Mitt. POLLICHIA	76	133 – 156	12 Abb.	Bad Dürkheim 1989
				ISSN 0341 – 9665

Rolf-Ulrich ROESLER

Die hypothetische Bedeutung cladogrammatischer Programme von Phylogeniekonzepten am Beispiel der Insekten

Inhalt

Kurzfassung 134

Abstract 134

Résumé 134

Einleitung 134

Methodik 135

Die kontinuierliche Abfolge der Entstehung und das Erlöschens (Existenzverlauf) eines „Merkmals“ 148

Der Existenzverlauf eines „Merkmals“ durch Materialisierung und Rematerialisierung 148

Die kontinuierliche Abfolge der Entstehung und Abwandlung (Existenzverlauf) eines „Merkmals“ 150

Der Existenzverlauf eines „Merkmals“ durch Materialisierung, Abwandlung und Rematerialisierung 151

Diskussion über die Entwicklungsgeschichte eines „Merkmals“ und dessen Wertung in Evolutionskonzepten 152

Literaturverzeichnis 154

Kurzfassung

ROESLER, R.-U. (1989): Die hypothetische Bedeutung cladogrammatischer Programme von Phylogeniekonzepten am Beispiel der Insekten. – Mitt. POLLICHIA, 76: 133 – 156, Bad Dürkheim.

Ein vernachlässigter Sachverhalt bei vielen bisherigen Untersuchungen zur Phylogenie von Insektengruppen ist die tatsächliche Kenntnis über die jeweils verwendeten Merkmale, die als richtungsweisende Entscheidungskriterien für Ergebnisse stammesgeschichtlicher Art benutzt werden. In der vorliegenden Arbeit wird gezeigt, daß ein Merkmal bereits vor und nach seinem eigentlichen In-Erscheinung-Treten eine ausschlaggebende Rolle in der Entwicklungsgeschichte seines Trägers spielen kann. Ebenso vermag es durch seine verschiedenartig vorkommenden, latenten (also unsichtbaren) Existenzphasen Brücken zu schlagen zwischen sonst nicht zusammen-kombinierbaren Gruppen. Für entwicklungsgeschichtlich orientierte Untersuchungen von taxonomisch durchgearbeiteten systematischen Kategorien in der Entomologie ist es unerläßlich, ein Merkmal, wie jedes Entscheidungskriterium, i n a l l e n Stadien seiner Existenz gleichermaßen zu berücksichtigen, um sonst zwangsläufige Mißinterpretationen zu vermeiden.

Abstract

ROESLER, R.-U. (1989): Die hypothetische Bedeutung cladogrammatischer Programme von Phylogeniekonzepten am Beispiel der Insekten

[The hypothetic importance of cladogrammatic programs of phylogenetic concepts shown with the example of insects.] – Mitt. POLLICHIA, 76: 133 – 156, Bad Dürkheim

The actual knowledge of the characteristics used as direct criteria for decisions on phylogenetic results has been a neglected fact in many of the previous investigations on the phylogenetics of insect groups. In the present essay it is shown that a characteristic can play an important role in the development of its carrier already before and after its actual appearance. Also it can make connections among otherwise noncombinable groups through its variably occurring, latent (that is invisible) phases of existence. It is necessary to equally consider a characteristic, like all criteria, in all phases of its existence, for phylogenetically oriented research on taxonomically investigated systematical categories in entomology, as to avoid otherwise inevitable misinterpretations.

Résumé

ROESLER, R.-U. (1989): Die hypothetische Bedeutung cladogrammatischer Programme von Phylogeniekonzepten am Beispiel der Insekten

[L'importance hypothétique des programmes de concepts phylogéniques cladogrammatiques concernant les insectes]. – Mitt. POLLICHIA, 76: 133 – 156, Bad Dürkheim.

Dans beaucoup de recherches faites jusqu'ici, concernant la phylogénie des groupes d'insectes, on a souvent négligé la connaissance réelle sur les caractéristiques utilisées, qui peuvent être des critères de décision directeurs pour des résultats au sens phylogénique. Ce travail montre qu'une caractéristique, avant ou après sa propre présence, peut déjà jouer un rôle important dans l'histoire du développement de son porteur. Ainsi, grâce à ses phases existentielles latentes, présentes sous différentes formes, cette caractéristique permet de relier entre eux des groupes qui, sinon, ne se combineraient pas.

Des recherches orientées vers l'histoire du développement des catêgories systématiques, (avec des taxonomies étudiées) en entomologie, ont des caractéristiques précises.

Il est essentiel d'étudier une caractéristique à chaque stade de son existence pour éviter des mauvaises interprétations.

Einleitung

Gerade die Insekten sind immer wieder besonders interessante Objekte, die für phylogenetische Konzepte herhalten mußten und müssen. Mannigfach sind die Betrachtungsweisen, die sich in einer fast unübersehbaren Fülle von Publikationen in die Literatur niedergeschlagen haben, wobei die Aspekte von den verschiedensten Fachrichtungen her mehr oder weniger befriedigend beleuchtet werden. Es wird nicht als Aufgabe der vorliegenden Arbeit angesehen,

auf einzelne oder spezielle Konzepte der Literatur einzugehen, diese zu bestätigen oder sie zu widerlegen. Es wird vielmehr ein meines Erachtens oftmals viel zu stark vernachlässigter Sachverhalt als ein ganz wesentliches Moment für Untersuchungen zur Phylogenie einer biologischen systematischen Kategorie in den Vordergrund gestellt: Das **Merkmal** und seine Geschichte. Merkmal kann in diesem Zusammenhang ein einzelnes Merkmal, eine Merkmalsgruppe oder auch ein Merkmalskomination sein (daher wird der Terminus „Merkmal" in den Kapitelüberschriften auch in Anführungszeichen gesetzt).

Methodik

Angenommen wird ein Merkmal, welches gleichermaßen auch eine Merkmalsgruppe, eine Merkmalskombination oder schlechthin ein Erscheinungsbild im Sinne einer phänologischen Manifestation sein kann, das näher betrachtet werden soll. Ein solches Merkmal konstituiert sich nach seiner Entstehung und tritt dabei sichtbar in Erscheinung; auf diesem ontogenetischen Weg gibt es diverse Phasen, in denen zum Beispiel die Anlage des Merkmals bereits vorhanden sein kann, das Merkmal selbst jedoch unsichtbar verborgen bleibt. Ebenso kann dieses Merkmal nach seinem Erscheinen wieder in einen latenten Zustand verfallen, also gleichfalls nicht augenscheinlich nachweisbar sein, um danach entweder manifestiert zu werden oder auch völlig, das heißt mit seiner Anlage, zu verschwinden, wonach es dann in der gleichen Konsistenz niemals wieder auftreten kann.

Dieses Wechselspiel im „Leben" eines Merkmals bis zu seinem endgültigen Untergang wird in der vorliegenden Arbeit gewissermaßen als Planfeld umgesetzt mit folgenden Feldstreifen:

Erste Betrachtungsweise: Ein erstes Feld (A) zeigt einen Bereich, in welchem von dem Merkmal, auch in seiner Anlage, noch nichts vorhanden ist; das zweite Feld (B) markiert die Phase, in welcher das Merkmal bereits angelegt, jedoch noch nicht figuriert ist; der dritte Streifen (C) zeigt den Zeitabschnitt des manifestierten, erkennbaren Merkmals; in der vierten Feldrubrik (E) verschwindet das Merkmal zwar optisch, ist in seiner Anlage jedoch noch (wieder optisch entstehungsfähig) vorhanden, während in der fünften Schlußphase (F) nicht nur das Merkmal selbst, sondern auch seine Anlage endgültig als erloschen gilt.

Zweite Betrachtungsweise: Hier wird zusätzlich das Planfeld (D) für die mögliche Abwandlung (resp. Weiterentwicklung) des Merkmals eingefügt und in die Untersuchungen mit einbezogen.

In das auf diese Weise konstruierte „Spektrum der Ontogenese" eines Merkmals in Feldstreifenform wird nun eine zeitlich ablaufende, fiktive Entwicklung einer systematischen Kategorie eingezeichnet, wobei auch hier entweder Speciesniveau, Gattungscharakter oder eine andere, höhere oder auch niedrigere, systematische Kategorie angenommen werden kann. Die „Taxa" werden jeweils numeriert und mit den entsprechenden Feldbuchstaben versehen, solche Taxa ohne optisch erkennbare Merkmale (ohne Rücksicht auf eventuell vorhandene Anlagen) durch einen ausgefüllten Kreis (●), solche Taxa mit manifestiertem Merkmal durch ein ausgefülltes Quadrat (■) sowie solche Taxa mit abgewandeltem (weiterentwickeltem) Merkmal durch ein ausgefülltes Dreieck (▲) gekennzeichnet. – Die gleiche Kennzeichnung erfolgt schließlich in allen abgebildeten Cladogrammen.

Nachfolgend die bildlich dargestellten Signaturen und Kennzeichnungen der schematisierten Abbildungen 1 sowie 3 bis 12:

Zeichenerklärung für Abb. 1, 3 - 12

= A = Merkmal auch in seiner Anlage noch fehlend.

= B = Nur Merkmalsanlage (= ursprüngliche Anlage) bereits vorhanden, Merkmal selbst noch nicht manifestiert.

= C = Merkmal signifikant manifestiert.

= D = Manifestiertes, signifikantes Merkmal abgewandelt bzw. weiterentwickelt.

= E = Merkmal nicht mehr manifestiert, die Merkmalsanlage (= sekundäre Anlage) jedoch noch vorhanden.

= F = Merkmal und die Merkmalsanlage endgültig und völlig (unwiederbringlich) verschwunden.

= Entwicklungsverlauf („Entwicklungslinie") einer systematischen Kategorie mit entsprechend (hier 3) angegebenen verschiedenen Taxa.

● = Taxon mit noch nicht oder nicht mehr manifestiertem Merkmal (ohne Berücksichtigung, ob die Merkmalsanlage schon/noch vorhanden ist oder nicht).

■ = Taxon mit signifikant manifestiertem Merkmal.

▲ = Taxon mit abgewandeltem (weiterentwickeltem), signifikant manifestiertem Merkmal.

Nachfolgend die bildlich dargestellten Signaturen und Kennzeicnnungen der schematisierten Abbildungen 1 sowie 3 bis 12:



= A = Merkmal auch in seiner Anlage noch fehlend.



= B = Nur Merkmalsanlage (= ursprüngliche Anlage) bereits vorhanden, Merkmal selbst noch nicht manifestiert.



= C = Merkmal signifikant manifestiert.



= D = Manifestiertes, signifikantes Merkmal abgewandelt bzw. weiterentwickelt.



= E = Merkmal nicht mehr manifestiert, die Merkmalsanlage (= sekundäre Anlage) jedoch noch vorhanden.



= F = Merkmal und die Merkmalsanlage endgültig und völlig (unwiederbringlich) verschwunden.



= Entwicklungsverlauf ("Entwicklungslinie") einer systematischen Kategorie mit entsprechend (hier 3) angegebenen verschiedenen Taxa.

• = Taxon mit noch nicht oder nicht mehr manifestiertem Merkmal (ohne Berücksichtigung, ob die Merkmalsanlage schon/noch vorhanden ist oder nicht).

■ = Taxon mit signifikant manifestiertem Merkmal.

▲ = Taxon mit abgewandeltem (weiterentwickeltem), signifikant manifestiertem Merkmal.

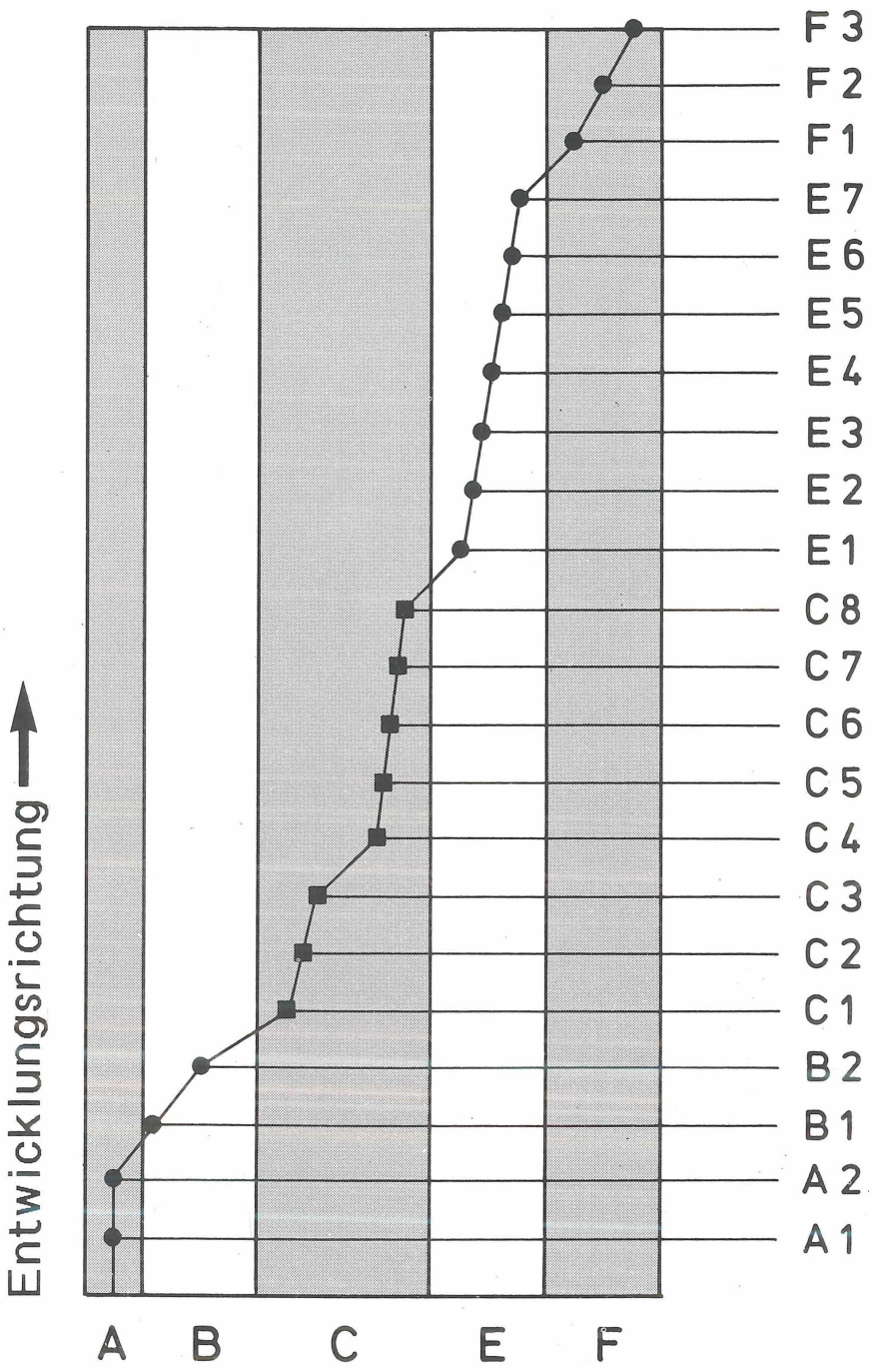


Abb. 1: Schema für eine kontinuierliche Abfolge (Existenzverlauf) des Entstehens, Vorhandenseins, Verschwindens und Erlöschens eines „Merkmals". Näheres im Text.

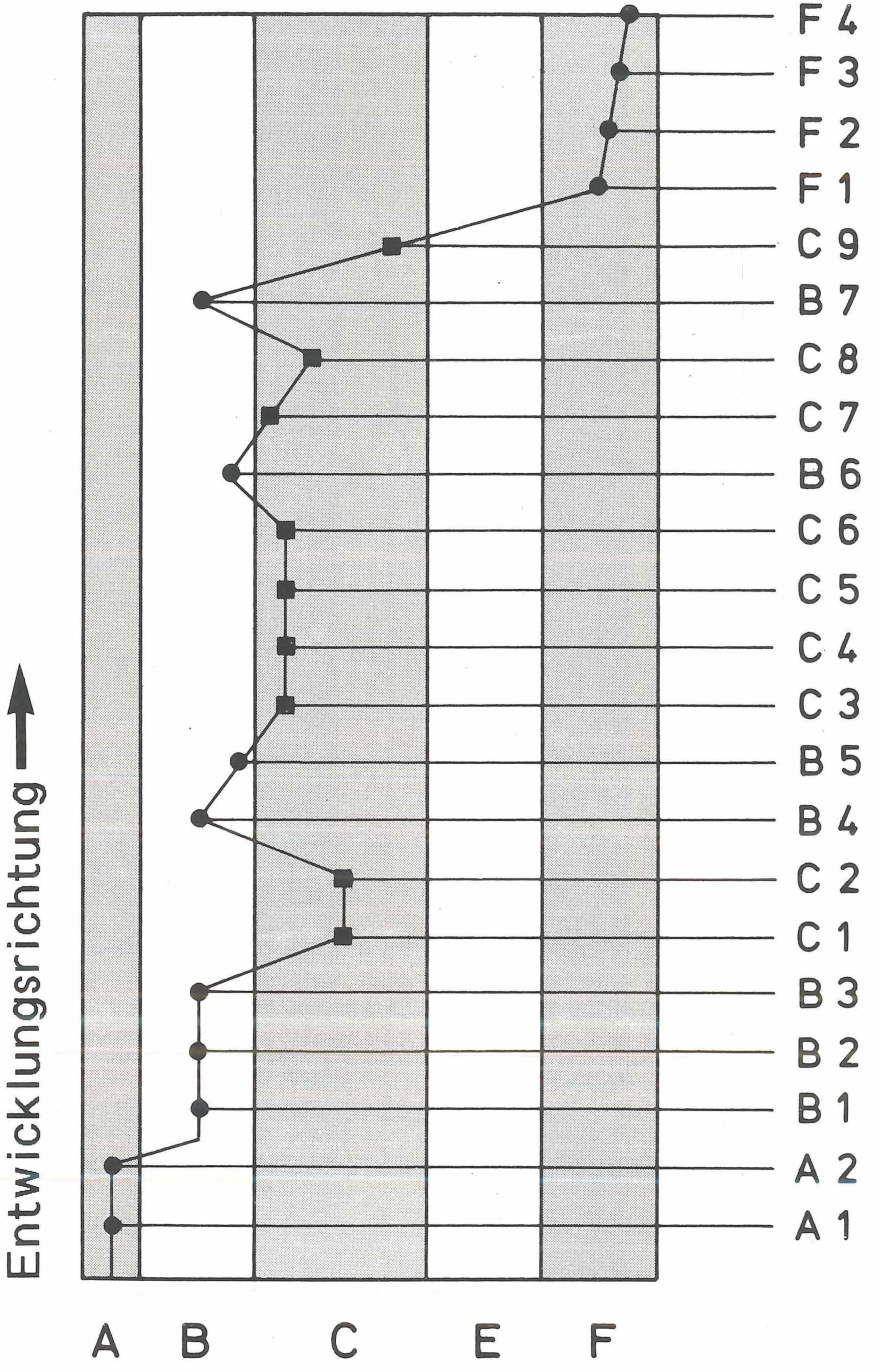


Abb. 3: Schema für einen Existenzverlauf eines „Merkmals" im Grenzbereich zwischen der Anlage des „Merkmals" (B) und seiner Materialisierung (C). Näheres im Text.

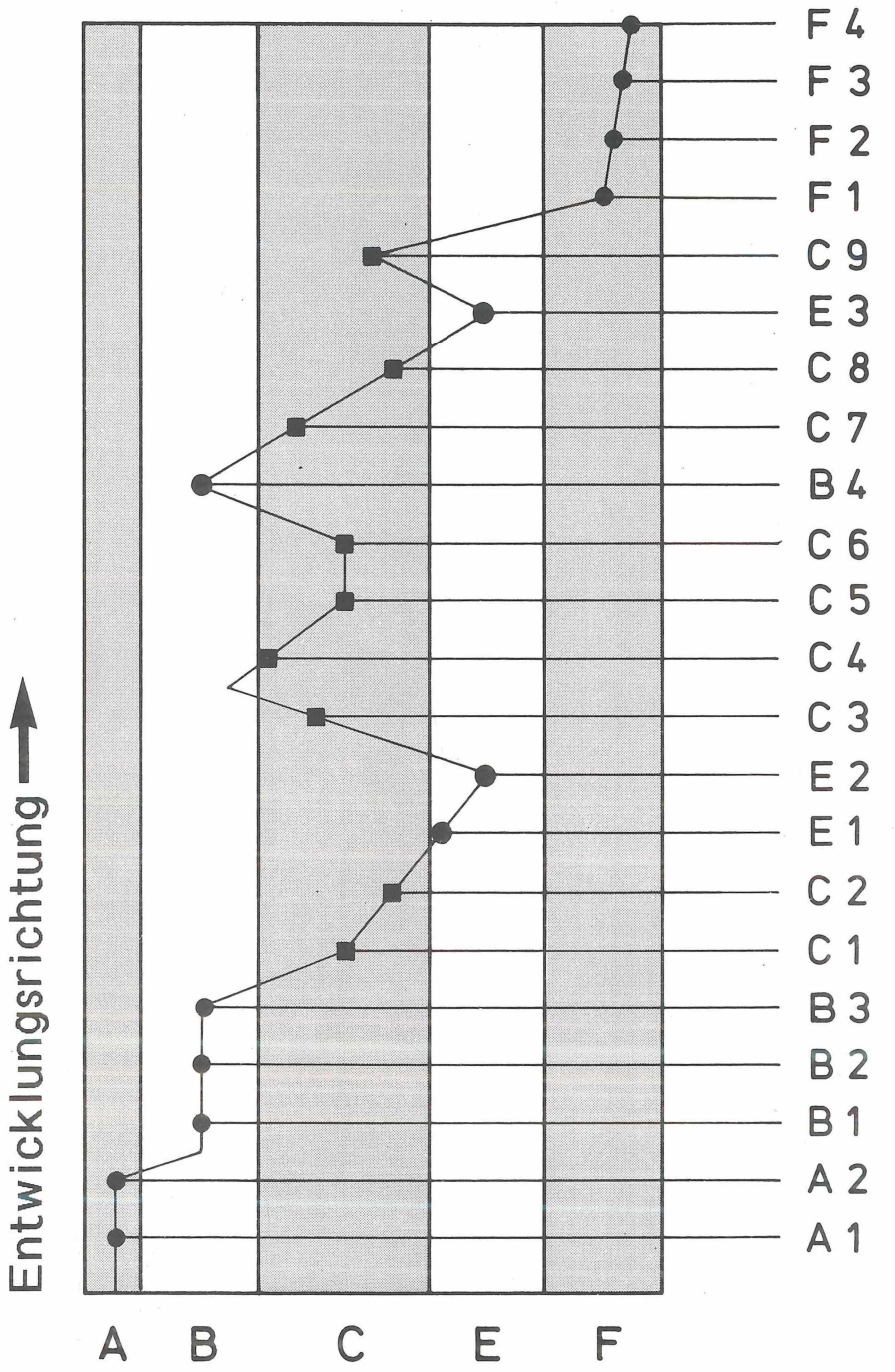


Abb. 4: Schema für einen Existenzverlauf eines „Merkmals" zwischen der Anlage des „Merkmals" (B, E), seiner Materialisierung (C) sowie seiner Rematerialisierung (C). Näheres im Text.

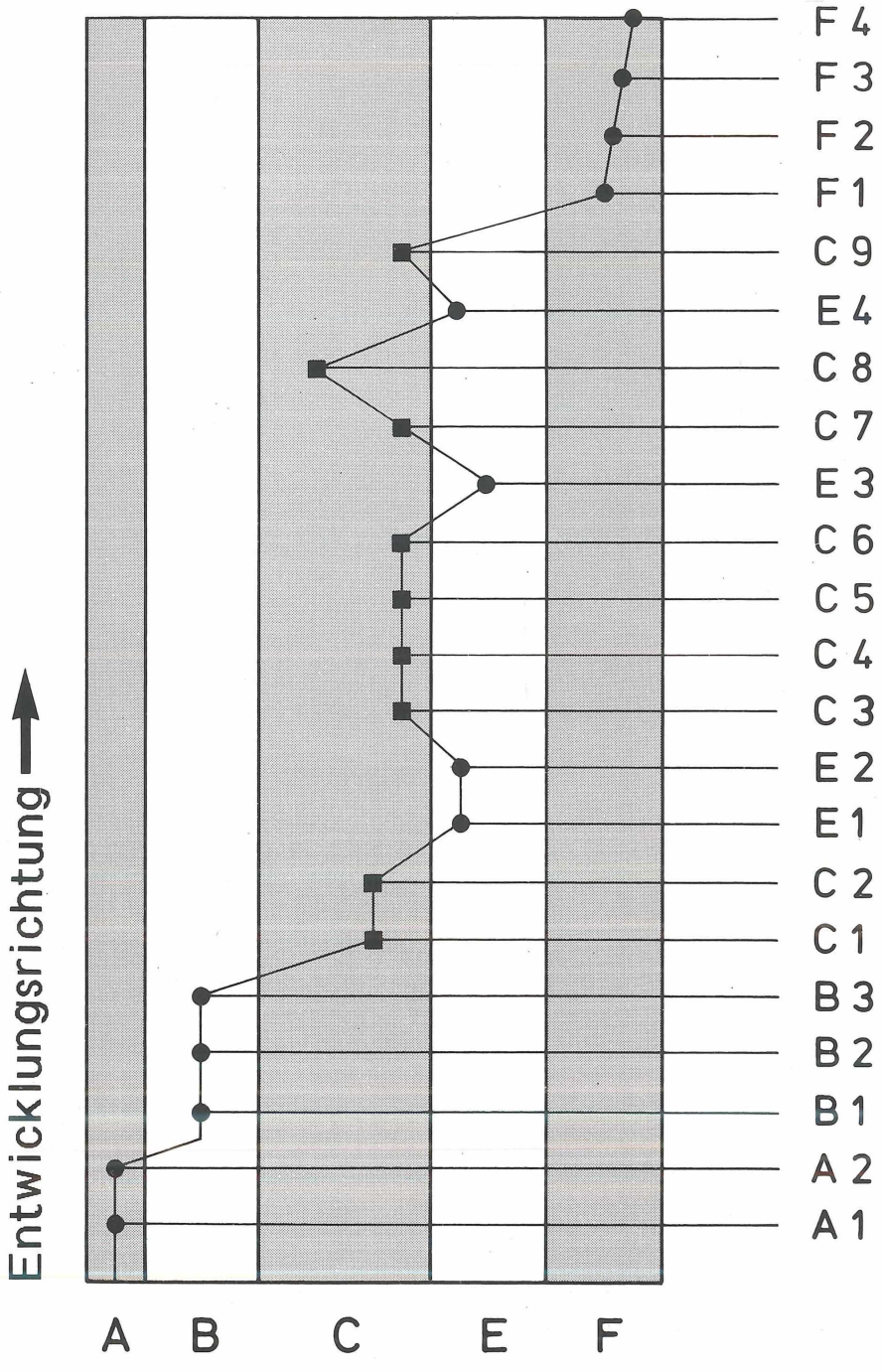


Abb. 5: Schema für einen Existenzverlauf eines „Merkmals" im Grenzbereich zwischen der Anlage des „Merkmals" (E) und seiner Rematerialisierung (C). Näheres im Text.

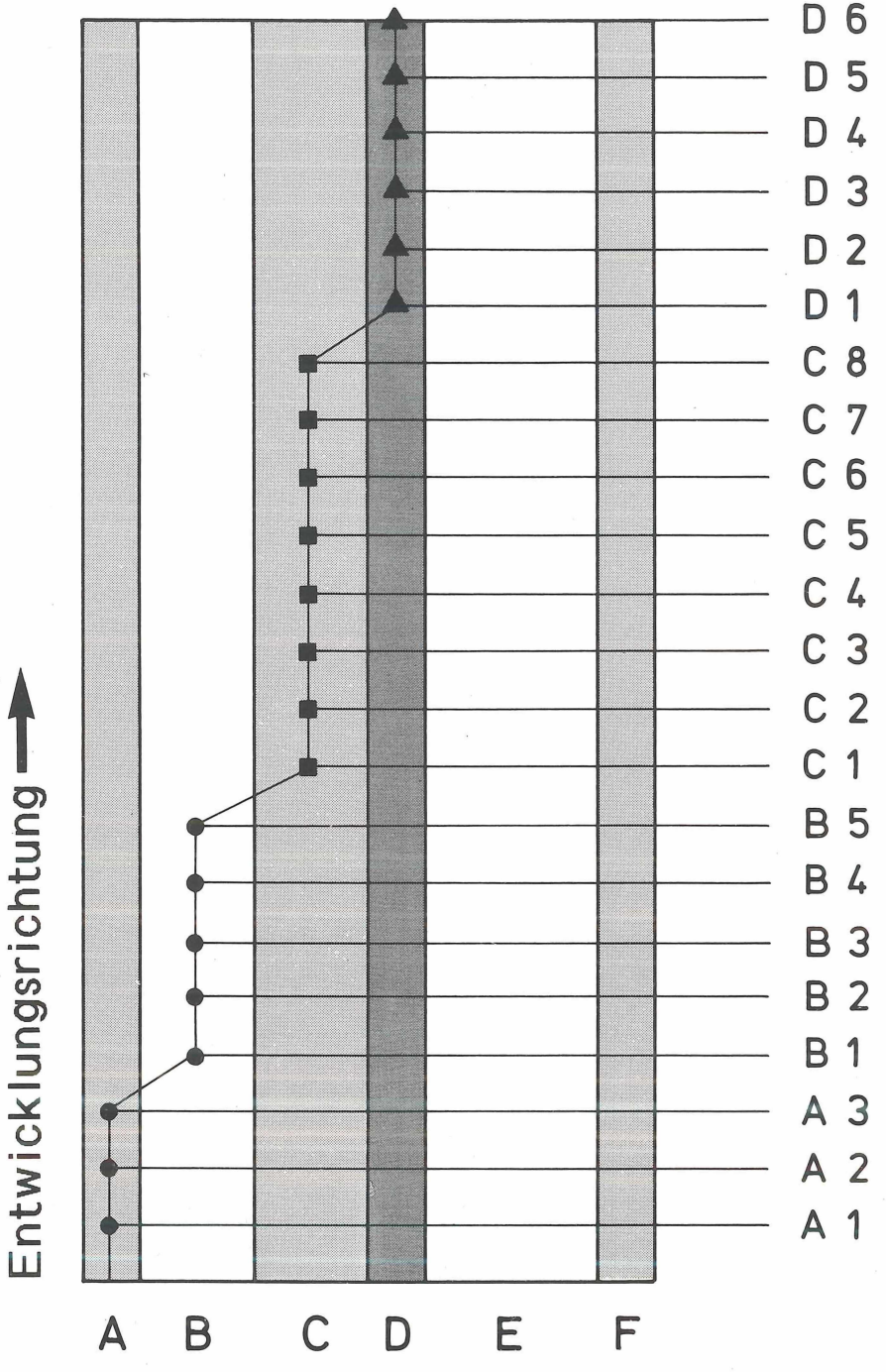


Abb. 6: Schema für eine kontinuierliche Abfolge (Existenzverlauf) des Entstehens (A – B), Vorhandenseins (C) und Abgewandeltseins (D) eines „Merkmals". Näheres im Text.

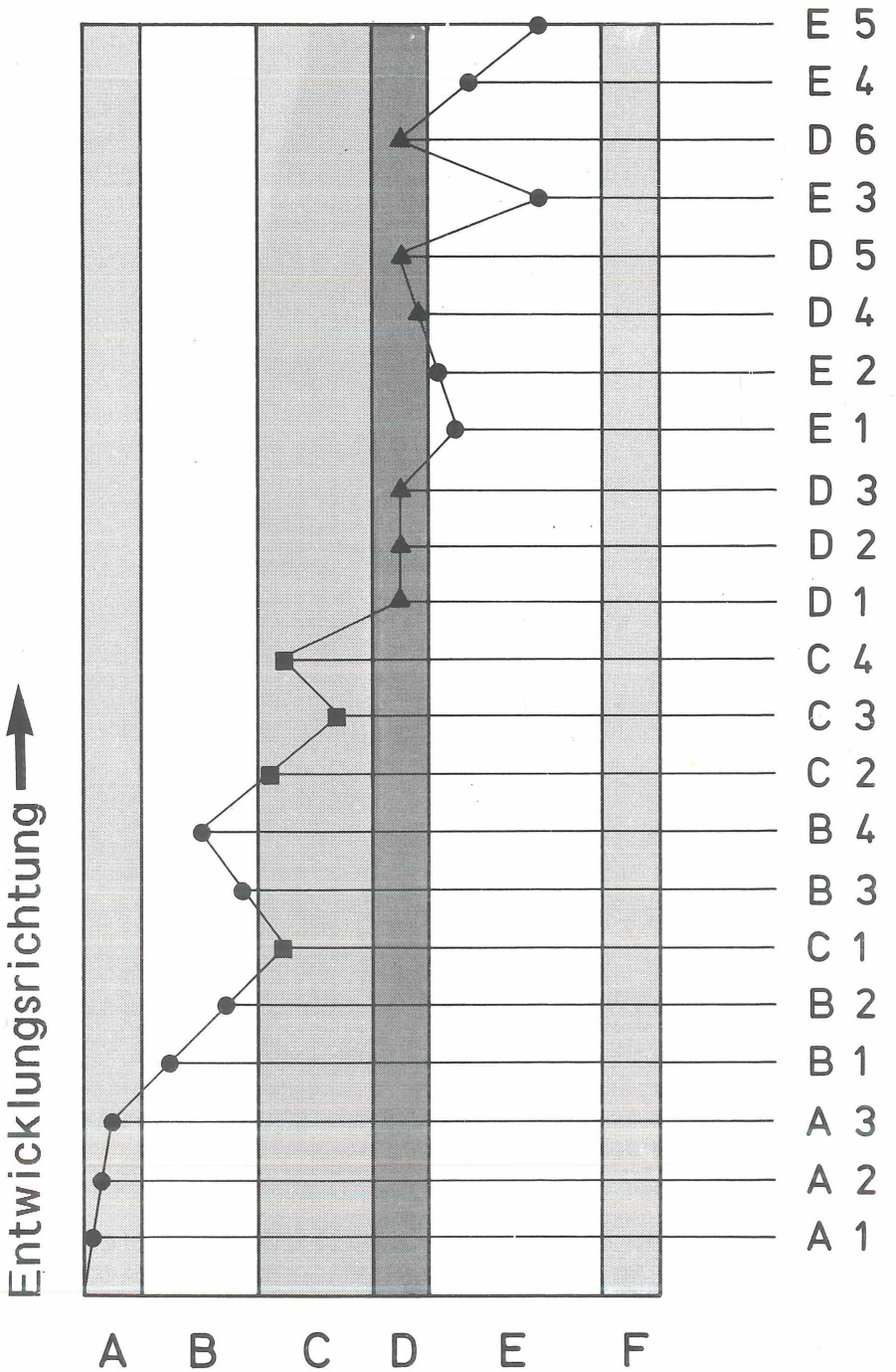


Abb. 7: Schema für einen Existenzverlauf eines „Merkmals" zunächst im Wechsel zwischen „ursprünglicher Merkmalsanlage" (B) und Existenz (C) sowie nachfolgend zwischen abgewandelter Existenz (D) und „sekundärer Merkmalsanlage" (E). Näheres im Text.

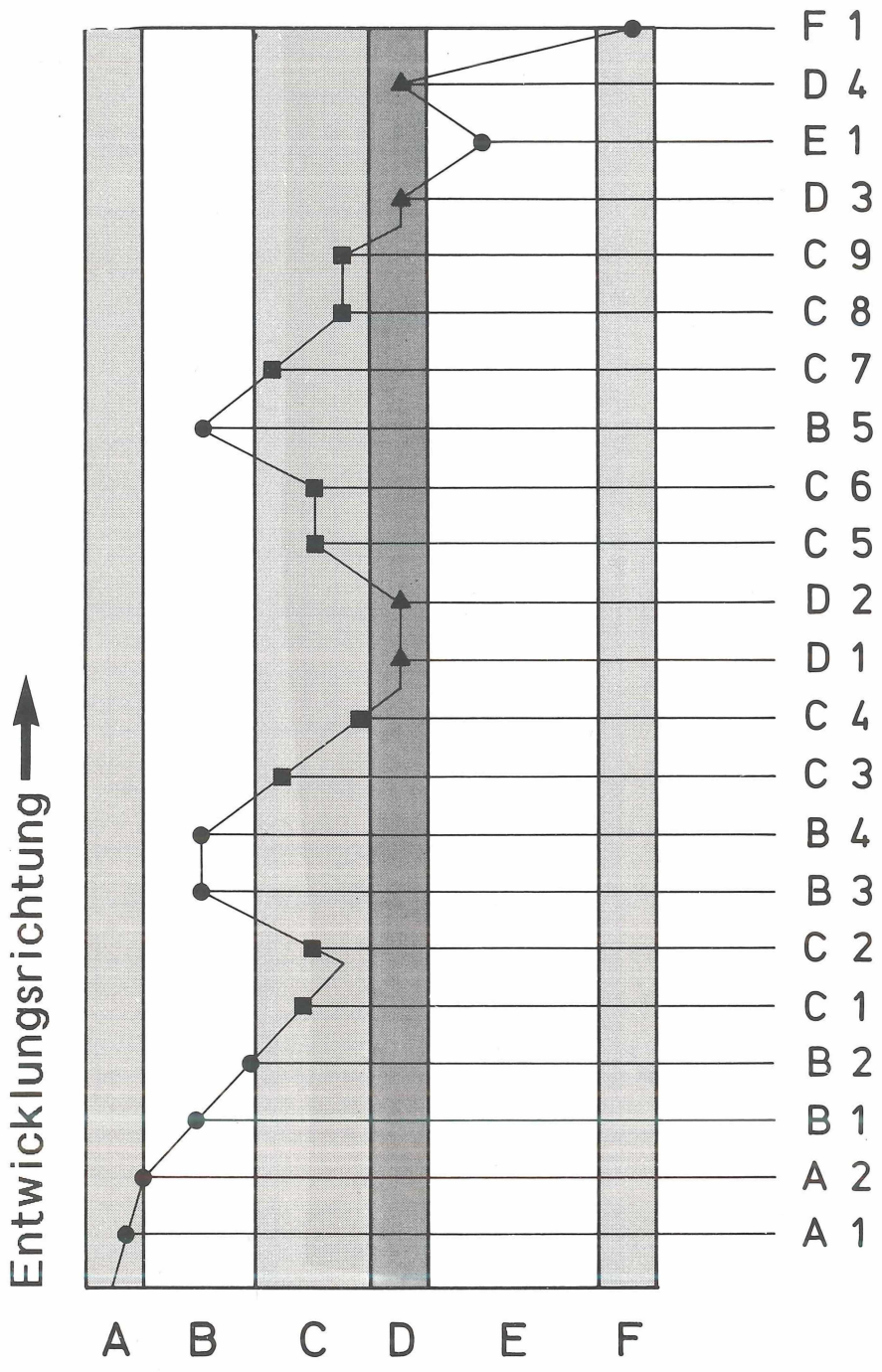


Abb. 8: Schema für einen Existenzverlauf eines „Merkmals" vorwiegend im Wechsel zwischen „ursprünglicher Merkmalsanlage" (B). Existenz (C) sowie abgewandelter Existenz (D). Näheres im Text.

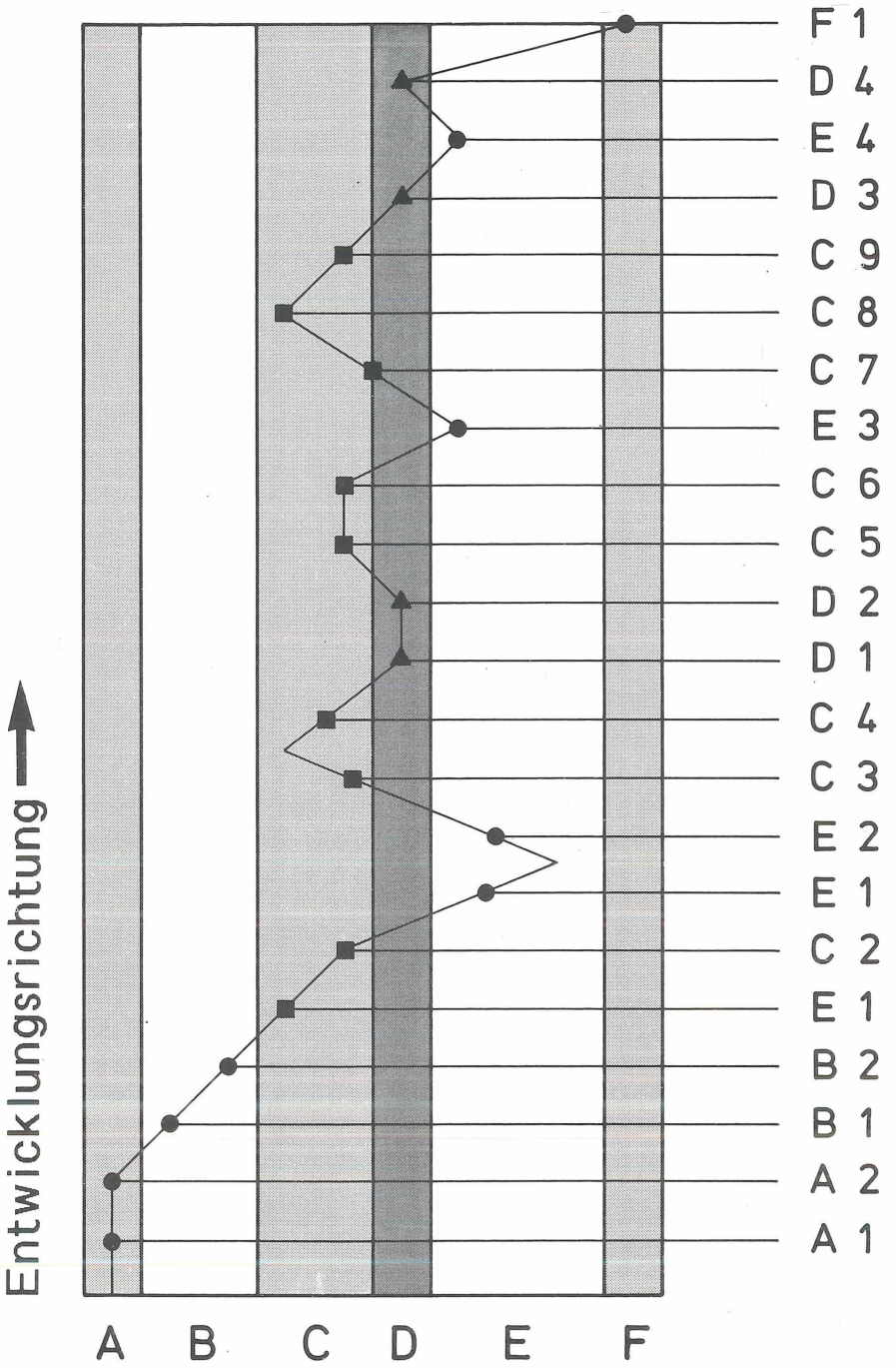


Abb. 9: Schema für einen Existenzverlauf eines Merkmals vorwiegend im Wechsel zwischen Existenz (C), abgewandelter Existenz (D) sowie „sekundärer Merkmalsanlage" (E). Näheres im Text.

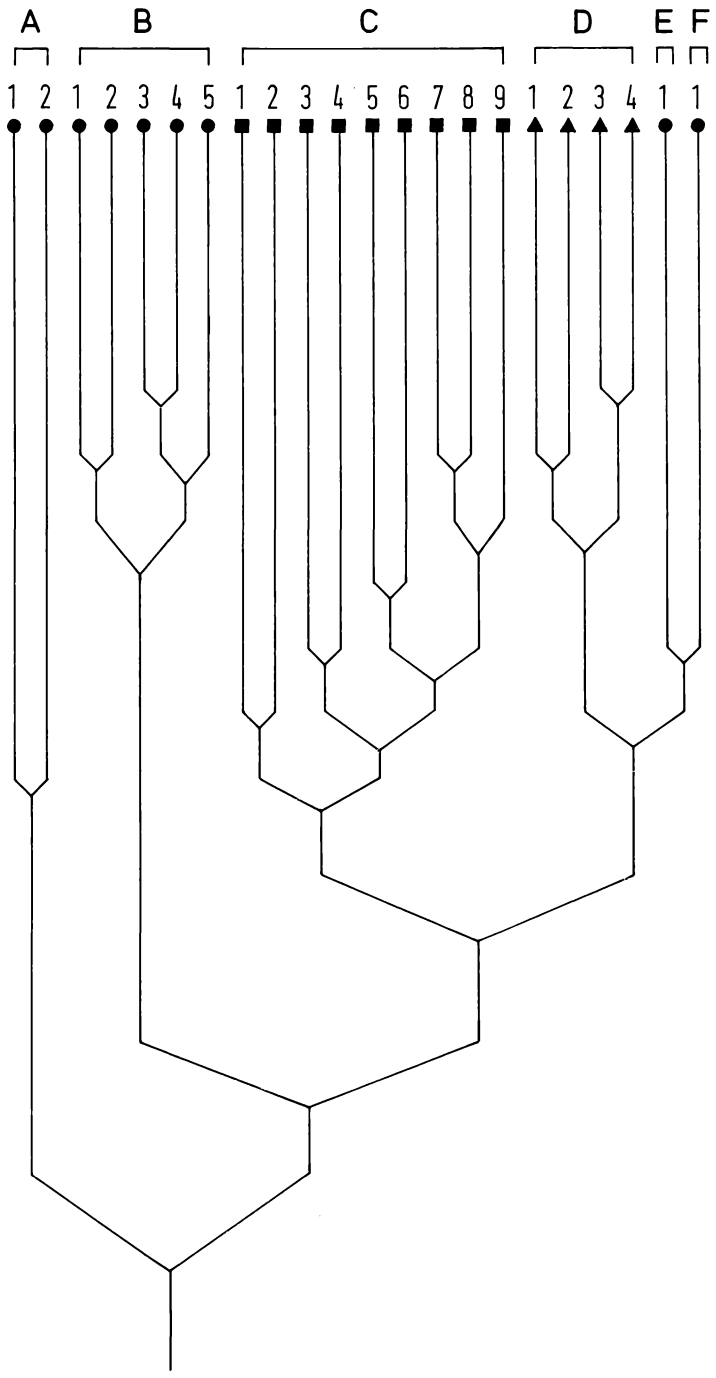


Abb. 10: Darstellung der in Abbildung 8 gezeigten Fakten als Cladogramm unter Zusammenfassung aller Taxa (Zahlen) jeweils einer Feldgruppe (Buchstaben). Näheres im Text.

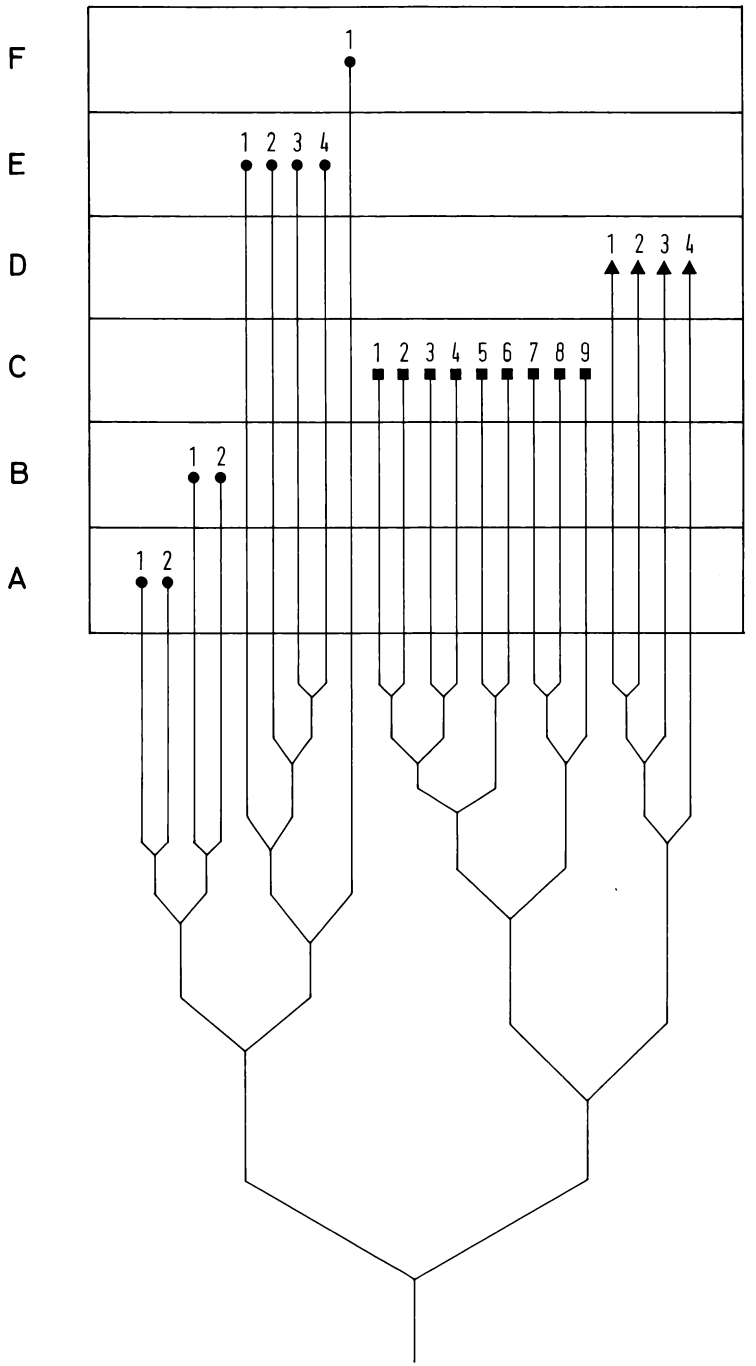


Abb. 11: Aufteilung der Taxa von Abbildung 9 in drei Gruppen (erstens: ohne Merkmal; zweitens: mit Merkmal; drittens: mit abgewandeltem Merkmal) im Rahmen eines Cladogramms. Näheres im Text.

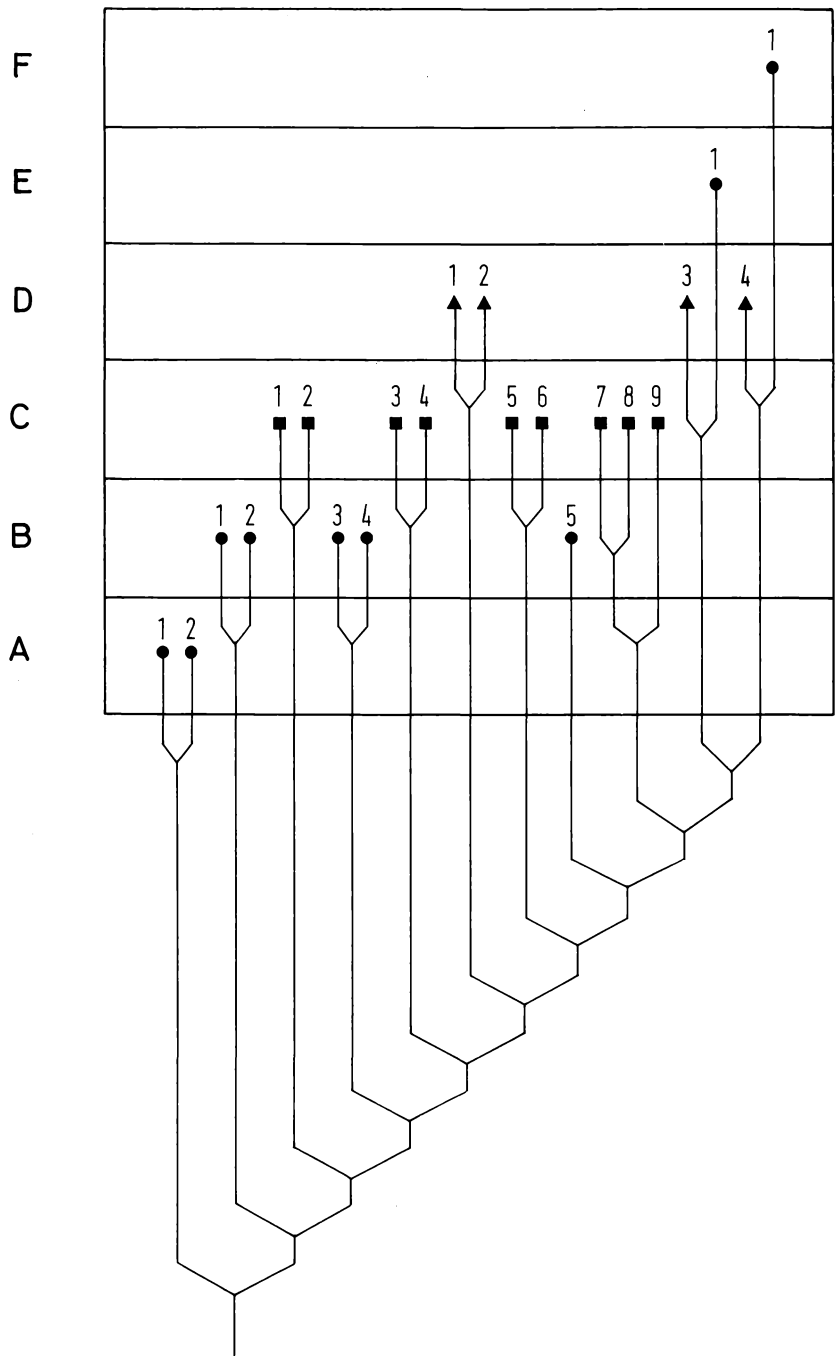


Abb. 12: Zu einem Cladogramm umfunktionierte Darstellung des Existenzverlaufs eines Merkmals der Abbildung 8. Näheres im Text.

Die kontinuierliche Abfolge der Entstehung und des Erlöschens (Existenzverlauf) eines „Merkmals"

Genau so wie man sich die Existenz zum Beispiel einer Insektenart vorstellt, welche irgendwann einmal entstanden ist und ebenso irgendwann – durch welche Gründe auch immer – wieder ausstirbt, kann man es auf das Auftreten eines Merkmals projizieren, welches im vereinfachten und schematisierten Fall in einer systematischen Kategorie auftritt und wieder verschwindet, bzw. welches auch bei einer Reihe von Arten (oder Gattungen) ausgeprägt sein kann, bei anderen hingegen nicht (Abb. 1). Beispielsweise bei der Unterfamilie Phycitinae (Lepidoptera, Pyraloidea) tritt in zahlreichen Genera bei den Männchen der Arten eine sogenannte „Knotenhornigkeit" (=Schuppenwulst nahe der Fühlerbasis) an den Antennen auf (ROESLER 1973: 9 ff., Abb. A4 – Tafelband), was einerseits bei durch eine Reihe plesiomorpher Merkmale als „primitiv" oder „niedrigstehend" eingestuften Species, andererseits bei sonst durch synapomorphe Merkmale gekennzeichneten Arten fehlt. Daß es aber bereits vor der sichtbaren Signifikanz ein Stadium gibt, in welchem das Merkmal bereits angelegt, jedoch noch nicht ausgebildet ist, und folgerichtig auch nach dem Verschwinden des Merkmals eine Phase, in der das Merkmal latent fortbesteht, bevor es endgültig erlischt, wird generell oftmals übersehen.

In dem hier vereinfacht konstruierten Fall mit einem mehr oder weniger „glatten Durchlauf" des Merkmals durch die Existenzstadien mag dies zwar von völlig untergeordneter Bedeutung sein, führt aber in komplizierter ablaufenden Vorgängen – und dies sind in der Natur praktisch alle Abläufe – zu fatalen Mißdeutungen und absolut falschen Schlüssen und Ergebnisfolgen, wie im folgenden noch gezeigt werden wird.

Der Existenzverlauf eines „Merkmals" durch Materialisierung und Rematerialisierung.

Gerade die Entomologen müssen bei praktisch allen Untersuchungen zur Stammesgeschichte einer systematischen Kategorie ohne oder fast ohne die Hilfsmittel auskommen, auf die sich beispielsweise die Vertebratologen stützen können: die Fossilien (Abb. 2). Von den vielen Versuchen, auch ohne Fossilien sinnvolle Resultate zu erzielen, sei hier nur die HENNIG'sche Schule (HENNIG 1950, 1957, 1969, ALBERTI 1981, u. a.) genannt, durch welche die stammesgeschichtlichen Forschungen einen bedeutungsvollen Aufschwung genommen haben. Nach anfänglichen Definitionsschwierigkeiten gehen die meisten zeitgenössischen Autoren davon aus, daß eine systematische Kategorie, sei es zum Beispiel eine Art, Gattung oder ein anderes Taxon, aufgrund der „Kombination ursprünglicher (plesiomorpher) und/oder hochentwickelter (abgewandelter – apomorpher) Merkmale" zu beurteilen ist, wobei jeweils mindestens zwei ursprüngliche (symplesiomorphe) bzw. hochentwicklete (synapomorphe) Merkmale als Gruppen einander gegenüberstehen sollten, um das dadurch aufgestellte „Schwestergruppenverhältnis" zweier Taxa als abgesichert betrachten zu können (siehe z. B. KÖNIGSMANN 1976, KRISTENSEN 1975, 1981, ALBERTI 19881, NAUMANN 1977, SCHLEE 1971, TARMANN 1979, ROESLER 1973, 1978).

Eine weitere wesentliche Schwierigkeit kommt für die entomologische Fachrichtung noch hinzu: Phylogenetisch orientierte Untersuchungen sollten auf einer abgesicherten Basis der Grundwissenschaften, nämlich der Taxonomie (grammatikalisch eigentlich Taxionomie) aufbauen. Aber selbst hier reichen die zur Verfügung stehenden Fakten oftmals nicht aus, klare Definitionen auszuarbeiten. Um beispielsweise monographische Revisionen (z. B. „Microlepidoptera Palaearctica") abschließen und publizieren zu können, sind die Taxomonen vielfach darauf angewiesen, anstelle des von etlichen Autoren (u. a. LÖVE 1964, PETERS 1970, BONIK,



Abb. 2: Von dem wenige Stunden vor der Aufnahme verendeten, malayischen Tagfalter war am darauffolgenden Tag absolut nichts mehr vorhanden (Ameisen, tropischer Platzregen). Fossile Insekten gibt es fast nur als Einschlüsse.

GUTMANN & LANGE-BERTALOT 1978) geforderten „biologischen Artkonzeptes" das „typologische Artkonzept" (Definitionen bei ROESLER 1978) anzuwenden, da von „typologisch klar definierbaren Species" sehr oft überhaupt keine biologischen Fakten vorliegen; selbst wenn zahlreiche Angaben zu den ersten Ständen und der Lebensweise einer Art vorhanden sind, kann in den seltensten Fällen auch davon ausgegangen werden, daß die vorliegende als solche definierte Art auch eine abgesicherte, isolierte „Fortpflanzungsgemeinschaft" ist.

Um die Absicherung der typologisch (weil zwangsläufig) festgelegten Arten auf eine breitere Basis zu stellen, wendet der Autor seit längerem anstelle der leicht irreführenden dichotomen Bestimmungstabellen (MALICKY 1979) sogenannte Gitterschemata an, in welchen die eine Species besser definierenden „Merkmalskombinationen" herausgearbeitet und abgelesen werden können (ROESLER 1978, ROESLER & KÜPPERS 1979, 1981, ROESLER 1986).

Den Abbildungen 3 bis 5 ist gemeinsam, daß bei dem jeweiligen fiktiven Existenzverlauf eines „Merkmals" dieses in einer ganz bestimmten Folge an den gleichen lokalisierten Stellen (C1 und C9) im Feldbereich C, welcher die signifikante, optisch sichtbare Materialisierung des Merkmals markiert, auftritt; verschieden ist jeweils lediglich die Richtung der Rück- (in den Feldbereich B) oder Weiterentwicklung (in den Feldbereich E).

Die schematisiert dargestellte Entwicklungslinie in der Abb. 3 zeigt fiktiv, daß ein „Merkmal" zunächst angelegt wird (B1 bis B3) und erstmalig mit C1 und C2 sichtbar in Erscheinung tritt, daraufhin verschwindet, dabei als „ursprüngliche Anlage" (B4, B5) erhalten bleibt, und mit C3 bis C6 sich wieder optisch manifestiert. Dieser Vorgang wiederholt sich noch zweimal, erstens mit C7 und C, zweitens mit C9, wobei immer die „ursprüngliche Anlage" (B6 sowie B7) fortdauert. Konkretisiert könnte dies für das bereits schon erwähnte Merkmal „Knotenhornigkeit" bei den Phycitinae (was im folgenden als Merkmalsgruppe aufgefaßt wird, da sich der Schuppenwulst an der männlichen Antenne in diverse Einzel- und Teilmerkmale

zerlegen läßt, die unabhängig voneinander jeweils auch verändert auftreten können) gelten, wobei die einzelnen Markierungen auf der Entwicklungslinie (z. B. A2, C1, usw.) als Genera anzusehen sind; in der Tat tritt bei den Phycitinen der männlichen Antennen-Schuppenwulst an verschiedenen Stellen im System der Unterfamilie auf, jedoch konnte aufgrund der noch fehlenden Kenntnisse bislang nicht geklärt werden, ob der Verlauf ähnlich oder gleich vonstatten gegangen ist, wie es im fiktiven Verlauf am Beispiel der Abb. 3 vorgestellt wird.

Sind also die Kenntnisse über den tatsächlichen Ablauf einer solchen Entwicklung, wie eben geschildert, noch zu unzureichend, könnte auch ein Existenzverlauf für die „Knotenhornigkeit" bei den Phycitinae angenommen werden, wie es in der Abb. 4 dargestellt wird. Hier wäre die Entwicklung einen Schritt weitergegangen, indem das „Merkmal" nach seiner Entstehung (B1 bis B3) und Materialisierung (C1 und C2) weiter in die Richtung des Erlöschens sich entwickelt hätte (E1, E2), dann „umgekehrt" wäre, sich dabei rematerialisiert hätte (C3 bis C6), erst nur mit einer Tendenz (zwischen C3 und C4) und schließlich tatsächlich in die unsichtbare „ursprüngliche Anlage" (B4), um dann erst nach einer erneuten Wiederholung des gerade geschilderten Verlaufs (C7, C88 – E3 – C9) endgültig mitsamt seiner Anlage (F1 bis F4) unterzugehen. Für den Taxonomen, der nur an dem Vorhandensein bzw. Fehlen des untersuchten „Merkmals" interessiert ist, mag der unterschiedliche (hier fiktive) Entwicklungsverlauf von Abb. 3 und 4 von unerheblicher Bedeutung sein, nicht aber für den an der tatsächlichen Phylogenie Interessierten, worauf später in dieser Arbeit noch zurückgekommen werden muß.

Die gleiche Entwicklung, wie in den beiden besprochenen Abb. 3 und 4 dargestellt, jedoch aus einer wieder anderen Sicht, wird in der Abb. 5 aufgezeigt. Hier wird mehr der Charakter des „Merkmals" verdeutlicht, daß das „Merkmal" (fiktiv) von Anfang seiner Manifestation an eine Tendenz zum Erlöschen hin zeigt, dabei allerdings ebenso lange und mit den gleichen Unterbrechungszeiten im Verlauf seiner Existenz vorhanden ist wie in den beiden vorangegangenen Beispielen. Dieser letzte Verlauf kann insofern von besonderer Bedeutung werden, wenn man nicht nur die Tendenz zu einem unwiederbringlichen Erlöschen und Verschwinden des „Merkmals" vor Augen hat, sondern auch die Möglichkeit, daß das Merkmal unter Umständen gar nicht verschwinden muß, sondern sich auch ab- und verwandeln kann in eine noch erkennbare Fortentwicklung (wie etwa eine bloße Verkomplizierung aller oder von Teilstrukturen des Merkmals) oder zu einem völlig neuen Gebilde, welches mit dem vorhergehend vorhandenen „Merkmal" gar nicht mehr gemein zu haben scheint (dies besonders in solchen Fällen, wenn irgendwelche Zwischenstadien verloren gehen (keine Fossilien!) und letztendlich nur noch Anfangs- und Endprodukt bei der Beurteilung vorliegen). Diese letzten Betrachtungen leiten über zu den nächsten Kapiteln und werden im folgendn vertieft.

Die kontinuierliche Abfolge der Entstehung und Abwandlung (Existenzverlauf) eines „Merkmals".

Fiktiv wird die Entstehung und Entwicklung eines „Merkmals" (wobei nochmals erinnert wird, daß hier „Merkmal" mehr als Begriff aufzufassen ist, der je nach den Gegebenheiten verschiedene Bedeutung oder Funktion innehaben kann) in der Abb. 6 projiziert, wobei sich letztlich drei Blöcke gegenüberstehen, nämlich die Gruppe A + B ohne sichtbares Merkmal (in B ist die Anlage zwar vorhanden, aber optisch noch nicht feststellbar), dann die Gruppe C mit manifestierter Materialisierung des „Merkmals" und schließlich die Gruppe D mit abgewandeltem (weiterentwickeltem) „Merkmal". Sind – wiederum nur fiktiv angenommen – nur diese drei Gruppen faktisch und typologisch untersuchbar, ergibt sich für den die Evolution der zu untersuchenden systematischen Kategorie im Auge habenden Taxonomen insbesondere dann eine günstige Ausgangsposition, wenn das „Merkmal" jeweils aus mindestens zwei

betroffenen Merkmalstellen mit gleicher Entwicklungsrichtung besteht, so daß aufgrund der Symplesiomorphien bzw. Synapomorphien ein überzeugendes Cladogramm erstellt werden kann. Wenngleich in der Literatur gerade diese Sachverhalte allenthalben angetroffen werden, muß doch davon ausgegangen werden, daß in der Natur ein solcher gerader und „zielstrebiger" Weg wohl in den seltensten Fällen eingeschlagen worden ist. Auf jeden Fall ist stets dann äußerste Vorsicht vor vorschnellen Schlüssen geboten, wenn über die Biologie und Lebensweise der untersuchten Taxa nur ungenügende Kenntnisse vorliegen. Erfahrungsgemäß besteht weiterhin die große Gefahr, daß solche „ungesicherten" Fakten dann aus der Literatur als „grundlegende Voraussetzungen" für weitergehende Untersuchungen übernommen werden. Konkrete Beispiele hierfür werden am Schluß der vorliegenden Arbeit diskutiert.

Der Existenzverlauf eines „Merkmals" durch Materialisierung, Abwandlung und Rematerialisierung.

Den weiteren Betrachtungen liegen zunächst wieder fiktive Evolutionsabfolgen von „Merkmalen" (bzw. Merkmalskombinationen) zugrunde, welche in drei schematisierten Abbildungen dargestellt werden, womit zusätzlich verdeutlicht wird, wie groß die Kenntnislücken auf dem Gebiet der entomologischen Untersuchungen stammesgeschichtlicher Beziehungen vieler systematischer Kategorien leider immer noch klaffen.

In der Abb. 7 wird gezeigt, daß ein „Merkmal" zunächst entsteht (B), sich mit C1 nur kurzfristig manifestiert und in den Status der unsichtbaren „ursprünglichen Anlage" (B) zurückfällt, anschließend wiederum optisch existent erscheint (C), danach durch Weiterentwicklung (D) abgewandelt auftritt und in der späteren Abfolge im Wechsel zwischen „sekundärer Merkmalsanlage" (E) (also nur optisch nicht präsent) und Rematerialisierung (D) hin und her tendiert. Eine solche Entwiclung wurde gewissermaßen vom Autor aufgrund des Vorkommens der „Knotenhornigkeit" (dem Schuppenwulst) der männlichen Antenne jetzt speziell nur innerhalb der Subtribus Phycitina (Lepidoptera, Pyraloidea, Phycitinae) nachempfunden. Beweisen läßt sich dies jedoch nicht, da exakte Nachforschungen über die Entstehung der „Knotenhornigkeit" der männlichen Antennen bei den Phycitinae noch ausstehen. Wie bereits schon erwähnt, handelt es sich bei der Erscheinung der antennalen Schuppenwülste um Merkmalskombinationen, so daß die Klärung der Verhältnisse der teils verschieden stark evoluierten Merkmalsanteile wesentliche Aufschlüsse über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der gesamten Unterfamilie Phycitinae zu erbringen vermögen.

Den folgenden Abb. 8 und 9 liegen die gleichen Konzeptionen bezüglich des optisch existenten „Merkmals" und dessen Abwandlung zugrunde, wobei von den vielen möglichen Evolutionsabfolgen lediglich zwei fiktiv als Beispiele herausgegriffen werden, um die Problematik zu verdeutlichen, wie mannigfach sich die Faktoren „Merkmalskomplex", Zeit und Taxon auf dem hier schematisierten Feld „Existenzskala" bewegen lassen. Und der Verlockung, unbewußt sich dazu verleiten zu lassen, solche Bewegungen de facto auch in gewünschte Richtungen gleiten zu lassen, mag schon mancher Phylogenetiker nachgegeben haben, wie diversen Kritiken aus der Literatur entnommen werden kann.

Nach der Entwicklung und dem Aufbau (zwischen A2 und B2) der Merkmalsanlage in Abb. 8 ist das „Merkmal" schließlich manifestiert (C1, C2), wird dann in der weiteren Zeitabfolge wieder unterdrückt, bleibt jedoch in seiner „ursprünglichen Merkmalsanlage" bestehen (B3, B4), manifestiert sich erneut (C3, C4) und wird anschließend abgewandelt (weiterentwickelt) (D1, D2); danach taucht das ursprüngliche Merkmal wieder auf (C5, C6), welches nach einer kurzen, erneuten Unterdrückungsphase mit latent vorhandener „ursprünglicher Merkmalsanlage" (B5) sich erneut optisch manifestiert (C7 bis C9) sowie wieder weiterentwickelt resp. abwandelt (D3); das abgewandelte Merkmal taucht letztendlich nach einer

kurzen latenten Phase mit unsichtbarer „sekundärer Merkmalsanlage" (E1) nochmals auf (D4), bevor es endgültig mitsamt seiner Anlage für immer und unwiederbringlich verschwindet.

Die Entwicklung, wie eben beschrieben, könnte bei ausschließlicher Kenntnis der Merkmals-Existenzfelder C und D (also in Unkenntnis über die Feldbereiche A, B sowie E und F) zum Beispiel mangels Fossilien auf dem entomologischen Sektor, auch so abgelaufen sein, wie es fiktiv in der Abb. 9 aufgetragen worden ist: Dementsprechend wäre das entwickelte (B1, B2) und materialisierte Merkmal (C1, C2) und anschließend abgewandelt (D1, D2) sowie im weiteren Verlauf in das ursprüngliche Merkmal zurückverwandelt (C5, C6) („Phylogenetisch altes Kleid"), bevor es kurzzeitig von der Bildfläche verschwand (E3); da aber die „sekundäre Merkmalsanlage" noch vorhanden war, konnte sich das Merkmal erneut manifestieren (C7 bis C9), um in der Endphase den gleichen Entwicklungsweg zu zeigen wie in der vorangehenden Abbildung 8.

Die in den bisherigen Abbildungen dargestellten Entwicklungsreihen (Abfolgen, Verläufe) wirken zunächst einfach und übersichtlich. Dies ist beabsichtigt, da der dahinterstehende Zweck, die Verdeutlichung der Problematik, als der bisher wesentlichste Gesichtspunkt galt. Jedes Merkmal, bzw. jede Merkmalsgruppe oder Merkmalskombination, hat sich eigenständig entwickelt und geformt. Die Insekten als im zoologischen System allgemein als ziemlich hochentwickelt angesehene Gruppe zeigen – allgemein und spezifiziert – eine unübersichtliche Vielzahl von Merkmalen, deren Entwicklung sich nicht nur kompliziert darstellt, sondern auch teils zeitlich verschoben, ineinandergeschachtelt, voneinander abhängig sowie unter Umständen an andere Gegebenheiten gekoppelt oder durch wieder andere Faktoren beeinflußt. Hinzu kommen die ungenügenden Kenntnisse über sehr viele Bereiche aus dem Wesen und Leben vieler Insektengruppen, was zudem viele Entomologen (im Gegensatz z. B. zu den Vertebratologen) zwingt, zunächst Grundlagenforschung (Taxonomie) und Artenerfassung (Bestandsaufnahme) zu betreiben, bevor an die angewandte Forschung (z. B. Phylogenie) herangegangen werden kann. In Anbetracht der gewaltigen zu bewältigenden taxonomischen „Vorarbeiten" (momentan sterben die Arten schneller aus, als sie erfaßt werden können) bleibt dies erfahrungsgemäß nur ein Traum.

Diskussion über die Entwicklungsgeschichte eines „Merkmals" und dessen Wertung in Evolutionskonzepten.

Mit Hilfe der Darstellungsform von Cladogrammen wird versucht, herausgearbeitete bzw. hergeleitete stammesgeschichtliche Beziehungen oder Gegenüberstellungen optisch günstig darzustellen (was aufgrund der Ähnlichkeit vielfach dazu geführt hat, Cladogramme mit „Stammbäumen" zu verwechseln); an der Basis einer Verzweigung stehen dann jeweils sogenannte Schwestergruppen, die sich entsprechend durch Symplesiomorphie bzw. Synapomorphie gegenseitig charakterisieren.

In dem für diese Arbeit fiktiv konstruierten Fall wird unter Zugrundelegung des Existenzverlaufs eines „Merkmals" der Abb. 8 ein Cladogramm (Abb. 10) aufgestellt, wobei davon ausgegangen werden muß, daß nicht ohne weiteres unterschieden werden kann, ob ein Merkmal aus einer „ursprünglichen Merkmalsanlage" rematerialisiert worden ist. Daher müssen zwangsläufig alle Taxa mit optisch manifestiertem Merkmal (C1 bis C9) zu einer Gruppe zusammengefaßt werden, wobei die Reihenfolge dadurch durchaus arithmetisch richtig erreicht werden kann, wenn weitere, ebenfalls evoluierte Merkmale anderer Art in die jeweiligen Bewertungsuntersuchungen mit einbezogen werden können, und sich damit ein „cladogrammatischer Aufbau" ergibt. Das Gleiche gilt selbstredend für die Gruppe der Taxa mit abgewandeltem Merkmal (D1 bis D4). Wesentlich schwieriger gestaltet sich die Situation für

die diversen Gruppen ohne sichtbar ausgebildetes Merkmal (A, B, E und F). Nur in dem Extremfall, wenn überragend viele, ganz offensichtliche und markant hochentwickelte zusätzliche Merkmale die Bedeutung des gerade untersuchten Merkmals als phylogenetisch untergeordnet erscheinen lassen, dürfte es möglich sein, die in der Abb. 10 figürlich dargestellte Verteilung im Cladogramm zu erreichen, die dann den (fiktiv) tatsächlichen Voraussetzungen entspräche.

Ansonsten ist mit ziemlicher Sicherheit davon auszugehen, daß es etwa zu einer Darstellungsform kommen könnte, wie es die Abb. 11 zeigt, die speziell die Situation aus dem Existenzverlauf eines Merkmals der Abb. 9 wiedergibt. Hier sind die Taxa ohne optisch erkennbares Merkmal zu einer Gruppeneinheit zusammengerückt, wobei auch hier durchaus zugestanden werden kann, daß die verschiedenen Teilgruppen aufgrund imaginärer, hier nicht näher definierter Merkmale oder Merkmalsgruppen in der Art und Weise voneinander getrennt werden können, wei es in der Abbildung vorgenommen worden ist; ihnen stehen die Merkmalsträger als „Schwestergruppe" gegenüber, die sich dann erst als „Taxa mit Merkmal" und „Taxa mit abgewandeltem Merkmal" auseinander dividieren.

Schließlich wird mit der Abb. 12 dokumentiert, wie ein Cladogramm auszusehen hat, das sich eng an den Existenzverlauf eines Merkmals der Abb. 8 anlehnt und den ungefähren Ablauf der Entwicklungsgeschichte wiedergibt, ohne Rücksicht darauf, daß nicht alle Fakten der Entwicklung gleichermaßen bekannt sein können. Allein schon aus dieser fiktiven Konstruktion und den beiden vorherigen Cladogrammen wird erkennbar, wie unterschiedlich bei angenommenen zahlreichen Erkenntnissen die Palette der ausgestalteten Cladogramme divergieren kann. Je mehr Fakten aus der Entwicklung herausfallen, weil sie unbekannt geblieben sind oder (mangels Fossilien) bleiben werden, um so entfernter von der tatsächlichen Situation wird das Ergebnis sein, das erreicht werden kann, und um so irrealer wird auch ein entsprechendes Cladogramm ausfallen.

Wiederum war bei den letzten Betrachtungen davon ausgegangen worden, daß nur ein Merkmal, eine Merkmalsgruppe oder eine Merkmalskombination als wichtigstes einordnendes Beurteilungsmoment das entscheidende Kriterium für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Verhältnisse ist, um ein möglichst klares Bild der Problematik zeichnen zu können.

Eingangs der Arbeit wurde erwähnt, daß unter dem Begriff „Merkmal", wie er in den vorangehenden Erläuterungen verwendet worden ist, auch beispielsweise ein „Erscheinungsbild" oder freibleibend irgendwelche andere Faktoren verstanden werden können. Dementsprechend angenommen, die Existenzfelder A bis F (in den Abbildungen) wären ganz bestimmte phänologische Erscheinungsbilder, also Phänotypen, so würden die auf den Feldern B und E verteilten Taxa mit der jeweils nur latent vorhandenen, „ursprünglichen" oder „sekundären" Merkmalsanlage des Phänotypen unter Umständen ein gleiches oder sehr ähnliches Aussehen aufweisen können wie die Taxa der Felder A und F (z. B. Dualspecies, Parallelspecies – siehe ROESLER 1979, 1987), die nicht einmal die Anlage des Phänotypen in sich tragen. Die Taxa auf dem Feld C trügen demnach die typischen (fiktiv angenommenen) Erscheinungsformen, während die Vertreter des Feldes D einen (weiterentwickelten) abgewandelten Phänotypen offenbarten.

Konkretisiert und fiktiv übertragen auf die Papilionidae (Lepidoptera, Ritterfalter) – hier wieder sehr vereinfacht – würde dies unter Heranziehung der Abb. 12 folgenden Sachverhalt ergeben: Die Taxa B1 und B2 dürften das Aussehen haben, wie das weiter entfernte Taxa B5; des weiteren wäre es aufgrund des vorstehend Gesagten möglich, daß auch die Taxa E1 und F1 einen genau so ausgebildeten oder sehr ähnlich gestalteten Habitus zeigen wie alle drei vorgenannten (B1, B2, B5). Kommt nun noch eine andere Eigenschaft, nämlich die Genießbarkeit bzw. Ungenießbarkeit der entsprechenden Vertreter hinzu, so ergeben sich interessante Aspekte. Angenommen, die Taxa B1, B2 und B5 leben von giftigen Pflanzen und können dies aber durch Ablagerung im eigenen Körper kompensieren (werden dadurch nun aber selbst gif-

tig), während die Taxa E1 und F1 an ungiftigen Pflanzen vorkommen und dementsprechend selbst ungiftig sind. Nun brauchen alle Taxa nur noch im gleichen Habitat vorkommen, um ein Beispiel für Mimkry (ROESLER 1977, KÜPPERS 1977) abgeben zu können, wie es etwa für *Atrophaneura coon* sowie A. nox (als jeweil giftiges Vorbild) und *Papilio memnon* (ungiftiger Nachahmer) (KÜPPERS 1977) auch tatsächlich existiert. In Wirklichkeit muß Mimikry als Erklärung in diesem speziellen Fall abgelehnt werden, da die einzelnen Taxa untereinander verwandt sind und, ob giftig oder nicht, durchaus „phylogenetisch alte Kleider" zu rematerialisieren vermögen (ROESLER 1977, 1987). Dieses Beispiel mag Pate stehen für viele weitere, wie auch immer geartete Sachverhalte (Beispiel in der angegebenen Literatur), je nachdem die in den Abbildungen dieser Arbeit anstelle der „Merkmale" (in den Feldbereichen A bis F) interpretierten Aussagemöglichkeiten werden.

Wie gezeigt worden ist, sollte eine nachweisbare und existente Gegebenheit nicht vorschnell phylogenetisch „bewertet" werden, sondern zunächst sorgfältig auf ihre Entstehungsgeschichte hin untersucht sein, da sonst die eigentlichen, richtungsweisenden und entscheidensten Kriterien für mögliche, entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge nicht nur übersehen, sondern weiterhin auch sehr leicht fehlinterpretiert werden.

Literaturverzeichnis

ALBERTI, B. (1955): Über Dualspezies, Artspaltung und Monophylie. – Dt. ent. Z., (N.F.) **2**: 211–224; Berlin.

ALBERTI, B. (1981): Über Wesen und Aussagegrenzen der „Phylogenetischen Systematik" von HENNIG, untersucht am Beispiel der Zygaenidae (Lepidoptera). – Mitt. Münchner ent. Ges., **71**: 1–31,2 Abb.; München.

AX, P. (1984): Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. – 349 S., 90 Abb.; Stuttgart: Fischer

BESSEY, C. E. (1908): The taxonomix aspect of the species. – Amer. Naturalist, **42**: 218–224; Lancaster

BLACKWELDER, R. E. (1967): Taxonomy. – 698 S.; New York

BLOCH, K. (1956): Zur Theorie der naturwissenschaftlichen Systematik (unter besonderer Berücksichtigung der Biologie). – Acta Biotheorectica, **7**: 138 S.; Leiden

BOCK, W. (1969): Comparative morphology in systematics. – In: Systematic Biology: 411–448, Washington

BONIK, K., GUTMANN, W. F. & LANGE-BERTALOT, H. (1978): Merkmale und Artabgrenzung: Die Vorrangigkeit evolutionstheoretischer und biologisch-ökologischer Erklärung in der Taxonomie. – Naturu. Museum, **108**: 33–64, 4 Abb,; Frankfurt a. M.

BORGMEIER, T. (1957): Basic questions of systematics. – Syst. Zool., **6**: 53–69; Lawrence, Kans.

CAIN, A. J. (1959): Taxonomic concepts. – Ibis, **101**: 302–318, London

CROWSON, R. A. (1870): Classification and biology. – 350 S., London

DARWIN, C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for live. – 502 S., London

DOBZHANSKY, Th. (1950): Mendelian populations and their evolution. – Amer. Nat., **84**: 401–418, Salem, Mass.

GISIN, J. (1964): Synthetische Theorie der Systematik. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., **2**: 1–17, Hamburg

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – 379 S., Berlin: Dt. Zentralverlag

HENNIG, W. (1957): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. – Beitr. Ent., **3** (Sonderheft): 1–85, Berlin

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. – Senckenberg-Buch **49**, Frankfurt a. M.

HUXLEY, J. S. (1940): The New Systematics. – 583 S., Oxford

HUXLEY, J. S. (1945): Evolution. The Modern Synthesis. – 4. Aufl., 645 S., London

KÖNIGSMANN, E. (1976): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. – Dt. ent. Z., N. F., **23**: 253–279, Berlin

KRISTENSEN, N. P. (1981): The phylogeny of hexapod „orders". A critical review of recent accounts. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., **13**: 1–44, Hamburg

KRISTENSEN, N. P. (1981): Phylogeny of insect orders. – Ann. Rev. Entomol., **26**: 135–157, London

KÜPPERS, P. V. (1977): In: ROESLER, R. U. & KÜPPERS, P. V.: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras. Teil 6: Betrachtungen zum Problemkreis „Mimikry" am Beispiel südostasiatischer Insekten). – B) Zur Problematik der BATES'schen Mimikry bei *Papilio memnon* L. und seinen „Vorbildern". – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **36**: 135–151, Karlsruhe

LÖVE, A. (1964): The biological species concept and its evolutionary structure. – Taxon, **13**: 33–45, Utrecht

MALICKY, H. (1979): Wie nützlich sind dichotome Bestimmungstabellen? – Ent. Z. Frankf. a. M., **89**: 33–41; Stuttgart

MALZ, H. (1970): Muß die paläontologische Systematik „umfunktioniert" werden? – Aufsätze u. Red. Senckenberg. Naturforsch. Ges., **17**: 1–30, Frankfurt a. M.

MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. – 334 S., New York

MAYR, E. (1957): The species problem. – Publ. Assoc. Advancement Sci., **50**: 1–395, New York

MAYR, E., (1963): Animal species and evolution. – 797 S., Cambridge, Mass.

MAYR, E. (1965): Classification and phylogeny. – Amer. Zoologist, **5**: 165–174; Utica, New York

MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution (aus dem Englischen von HEBERER).–Hamburg

MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik (aus dem Englischen von KRAUS). – Hamburg

NAUMANN, C., (1977): Stammesgeschichtliche und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae), – Mitt. Münchner ent. Ges., **67**: 1–25, München

OSCHE, G., (1960): Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden. – Verh. dt. Zool. Ges. (Bonn), **1960**: 329–348, Leipzig

PETERS, D. S. (1970): Über den Zusammenhang von biologischem Artbegriff und phylogenetischer Systematik. – Aufsätze u. Red. Senckenberg. Naturforsch., Ges., **18**: 1–39, Frankfurt a. M.

RAGONOT, E. L., (1893 & 1901): Monographie des Phycitinae et des Galleriinae. – Mém. Lépid. ROMANOFF 7 & **8**; St. Pétersbourg

REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig

RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. – Berlin.

ROESLER, R. U., (1973): (in: AMASEL, H. G., GREGOR, F. & REISSER, H. – Hrsg.) Microlepidoptera Palaearctica, Band **4**: Phycitinae. 1. Teilband = Trifine Acrobasiina. – Textbd.: 1–752, 143 Abb., Tafelbd.: 1–137, 37 Abb. (A), 170 Taf.,

ROESLER, R. U., (1977): (in: ROESLER, R. U. & KÜPPERS, P. V.: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras. Teil 6: Betrachtungen zum Problemkreis „Mimikry" am Beispiel südostasiatischer Insekten). – A) Die verschiedenen Erscheinungsformen der Mimikry. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **36**: 113–333; Karlsruhe.

ROESLER, R. U., (1978): Die Wertigkeit von Merkmalen bei phylogenetischen Untersuchungen am Beispiel der Pyraloidea. – Nota lepidopt., **1**(3): 99–105; Karlsruhe.

ROESLER, R. U., (1979): Probleme der Zootaxonomie. Der Artbegriff. – Atalanta, **10**: 110–144, 10 Abb.; Würzburg.

ROESLER, R. U., (1986): Merksmalsbewertungen in der Genitalstruktur für Taxonomie und Phylogenie am Beispiel der Phycitinae (Lepidoptera, Pyralidae). – Neue Ent. Nachr., **19**: 51–78, 21 Abb.; Wiesbaden.

ROESLER, R. U., (1986): Mimétisme et phylogénie. – Bull. Soc. zool. Fr., **111** (3–4): 253–259; Paris.

ROESLER, R. U., (1987): Neue Dual- und Parallelspecies zu der als *Endolasia* beschriebenen *Triaenoneura melanoleuca* (HAMPSON, 1896) comb. nov. (Lepidoptera, Pyraloidea, Phycitinae). – Atalanta, **18**: 179–194, 13 Abb., 1 Taf.; Würzburg.

ROESLER, R. U., (1987): Mimikry und Phylogenie. – Atalanta, **18**: 195–203; Würzburg.

ROESLER, R. U. & KÜPPERS, P. V., (1977): Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras. Teil 6: Betrachtungen zum Problemkreis „Mimikry" am Beispiel südostasiatischer Insekten. – A) Die verschiedenen Erscheinungsformen der Mimikry. – B) Zur Problematik der BATES'schen Mimikry bei *Papilio memnon* L. und seinen „Vorbildern". – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **36**: 113–151; Karlsruhe.

ROESLER, R. U. & KÜPPERS, P. V., (1979): Die Phycitinae (Lepidoptera: Pyalidae) von Sumatra; Taxonomie Teil A. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., Beih. **3**: 1–249, 7 Abb., 36 Taf.; Karlsruhe.

ROESLER, R. U. & KÜPPERS, P. V., (1981): Die Phycitinae (Lepidoptera: Pyralidae) von Sumatra; Taxonomie Teil B. Ökologie und Geobiologie. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., Beih. **4**: 1–282, 4 Abb., 42 Taf.; Karlsruhe.

SCHEPDAEL, J. van, (1971): Essai de délimination, de définition et d'interprétation de la notion d'espèce en Lépidoptérologie. – Linneana belgica, **5** (2): 18–56; Hal (Halle).

SCHILDER, F. A., (1952): Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. – Jena.

SCHLEE, D., (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIG's Prinzip. – Aufsätze u. Red. Senckenberg. Naturforsch. Ges., **19**; Frankfurt a. M.

SHAROV, A. J., (1965): Evulution and taxonomy. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., **3**: 349–358; Hamburg.

STAMMER, H. J., (1961): Neue Wege der Insektensystematik. – Verh. XI. Int. Kongr. Ent., **1**: 1–7; Wien.

TARMANN, G., (1979): Die *statices*-Gruppe des Genus *Procris* F. (Lepidoptera, Zygaenidae). – Mitt. Münchner ent. Ges., **68**: 45–108; München.

THOMPSON, W. R., (1962): Evolution and taxonomy. – Studia Entomol., **5**: 549–470; Petropolis.

WAGNER, W., (1962): Dynamische Taxionomie. – Ber. IX. Wanderversamml. Dt. Ent. 1961 Berl., **1962**: 43–61; Berlin.

WAGNER, W., (1962): Dynamische Taxionomie, angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas. – Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., **60**: 111–180; Hamburg.

WILLMANN, R., (1985): Die Art in Raum und Zeit: das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. – 207 S., 46 Abb.; Berlin, Hamburg: Parey

(Bei der Schriftleitung eingegangen am 14. 6. 1989)

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Rolf-Ulrich ROESLER, Humboldt-Straße 12, D-6744 Kandel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der POLLICHIA

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 76

Autor(en)/Author(s): Roesler Ulrich-Rolf

Artikel/Article: Die hypothetische Bedeutung cladogrammatischer Programme von Phylogeniekonzepten am Beispiel der Insekten 133-156