuchungen an der südamerikanischen Membraciden-gattung *Tragopa* LATREILLE, 1829, und deren Neugliederung. Ibid., **63**, 265–328; 1966.