

Kladistisch-molekulare Pflanzen-systematik – ein Schreckgespenst nicht nur für Hobby-Botaniker?

Botanische Verwandtschaftsforschung von Linnaeus bis heute

Von Manfred A. FISCHER

In gekürzter Form vorgetragen auf der Jahrestagung
der Fachgruppe Botanik
des Naturwissenschaftlichen Vereines für Kärnten
Klagenfurt/Celovec, am 10. November 2012

Zusammenfassung

Missverständnisse über Ziele und Methoden der Systematik und Taxonomie sowie Unkenntnis der Nomenklaturregeln sind schuld an der Ablehnung der Ergebnisse neuerer Verwandtschaftsforschung und am Ärger über „neue Namen“. Biologische Systeme sind grundsätzlich veränderlich: Neue Methoden und Theorien führen in Vergangenheit und Gegenwart zu Änderungen des Pflanzensystems. Seit Darwin soll das natürliche System ein phylogenetisches sein, das aktuelle kladistisch-molekulare System bedeutet daher keinen Bruch mit der Tradition. Die Anwendung kladistischer (phylogenetischer) Methoden in der Taxonomie offenbart allerdings gewisse Differenzen gegenüber einem um die Darstellung der Evolution bemühten System. Unterschiede zwischen traditioneller und kladistisch orientierter Taxonomie werden am Beispiel der („alten“) Ordnung Scrophulariales, der Familien Ericaceen und Plantaginaceen s. lat. sowie der Gattungen *Neottia*, *Silene* und *Veronica* erläutert. Durch einen signifikanten phänetischen Hiatus abgehobene, evolutiv innovative terminale Taxa sollten taxonomisch hervorgehoben werden und die dadurch paraphyletisch werdende ursprünglichere („ungleiche“) Schwestergruppe als das einen Grade (Organisationsstufe) repräsentierende Taxon akzeptiert, jedoch ausdrücklich als Paraphylon markiert werden (etwa mit dem griechischen Buchstaben Π).

Abstract

Cladistic-molecular plant systematics – a nightmare not only for botany enthusiasts? Exploring plant relationships since Linnaeus up to present times. Disapproval and rejection of recent taxonomic changes and irritation at „new“ names are due to generally misunderstanding the objectives and methods of plant systematics and taxonomy as well as to unfamiliarity with nomenclature. Biological systems have always been changing as a consequence of applying new methods and theories. Since Darwin, the natural system is understood to be phylogenetic. Hence, the modern „cladistic-molecular“ system means no break with the tradition. Cladistic (phylogenetic) principles, however, reveal certain discrepancies between genealogic and evolutionary taxonomy. Such differences are exemplified by the (traditional) order Scrophulariales, the families Ericaceae and Plantaginaceae s. lat. as well as the genera *Neottia*, *Silene* and *Veronica*. Crown taxa representing evolutionary innovations and distinguished by a phenetic hiatus should be taxonomically accentuated and their paraphyletic sister groups, forming grades, accepted as taxa explicitly marked as paraphyletic (e.g. by the symbol Π).

Inhaltsübersicht

Einleitung	350
Was ist Systematik und Taxonomie?	350
Exkurs: Nomenklatur – ärgerlich, weil unverstanden	356
Kurzer Blick in die Geschichte der Pflanzen-systematik	362
Kladistische Methodik	396
Phylogenie und Evolution – Paraphyla und ungleiche Schwestern (Gamsheide)	400
Das kladistisch-molekularphylogenetische „moderne“ System (<i>Silene</i> , Ericaceen, Plantaginaceen)	404
Exkurs: Ähnlichkeit und Verwandtschaft in der traditionellen Taxonomie	414
Diskussion des traditionellen Systems im Vergleich mit dem kladistisch-molekularen APG-System	418
Literatur	422

Schlüsselwörter

Traditionelle und „molekulare“ Pflanzensystematik, Ähnlichkeit vs. Verwandtschaft, Kladistik, Prinzipien der Taxonomie, Prinzipien der Systematik, evolutive Taxonomie, Geschichte des Pflanzensystems, Botaniker seit Theophrast, Floristik, Nomenklatur, Angiosperm Phylogeny Group, Paraphylie, Lamiales, Scrophulariales, Scrophulariaceae, Brassicaceae, Ericaceae, Primulaceae, Salicaceae, Plantaginaceae, Antirrhinaceae, Veroniceae; *Neottia*, *Listera*, *Kalmia*, *Leiophyllum*, *Loiseleuria*, *Silene*, *Cucubalus*, *Veronica*.

Keywords

Traditional and „molecular“ plant systematics, similarity vs. affinity, cladistics, principles of taxonomy, principles of systematics, evolutionary taxonomy, history of the plant system, botanists since Theophrast, floristics, nomenclature, Angiosperm Phylogeny Group, paraphyletic taxa, grades, Lamiales, Scrophulariaceae, Brassicaceae, Ericaceae, Primulaceae, Salicaceae, Plantaginaceae, Antirrhinaceae, Veroniceae, *Neottia*, *Silene*, *Cucubalus*, *Listera*, *Kalmia*, *Leiophyllum*, *Loiseleuria*, *Veronica*.

Einleitung

Größere Veränderungen im Pflanzensystem seit rund einem Dezenium und, damit im Zusammenhang, veränderte Bedeutungen vertrauter Pflanzennamen verunsichern sowohl Botaniker (sofern sie nicht zur Minorität der Taxonomen gehören) und „Botanophile“, aber auch Gärtner und andere an Pflanzen Interessierte und eigentlich alle Benützer von Pflanzennamen. Der ohnehin schlechte Ruf der Systematik und Taxonomie leidet darunter noch mehr: Anstatt für Ordnung zu sorgen, bereitet diese „sonderbare Sorte von Botanikern“ Verwirrung und Ärger. Haben sie nichts Besseres zu tun als mit den Namen zu spielen? Der Gänsefuß eine Amaranthacee, der Ahorn ein Seifenbaumgewächs? Wieso soll die Zyk lame keine Primulacee mehr sein? Und die Asclepiadaceen und die Tiliaceen wurden abgeschafft? Seit wann ist der Ehrenpreis ein Wegerichgewächs? Wie können denn Wasserlinsen Aronstabgewächse sein? Und die Knabenkräuter heißen nicht mehr *Orchis*? Darf denn das sein? Ist das richtig? Was steckt dahinter? Erkenntnisfortschritt oder modische Wichtigtuerei? Ist es die so modern klingende „molekulare“ Systematik, die Schuld trägt an diesen Ärgernissen?

Oder ist nicht eher die weit verbreitete Unkenntnis der Grundprinzipien der Systematik und Taxonomie und Nomenklatur die Ursache jenes Unbehagens? Bezeichnen übrigens diese drei Wörter nicht dasselbe, nämlich jene ungeliebte und altmodische Wissenschaft, die ständiges Umlernen von uns fordert?

Was ist Systematik und Taxonomie?

Die *Systematik* als Teil der Biologie heißt richtig Biologische Systematik oder Biosystematik und befasst sich mit der wissenschaftlichen Beschreibung und dem Vergleich der verschiedenen Organismen – genauer: der Sippen – und erfasst deren gegenseitige Beziehungen, versucht Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten zu dokumentieren und zu deuten. Sie erforscht die organismische Vielfalt, untersucht sie nach Gesetzmäßigkeiten und ist somit Biodiversitätsforschung; seit der Mitte des 19. Jahrhunderts, seit Charles Darwin ist sie Verwandtschaftsforschung.

Eng damit verbunden ist das Bestreben, die der Mannigfaltigkeit der Organismensippen innewohnende Ordnung zu klassifizieren, in einem System abzubilden. Dies ist Aufgabe der *Taxonomie*, die somit dem Wortsinn „Systematik“ eher gerecht wird. Biosystematik und Taxonomie werden manchmal auch – unter der einen oder der anderen Bezeichnung – zusammengefasst. Wesentlich ist, dass es um die Erfassung der in der Natur vorgegebenen Ordnung, der objektiv existierenden Zusammenhänge und Beziehungen geht.

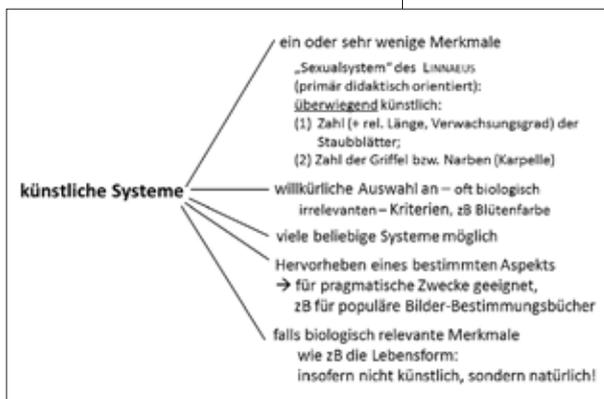
Es ist nämlich ein häufig anzutreffendes Missverständnis, dass die Systematiker die Organismen bloß „einteilen“ und sich bei dieser Einteilerei oft nicht einig sind, weswegen es zu Änderungen kommt, die dem Wunsch nach einem stabilen System, wie es etwa das System der chemischen Elemente ist, entgegenstehen. Die chemischen Elemente lassen sich nach einfachen Zahlenverhältnissen im Aufbau der Atome ordnen, das resultierende „Periodische System“ ist damit zweifellos als „natürlich“ anzusehen und daher stabil, weil es die Zusammenhänge zwischen den Elementen konkurrenzlos gut darstellt und erklärt. Ganz anders ver-

hält es sich mit dem System der Organismen, also der Mikroben, Pflanzen, Pilze und Tiere. Deren Beziehungen untereinander sind wesentlich verwickelter, und über das, was „natürlich“ ist, kann und muss man verschiedener Ansicht sein. Übereinstimmung herrscht darüber, dass die Zusammenhänge in der Evolution zu finden sind. Sind es aber die Abstammungsverhältnisse (Genealogie und Phylogenie) oder die evolutiven Errungenschaften, die Komplexität der Organe und der Organisationsstufen, sind es die Verschiedenheiten oder Ähnlichkeiten oder Gemeinsamkeiten, die für ein natürliches System maßgebend zu sein haben? Damit sind wir übrigens schon bei einem aktuellen Thema der gegenwärtigen theoretischen Taxonomie, das später zu behandeln sein wird.

Die traditionelle Unterscheidung von künstlichen und natürlichen Systemen ist in diesem Zusammenhang nach wie vor relevant (vgl. Abb. 1 und 2). Künstliche Systeme berücksichtigen ein oder wenige Kriterien, sie können bestimmten Fragestellungen genügen und auch bestimmten pragmatischen Bedürfnissen dienlich sein, entsprechen aber nicht dem generellen Ziel der Naturforschung nach einer gesamthaften Darstellung mit Berücksichtigung möglichst vieler intrinsischer Gesetzmäßigkeiten. Künstliche Taxonomien (z. B. Untergliederung von Familien und Gattungen) haben oft provisorischen Charakter, werden dort verwendet, wo noch nicht geklärt werden kann, welche Merkmale die verwandtschaftlichen Verhältnisse nachzeichnen, sie leisten etwa für Bestimmungsschlüssel gute Dienste. Um ein natürliches System anzustreben, müssen hingegen möglichst viele Kriterien erfasst werden, maßgeblich ist die „Gesamtähnlichkeit“, d. h. womöglich alle Merkmale müssen berücksichtigt werden, und als Allzwecksystem leistet ein möglichst natürliches System am ehesten auch für die („praktische“) Anwendung (Vorhersagbarkeit!) durch andere Wissensgebiete gute Dienste. Als Faustregel kann gelten: Je einfacher das System, umso praktischer handhabbar ist es zwar, aber umso weniger wissenschaftlich, weil künstlicher es ist, umso weiter entfernt ist es von einem natürlichen System, das der Stammesgeschichte und/oder Evolution gerecht wird.

Seit Entdeckung der Evolution müssen selbstverständlich Evolution und Phylogenese das entscheidende Kriterium für ein natürliches System sein. Das Evolutionsgeschehen ist vieldimensional, sehr komplex und kompliziert und immer noch weiterhin wenig erforscht. Dem natürlichen Pflanzensystem (wie ebenso den Systemen aller übrigen Organismengruppen) nähert sich die Forschung daher allmählich und wohl asymptotisch. Die Systemgeschichte offenbart, abgesehen von einzelnen Irrwegen, insgesamt deutliche Verbesserungen. Änderungen aufgrund neuer Methoden und Erkenntnisse entsprechen meist dem wissenschaftlichen Fortschritt und sind daher positiv zu beurteilen.

Abb. 1:
Was sind künstliche Systeme?



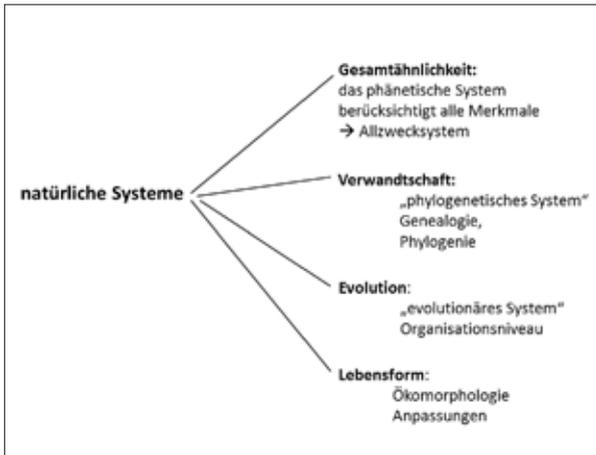


Abb. 2:
Was sind natürliche Systeme?

Tab. 1:
„Eskalation“ der Methoden der Verwandtschaftsforschung im Lauf der Wissenschaftsgeschichte der botanischen (bzw. biologischen) Systematik.

Phytographie (beschreibende Morphologie)
Vergleichende Morphologie (Homologien!)
Anatomie (Histologie)
Embryologie (bes. Entwicklung des ♀ Gametophyten) und Fortpflanzungsbiologie
Chorologie (Arealkunde)
Palynologie (Pollenkörner)
Serodiagnostik (Vergleich von Eiweißkörpern)
Cytologie (Zellorganisation, Photosynthese-Pigmente)
Karyologie (Kern: Chromosomenzahl, -struktur)
Genetik (Hybridologie; Apomixis)
Physiologie (zB C4- und CAM-Photosynthese)
Ökologie (Habitate)
Ultrastruktur (Transmissions-u. Raster-Elektronenmikroskopie)
Phytochemie (sekundäre Pflanzenstoffe: molekular!)
Phytopathologie (Parasiten)
Paläobotanik (Fossilien)
Biometrie
multivariate Rechenverfahren
Isoenzyme (Gene)
Kladistik (phylogenetische Methodik)
„molekulare“ Systematik (cpDNA, nDNA)

Nomenklatur schließlich ist keine Wissenschaft, sondern ein unentbehrliches Ordnungsinstrument – ein notwendiges Übel –, um das einst existierende und z. T. auch heute noch beängstigende Chaos der Pflanzennamen zu bändigen. Dazu dienen streng formale Regeln – nun mehr als hundert Jahre alt, wenngleich in ständiger Verbesserung begriffen. Bekanntlich sind sie festgelegt im International Code of Botanical Nomenclature (ICBN), sie haben jedoch grundsätzlich sachlich nichts mit der biologischen Wissenschaft zu tun, auch nicht mit der Taxonomie, obwohl sie mit dieser naturgemäß eng verbunden sind (vgl. Abb. 4). Die auch innerhalb der Biologen nicht selten anzutreffende Vermischung und Verwechslung mit Taxonomie führt zu unsinnigen und vermeidbaren Scheinproblemen, die dem Ruf der Taxonomie als Wissenschaft schaden.

Biologische Systematik und Taxonomie bedeuten Veränderung.

Das Pflanzensystem war schon immer in ständiger Veränderung begriffen; es bestanden auch immer mehrere Systeme nebeneinander. Gleichlautende Taxanamen hatten daher immer schon in vielen Fällen verschiedene Bedeutungen, weshalb es unerlässlich ist, das verwendete System jeweils genau anzugeben (vgl. Abb. 4).

Im letzten halben Jahrhundert waren es insbesondere die Erkenntnisse der Karyologie (Chromosomenzahlen), der Phytochemie (sekundäre Inhaltsstoffe), der Palynologie (Strukturen und Skulpturen der Pollenkornwand), der Ultrastrukturforschung (vor allem mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops), der Isoenzymforschung (die erstmals direkte Einblicke in das Genom ermöglichte) und seit etwa 20 Jahren die erstaunlichen Möglichkeiten der DNA¹-Analysen (von den Fingerprint-Techniken bis zur „Sequenzierung“, d. h. zur Analyse der Aufeinanderfolge der Basenpaare der DNA, also der Buchstaben des genetischen Codes) – alle haben jeweils taxonomische Veränderungen bewirkt. Die Tab. 1 soll diese Vielfalt der Methoden und damit der Hilfswissenschaften der Taxonomie skizzieren.

Wie in jeder Wissenschaft sind es jeweils insbesondere

¹= DNS = Desoxyribonukleinsäure

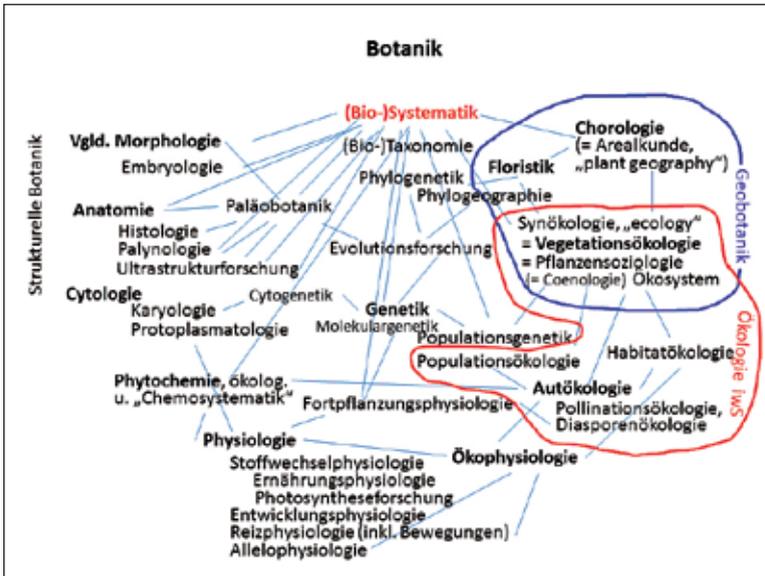
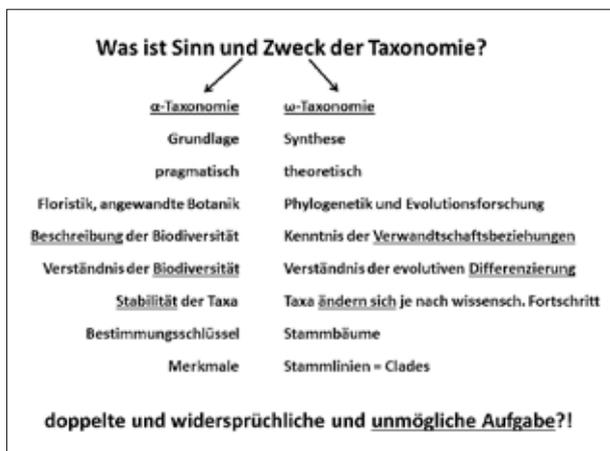


Abb. 3:
Überblick über die
Teildisziplinen der
wissenschaftlichen
Botanik.

neue Methoden, die Erkenntnisfortschritte ermöglichen, dies sind neben den neuen Techniken und Geräten in unserem Fall nicht zuletzt auch rechnerische und statistische Verfahren zur Messung der Merkmale (Biometrie) und deren Verteilung innerhalb und zwischen den Populationen und Sippen (z. B. Hauptkomponentenanalyse) sowie die Anwendung kladistischer Prinzipien zur Ermittlung phylogenetisch interpretierbarer Zusammenhänge (Konstruktion bzw. Rekonstruktion von Stammbäumen: Kladogramme und Phylogramme). Die dafür notwendigen oft sehr großen Datenmengen können auf rationelle Weise nur mit den zeitgemäßen elektronischen Rechenmaschinen bewältigt werden. Abhängig von den methodischen und technischen Möglichkeiten beruht die Verwandtschaftsforschung hauptsächlich auf den Daten aus praktisch allen Teildisziplinen der Botanik, insbesondere der strukturellen Teilgebiete Morphologie, Embryologie, Anatomie, Cytologie, Palynologie, aber auch der Physiologie, Ökologie und Genetik. Sie alle dienen der Biologischen Systematik und Taxonomie als Hilfswissenschaften, denn Systematik ist, obgleich Teilwissenschaft, gleichzeitig die Synthese der biologischen Wissenschaften. Die zentrale Stellung der Biosystematik skizziert Abb. 3. Evolutionsforschung und Biologische Systematik sind im Grunde dasselbe; erstere konzentriert sich auf die Prozesse, letztere auf deren Ergebnisse, und die Taxonomie stellt diese Ergebnisse in einem System dar.

Solche Überlegungen lassen auch das „doppelte Gesicht“ der Bio-systematik erkennen: Einerseits ist sie Synthese unseres Wissens über die Vielfalt der Organismen, andererseits bietet sie auch die Grundlage für fast alle biologische Forschung, nämlich insofern, als sie deren Objekte markiert und definiert. Diesen eigentlich einander entgegengesetzten Anforderungen an die Systematik entsprechen die recht verschiedenen Zielvorstellungen: Auf der einen Seite erforscht sie, wie die Organismen und ihre Formenfülle im Laufe geologischer Zeiten zustande gekommen



Tab. 2:
Gegenüberstellung
der beiden Auf-
gaben der Biolo-
gischen Systematik
und Taxonomie.

nicht unentbehrlich in erster Linie für die Vegetationsökologen und Floristen wie auch als pragmatisches Werkzeug für alle übrigen Botaniker und Biologen und Naturforscher. Die Tab. 2 stellt diese beiden Zielsetzungen von Systematik/Taxonomie einander gegenüber.

Änderungen im Pflanzensystem, in der Umgrenzung der Taxa und bei deren Namen werden von diesen beiden Interessentengruppen verständlicherweise ganz verschieden aufgenommen und bewertet. Für die Minderheit der Biosystematiker, Evolutionsforscher und theoretischen Biologen sind sie höchst erfreulich, weil Wissensfortschritte bezeugend. Für die zahlreicheren übrigen Botaniker und sonstigen „Pflanzen- und Botanikbenutzer“ wie Floristen und Ökologen und „angewandte“ FachkollegInnen wirken solche Änderungen eher störend und sie fühlen sich zum „Umlernen“ genötigt. Ihr Unmut wird dadurch verstärkt, dass es vielfach leider an Verständnis für die Arbeitsweise und Ziele der biosystematischen Forschung und der Taxonomie mangelt. Auch die Prinzipien der wissenschaftlichen Namengebung sind weithin unbekannt oder werden falsch verstanden. Diesen Mängeln wollen die folgenden Ausführungen abhelfen (siehe auch FISCHER 2012a).

Einblicke in die Denk- und Arbeitsweise der Systematik und Taxonomie kann ein Blick in die Wissenschaftsgeschichte ermöglichen. Es handelt sich um die älteste Teildisziplin der Biologie, und dies verursacht paradoxerweise das erste Verständnisproblem: Neuere Forschungsrichtungen verdrängen begrifflicherweise stets die älteren, das Verständnis für deren Rolle wird dadurch immer geringer. Änderungen in der Wissenschaft bedeuten – im Gegensatz zu verbreiteter falscher Meinung – fast durchwegs nicht das Verwerfen älterer Vorstellungen und Begriffe, sondern vielmehr Verbesserung, Weiterführung, Verfeinerungen, genauere Kenntnis. Tatsächlich sind Systematik, Phylogenetik und Evolutionsforschung jedoch auch heute lebendige Richtungen, dank einerseits den Methoden der Genetik und andererseits der sich vergrößernden Bedeutung der Biodiversitätsforschung innerhalb der Umweltökologie.

Was sind nun aber die Gründe für den vergleichsweise niedrigen Stellenwert der Evolutionsforschung, Biologischen Systematik und Taxonomie – hier meist kurz und zusammenfassend Biosystematik oder

sind, und bietet uns Theorien über Phylogenese und Evolution („ ω -Taxonomie“), auf der anderen Seite ermöglicht sie eine Übersicht über diese Mannigfaltigkeit und gibt den Naturforschern (und nicht nur diesen) Instrumente in die Hand, sie kennenzulernen („ α -Taxonomie“), was damit die Voraussetzung für deren Erforschung ist. (Vgl. BRIGGS & WALTERS 1997: 262, 381; STACE 1989: 16.) Der erstgenannte Aspekt entspricht der Zielsetzung als wissenschaftlicher Disziplin, der zweitgenannte macht sie nützlich, wenn

noch kürzer Systematik genannt – und für deren geringe Wertschätzung? Bei genauerer Betrachtung liegen sie auf der Hand: (1) Diese Fachgruppe nimmt innerhalb der heute insgesamt sehr umfangreichen Biologie einen verhältnismäßig kleinen Bereich ein. (2) Es handelt sich um ein recht theoretisch orientiertes Fach, wohingegen die meisten Biologen stark der Empirie und Anschaulichkeit verhaftet sind. (3) Das hohe historische Alter („altmodische“ Disziplin!) erweckt den Eindruck, das Thema wäre wenig wichtig, weil doch ohnehin schon längst alles erforscht wäre. (4) Die traditionelle Bezeichnung „Systematik“ bewirkt, wie schon eingangs

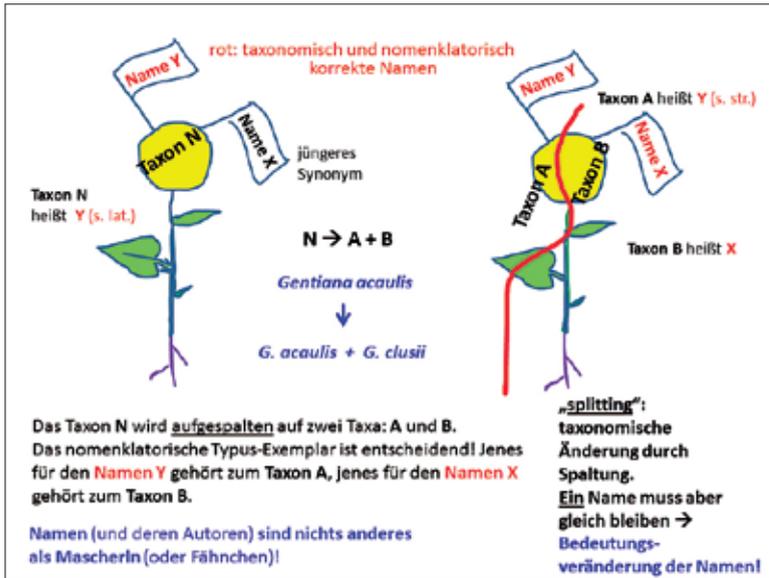
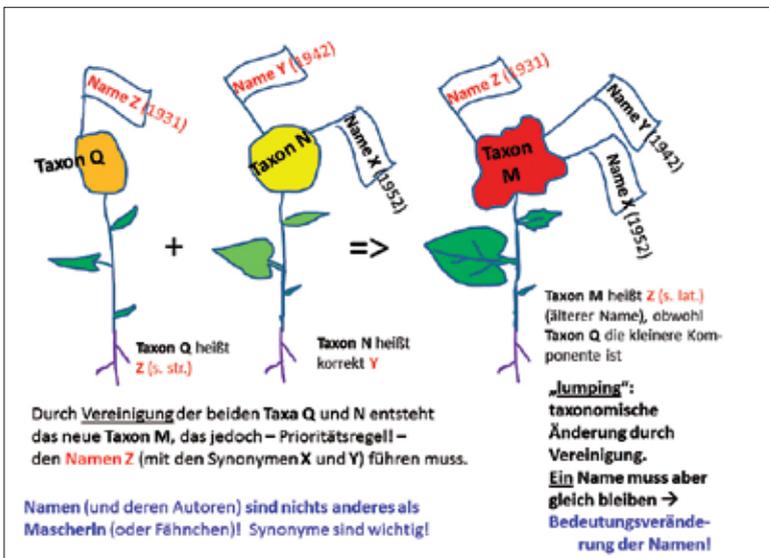


Abb. 4:

Schemata, um das Verhältnis von Taxon (Begriffsinhalt) zu Name (Wort) zu erläutern. Die Hinweise „s. str.“ (im engen Sinn) und „s. lat.“ (im weiten Sinn) (u. dgl.) sind Hilfen für das taxonomische Verständnis, sind aber nicht Bestandteil des Namens und haben daher nichts mit den Nomenklaturregeln zu tun.

A (oben): Taxonomische Aufteilung („splitting“) eines Taxons (N) in zwei (A und B). Nur eines der beiden neuen Taxa (B) bekommt einen neuen Namen (X).

B (unten): Taxonomische Verschmelzung („lumping“) zweier Taxa in eines. Das neue Taxon (M) behält den Namen (Z) eines der beiden Konstituenten (Q), obwohl dies der kleinere (seltener, unwichtigere ...) ist, denn sein Name ist prioritätsberechtig.



angedeutet, falsche Vorstellungen, vielleicht auch, weil sie an das Periodensystem der Chemie erinnert. (5) Weiters ist Systematik ein Prinzip jeder Wissenschaft, außerdem umfassen fast alle eine oder mehrere „Systematiken“. Dazu kommt (6), dass die Ergebnisse der Systematik deren Benützern in der Gestalt von Pflanzennamen entgegnetreten, was im Verein mit der Unkenntnis der Nomenklaturregeln und angesichts der Änderungen dazu verführt, die Systematik als unverständliches, fast esoterisches Spiel mit Namen wahrzunehmen – auf Kosten der Verwendbarkeit dieser „sonderbaren“ Arbeitsrichtung. Der wichtigste Punkt ist jedoch (7) die in Tab. 2 skizzierte Janusköpfigkeit der Systematik: Die Nichtsystematiker unter den Biologen, also die weitaus meisten, betrachten die Systematik als pragmatische Hilfswissenschaft, erwarten einfach definierbare und unveränderliche Taxa mit stabilen Merkmalen und Namen und denken gar nicht daran, dass es sich um die Sicht der Systematiker bei den Pflanzennamen bloß um veränderliche Nebenprodukte einer Wissenschaft handelt, deren Ziele und Absichten ganz woanders liegen. Je mehr sich die Taxa ändern, umso erfreulicher ist das für den wissenschaftlichen Fortschritt, denn umso besser nähert sich die Biosystematik ihrem Ziel, ganz unbeschadet der Nachteile für die bloß Stabilität heischenden „Benützer“.

Exkurs: Nomenklatur – ärgerlich, weil unverstanden

Missverständnisse über das Verhältnis der Taxonomie zur Nomenklatur und damit in Zusammenhang Missbrauch der Namen sind leider verbreitet – bis in fachbotanische Kreise.

What's in a name?
That which we call a rose,
by any other name
would smell as sweet

(Julia bei William Shakespeare)

Seit ich deinen Namen kenne,
Blümchen, lieb ich dich!

Fernöstliche Weisheit
(Angeblich nach einem Haiku von Teiji)

Das erste, berühmte Zitat (aus „Romeo and Juliet“) beschreibt den Unterschied zwischen Name (Wort) und Begriff (Sache). Das andere Zitat lebt von der absichtlichen (poetischen) und auch alltagsprachlich-naiven synekdochischen Gleichsetzung des Namens mit der Sache. Gemeint ist natürlich: Lieben kann man nur das, was man kennt, wobei es klarerweise nicht um den Namen, sondern um das Blümchen geht. Der Name hingegen ist nicht mehr als bloß der – wenn auch notwendige – Schlüssel zur Kenntnis der Pflanze.

So trivial diese Überlegung ist oder scheint, sie ist entscheidend zur Vermeidung der im Folgenden zu erörternden Missverständnisse. Immer wieder ist nämlich zu beobachten, dass die Rolle von Pflanzennamen schrecklich überschätzt wird, sogar von Fachbotanikern. Gründe dafür sind: (1) Gleichsetzung oder Verwechslung von Name und Taxon – parallel zur alltagsprachlichen Gleichsetzung von Wort (Bezeichnung)

und Begriff (Bezeichnetes, Inhalt); (2) es wird nicht bedacht, dass Pflanzennamen im Wesentlichen Eigennamen (*nomina propria*) sind und überdies auch Fachausdrücke, die nur innerhalb der Fachsprache voll verständlich sind; (3) manche Namensänderungen gründen in der absichtlichen oder unabsichtlichen Missachtung der Taxonomie; (4) Unkenntnis der Prinzipien der Taxonomie; (5) Unkenntnis der Nomenklaturregeln. Oft sind alle fünf Punkte zusammen an Irrtümern und der falschen Bewertung der Rolle der Namen schuld.

Zu (1): Aus nomenklatorischen Gründen kann sich ein Name ändern, und zwar meist deshalb, weil sich ein (traditioneller und daher vertrauter) Name als nicht den Regeln (des ICBN) entsprechend herausgestellt hat oder der nomenklatorisch illegale Status aus irgendwelchen Gründen bisher ignoriert worden war, was aber nun nicht weiter toleriert werden soll. Die Bedeutung, das Gemeinte, also das Taxon bleibt völlig gleich (so genannte nomenklatorische Synonyme): *Lamium* = *Galeobdolon*; *Picea excelsa* = *Picea abies*; *Primula acaulis* = *P. vulgaris*; *Ulmus carpinifolia* = *U. minor*. – Auch die verbreitete Missdeutung der nomenklatorischen Autorbezeichnungen (die sich tatsächlich ausschließlich auf den Namen, nicht aber auf das Taxon beziehen) beruht auf der Gleichsetzung von „Hülle“ (Name) und Inhalt (Taxon): siehe unter (4)!

Zu (2): Missverstanden wird nicht selten auch der Eigennamencharakter der Pflanzennamen. Schon in den Linné'schen *Species Plantarum* ist, wie weiter unten (S. 374 ff.) dargelegt, die prinzipielle Trennung von Beschreibung („Phrasenname“) und „nomenklatorischem“ Namen erkennbar. Die gegen Ende des 19. Jahrhunderts entstehenden Nomenklaturregeln legen endgültig fest, dass die wörtliche Bedeutung der Namen irrelevant ist, daher auch unpassende Namen (*Melampyrum pratense* und *Rosa arvensis*: beide Waldpflanzen; *Asclepias syriaca* stammt aus Nordamerika) nicht geändert werden dürfen, sondern dem Prioritätsprinzip unterliegen (weswegen bekanntlich die gültigen Namen oft die „dümmssten“, unpassendsten sind; viele ungültige Synonyme sind bezüglich der Wortbedeutung verbesserte Namen). Die Regeln führen auch zu unlogischen Namen wie *Hedysarum hedysaroides*. Dass die Wortbedeutung (und die Etymologie, vgl. z. B. GENAUST 1996) eines Namens unpassend oder irreführend ist, gilt auch für einzelsprachliche Büchernamen (besonders für deutsche Gattungsnamen wie z. B. Kampferkraut, Salzkraut, Wolliger Schneeball) und sogar auch für Vernakularnamen (volkstümliche, dialektale Namen), deren Wortbedeutung oft auch unbekannt geworden ist wie z. B. „Granten“, „Ölexn“, „Saunigl“, „Zolidsch“. (Bezüglich deutscher Pflanzennamen vgl. FISCHER 2001a, 2002, 2005, 2006a.)

Zu (3): Ausschließliche Verwendung eines aus bestimmter Sicht für richtig gehaltenen Namens oder auch einer bestimmten taxonomischen Auffassung ohne Rücksicht auf die Verständlichkeit beim Adressaten. Anders ausgedrückt: Ein aus irgendeinem Grund für richtig gehaltener Name wird allein verwendet oder überbetont, man meint, das Nennen von Synonymen vermeiden zu müssen, ohne Rücksicht auf die Verständlichkeit. Dieser Fehlhaltung liegt die Meinung zugrunde, der jeweils aktuelle, in einer akzeptierten Taxonomie korrekte Name wäre der „richtige“ und so hoch einzuschätzen, dass er in jedem Fall und ohne Berücksichtigung der Verständlichkeit verwendet werden müsse. Auch da spielt wohl die Vorstellung mit, dass Name und Taxon dasselbe seien. Dass

dabei auch Überheblichkeit und dunkelhafte Besserwisserei eine Rolle spielen könnten, soll hier nicht weiter diskutiert werden. Erst vor wenigen Jahren aufgestellte Taxa ebenso wie geänderte Namen, die höchstens wenigen Lesern bekannt sein können, bedürfen selbstverständlich der Angabe eines möglichst geläufigen Synonyms, denn Namen sind nicht Selbstzweck, sondern dienen bloß zur Bezeichnung eines Taxons. Ein unbekannter Name kann aber nichts bezeichnen. Beispiele sind nicht selten anzutreffen: Zwei verbreitete ostmediterrane *Anchusa*-Arten, die über lange Zeit auch als Arten der Gattung *Lycopsis* bekannt waren, wurden vor wenigen Jahren aufgrund neuer taxonomischer Befunde in den Rang einer eigenen, neuen Gattung namens *Anchusella* erhoben (BIGAZZI et al. 1997): Demzufolge heißt *Lycopsis variegata* = *Anchusa variegata* neuerdings *Anchusella variegata*. – Wer, außer wenigen Spezialisten der südspanischen Flora und der aktuellen Cruciferensystematik, weiß, welche Art mit dem Namen „*Nevadensia purpurea*“ gemeint ist? Es handelt sich wohl um *Hormathophylla purpurea* = *Ptilotrichum purpureum* = *Alyssum purpureum*, einen Endemiten der Sierra Nevada. Bei KÜPFER (1993: 193), im aktuellen zuständigen Standardwerk, findet sich das neue Taxon (neue Gattung!) mit dem neuen Namen noch nicht. (Zufolge IPNI [2012] existiert dieser Name übrigens noch gar nicht offiziell, weil die Publikation im Jahr 2002 nomenklatorisch vermutlich illegitim ist.) Unabhängig von der Legitimität ist die Verwendung eines solchen Namens ohne jedes Synonym, etwa durch taxonomisch unbekümmerte Vegetationsökologen und Floristen, jedenfalls in hohem Maß publikumsfeindlich und widerspricht der Aufgabe der Pflanzennamen und damit der Funktion von Nomenklatur (und auch Taxonomie). – Geradezu grotesk ist die ausschließliche (d. h. synonymenlose) Verwendung relativ neuer Namen in populären Büchern: Dies trägt dazu bei, das Ansehen der Taxonomie (und der wissenschaftlichen Botanik überhaupt) zu zerstören. Lieber ein alter Name, den jeder versteht, als nur ein ganz „moderner“ auf dem letzten Stand der Forschung, den noch fast niemand kennt! Und jedenfalls sollte man immer Synonyme angeben – anstelle der uninformativen, überflüssigen und missverständlichen Autorennamen, siehe unter (4) –, denn Namen sind nicht Selbstzweck, sondern dienen der Kommunikation über die Taxa!

Zu (4): Veränderungen der Taxonomie (Änderungen des Taxon-Umfangs oder veränderte Zuordnung zum höherrangigen Taxon) können sich auf zweierlei Weise beim Namen auswirken: Entweder (a) bleibt dieser trotz veränderter Bedeutung derselbe (weil das Typusexemplar trotz Umfangvergrößerung oder -verkleinerung eingeschlossen bleibt). Es handelt sich also um (homotypische) Homonymie. Denn bei Veränderung des Inhalts (Umfangs) darf der Name nicht geändert werden, solange er den nomenklatorischen Typus einschließt (Art. 47 ICBN; vgl. dazu Abb. 4). – Oder (b) der Name ändert sich, obwohl die taxonomische Änderung geringfügig ist, oder die Bedeutung bleibt ganz gleich und nur die Rangstufe oder die taxonomische Stellung (Zuordnung zum höherrangigen Taxon) ist geändert worden. Auf diese Weise kommen (zumindest partielle) Synonyme zustande.

Beispiele für (a): Der acidophile Silikat-Glocken-Enzian muss korrekt *Gentiana acaulis* (und nicht „*G. kochiana*“) heißen, weil das Typusexemplar, mit dem das Epitheton *acaulis* verknüpft ist, zur acidophilen

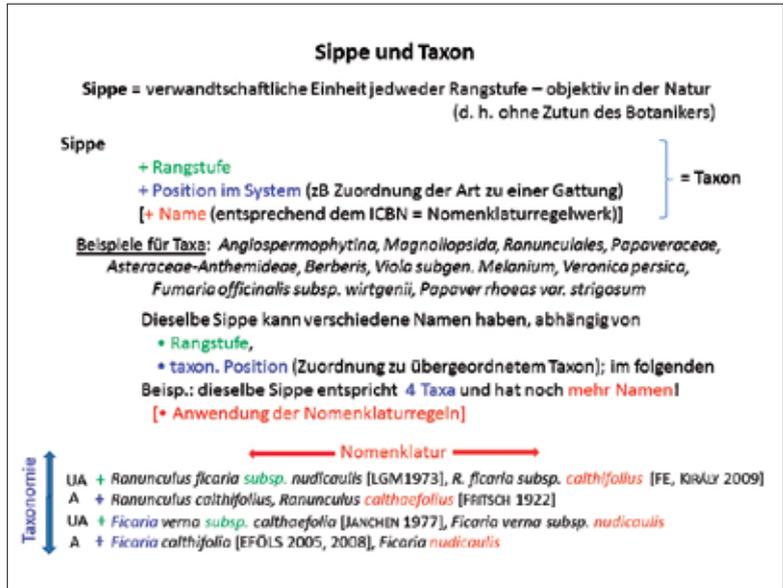
Art gehört, der Name *G. acaulis* Priorität hat und eine Umfangänderung (hier Verkleinerung, fast „Halbierung“), wie erwähnt, zu keiner Namensänderung führen darf (vgl. auch Abb. 4A). Der Name „*G. acaulis*“ ist demnach doppeldeutig: Entweder sensu lato (falls die Karbonatsippe, der Kalk-Glocken-Enzian, nicht als Art abgetrennt wird, sondern nur zur Unterart degradiert wird) oder sensu stricto (falls die beiden Sippen im Artrang nebeneinander gestellt werden). (Siehe dazu auch FISCHER et al. (2008: 48 ff.) – Beispiele für Gattungsnamen mit \pm stark verschiedener Bedeutung, weil der taxonomische Umfang geändert worden ist: *Potentilla* (mit oder ohne *Comarum*, *Dasiphora*, *Duchesnea*, *Argentina*, *Drymocalis*, *Fragaria*, *Sibbaldia* etc.), *Silene* (mit oder ohne *Cucubalus*, *Atocion*, *Heliosperma*, *Lychnis*, *Viscaria*); – verkleinert (s. str.): *Anemone* (ohne *Anemonastrum*, *Hepatica*, *Pulsatilla*), *Coronilla* (ohne *C. varia* und *C. emerus*), *Leontodon* (ohne *Scorzoneroides*), *Orobanchaceae* (ohne *Phelipanche*); in EFÖLS 2008 vergrößert (s. lat.): *Arabidopsis*, *Cardamine* (mit *Dentaria*), *Deschampsia* (wenn inkl. *Avenella*), *Draba* (mit *Erophila*), *Lepidium* (mit *Coronopus* und *Cardaria*), *Veronica* (mit *Pseudolysimachion*). In EFÖLS 2008 *Senecio* hat (in Mitteleuropa) mindestens 3-fache Bedeutung: inklusive *Tephrosieris*, exklusive *Tephrosieris*, exklusive *Jacobaea*. Ähnliches gilt für *Gentiana*, *Helictotrichon* u. a. – Für Familien: verändert: *Scrophulariaceae* (vgl. S. 408 ff., Abb. 53–56); verkleinert (s. str.): *Primulaceae*; vergrößert (s. lat.): *Ericaceae* (vgl. S. 408, Abb. 52), *Malvaceae*, *Orobanchaceae* (vgl. S. 408), *Salicaceae* (vgl. S. 401 f.). Und so weiter!

Als Beispiel für taxonomische und nomenklatorische Änderungen, wobei zugleich gezeigt wird, wie missverständlich und irreführend die beliebte Beifügung der nomenklatorischen Autoren ist, mag der Linné'sche Name *Scilla* dienen: „*Scilla* L.“ bedeutet nicht „*Scilla* im Sinne Linnés“, also samt der Meerzwiebel etc., sondern ganz im Gegenteil, dass bloß dieser Name von Linné geschaffen worden ist. Linné ist also nicht der Autor der (heutigen) Gattung (wie oft fälschlich zu lesen und zu hören ist), sondern bloß der Autor von deren Namen! *Scilla* (in der Auffassung wie z. B. sensu F. SPETA 2008) ist inzwischen nämlich sehr klein geworden, denn die ursprüngliche weite Fassung bei Linné hat sich angesichts der Heterogenität nicht aufrechterhalten lassen. Die Echte oder Weiße Meerzwiebel der mediterranen Küsten, eine wichtige und berühmte Gift- und Arzneipflanze, von Linné *Scilla maritima* L. genannt, ist längst keine *Scilla* mehr! Der Gattungsname ist durch die Art *Scilla bifolia* typisiert, deren nächste Verwandte bilden demnach die Gattung *Scilla* im heutigen, engen Sinn; die Angabe des nomenklatorischen Autors Linné ist demnach für alle, die keine gute Kenntnis der Nomenklaturprinzipien haben, irreführend. Taxonomische und nomenklatorische Gründe führten zu folgender Synonymie der Echten Meerzwiebel: *Scilla maritima* L. = *Urginea maritima* (L.) Baker = *Urginea scilla* Steinh. = *Charybdis maritima* (L.) Speta = *Drimia maritima* (L.) Stearn.

Was im jeweiligen konkreten Fall gemeint ist, muss grundsätzlich durch eine taxonomische Referenz geklärt werden – siehe unter (5) –, die nomenklatorischen Autoren stören hingegen!

Beispiele für (b): Rangstufenänderung: Wenn man die karpatische und die ostalpine Sippe der *Soldanella pusilla* (s. lat.) je als Arten einstuft, muss die ostalpine *S. alpicola* heißen und die karpatische

Tab. 3:
Die Begriffe Sippe und Taxon. Dieselbe Sippe bildet 4 Taxa und hat 8 Namen. Die Literaturverweise (unten) in eckiger Klammer sind taxonomische Referenzen, d. h. Werke, wo der Name verwendet und die Bedeutung des Taxons erklärt wird.



S. pusilla, weil das Typusexemplar des Namens *S. pusilla* aus den Karpaten stammt. – Wenn die beiden einander sehr nahestehenden europäischen Edelweißsippen als Unterarten beurteilt werden, muss die alpine Sippe *Leontopodium nivale* subsp. *alpinum* heißen (weil der Name *L. nivale* auf Artniveau prioritätsberechtigt ist gegenüber *L. alpinum*). – Stellungsänderung (Zuordnung), aber keine Änderung des Taxon-Inhalts (-Umfangs): *Asperula odorata* = *Galium odoratum*; *Lithospermum purpureo-coeruleum* = *Buglossoides purpurocaerulea*.

Das Beispiel in Tab. 3 zeigt die Kombination zweier taxonomischer Änderungen: Rangstufenänderung (Art / Unterart) und Zuordnungsänderung (*Ranunculus* / *Ficaria*), was vier Taxa für ein und dieselbe Sippe ergibt; dazu kommen nomenklatorische Synonyme.

Zu (5): Von Änderungen des Namens darf also nicht auf Veränderung des Inhalts geschlossen werden, ebensowenig müssen gleichlautende Namen dieselbe Bedeutung haben. Der Name eines Taxons markiert dieses bloß, er gleicht einer dem Taxon angehefteten Signatur – wienerisch ausgedrückt: einem „Mascherl“ –, in Abb. 4 durch Fähnchen symbolisiert. Die Position dieser Markierungen innerhalb des Taxons ist durch den so genannten nomenklatorischen Typus festgelegt. Dieser ist ein einzelnes Pflanzenindividuum, an dem untrennbar der Name hängt. Dieses Individuum kann daher keinesfalls das gesamte Taxon repräsentieren, sondern eben bloß markieren. Die Bezeichnung „Typus“ ist höchst irreführend, weil es sich keineswegs um ein für das Taxon typisches Exemplar handeln muss, vielmehr kann es auch ganz untypisch sein! Daraus erhellt, wie unsinnig es ist, dem Taxonnamen dessen nomenklatorischen Autor beizufügen, da sich dieser bloß auf den Namen bezieht, aber nichts über das Taxon aussagt.

Die Angabe der nomenklatorischen Autoren – in Bestimmungsbüchern, in botanischen Abhandlungen, auf Herbaretiketten, auf den

Etiketten in botanischen Gärten, in Artenlisten, ja sogar in pflanzensoziologischen Tabellen – ist also ausnahmslos nicht nur überflüssig, sondern irreführend. Dies nicht nur wegen der oben skizzierten Missverständnisse, sondern vor allem auch deshalb, weil die Nennung der also nichtssagenden nomenklatorischen Autoren vielfach den Eindruck erweckt, als ob damit das Taxon genau definiert würde, was ja eben keineswegs der Fall ist. Es ist nicht definiert, sondern bloß markiert. Dieser Denkfehler hat vielmehr zur Folge, dass die tatsächlich für die Identifikation des Taxons wichtige taxonomische Referenz weggelassen wird; obwohl nur dadurch die Bedeutung des Namens angegeben, festgelegt wird. Um anzugeben, welches Taxon mit einem Namen gemeint ist, muss der Bezug zu einem Werk (Literaturstelle: taxonomische Monographie oder zumindest eine Bestimmungsflora mit Merkmalsangaben und Synonymen) hergestellt werden, wo der Umfang und damit die genaue Bedeutung des Taxons angegeben wird. Diese taxonomische Referenzangabe muss erkennen lassen, ob z. B. „Scrophulariaceae“ mit oder ohne *Veronica* und mit oder ohne *Buddleja* gemeint sind, ob *Senecio* mit oder ohne *Tephrosieris*, mit oder ohne *Jacobaea* gemeint ist, ob *Pulsatilla alpina* und *Papaver alpinum* s. lat. oder s. str. bedeutet, ob in „*Ranunculus ficaria*“ auch *R. calthifolius* mitberücksichtigt ist, ob unter „*Veronica hederifolia*“ die Art im weiten Sinn (inklusive *V. triloba* und *V. sublobata*) zu verstehen ist oder im engen Sinn usw., denn in beiden Fällen handelt es sich natürlich um „*V. hederifolia* L.“, wenn auch nicht in der Bedeutung bei Linnaeus (in den *Species plantarum*, wo der Name im Sinne des Nomenklatur-Codes zwar zum ersten Mal aufscheint – siehe Abb. 20A –, der dortige weite Umfang ist aber eben nicht maßgeblich). Die Notwendigkeit, diese entscheidend wichtige Information anzugeben, wird meist übersehen, diese taxonomische Referenz daher vernachlässigt. So ist im Falle *Scilla* der Hinweis auf jene neueren Autoren wie etwa F. Speta unerlässlich, der diese Gattung (mit *Chionodoxa*, aber ohne *Othocallis* und *Hyacinthoides* = *Endymion*) neu definiert.

Die einzige Funktion der nomenklatorischen Autorenbezeichnungen könnte sein, auf etwaige heterotypische Homonyme aufmerksam zu machen; solche spielen aber in gut erforschten Florengebieten wie Mitteleuropa keine Rolle. Und selbst diese bei uns äußerst wenigen Fälle (z. B. *Arabis bellidifolia* Crantz = *A. pumila* ist nicht gleich *A. bellidifolia* Jacq. = *A. soyeri*) können nur durch taxonomische Referenzen und Synonyme geklärt werden.

Aus Art. 46 des ICBN ist ersichtlich, dass die Angabe der bloßen Autornamen nur in manchen Fällen, vor allem in nomenklatorischen Abhandlungen „wünschenswert“ ist. Die Formulierung dieses Artikels 46 in früheren Versionen des Codes hatte zu Missverständnissen geführt und wurde und wird irrigerweise zur Rechtfertigung der verbreiteten unsinnigen Autorenzitate herangezogen. Der irreführende Wortlaut des Art. 46 in früheren Fassungen, wonach die Autorenbezeichnungen zum vollständigen Namen dazugehören, war dennoch logisch, weil sich der Code ja nur auf die Namen bezieht und nicht auf die Taxonomie. Die meisten Benutzer des Regelwerks denken verständlicherweise aber an die Bedeutung des Namens, wodurch die Missinterpretation fast unvermeidlich ist – auch hier die verhängnisvolle, aber verbreitete Gleichsetzung von Name und Inhalt, von Wortschwall und Bedeutung!

Das vollständige Zitat des Protologes (= „Originalbeschreibung“ des ursprünglichen Taxons mit der ersten Namengebung), d. i. jener genauen Literaturstelle, wo der nomenklatorische Typusbeleg angegeben wird, ist bei taxonomischen Änderungen („splitting“ oder „lumping“), wenn es nämlich um die Wahl des regelgemäßen, korrekten Namens geht, aber eben nur dann, unverzichtbar, vgl. dazu Abb. 4! Der bloße Auturname jedoch genügt in solchen Fällen nicht. (Siehe zu diesem Thema auch FISCHER 2000, 2001b, 2011, 2012 a, b.)

Die manchmal zu vernehmende Meinung, die Beifügung der nomenklatorischen Autoren würde zu dem betreffenden Taxon den dazugehörigen historischen Hintergrund liefern, gilt erstens natürlich nur für die sehr wenigen diesbezüglich Erfahrenen, wissenschaftshistorisch Gebildeten und zweitens nur mit Einschränkungen, da ja die den Regeln entsprechenden nomenklatorischen Autoren bekanntlich oft gar nicht die um das Taxon tatsächlich verdienten bedeutenden Forscher sind, sondern zufällig weniger wichtige Personen. Was manchem nicht geläufig ist: Um nomenklatorischer Autor zu werden, bedarf es natürlich auch heute keiner großen wissenschaftlichen Verdienste, denn die Schaffung eines neuen Namens ist nicht selten ein zufällig notwendig gewordener formaler Akt – der oft keineswegs vom sachlich (taxonomisch) kompetenten Autor vorgenommen wird. Um zu erfahren, wer wo welche und wie begründete taxonomische Änderungen vorgenommen hat, bedarf es der taxonomischen Referenzen! Wer wissen will, warum *Bulbocodium* nicht als Gattung akzeptiert wird und *B. vernum* nun *Colchicum bulbocodium* Ker-Gawl. heißt, findet darüber nichts bei J. B. Ker-Gawler im „Botanical Magazine“ von 1807!

Die beliebte Formel (etwa im Methodikteil wissenschaftlicher Abhandlungen) – so unerlässlich wichtig sie ist bezüglich des damit Gemeinten – „Die Nomenklatur richtet sich nach ...“ ist nicht ganz richtig, denn diese Formulierung beruht abermals auf dem Grundübel der Überschätzung der Nomenklatur und Unterbewertung der Taxonomie, auf der Unkenntnis des Unterschieds, denn entscheidend ist die Taxonomie, also in welcher Bedeutung die Namen verwendet werden; die nomenklatorischen Unterschiede hingegen sind bloß eine häufige Folge taxonomisch begründeter Änderungen. Ob „*Euphorbia esula*“ oder „*Senecio*“ oder „*Amaranthaceae*“ jeweils sensu lato oder sensu stricto zu verstehen sind, lässt sich an der Nomenklatur nicht erkennen!

Die Rolle der Nomenklaturregeln und die Situation um 2000 skizziert z. B. McNEILL (2000).

Kurzer Blick in die Geschichte der Pflanzensystematik

Antike und Spätantike. Als erster Botaniker, als „Vater der Botanik“ gilt der altgriechische Philosoph und Naturforscher **Theóphrastos von Eresos** (Θεόφραστος; Eresos auf der Insel Lesbos, ≈ 371–287 v. Chr.; Abb. 5A), ein Schüler des Aristoteles und Leiter der „peripatetischen Schule“ am Lykeion in Athen. Neben zahlreichen philosophischen Schriften verfasste er etliche naturkundliche (z. B. „Über die Gesteine“ und „Über die Gerüche“) und insbesondere war er der erste, der sich ernsthaft mit der Pflanzenwelt auseinandersetzte und sie genauer beschrieben hat; ausführlich befasste er sich mit den Gehölzen, weswe-

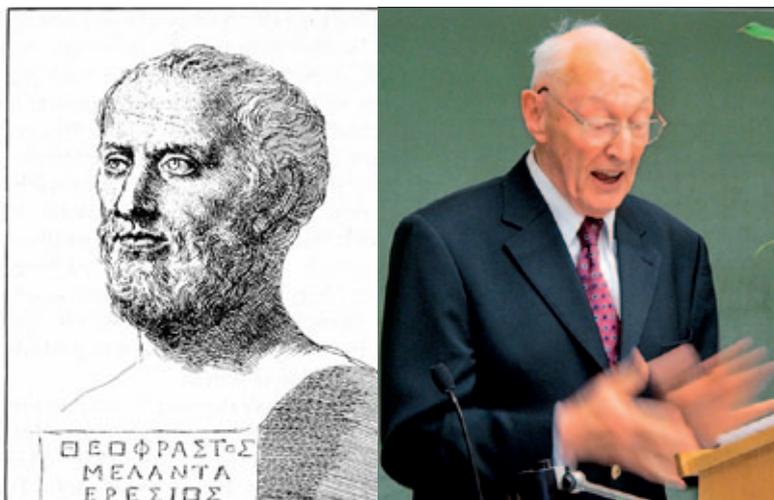


Abb. 5:
Zwei Botaniker.
A: Theophrast (4./3.
Jh. v. Chr.) und
B: Ehrendorfer
(20./21. Jh. n. Chr.).
(A: aus MÄGDEFRAU
1973; B: Foto:
Martina Weber.)

gen er auch als erster Forstwissenschaftler und Begründer der Dendrologie angesehen wird. Seine grundlegenden Bücher über Botanik sind „Peri phytōn aitiōn“ [Über die Ursachen des Pflanzenwuchses] und „Peri phytōn historías“ [Über die Wissenschaft von den Pflanzen = Naturgeschichte der Gewächse]. Theophrast befasste sich mit allen Aspekten der Botanik, er untersuchte Gestalt und Lebensweise der Pflanzen und hat – im Zuge seiner Studien an der Dattelpalme – beinahe die Sexualität der Pflanzen entdeckt. Tatsächlich wurde diese erst zwei Jahrtausende später von R. J. Camerarius und J. G. Kölreuter erstmals verstanden!

Die Unterscheidung von Wild- und Kulturpflanzen betrachtet er als grundlegend; allerdings betont er, dass die Nützlichkeit kein befriedigendes Gruppierungskriterium ist. Für seine Klassifizierung verwendet er die vegetativen Merkmale und beachtet den Unterschied zwischen ausdauernd und einjährig. Hauptgruppen sind Bäume / Sträucher / Stauden / Kräuter. Weiters unterscheidet er u. a. Disteln, „Ährentragende“ [= Gräser und Wegerich] und „Kopfwurzelige“ [= Zwiebelgewächse]. Er erkannte die Zusammengehörigkeit der Umbelliferen, sammelte die Pflanzennamen und beklagte die Verwirrung, die dadurch entsteht, dass in verschiedenen Gegenden (Griechenlands) für dieselbe Art verschiedene Namen verwendet werden. Ihm waren rund 500 Arten bekannt.

Linné benannte ihm zu Ehren die karibische Gattung *Theophrasta* – wenig verzweigte kleine Bäume –, die auch den Theophrastaceen (Primulales; die in Österreich seltene Salzbunge / *Samolus valerandi* kann zu dieser Familie gerechnet werden) zugrunde liegt. Ferner erinnern an ihn eine der beiden europäischen Palmenarten, nämlich die erst gegen Ende des 20. Jahrhunderts entdeckte, auf Kreta endemische Theophrast-Dattelpalme / *Phoenix theophrasti* und auch die Chinesische Samtpappel / *Abutilon theophrasti*: eine Faser-, Öl-, Arznei- und Vogelfutterpflanze, die sich gegenwärtig als neuer Neophyt besonders der Maisäcker auch in Österreich ausbreitet.

Die altgriechischen Anfänge der wissenschaftlichen Botanik fanden keine unmittelbare Fortsetzung, viele Bücher wurden verbrannt, gingen

verloren, einige wurden von den Arabern gerettet und größtenteils erst in der Renaissance wiederentdeckt. In Europa kompilierte Plinius der Ältere (1. Jh. n. Chr.) in allerdings vielfach unkritischer Weise das naturkundliche Wissen der Antike, wenn auch ohne jeden wissenschaftlichen Ehrgeiz.

Pedanius Dioskuridēs (Πεδάνιος Διοσκουρίδης, aus Anazarba in Kilikien [östliche Süd-Türkei], 1. Jh. n. Chr.; Abb. 6 A), griechischer Arzt, der berühmteste Pharmakologe der Antike mit großer Autorität auch im Mittelalter und bis zur frühen Neuzeit. Sein wichtigstes Werk ist „*Peri hylēs iatrikēs*“ (= „*De materia medica*“ [Über die Arzneimittel]), das in vielen Kopien und Abschriften verbreitet worden war. Dieses Kräuterbuch ist jahrhundertlang auch in Mitteleuropa als Grundlage der Pharmakognostik und Pharmakologie verwendet worden, obwohl die Pflanzen hauptsächlich aus der mediterranen Flora stammen. Dioskurides galt bezüglich Heilpflanzen über Jahrhunderte hin als höchste Autorität. Er interessierte sich ausschließlich für arzneilich nutzbare Gewächse und hatte kein wissenschaftlich-botanisches Interesse.

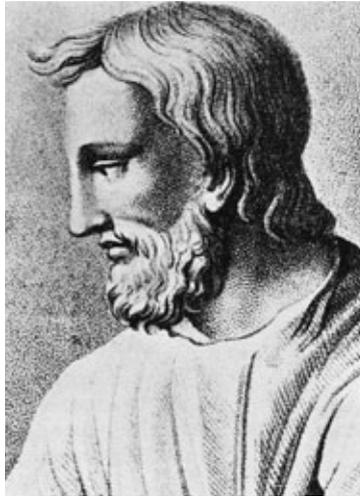


Abb. 6A:
Pedanius
Dioskuridēs
(1. Jh. n. Chr.), Arzt
und Pharmakologe.
(Aus MÄGFRAU
1973.)

Der „Wiener Dioskurides“ (Juliana-Anicia-Kodex) ist eine spätantike Sammelhandschrift mit farbigem Bilderherbar aus 485 großformatigen Pergamentblättern, um 512 n. Chr. für Juliana Anicia, eine byzantinische Aristokratin, angefertigt, in der Österreichischen Nationalbibliothek aufbewahrt, seit 1997 UNESCO-Weltdokumentenerbe. Dioskurides ordnet die Pflanzen nach ihrer Heilwirkung. Neben griechischen Pflanzennamen zeigen die Bilder Texte in griechischer, aber auch – später beigefügt – in arabischer Sprache (Abb. 6 B, C). Einige Namen sind in der heutigen Botanik noch in Verwendung, z. B. heißt *Aristolochia clematitis* „*aristolocheia makra*“ (der Gattungsname bedeutet „beste Geburt“, ein Hinweis auf die Verwendung als Arznei in der Geburtshilfe; unser deutscher Name „Osterluzei“ ist übrigens die deutsche Verballhornung des altgriechischen Wortes „*aristolocheia*“). Das Bild von *Dipsacus fullonum* ist mit „*dipsakos*“ beschriftet; altgriechisch „*dipsa*“ bedeutet „Durst“, eine Anspielung auf die auffällenden Phytotelmata (zu einem Becken verwachsenen Basalteile der gegenständigen Stängelblätter, die als Regenwassersammler dienen). Im Bild (Abb. 6 B) sind diese Strukturen überdeutlich dargestellt.

Die Botanik ehrt das Andenken des einflussreichen Mannes in der großen (ca. 630 spp.), überwiegend tropischen Pflanzengattung *Dioscorea*, der Nominatgattung der monokotylen Familie Dioscoreaceae. In Österreich (selten in Steiermark und Vorarlberg) lebt *Dioscorea communis* = *Tamus communis*, eine submediterrane zentrierte, in Österreich stark gefährdete, zweihäusige Kletterpflanze mit roten Beeren.

Im Mittelalter galten fast durchwegs die antiken Autoritäten, bezüglich Pflanzen war das, wie erwähnt, in erster Linie Dioskurides. Eigentliche, empirische Naturwissenschaft gab es nicht. Einen Einblick in die von religiösen Vorstellungen dominierte mittelalterliche Pflanzenkunde, die sich fast ausschließlich mit



Abb. 6 B, C: Aus dem berühmten Kräuterbuch des Dioskurides: Zwei Seiten aus der Ausgabe für die byzantinische Prinzessin Juliana Anicia, einem kostbaren Prachtwerk, das in der Österreichischen Nationalbibliothek aufbewahrt wird. Nach dem Faksimiledruck der Akademischen Druck- und Verlagsanstalt Graz. – **B (links):** „Dipsakos“ = *Dipsacus sativus* = Echte Weber-Karde; **C (rechts):** „Aristolochia makra“ = *Aristolochia clematitis*.

nutzbaren Gewächsen befasste, bieten etwa FISCHER-BENZON (1894) und BIRKHAN (2012). Ausnahmen waren die deutsche Benediktiner-Nonne und Ordensgründerin, Äbtissin, Ärztin, Theologin und Mystikerin, Heilige und „Kirchenlehrerin“ **Hildegard von Bingen** (1098–1179) und der deutsche Dominikaner-Mönch, Theologe, Philosoph, Polyhistor, Naturwissenschaftler, Bischof von Regensburg, Heilige und „Kirchenlehrer“ **Albertus Magnus** (1200–1280; „De vegetabilibus libri VII“) insofern, als sie erste Ansätze eigener Beobachtungen zeigen; sie fanden keine direkten Nachfolger. Hildegard bespricht etwa 300 Arzneigewächse („De plantis“ und „De arboribus“ in ihrem Werk „Physica“), die sie wohl weitgehend auch aus eigener Anschauung kennt. Albertus folgt zwar, wie damals üblich, hauptsächlich antiken und islamischen arabischen und mittelasiatischen Autoren, wie insbesondere dem berühmten Arzt und Naturforscher Ibn Sina (= Avicenna, 980–1073), er beschränkt sich aber nicht darauf, sondern ergänzt durch eigene Beobachtungen (MAGDFRAU 1973, JAHN 1990).

„**Patres botanicae**“: **Kräuterbücher-Autoren der Renaissance (16. Jh.)**. Die berühmten Kräuterbuchautoren waren noch keine Botaniker, denn sie interessierten sich nur für Arzneipflanzen. Dennoch waren sie, wegen ihres empirischen Zugangs (sie beziehen sich durchwegs auf eigene Beobachtungen an Pflanzen), Pioniere der neuzeitlichen Wissenschaft. Der erste war **Otto Brunfels** (auch Brunsfels oder Braunfels) (1488–1534), ein deutscher Kartäusermönch, Theologe, Humanist, Mediziner und Botaniker; wichtig sind seine Bücher „Herbarum vivae eicones“ (1530 bis 1536, drei Teile) und „Contrafayt Kreüterbuch“ (1532–1537, Holzschnitte von Hans Weiditz von großartiger Naturtreue und Lebendigkeit). Die Solanaceen-Gattung *Brunfelsia* ist ihm gewidmet. – **Hieronymus Bock** (nach damaliger Gepflogenheit altgriechisch Tragus genannt, 1498–1554), deutscher Botaniker, Pharmazeut, Lehrer, Arzt und lutherischer Prediger, verfasste 1539 (Straßburg) das „New Kreutterbuch von underscheidt, würckung und namen der Kreutter, so in Teutschen landen wachsen“ mit anschaulichen, lebendigen Beschreibungen und (in späteren Auflagen) zahlreichen Bildern, das in der Auflage von 1552 bereits 800 Arten behandelt.

Der erfolgreichste der Kräuterbuchautoren ist **Leonhart Fuchs** (1501–1566; Abb. 7), deutscher Mediziner, Pharmazeut, Botaniker, hochgeschätzter und streitbarer Universitätsprofessor. Er verfasste mehrere pharmakognostische Werke, u. a. „De historia stirpium commentarii“² (1542); das wichtigste aber ist sein „New Kreüterbuch ...“ (1543, siehe FUCHS 1543) mit zahlreichen prächtigen Holzschnitten der Künstler Albrecht Meyer, Heinrich Füllmaurer und Rudolff Speckle, in dem er mehr als 500 Arten beschreibt, abbildet und pharmakologisch diskutiert (Abb. 8). Nicht uninteressant: Einige seiner deutschen Namen sind auch heute in derselben Bedeutung üblich, z. B. „Haselwurtz“ für *Asarum europaeum*, „Kuchenschell“ für *Pulsatilla pratensis* (Abb. 9a), andere wenig verändert, wie „Teütsch bernklaw“ (*Heracleum sphondylium*), „Sanickel mennle“ (*Sanicula europaea*) (Abb. 9b), wieder andere sind als gleichbedeutende Dialektnamen erhalten, z. B. Attich (*Sambucus ebulus*). Etliche Namen hingegen werden für andere Gattungen oder Arten verwendet, und zwar teils ähnliche oder verwandte, wie „Sanickel weible“ (*Astrantia major*) (Abb. 9c), „Gamenderle“ (*Veronica chamaedrys*) (Abb. 9d), teils aber solche ohne erkennbare Beziehung wie „Hünerbiß“ für *Veronica hederifolia* agg. und „Maier“ für *Chenopodium polyspermum*. Wieder andere leben in der botanischen Nomenklatur weiter, z. B. „Wasserwegerich“ (*Alisma plantago-aquatica*) und „Rapuntzeln“ (*Campanula rapunculus*). Ein Name, mit dem heute keine Pflanze bezeichnet wird, ist etwa „Stickwurtz“ (*Bryonia dioica*). Die Bezeichnungen „männlich“ und „weiblich“ haben damals natürlich keine biologisch-sexuelle Bedeutung, sondern sind allegorisch zu verstehen. An Leonhart Fuchs erinnern der botanische Gattungsname *Fuchsia* und die Artepitheta z. B. in *Senecio fuchsii* (= *S. ovatus*) und *Dactylorhiza fuchsii*.

Wichtiger als die Namen ist die durchwegs gleiche Grundstruktur seiner Darstellung der einzelnen Pflanzen, die der in modernen Florenwerken weitgehend entspricht: Er gliedert in sieben Abschnitte, diese umfassen, in moderner Formulierung: (1) Nomenklatur: „Namen“: altgriechische, lateinische und deutsche Namen samt Etymologie, ausdrücklich die oft davon verschiedenen Bezeichnungen der Apotheker. (2) Taxonomie: „Geschlecht“: Da der Artikel meist zusammenfassend zwei oder mehr Sippen behandelt und damit eine Gruppe, die wir heute Gattung nennen, werden hier die verschiedenen Arten – „Geschlechter“ genannt – besprochen – außer der gleichen oder ähnlichen pharmazeutischen Wirkung – gestaltlich (Blätter, Blüten, Früchte) oft nichts gemeinsam haben: Ein eindrucksvolles Beispiel für eine Taxonomie, die auf einer anderen Sichtweise, auf anderen Merkmalen beruht. So stehen unmittelbar nebeneinander das „Schölkraut“, für das Fuchs neben drei deutschen und einem griechischen den lateinischen Namen *Chelidonium majus* anführt, und das „Feigwartzenkraut“³, für das er sieben

² „Notizen über die Naturkunde der Sippen“. Das aus dem Altgriechischen stammende Wort „historia“ bedeutet „Erforschung“, „Kenntnis“, „wissenschaftliche Beschreibung“, daher kommt unser Wort „Naturgeschichte“ (*historia naturalis*), es hat also nichts mit „Geschichte“ im Sinn der Historie zu tun, denn dass auch die Natur eine Geschichte hat, wurde bekanntlich erst im 19. Jahrhundert entdeckt.

³ Wegen dieser unappetitlichen Krankheit später zur heute üblichen „Feigwurz“ umbenannt.

weitere deutsche Namen, einen griechischen und zwei lateinische Namen nennt, von denen er „Chelidonium minus“ akzeptiert und dazu den ebenfalls lateinischen Apothekernamen „Scrophularia minor“ anführt. *Ficaria* heißt übrigens bis heute im Englischen „lesser celandine“! Im Artikel „Von Chamander“ behandelt er „vier geschlecht“, nämlich – anhand der hervorragenden Holzschnitte ebenfalls unschwer identifizierbar – *Teucrium chamaedrys*, *T. botrys*, *Veronica teucrium* und *V. chamaedrys*. (3) Morphologie (Phytographie): „Gestalt“: Beschreibungen der einzelnen „Geschlechter“. (4) Habitatökologie: „Statt irer wachung“: Die Standorte werden charakterisiert, bei selteneren Arten auch die Fundplätze (in Südwest-Deutschland). (5) Phänologie: „Zeit“: Jahreszeit des Blühens und Fruchtens. (6) und (7) behandeln die Ethnobotanik: die Verwendung. Diese beiden Absätze sind naturgemäß relativ umfangreich, es handelt sich ja um eine pharmazeutische Flora. „Die natur und complexion“ gibt die formelhafte Einordnung der Wirkung entsprechend der Humoralpathologie (antiken Viersäftelehre). Unter „Krafft und würckung“ folgt die genaue Beschreibung der pharmazeutischen Anwendung und Wirkung. Die Abbildung der Gesamtpflanze lässt kaum etwas zu wünschen übrig, sie ist eigentlich sogar wissenschaftlich besser, aussagekräftiger als in heutigen Fotofloren, die nur den Blütenstand oder gar nur einzelne Blüten zeigen. – Es fehlt somit aus heutiger Sicht nur die Chorologie (Verbreitungsareal). Eine systematische Gruppierung der Pflanzen lag nicht in der Absicht der Kräuterbuchautoren.

Diese drei ersten und großen Kräuterbuchautoren regten weitere Kräuterbücher an. Zu den am weitesten verbreiteten zählten das „Kreüterbuch“ (1557) des deutschen Arztes, Pharmazeuten und Botanikers **Adam Lonitzer** (1528–



Abb. 7: Leonhart Fuchs (1501–1566), Porträt auf dem Frontispiz seines berühmten Kräuterbuchs. In der Hand hält er seine Lieblingspflanze *Veronica chamaedrys*, das „Gamenderle“ (vgl. Abb. 9d).



Abb. 8: Titelseite des Neuen Kräuterbuchs 1543. (Aus Wikimedia.)

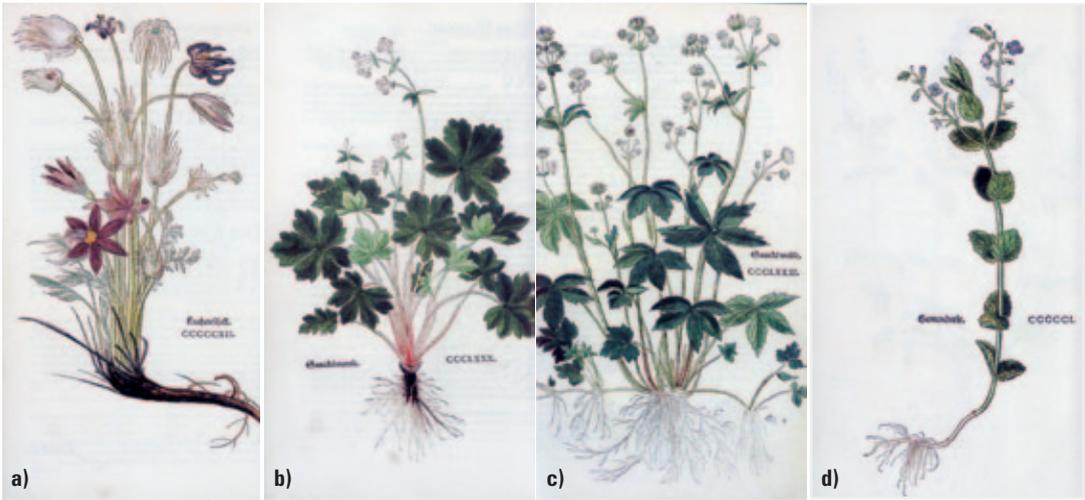


Abb. 9:
Aus Leonhart Fuch-
sens „New Kreüter-
buch“ (1543).

a) „Kuchenschell“
Pulsatilla vulgaris;

b) „Sanickel
mennle“ *Sanicula
europaea*;

c) „Sanickel
weible“

Astrantia major;

d) „Gamenderle“
*Veronica
chamaedrys*.

(Aus dem
kolorierten Hand-
exemplar des
Autors, heute im
Besitz der Stadt-
bibliothek Ulm;
Dank an Werner
Waimann.)

1586; vgl. *Lonicera*!) und vor allem aber die in vielen Auflagen erschie-
nenen „Commentarii in sex libros Pedacii Dioscoridis“ des italienischen
Arztes und Botanikers **Pietro Andrea Mattioli** (1501–1577), der seinen
italienischen Übersetzungen und Kommentaren des Dioscurides vor
allem zahlreiche naturgetreue Holzschnitte beifügte. Der egoistische,
rechthaberische, eitle und geschäftstüchtige Mattioli, in Streit mit L.
Fuchs, tätig u. a. in Perugia, Rom, Trient, Görz und Prag und unterstützt
von den Habsburgern, war mit seinen teils prächtig ausgestatteten Bü-
chern, die u. a. die ersten Abbildungen von der Tomate und der Ross-
kastanie liefern, überaus erfolgreich. Die Botanik würdigt ihn mit der
Cruciferengattung *Matthiola* und der *Primula* (*Cortusa*) *matthioli*.

Die Kräuterbuchautoren befassten sich nur mit Nutzpflanzen, Arz-
neigewächsen, die sie allerdings – im Unterschied zum Mittelalter – mit
botanischem Blick betrachteten. Rembert Dodoens, latinisiert **Dodo-
naeus** (vgl. die Sapindaceengattung *Dodonaea* und *Epilobium dodo-
naei*), aus Antwerpen und Matthias L’Obel, latinisiert **Lobelius** (vgl. *Lo-
belia* und Lobeliaceae), aus Flandern schrieben umfangreiche Kräuter-
bücher in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts, wobei Lobelius bereits
einige natürliche Verwandtschaftsgruppen wie Labiaten, Leguminosen,
Umbelliferen, Orchideen, Riedgräser erkennt (nach MÄGDEFRAU 1973).
Etwa je 3000 Arten beschrieben Jakob Theodor **Tabernaemontanus**
(„New Kreuterbuch“, Frankfurt, 1588–1591; vgl. die tropische Apo-
cynaceengattung *Tabernaemontana* und *Schoenoplectus tabernaemontani*)
aus Bergzabern (Kleinstadt in Rheinland-Pfalz, davon latinisiert
sein Name), ein Schüler von Hieronymus Bock, und **Jacques
Dalechamps** („Historia generalis plantarum“, Lyon, 1587; vgl. die Eu-
phorbiaceengattung *Dalechampia*) aus Lyon.

Im 16. Jahrhundert gab es jedoch auch erste echte Botaniker, die sich
für die Pflanzen als solche, auch für die „unnützen“ interessierten und sie
genauer untersuchten. Die bedeutendsten sind wohl Gesner, Clusius und
Cesalpino.

Conrad Gesner (1516–1565; Konrad Gessner, Conradus Gesnerus;
Abb. 10), Schweizer Arzt, Naturforscher (Zoologe, Botaniker, Minera-

loge) und Altphilologe, war überaus vielseitig, er gilt als einer der berühmtesten und wichtigsten Gelehrten der Schweiz. Gesner führte Beobachtungen im Gelände durch, bestieg – mit der besonderen Erlaubnis des Bürgermeisters von Luzern – den 2132 Meter hohen Pilatus und beschreibt dessen ökologische Höhenstufen, er analysierte Blüten und Früchte, führte den Begriff der Gattung ein, legte die ersten botanischen Gärten der Schweiz an und schrieb nicht nur mehrere botanische Werke, sondern auch etliche zoologische und eines auch über Fossilien und Mineralien. Seine umfangreiche Enzyklopädie „*Historia plantarum*“ blieb unvollendet, wurde aber von J. Camerarius d. J. vervollständigt und 1586 gedruckt (Wikipedia). Die Gattung *Gesneria* und die *Gesneriaceae* sowie Artnamen wie *Tulipa gesneriana* erinnern an ihn.



D. CONRADUS GESNERUS.

Abb. 10:
Conrad Gesner
(1516–1565).
(Aus Wikipedia.)

Besonders auch für den Ostalpenraum, für Österreich und für das Pannonicum ist ein anderer Pionier der botanischen Wissenschaften wichtig: **Carolus Clusius** (Charles de l'Écluse, 1526–1609; Abb. 11), flämischer Naturforscher, Botaniker, Gärtner, Mykologe; tätig in Montpellier, Antwerpen, Wien (1573–1576), Güssing, auf der Burg Schlaining (1576 bis ca. 1588), in Frankfurt am Main, zuletzt Professor der Universität Leiden. Er ist der erste Erforscher der Ostalpenflora und der pannonischen Flora; Patron der burgenländischen Botanik (vgl. „Clusius-Gesellschaft“). Er bestieg als erster Botaniker, aus rein naturwissenschaftlichem Interesse, den Ötztal und den Schneeberg. Wichtige Schriften – eigentlich Vorläufer von Florenwerken – sind: 1576: „*Rariorum aliquot stirpium per Hispanias observatarum historia*“ (Erforschung einiger seltener, in Spanien beobachteter Sippen); – 1583: „*Stirpium Nomenclator Pannonicus*“ (Namensverzeichnis der pannonischen Pflanzenarten): die erste österreichische Pflanzenkunde!; – 1583: „*Rariorum aliquot stirpium per Pannoniam, Austriam et vicinas quasdam provincias observatarum Historia*“ (Erforschung einiger seltener, in Pannonien, Österreich und benachbarten Provinzen beobachteter Sippen); – 1601: „*Rariorum plantarum historia / Fungorum in Pannoniis observatorum brevis historia*“ [Erforschung seltener Pflanzen und kurze Beschreibung von in Pannonien beobachteten Pilzen]. Wien und Österreich verdanken ihm u. a. die Einführung der Rosskastanie (1576), der Tulpe und der Kartoffel (1588) sowie der Kaiserkrone. Wien wurde durch sein Wirken damals zu einem Zentrum der Blumenzucht. – Etliche Pflanzennamen erinnern an ihn: *Clusia*, *Clusiaceae* (tropische Gattung und Familie aus der Verwandtschaft der Hypericaceen), *Gentiana clusii*, *Primula clusiana*, *Potentilla clusiana*, *Achillea clusiana*.

Abb. 11:
Charles de l'Écluse
= Carolus Clusius
(1526–1609). Pionier
der Erforschung der
Flora der Ostalpen
und Pannoniens.
(Aus Wikipedia
Commons.)



Als ersten botanischen Systematiker kann man **Andrea Cesalpino** = Caesalpinus (1519–1603; Abb. 12) be-



Abb. 12:
Andrea Cesalpino =
Caesalpinus (1519–
1603).
(Aus MÄGDEFRAU 1973.)

Abb. 13:
Caspar Bauhin
(1560–1624) gibt
eine Übersicht über
alle bekannten
Pflanzenarten.
(Aus MÄGDEFRAU
1973.)



zeichnen, einen italienischen Philosophen, Botaniker, Arzt und Physiologen, Professor in Pisa und Leibarzt von Papst Clemens VIII. Er gliedert die Formenfülle nach bewussten Prinzipien, in rein wissenschaftlicher Betrachtung, d. h. – wie auch Gesner – ohne Rücksicht auf die Nützlichkeit der Pflanzen, wobei er insbesondere die Früchte als wesentlich erkannte („De plantis libri XVI“; 1580–1603). Er unterscheidet Bäume und Sträucher („arbores“) sowie Halbsträucher und Kräuter („suffrutices et herbae“), die er jeweils nach dem Bau der Früchte untergliedert (z. B. Kräuter mit dreiteiligen Früchten: *Euphorbia*, *Lilium*, *Viola*). Linné wird später seine exakten Beschreibungen und ihn als „primus verus systematicus“ loben. Die Blüten hält Cesalpino allerdings für weniger wichtig und eine Sexualität der Pflanzen erklärt er für unmöglich (MÄGDEFRAU 1973). An ihn erinnern *Caesalpinia* und *Caesalpinieae*.

Caspar Bauhin (1560–1624; Abb. 13), Schweizer Mediziner, Anatom, besonders aber Botaniker aus französischer Hugenottenfamilie, Univ.-Prof. der Anatomie (winters) und Botanik (sommers) in Basel. Auch sein älterer Bruder Johann war Arzt und Botaniker. Caspar Bauhin schuf wichtige Werke mit großer Wirkung (eine der Grundlagen für Linnés *Species plantarum*). Seine beiden botanischen, mit Holzschnitten versehenen Werke sind „*Prodromos theatri botanici*“ (1620; Abb. 14, 15) und vor allem der wichtige und umfangreiche „*Pinax theatri botanici*“ (1623; Abb. 16), der Diagnosen aller damals bekannten Arten, rund 6.000, bietet. Im „*Pinax*“ präzisiert er die Begriffe Gattung und Art und verwendet sie konsequent. Bauhin hat erstmals alle verfügbaren Pflanzennamen gesammelt und sie übersichtlich als Synonyme angeführt, ein Verfahren, das dann Linné übernommen hat. Die Artnamen („Phrasennamen“) sind mehrgliedrig, weil zugleich kurze Beschreibungen, beginnen mit dem Gattungsnamen und umfassen mehrere, manchmal auch nur zwei beschreibende Adjektive. So erscheint *Gentiana lutea* als „*Gentiana maior lutea*“ [„großer gelber Enzian“], unsere *G. acaulis* heißt „*Gentiana alpina latifolia magno flore*“ [„alpin er breitblättriger Enzian mit großer Blüte“] und *Gentianopsis ciliata* „*Gentiana angustifolia autumnalis, minor floribus ad latera pilosis*“ [„kleiner schmalblättriger Herbst-Enzian, mit am Rand behaarten Blüten“, gemeint sind die charakteristischen Fransen]. Linné hat viele seiner Namen übernommen. Einige sind übrigens auch in unseren deutschen Büchernamen erkennbar: Das (mediterrane) Große Zittergras *Briza maxima* L. heißt bei Bauhin „*Gramen tremulum maximum*“, woher („*tremulum*“) offenbar die deutsche Bezeichnung „Zittergras“ für diese Gattung stammt („*briza*“ ist eine altgriechische Bezeichnung für eine



Abb. 14–15: Zwei Seiten (9 und 45) aus Caspar Bauhins „*Prodromus theatri botanici*“ (1620). Abb. 14 links: „*Gramen tremulum maximum*“ = *Briza maxima*; – Abb. 15 rechts: „*Nasturtium alpinum minus Resedae foliis*“ = *Cardamine resedifolia*. („*Botanicus*“ – Missouri Bot. Garden.)

Getreideart) (Abb. 14). Auch *Cardamine resedifolia* L. hat ihr Epithet von Bauhin, denn er nennt diese Art (an der Abbildung als solche gut erkennbar: Abb. 15) „*Nasturtium alpinum minus Resedae foliis*“. – An Bauhin erinnern etwa die große tropische Leguminosengattung *Bauhinia* und Artnamen wie *Hieracium (Pilosella) bauhini*.

August Quirinus Rivinus (= Bachmann; 1652–1725), deutscher Mediziner, Botaniker und Astronom, Leipzig, schrieb „*Introductio generalis in rem herbariam*“ (1690) und erstellte ein System aufgrund der Blüten (Kronen), wobei ihm auch sonderbare Irrtümer unterliefen: Er meinte, die Staubblätter seien Ausscheidungsorgane. *Rivina* (eine wegen der roten, auch zur Farbstoffgewinnung verwendeten Beeren in Gewächshäusern gern kultivierte Phytolaccacee aus dem subtropischen und tropischen Amerika), *Viola riviniana*, *Cervaria rivini* erinnern an ihn.

Ein überaus bedeutender Naturforscher (Botaniker, Zoologe; auch Altphilologe und Theologe) war der Engländer **John Ray** (1628–1705; Abb. 17). Er verfasste „*Methodus plantarum nova*“ (1682, 2. Aufl. 1703), „*Catalogus plantarum circa Cantabrigiam nascentium*“ [Katalog der Pflanzen um Cambridge] (1660), „*Catalogus plantarum Angliae*“ (1670), „*Historia generalis plantarum*“ (1686–1706, drei um-



Abb. 16: Eine Seite aus Caspar Bauhins „*Pinax theatri botanici*“ (1623). (Aus: Bayerische Staatsbibliothek digital.)



Abb. 17:
John Ray
(1628–1705).
(Aus MÄGDEFRAU
1973.)

fangreiche Bände), „Synopsis methodica stirpium Britannicarum“ (1690). Er hat unter den Botanikern des 17. Jahrhunderts den bedeutendsten Beitrag zum Ausbau des natürlichen Systems der Pflanzen geleistet, er wird daher mit Recht nicht nur als „Vater der englischen Botanik“ bezeichnet, sondern sogar zu den „founders of British Science“ gezählt (MÄGDEFRAU 1973). Er war Lektor für alte Sprachen am Trinity College in Cambridge, wurde hier zum Priester geweiht und unternahm naturwissenschaftliche Reisen durch Mitteleuropa. Er entwickelte Grundsätze für die Systematik und den Begriff der Pflanzenfamilie (die er „Summa genera“ nennt): „Herbae umbelliferae“ (= Umbelliferen), „Herbae stellatae“ (= Rubiaceen), „Herbae asperifoliae“ (= Boraginaceen; → „Raublattgewächse“), „Herbae verticillatae“ (= Labiaten) u. a. Er schuf auch die bis heute verwendeten Großtaxa Monocotyledones und Dicotyledones. Seine übersichtlichen Bestimmungstabellen reichen bis zur Gattung; er behandelt etwa 6100 Arten und zusätzlich viele Varietäten und Kulturformen. Ray setzte sich auch, seiner Zeit weit voraus, mit dem Begriff der Art auseinander, indem er auf die Wichtigkeit der bei den Nachkommen konstant bleibenden Merkmale verwies im Unterschied zu den durch Außeneinflüsse bewirkten Abänderungen (nach MÄGDEFRAU 1973). Verdienste hat Ray auch bezüglich der phytographischen Terminologie, die er von dem Deutschen Joachim Jungius übernahm und die später von Linné ausgebaut worden ist. Auch hat Ray als erster die Pflanzenkunde „Botanik“ genannt (PAVORD 2010). Tatsächlich ist John Ray als erster Begründer der wissenschaftlichen Botanik und damit als genialer Vorläufer Linnés zu sehen. Der berühmte Schweizer Universalgelehrte, Mediziner, Anatom, Botaniker, Publizist und Dichter Albrecht von Haller (1708–1777; vgl. *Arabidopsis halleri*, *Festuca halleri*, *Leucanthemum halleri*, *Oxytropis halleri*, *Carex halleriana*), Professor für Medizin und Botanik und Gründer des Botanischen Gartens in Göttingen, würdigt John Ray als „vir pius et modestus, maximus hominum memoria botanicus“ (als „frommen und bescheidenen Mann, den größten Botaniker seit Menschengedenken“) (nach MÄGDEFRAU 1973).

Abb. 18:
Joseph Pitton
de Tournefort
(1656–1708).
(Aus MÄGDEFRAU
1973.)



Joseph Pitton de Tournefort (1656–1708; Abb. 18), ein sehr erfolgreicher französischer Botaniker und Forschungsreisender (u. a. Pyrenäen und Orient: Griechenland, Türkei, Armenien, Kolchis, er bestieg im August 1700 den Ararat). Hauptwerk: « *Eléments de botanique ou methode pour connoître les plantes* » (1694), 1701 in verbesserter lateinischer Fassung als „*Institutiones Rei Herbariae*“. Sein hierarchisches System (classis – sectio – genus – species) gründet hauptsächlich auf Blüten- und Fruchtmerkmalen. Für die Gattungen liefert er erstmals umfassende Diagnosen, die später von Linné übernommen werden. Eponyme sind u. a. *Tournefortia* (Boraginaceae) und *Veronica ×tournefortii* (= *V. officinalis* × *V. allionii*).

Michel Adanson (1727–1806), französischer Botaniker schottischer Abstammung, Ethnologe und Naturforscher: 1763: « Familles naturelles des plantes ». Er betont, dass zahlreiche künstliche Systeme möglich seien und dass ein natürliches System alle Merkmale berücksichtigen müsse. Ein solches hat er zu entwerfen versucht. Der Baobab, den er im Zusammenhang mit seinen Reisen im Senegal erforschte, trägt seinen Namen: *Adansonia*.

Carl Linnaeus (nach seiner Nobilitierung 1761: Carl von Linné, Carolus Linnaeus; 1707–1778; Abb. 19A), schwedischer Naturforscher, insbesondere Botaniker und Zoologe, markiert – eigentlich zusammen mit dem fast hundert Jahre früheren John Ray – endgültig den Beginn des Zeitalters der wissenschaftlichen Biologie. Hauptwerke: „Flora Laponica“ (1737), „Systema naturae“ (1735, 10. Aufl. 1758), „Genera plantarum“ (1737, 5. Aufl. 1754), „Philosophia botanica“ (1751), „Species plantarum“ (1753). Er schuf mit nachhaltiger Wirkung eine methodische, wissenschaftliche beschreibende Terminologie (Vorläufer war der geniale Mathematiker, Physiker und Philosoph Joachim Jungius, 1587–1657, aus Lübeck, Schüler u. a. von Caesalpinus in Padua, Professor in Gießen, Lübeck, Helmstedt und Hamburg, seine botanischen Schriften wurden erst postum veröffentlicht) und ist Begründer von konsequent hierarchischen, wissenschaftlichen, umfassenden biologischen Systemen der Pflanzen und Tiere mit den Rangstufen Klasse – Ordnung – Gattung – Art – Varietät. Er versucht, Gottes Ordnung der Natur zu ergründen und in einem System darzustellen („Deus creavit, Linnaeus disposuit“⁴). Linné gilt bis heute als der bedeutendste Wissenschaftler Schwedens. (Aus der reichen Literatur über ihn sei etwa STAFLEU 1971 genannt.)

Sein weitgehend künstliches „Sexualsystem“ war auch und in erster Linie eine großartige didaktische Leistung und eine Grundlage für seinen weitreichenden Erfolg als Lehrer. Denn Linné betrachtete sein System als Notbehelf und rang sehr wohl um ein natürliches System – er unterschied schließlich 67 natürliche „ordines“ –, ein vollständiges System gelang freilich erst seinen Nachfolgern. Als Bestimmungsschlüssel für die Familien und Gattungen wird Linnés weitgehend künstliches System etwa noch in der Exkursionsflora von FRITSCH (letzte Auflage 1922) verwendet und teilweise auch noch in der aktuellen österreichischen Exkursionsflora (seit ADLER et al. 1994). Tab. 4 zeigt Ausschnitte aus dem Linné-System anhand des Schlüssels in FRITSCH (1922).

Dieses Linné'sche System verwendet als Kriterien in erster Linie (Definition der Klassen) das Andrözeum: Zahl und z. T. Anordnung (relative Länge, Verwachsungen) der Stamina; in zweiter Linie (für die Ordnungen) die

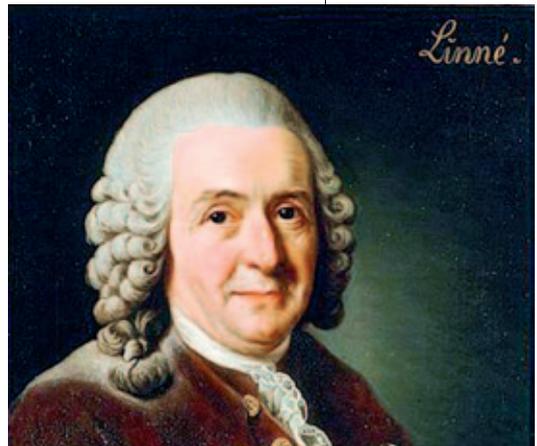


Abb. 19A:
Carl Linnaeus =
Karl von Linné
(1707–1778). Ölge-
mälde von Alexander
Roslin. (Wikimedia
Commons.)

⁴ = „Gott schuf, Linnaeus ordnete“



Abb. 19B:
Linnaea borealis
(Linnaeaceae bzw.
Caprifoliaceae
s. lat.), eine cir-
cumpolar boreal
weitverbreitete
Art, seltenes
Glazialrelikt in
obermontan-subal-
pinen bodensauren
Fichtenwäldern in
den Zentralalpen
(und z. B. auch im
Kaukasus).
Foto: J. Schneider
in E. Horaks
„Botanik im Bild“.

Zahl der Griffel bzw. Narben (also meist die Zahl der Karpelle!). Die Sexualität der Pflanzen war erst wenig vor Linné erkannt und akzeptiert worden und wird von ihm daher mit Nachdruck betont und erregte deswegen übrigens in manchen Kreisen, auch bei Fachkollegen, Ärgernis (sogar noch bei Goethe, der Linnés Werke im Übrigen sehr schätzte); das „Systema Naturae“ ist von der Katholischen Kirche auf den „Index librorum prohibitorum“ gesetzt worden!

Das Linné'sche System ist übrigens keineswegs zur Gänze künstlich, denn etwa die als natürlich erkennbaren Labiaten, Compositen und Cruciferen wurden nicht den Tetrandria bzw. Pentandria bzw. Hexandria untergeordnet, sondern bilden eigene hochrangige Taxa.

Das Artkonzept, das die Konstanz der Art voraussetzt, war zur Zeit Linnés noch keineswegs Allgemeingut, vielmehr war der Gedanke der „generatio aequivoca“ = der „Urzeugung“ noch verbreitet (d. h., das Prinzip „omne vivum ex vivo“ noch nicht allgemein selbstverständlich). In diesem Licht ist auch Linnés berühmter Satz „Species tot sunt, quot diversas formas in princi-

pio produxit Infinitum Ens“⁵ zu verstehen. Ihm aus der Sicht der Evolutionstheorie hundert Jahre später vorzuwerfen, er hätte aus religiösen Gründen die Evolution gelehrt, ist daher erstens absurd und zweitens unrichtig, denn Linné hat sich tatsächlich in späteren Jahren Gedanken über Veränderungen der Arten im Laufe längerer Zeiträume gemacht. Linné befasste sich keineswegs bloß mit Beschreibung und Systematik der Pflanzen und Tiere, sondern er machte auch, zusammen mit seinen Schülern, zahlreiche physiologische, phänologische und ökologische Beobachtungen.

Die binäre Benennung der Arten geht zwar auf Linnaeus zurück, dennoch ist es unrichtig, ihn – wie weithin üblich – hauptsächlich bloß als den „Erfinder“ der „binären Nomenklatur“ festzulegen, zumal erstens damit nur die Bezeichnung der Arten gemeint ist und sie zweitens eigentlich nur ein Nebenprodukt darstellt, denn als die eigentlichen Artnamen betrachtete auch Linnaeus wie seine Vorgänger (z. B. Bauhin) die beschreibenden sog. „Phrasennamen“ mit mehrgliedrigen Epitheta specifica (differentiae specifica). Vor allem aber würde die Erfindung bloß einer Nomenklatur kaum eine genuin wissenschaftliche Leistung darstellen. Allerdings trug diese konsequent binäre Benennung der Arten sehr zur Popularisierung und zur allgemeinen Akzeptanz der Linné'schen Schriften und seines Systems bei. Die 1. Auflage der „Species plantarum“ ist seit 1905, im ICBN festgelegt, der Startpunkt der Nomenklatur bezüglich Namenpriorität.

⁵ „Es gibt so viele Arten wie zu Anbeginn das Unendliche Wesen verschiedene Formen geschaffen hat.“

Diese „Species Plantarum“ sind eines der verbreitetsten botanischen Bücher überhaupt, der vollständige Titel lautet: „Species Plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas“ („Die Arten der Pflanzen. Darstellung der korrekt erkannten, nach Gattungen zusammengefassten, mit Artunterschieden, den gewöhnlichen Namen und ausgewählten Synonymen sowie den Heimatgebieten versehenen Pflanzen, geordnet nach dem Sexualsystem“). Dieses grundlegende Werk, 1753 in erster Auflage erschienen, in zwei Bänden mit insgesamt 1.231 Seiten, ist ein nach Linnés System geordnetes Pflanzennamenverzeichnis, das die bisher verwendeten Namen („Phrasennamen“), die zugleich Beschreibungen sind, mit jeweils genauen Zitaten anführt (z. B. Linnés eigene frühere Werke wie die Flora Lapponica und den Hortus Cliffortianus, ferner Bauhin, Dodonaeus, Gmelin, Haller usw.). Wo diese Beschreibungen ungenügend sind, fügt Linné eine eigene, genauere Beschreibung an. Darauf folgt eine kurze Angabe der Verbreitung, z. B. „Habitat in Alpibus Lapponicis, paludibus Sueciae, Russiae“ [Wohnt in den lappländischen Alpen, in Sümpfen Schwedens und Russlands]. In etlichen Fällen werden Varietäten, nummeriert mit griechischen Buchstaben, angegeben. Gelegentlich gibt es zusätzlich phytophographische oder taxonomische Anmerkungen. In der Randspalte stehen einzelne Wörter (die „nomina trivialia“), meist Adjektive, die später als Artbeinamen verwendet werden. Diese sind ausdrücklich als (abgekürzte) Namen und nicht als Merkmalsangaben zu verstehen, womit die Trennung von Phytographie und Taxonomie einerseits und Nomenklatur andererseits offenkundig wird (vgl. Abb. 20A).

Beispiel für einen Phrasennamen („nomen specificum legitimum“): „*Vaccinium pedunculis unifloris, foliis serratis ovatis deciduis, caule angulato*“; dazu in den „Species Plantarum 1753“ als Marginalie das „nomen triviale“: *Vaccinium myrtillus*. Dieser zweigliedrige Artname, das Binom, ursprünglich nur als Merkhilfe gedacht, setzte sich nach Linnaeus bis heute als binärer Artname durch. Vgl. dazu S. 376 und Abb. 20A.

I–XXIII: **Publicae (= Phanerogamia)**

Monoclinia (mariti et uores uno eodemque thalamo gaudent)

I. Klasse: **Monocladria**

II. Kl.: **Diandria**

1. O.: Monogynia (zB Circaea, Salvia, Veronica, Cyperaceae, Oleaceae)

2. O.: Digynia

III. Kl.: **Triandria**

1. O.: Monogynia (zB Valeriana, Mentha, Nardus)

2. O.: Digynia (zB Chenopodium, Juncus)

3. u. 4. O.: Trigynia u. Tetragynia (zB Juncus, Stellaria, Iridaceae)

IV. Kl.: **Tetrandria**

1. O.: Monogynia (zB Rhinanthus, Euonymus, Plantago, Rubiaceae, Scrophulariaceae)

V. Kl.: **Pentandria**

VI. Kl.: **Hexandria**

VII. Kl.: **Heptandria**

VIII. Kl.: **Octandria**

IX. Kl.: **Enneandria** (Gleditschia, Laurus, Butomus, Elodea)

X. Kl.: **Decandria**

XI. Kl.: **Dodecandria**

XII. Kl.: **Icosandria**

XIII. Kl.: **Polyandria**

XIV. Kl.: **Didynamia**

1. O.: Gymnospermia (Lamiaceae, Verbenaceae)

2. O.: Angiospermia (zB Linnaea, Globularia, Lathraea, Orobanche, Scrophulariaceae)

XV. Kl.: **Tetradynamia** (Cruciferae)

1. O.: Siliculosa

XVI. Kl.: **Monadelphina**

3. O.: Octandria (Polygalaceae)

4. O.: Decandria (zB Leguminosae [sc. Fabaceae p. p.]

5. O.: Polyandria (Malvaceae)

XVII. Kl.: **Diadelphina**

1. O.: Hexandria (Corydalis, Fumaria)

2. O.: Octandria (Polygalaceae)

3. O.: Decandria (Leguminosae [sc. Fabaceae p. p.]

XVIII. Kl.: **Polyadelphina** (Tilia)

XIX. Kl.: **Synoesia**

1. O.: Polygamia aequalis (alle Blü fertl) (Compositae p. p.)

2. O.: Polygamia superflua (RandBlü □) (Compositae p. p.)

3. O.: Polygamia frustranea (RandBlü steril) (Compositae p. p.)

4. O.: Polygamia necessaria (ScheibenBlü steril) (Compositae p. p.)

6. O.: Monogamia (Blü mit X) (Solanum, Viola, Cucurbitaceae)

XX. Kl.: **Gynandria**

1.–2. Monandria & Diandria (Orchidaceae)

3. O.: Hexandria (Aristolochia)

Diclinia (mariti seu feminae distinctis thalamis gaudent)

XXI. Kl.: **Monocia**

XXII. Kl.: **Dioecia**

XXIII. Kl.: **Polygamia**

Cryptogamia (= Cryptogamia)

XXIV. Kl.: **Cryptogamia** (Farnepflanzen, Moose, Algen, Pilze & Flechten)

Tab. 4: Überblick über das Linnésche System, wie es FRITSCH (1922) im Hauptschlüssel seiner Exkursionsflora verwendet. Nicht alle Ordnungen sind hier genannt, und es werden nur einige Gattungen genannt, wobei zu erkennen ist, dass zur Verwendung als Schlüssel viele Gattungen doch mehrfach, in verschiedenen Klassen (Kl.) und Ordnungen (O.), geschlüsselt werden müssen.

Die Linné'sche Taxonomie war zum Einen dringend notwendig geworden angesichts der Fülle an inzwischen bekanntgewordenen Pflanzen und Tieren und des dadurch entstandenen Chaos an Namen⁶, zum Anderen war sie die Voraussetzung für die weitere planmäßige wissenschaftliche Erforschung der Organismenwelt, die die vielen Schüler Linnés mit Reisen über alle Teile der Erde einleiteten und fortführten, z. B. J. Bartsch (Surinam; vgl. *Bartsia*), P. Forskåhl (Arabien; vgl. *Forskohlea*), P. Kalm (Nordamerika; vgl. *Kalmia*), P. Löffling (Spanien, Venezuela; vgl. *Loeflingia*), P. Osbeck (China; vgl. *Osbeckia*), D. C. Solander (Cooks Weltumsegelung, Pazik; vgl. *Solandra*), A. Sparrman (Nordchina und Kapland, vgl. *Sparmannia*), C. Tärnström (Südostasien; vgl. *Ternstroemia*), P. Thunberg (Japan; vgl. *Thunbergia*), O. Torén (Südasiens; vgl. *Torenia*); nicht wenige starben auf den damals riskanten Forschungsreisen in jungen Jahren.

Die 2. Auflage der *Species Plantarum* erschien 1762/1763, die 3. Auflage 1764. Dieses Werk wurde nach Linnés Tod weitergeführt, die 5. („4.“) Auflage, auf 6 Bände stark erweitert vom Berliner Botaniker Carl Ludwig Willdenow 1787–1830 bearbeitet; eine 6. Auflage in 2 Bänden, von H. F. Link und A. Dietrich, erschien 1831–1833. Der botanische Teil des „*Systema naturae*“ erschien ab 1774 getrennt als „*Caroli a Linné Systema vegetabilium*“, 13. Aufl.; dessen 16. Aufl. (1817–1830) wurde besorgt von dem Schweizer Arzt und Botaniker Johann Jacob Römer und dem österreichischen Mediziner, Botaniker und Reiseschriftsteller Joseph August Schultes (vgl. *Galium schultesii*). Dieses Werk, eine Flora der ganzen Erde darstellend, wurde von dem 17-bändigen, allerdings unvollendeten Werk der beiden De Candolle (*Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, 1824–1874) fortgeführt – und seither gibt es keine Weltflora mehr (zwei solche Werke sind aber übrigens seit einigen Jahren im Erscheinen begriffen, Lieferungswerk: „*Species plantarum programme – Flora of the World*“, seit 2008 eine Website: „*FotW = Flora of the World*“). Umfangreiche taxonomische Nachschlagewerke in der Nachfolge Linnés, allerdings höchstens bis zu den Gattungen führend, sind ENGLER & PRANTL (1887–1915) und aktuell KUBITZKI (1990–2011–).

Zu **Abb. 20 A**: Ausschnitt aus den „*Species Plantarum*“ (1753): Die 22. *Veronica*-Art ist am Rand kursiv mit dem „nomen triviale“ „*hederaeifolia*“ versehen. Dieses dient als Artepitheton bis heute der Benennung der Art, wobei der Fugenlaut „ae“ regelgemäß (Art. 60.8 ICBN) in „i“ umgewandelt wurde. Der erste, aus 7 Wörtern bestehende „legitime“ Name („Phrasenname“) ist jener aus Linnés *Flora suecica* auf S. 18 (1745). Darauf folgt der Name in Linnés „*Hortus Cliffortianus*“ (1738), den auch David van Royen (Professor in Leiden = Lugdunum Batavorum) verwendet. Das dritte Synonym ist die dreigliedrige Bezeichnung im „*Pinax*“ des Bauhin (s. S. 370), der die Art übrigens abbildet. Aus ihm bildet Linnaeus das „nomen triviale“. Darauf folgt, mit β bezeichnet, die Angabe einer Varietät (solche versteht Linnaeus generell exklusiv, d. h. nicht wie im heutigen hierarchischen System als Teil der Art, sondern als Ergänzung außerhalb dieser), einer Sippe, die Tournefort und Buxbaum

⁶ „*Filum ariadneum Botanices est systema, sine quo chaos est Res herbaria*“ (Der Ariadnefaden der Botanik ist das System, ohne das die Pflanzenkunde ein Chaos darstellt.)

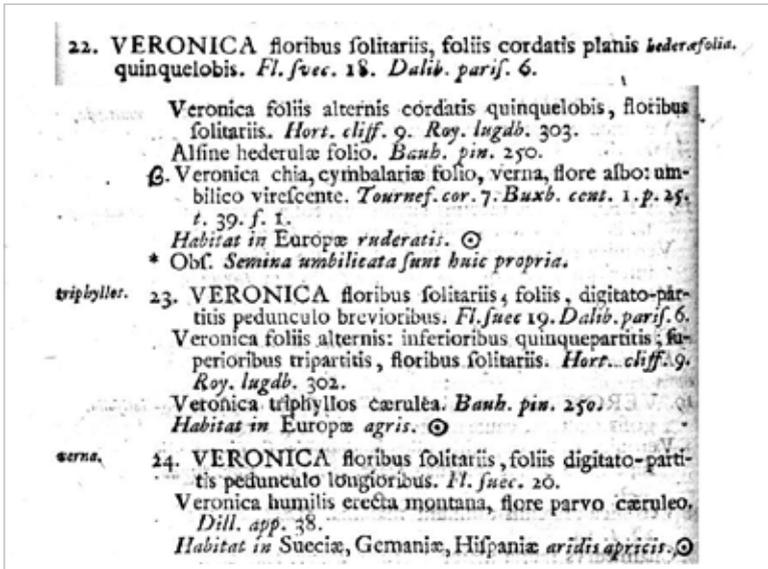


Abb. 20A:
Veronica hederifolia in Linnés *Species plantarum*, 1753. (Die ersten beiden Zeilen sind im Original auf S. 13 gedruckt – daher die Marginalie rechts – und wurden hier an die Fortsetzung auf S. 14 – mit den Marginalien links – angefügt.) Erläuterung dazu auf S. 376 f.

mit einem neungliedrigen Namen bezeichnet haben, der besagt, dass sie auf der ägäischen Insel Chios vorkommt, im Frühling blüht, weiße Blüten mit grünlichem Zentrum aufweist und deren Blätter an jene des Zimbelkrauts erinnern. Viel später, 1798, hat sie Bodard unter Verwendung eines Wortes aus dem ursprünglichen Namen bei Tournefort (der sie vermutlich nicht bloß als Varietät der *V. hederifolia*, sondern als Art eingestuft hat – allerdings gab es diesen strikten Artbegriff damals noch nicht) als Art binär und damit gültig „*Veronica cymbalaria*“ benannt. (Am Artrang der mediterranen *V. cymbalaria* besteht bekanntlich längst kein Zweifel.) Linnaeus fügt nun, wie bei allen Arten, eine ökogeographische Kurzcharakteristik an: „Wohnt in Europa in Ruderalfluren“, gefolgt vom auch heute verwendeten Symbol für die einjährige Lebensdauer (Sonnen-Symbol der Alchemisten). Das Wort „habitat“ (= „er/sie/es wohnt“) wird in der Folge und bis heute in der botanischen Fachsprache als Substantiv mit der Bedeutung „Lebensraum, (ökologischer) Standort“ verwendet. Am Schluss fügt Linnaeus als „Observatio“ (= Anmerkung) ein weiteres, wichtiges Merkmal an, das für beide Sippen zutrifft: die ausgehöhlten („genabelten“) Samen. Auch bei der folgenden Art, *V. triphyllos*, verwendet Linnaeus für sein nomen triviale ein Wort aus dem Bauhin’schen Namen. Bei Nr. 24. (*V. verna*) allerdings erfindet er ein neues Wort für die Kurzbezeichnung am Rand. Der bedeutende scharfsinnige österreichische Botaniker Heinrich Johann Nepomuk Crantz (1722–1799), Kritiker Jacquins und des künstlichen Linné’schen Systems, entdeckte in der Wachau, bei Dürnstein, eine sehr ähnliche und nahe Verwandte der *V. verna*, die er dem deutschen Botaniker Johann Jakob Dillen = Dillenius (1687–1747, ab 1721 Professor in Oxford; vgl. *Dillenia* und *Dilleniaceae*) widmete: *V. dillenii*, wohl in Anspielung darauf, dass er *V. verna* benannt hat. Übrigens hat Linnaeus den Dillenius in Oxford besucht, und dieser wollte sein Gehalt mit Linnaeus teilen, falls er bei ihm bliebe (MÄGDEFRAU 1973: 52).

Abb. 20B:
 Wilhelm Heinrich Kramer schrieb 1756 die erste Flora (und Fauna) Niederösterreichs: „Elenchus vegetabilium et animalium per Austriam inferiorem observatorum“, eine Auflistung der in Niederösterreich beobachteten Pflanzen und Tiere. *Phyteuma* (1) ist *Ph. spicatum*, die er für die nächste Umgebung Wiens (auf einer Wiese in Mauerbach, zwischen Dornbach und Weidling, bei Purkersdorf) sowie für Schneeberg und Rax angibt.

Bei *Phyteuma* (2) erliegt er einer Fehlbestimmung; denn Linnaeus (1753: 171) schreibt bei dieser Art „Habitat in Baldo et Tyrolensibus montibus“ (wächst auf dem [Monte] Baldo und in den Tiroler Bergen), als nomen triviale nennt er „comosa“, es handelt sich um *Physoplexis comosa*. Kramer hingegen meint mit seiner „sehr seltenen“ Art von der Raxalpe und aus der Brühl hinter Mödling offenkundig *Ph. orbiculare*. (Faksimile-Reprint 2008, Saarbrücken: Fines Mundi GmbH [Rolf Kittler].)

P H Y T E U M A.

1. *PHYTEUMA spica oblonga, capsulis bilocularibus, foliis radicalibus cordatis.* Linn. Sp. pl. 171.
Rapunculus corniculatus spica longiore. Riv. Hall. Jen. Rupp. 249.
Rapunculus spicatus. Baub. pin. 92.
Rapunculus corniculatus spicatus, f. Alopecuroides, flore albo, & caeruleo. Moris. hist. 2. p. 463. s. 5. t. 5. f. 46.
 Habitat in prato Murobacensi, inter Dornbach & Weidling, circa Burckersdorf, in Schneeberg, & in alpe Breinina.
2. *PHYTEUMA fasciculo terminali sessili, foliis dentatis radicalibus cordatis.* Linn. Sp. pl. 171.
Rapunculus alpinus corniculatus. Baub. pin. 113.
Trachelium petraeum minus. Pon. bald. 336. t. 336.
 Habitat in alpe Breinina, & in valle Bruhl retro Medling, rarissime.

Linnés Werke erwiesen sich als überaus fruchtbar sowohl für die Erforschung der Pflanzendiversität der ganzen Erde – sie legten die Grundlage für die künftige Evolutionsforschung – wie auch für das Abfassen von Florenwerken; so hält sich **Wilhelm Heinrich Kramer**, Arzt in Bruck an der Leitha, der Verfasser der ersten Flora (und Fauna) in Österreich (1756), an das Linné'sche System, verwendet aber noch keine binären Artnamen (Abb. 20B); siehe dazu auch KLEMUN (2012).

Joseph Gärtner (1732–1791), deutscher Arzt und bedeutender Botaniker. Hauptwerk: „De fructibus et seminibus plantarum“ (1788): Schließfrüchte sind keine nackten Samen; er unterscheidet das Endosperm vom Embryo mit den Kotyledonen.

Robert Brown (1773–1858), schottischer Arzt und Botaniker, entdeckte nicht nur den Zellkern und die nach ihm benannte Brown'sche Molekularbewegung, sondern war auch ein wichtiger Pflanzensystematiker und Morphologe. Er verfasste auch eine Flora Australiens: „Prodromus Florae Novae Hollandiae.“

Bemühungen um ein natürliches System aufgrund der Berücksichtigung aller Merkmale gibt es schon vor Linnaeus, etwa bei John Ray (S. 371 f.). Auch Linnaeus unterscheidet in seiner „Philosophia botanica“ (1751) 67 „Ordnungen“, und die nirgends passenden Gattungen unterschied er als „vagae et etiamnum incertae sedis“ [„von unklarer und bisher unsicherer Stellung“]. Diese Bemühungen sind aber in der Begeisterung über sein so erfolgreiches, weil unerhört praktisches „Sexualsystem“ kaum beachtet worden. In der französischen Botanikerfamilie (Lyon, Paris) **de Jussieu** war **Antoine Laurent** am erfolgreichsten, denn er setzte die Überlegungen Linnés fort und schuf damit das erste natürliche System (Abb. 21). Für die Umgrenzung der Klassen verwendet er u. a. die relative Stellung von Krone und Andrözeum. Er verfasste auch etliche Familien- und Gattungsmonographien.

Augustin-Pyramus De Candolle (1778–1841; Abb. 22), aus einer Schweizer Botanikerfamilie (Genf). Hauptwerke: « Theorie élémen-

taire de la Botanique » (1813), „Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis“, später zusammen mit **Alphonse De Candolle** (1824–1874), insgesamt 17 Bände; 5.100 Gattungen mit ≈ 59.000 spp. – Sein System (Tab. 5) ist bis vor kurzem besonders in Frankreich noch verwendet worden. – A.-P. De Candolle war auch ein wichtiger Theoretiker, er befasste sich mit den

Prinzipien der Taxonomie – dieses Wort stammt von ihm (WAGENITZ 2003) –, Phytographie und Terminologie. Die „Symmetrie der Organe“ ist für A.-P. De Candolle wichtiger als deren Lebenstätigkeit; d. h.: die Makromorphologie ist ihm wichtiger als die „ökologisch“ relevanten Detail-Strukturen. – A.-P. De Candolle schreibt (übersetzt): „Ich bestätige also, dass die Einteilung in Monokotyledonen und Dikotyledonen, die Unterscheidung der Gramineen von den Cyperaceen natürliche Abteilungen kennzeichnen, da ich in diesem Fall zum gleichen Ergebnis mittels der Fortpflanzungsorgane wie der Ernährungsorgane gelange, während mir die Unterscheidung von choripetalen und sympetalen Dikotyledonen künstlich erscheint, da ich hierzu allein durch Berücksichtigung der Fortpflanzungsorgane gelangen kann.“

Au.-P. De Candolle war auch einer der allerersten Pflanzengeographen: « *Essai élémentaire de géographie botanique* » (1820) und auch einer der Pioniere der Schaffung von Nomenklaturregeln (DE CANDOLLE 1867). Nach ihm benannt ist die renommierte botanische Fachzeitschrift „Candollea“ (ed.: Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève).

Auch der bedeutende englische Botaniker und Gärtner **John Lindley** (1799–1856; Abb. 23) schuf ein natürliches System: „A Synopsis of British Flora, arranged according to the Natural Order“ (1829) und „An Introduction to the Natural System of Botany“ (1831), „Nixus Plantarum“ (1833) sowie „A Natural System of Botany“ (1836), in dem er innerhalb der Samenpflanzen die Klassen „Exogenae“ (Dikotylen), Gymnospermae und „Endogenae“ (Monocotylen) unterscheidet und erstere wie letztere in Subclasses, diese in „Cohortes“ und diese in „Nixus“ untergliederte, wobei letztere den späteren Ordnungen entsprechen, für die er erstmals die Endung -ales verwendet. Eine weitere Klasse („Esexuales“) umfasst „Filicales“, „Lycopodales“, „Muscales“, „Charales“ und „Fungales“ – was offenbart, wie wenig damals über die Kryptogamen bekannt war. John Lindley leistete auch

Antoine Laurent de Jussieu (1748–1836)

„Genera plantarum secundum ordines naturales disposita“ (1789)

15 Klassen, 100 Ordnungen, 1754 Gattungen; zusätzlich 137 Gattungen incertae sedis.

Die „Ordnungen“ (= heutige Familien) werden erstmals durch ausführliche Diagnosen charakterisiert.

Abt. 1: **Acotyledones** Algen, Pilze, Moose, Farne

Abt. 2: **Monocotyledones**

Abt. 3: **Dicotyledones**

Monoclinae Blüten zwittrig

Apetalae

Monopetalae Sympetalen

Polypetalae Dialypetalen

Diclinae Blüten eingeschlechtig

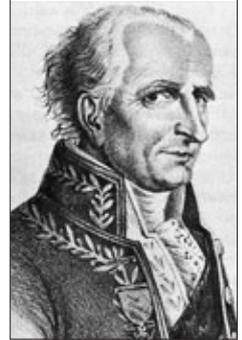


Abb. 21:
A. L. Jussieu
(1748–1836) und das
erste erfolgreiche
natürliche System.
(Aus MÄGDEFRAU 1973.)



Abb. 22:
August-Pyrame
De Candolle
(1778–1841).
(Aus MÄGDEFRAU 1973.)

Divisio Phanerogamae (Vasculares)**Cl. Dicotyledoneae** (Exogenaee)

Subcl. **Thalamiflorae**: *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *die freien BlÜB alle auf der BlÜAchse*
Cruciferae, *Caryophyllaceae*, *Geraniaceae* etc.

Subcl. **Caliciflorae**: *Rosaceae*, *Leguminosae*, *synsepal*
Umbelliferae, *Ericaceae*, *Compositae* etc.

Subcl. **Corolliflorae**: *Primulaceae*, *Gentianaceae*, *synsepal und sympetal*
Boraginaceae, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*

Subcl. **Monochlamydeae**: *Chenopodiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Perigon*
Urticaceae, *Amentaceae*, *Plantaginaceae*

Cl. Monocotyledoneae (Endogenaee)

Alismaceae bis *Gramineae*

Cl. Acotyledoneae

Subcl. **Foliaceae**: *Musci* et *Hepaticae*

Subcl. **Aphyllae**: *Lichenes*, *Hypoxyla*, *Fungi*, *Algae*

Tab. 5:

**Das System von
A.-P. DE CANDOLLE
(1819) und
A.-P. DE CANDOLLE
& A. DE CANDOLLE
(1823–1973).**

Wesentliches für die Weiterentwicklung der phytographischen (deskriptiven) Terminologie: „Descriptive Botany“ (1858). Viele, insbesondere tropische Arten, darunter etliche Orchideen, tragen als Epithet seinen Namen („lindleyi“, „lindleyanus“).



**Abb. 23:
John Lindley
(1804–1849).
(Wikimedia.)**

Stephan Endlicher (1804–1849; Abb. 24), österreichischer Botaniker, Numismatiker und Sinologe, geb. in Pressburg [Bratislava], Professor u. Direktor des Botanischen Gartens der Universität Wien 1839–1849; Mitbegründer der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 1847. Hauptwerke: „Genera plantarum secundum ordines naturales disposita“ (Wien 1836–1850); „Enchiridion botanicum exhibens classes et ordines plantarum“ (Leipzig 1841); „Anfangsgründe der chinesischen Grammatik“ (Wien 1845). – Endlicher unterscheidet insgesamt 60 Klassen, 278 „Ordnungen“ [= Familien] (Tab. 6). Ein wesentlicher Fortschritt war etwa die Abtrennung der Thalphyten von den kormophytischen Kryptogamen. Die drei Hauptgruppen innerhalb der Cormophyta beziehen sich auf ontogenetisch-anatomische Merkmale, die sich jedoch als nicht haltbar erwiesen haben. Nach ihm ist die tropisch-amerikanische Lauraceengattung *Endlicheria* benannt.

**Tab. 6:
Grundzüge des
Systems von
Endlicher.
(Aus MÄGDEFRAU 1973
und ROTHMALER 1955.)**

Thallophyta (kein Gegensatz von Stängel und Wurzel) [Algen, Flechten, Pilze]
 Cormophyta (polarer Gegensatz von Stängel und Wurzel)

Acrobrya (Stängel nur an der Spitze wachsend) [Moose, Farne]

Amphibrya (Stängel nur wachsend) [Monokotyle]

Acramphibrya (Stängel an der Spitze und am Umfang wachsend)

Gymnospermae

Apetalae

Gamopetalae [Sympetalae]

Dialypetalae

Die bahnbrechenden Erkenntnisse der Cytologie und Entwicklungsmorphologie sowie die Evolutionstheorie Darwins führten insbesondere zum besseren Verständnis der Kryptogamen und der Gymnospermen. Vor allem die Entdeckung des Generationswechsels durch den genialen **Wilhelm Hofmeister** (1824–1877) (Abb. 25) schuf die Voraussetzung für das Verständnis der Evolution der Gefäßpflanzen. Es muss jedoch festgehalten werden, dass die Evolutionstheorie, so grundlegend wichtig diese Entdeckung für die gesamte Biologie ist – erst mit ihr wurde die Biologie endgültig zur vollberechtigten Wissenschaft –, kaum eine direkte Auswirkung auf die Weiterentwicklung der Systeme hatte, denn sowohl die Evolutionstheorie wie die Systematik verdanken ihre Erfolge den Analysen und Erkenntnissen der Cytologie, Anatomie und Vergleichenden Morphologie.



Abb. 24:
Stephan
Endlicher
(1804–1849).
(Aus MÄGDEFRAU
1973.)

Das System (1864) des bedeutenden deutschen Morphologen **Alexander Braun** (1805–1877) zeigt deutliche Fortschritte (Tab. 7).

Im berühmten Stammbaum Ernst HAECKELS (1866, Abb. 26) teilt sich der Phanerogamen-Stamm zunächst in die Gymnospermen und Angiospermen, diese verzweigen sich in „Monocotyledones“ und „Dicotyledones“, und von diesen zweigen als kleiner Ast zunächst die Monochlamydeae ab und schließlich spalten sie sich in die „Dialypetalae (Polypetalae)“ und „Gamopetalae (Monopetalae)“ auf.

August Wilhelm Eichler (1839–1887; Abb. 27), deutscher Botaniker, Prof. in Graz, Kiel und Berlin. Bedeutender Pflanzenmorphologe und Systematiker; sein Hauptwerk sind die berühmten „Blütendiagramme“ (1875–1878), die noch heute in den Botaniklehrbüchern verwendet werden; „Syllabus der Vorlesungen über Phane-

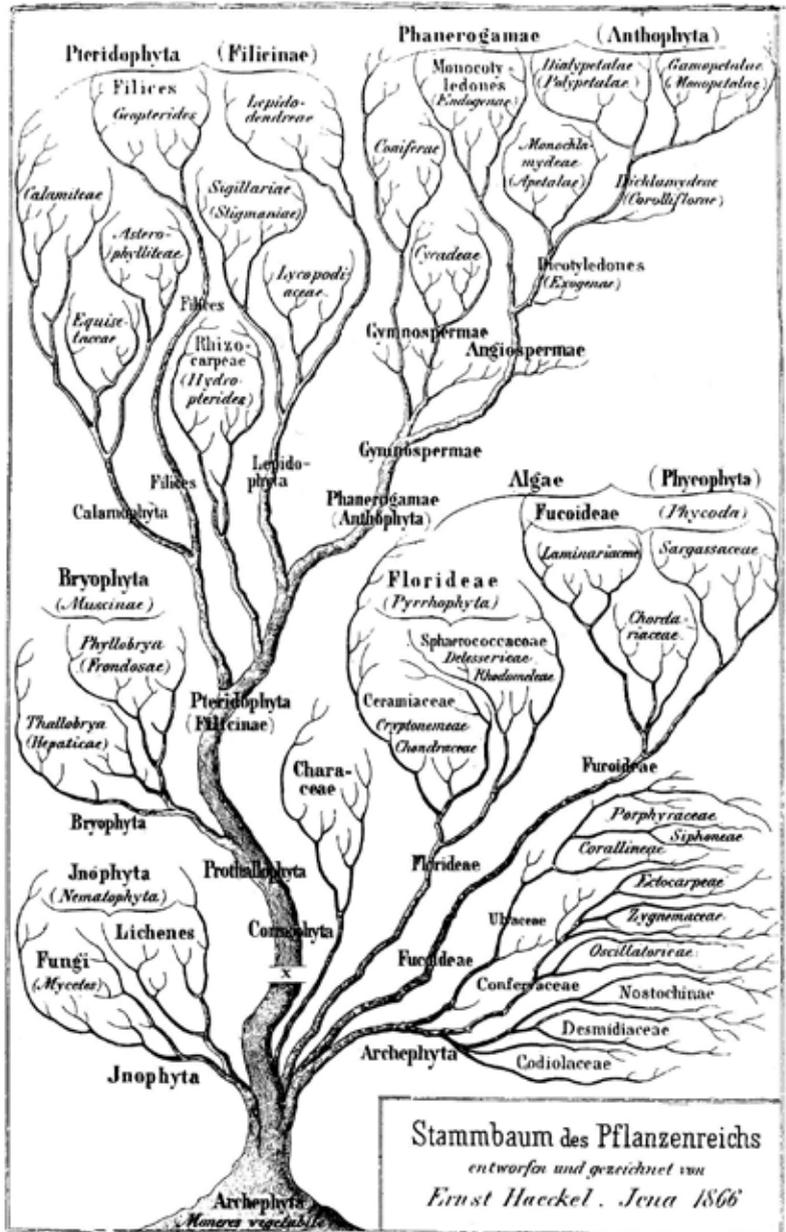


Abb. 25:
Wilhelm
Hofmeister
(1824–1877).
(Aus Wikimedia
Commons.)

Bryophyta
 Thalloidea [Algen, Flechten, Pilze]
 Thallophyllodea [*Chara*, Moose]
Cormophyta [Farne]
Anthophyta
 Gymnospermae
 Angiospermae
 Monocotyledones
 Dicotyledones
 Apetalae [Kronenlose]
 Sympetalae [Verwachsenkronblättrige]
 Euletheropetalae [Freikronblättrige]

Tab. 7:
Das System
Alexander Brauns.
(Aus ROTHMALER 1955.)

Abb. 26:
Stammbaum des
Pflanzenreichs
nach Ernst Haeckel
(1866).
(Aus MÄGFRAU
1973.)



rogamenskunde“ (3. Aufl. 1883); er bearbeitete 22 Familien der „Flora Brasiliensis“ von C. v. Martius (1840–1906) – übrigens des bisher größten, umfangreichsten Florenwerks –, die er nach dessen Tod fortführte. Eichlers System (1883) skizziert Tab. 8.

Adolf Engler (1844–1930; Abb. 28), Prof. in Kiel, Breslau und ab 1889 in Berlin. 1900 Gründung des heutigen, 43 ha großen Botanischen

Gartens in Berlin-Dahlem. Englers bekanntes System (vgl. Tab. 9) ist lediglich ein verbessertes Eichler'sches System, behandelt ausführlich auch die Niederen Pflanzen sowie die fossilen Taxa und war für lange Zeit das allgemein anerkannte System der Pflanzen. Es diente bis in den Beginn der 2. Hälfte des 20. Jahrhunderts weithin als Standard und liegt etwa auch noch der „Flora Europaea“ (TUTIN et al. 1964–1980) zugrunde.

Engler setzt sich zwar mit der Evolutionstheorie auseinander, betont aber hauptsächlich die Organisationshöhe und den Unterschied zwischen Phylogenie und Systematik: Die Systematik ordnet aufgrund von Merkmalen: eindimensionales System; die Phylogenie erklärt und ergibt einen zweidimensionalen Stammbaum. Engler schuf bedeutende Standardwerke, insbesondere, zusammen mit K. A. E. Prantl, die „Natürlichen Pflanzenfamilien“ (1887–1915), 23 Bände (einschließlich Kryptogamen) umfassend, die 2. Aufl., 1924 begonnen von H. Harms, J. Mattfeld, H. Melchior und E. Werdermann, wird bis heute fortgesetzt. Noch umfangreicher ist das von Engler initiierte monumentale, 107 dicke Bände umfassende „Pflanzenreich“ (1900–1953), eine Sammlung von weltweiten Familien- und Gattungs-Monographien. Englers „Syllabus der Pflanzenfamilien“, entstanden aus Vorlesungsmanuskripten, ist hingegen eine knappe, bis zu den Familien vollständige, die Gattungen nur exemplarisch nennende Übersicht: 1. Aufl. 1924, die Angiospermen der 12. Auflage sind von Hans MELCHIOR 1964 (Tab. 11) aktualisiert worden.

Anton J. Kerner v. Marilaun (1831–1898; Abb. 29), österreichischer Botaniker, Professor in Ofen (Budapest), Innsbruck und Wien, trug – neben taxonomischen Arbeiten – zusammen mit August Grisebach (1814–1879) wesentlich dazu bei, die damals „Pflanzengeographie“ genannte Forschungsrichtung – nach den Anfängen durch Alphonse De Candolle (1806–1893), Alexander v. Humboldt (1769–1859) und J. F. Schouw (1789–1852) – als eigenständiges Teilgebiet der Botanik (nicht der Geographie; daher heute Geobotanik genannt) zu begründen: Hauptwerk „Das Pflanzenleben der Donauländer“ (1863).

Richard Wettstein (1863–1931; Abb. 30), Schwiegersohn A. Kerners, österreichischer Botaniker, 1892–1899 Prof. in Prag, ab 1899 in Wien. Begründer des heutigen Institutsgebäudes Rennweg 14 (1904); 2. Internationaler Botanischer Congress in Wien 1905; 1913/14 Rektor der Universität Wien; in der Ersten Republik Bundespräsidentenskandidat. –

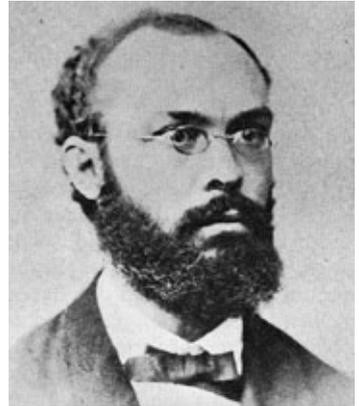


Abb. 27:
August Wilhelm
Eichler (1839–1887).
(Aus MÄGDEFRAU
1973.)

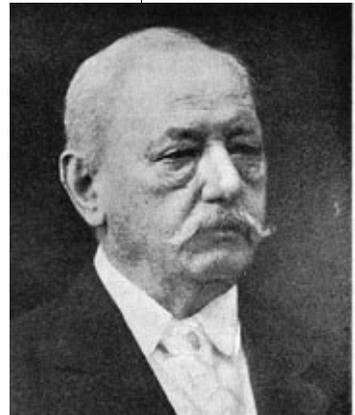


Abb. 28:
Adolf Engler
(1844–1930).
(Aus MÄGDEFRAU
1973.)

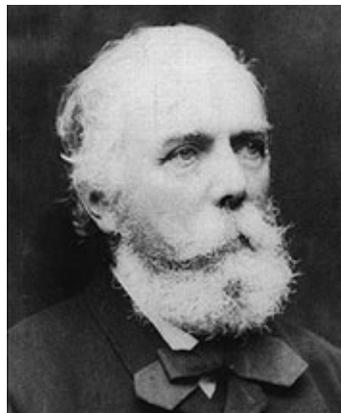


Abb. 29:
Anton Kerner von
Marilaun (1831–
1898). (Titelbild
des Buches „Anton
Kerner von Mari-
laun“, hg. von Maria
Petz-Grabenbauer
u. Michael Kiehn,
Österr. Akademie
d. Wissenschaften,
2004.)

Tab. 8:
Grundzüge des
Eichler'schen
Systems.
(Aus ROTHMALER
1955.)

```

Cryptogamae
  Thallophyta
    Algae
    Fungi
    Lichenes
  Bryophyta
  Pteridophyta
Phanerogamae
  Gymnospermae
  Angiospermae
    Monocotyleae
    Dicotyleae
      Choripetalae [Freikronblättrige]
      Sympetalae [Verwachsenkronblättrige]

```

I. bis XI. Abteilung (Bakterien, Pilze und Algen)
 XII. Abt.: Embryophyta Asiphonogama (Archegoniatae)
 Bryophyta (Hepaticae und Musci)
 Pteridophyta (Filicales [Farne], Sphenophyllales (ausgestorben), Equisetales
 [Schachtelhalme], Lycopodiales [Bärlappe], Psilotales, Isoëtales, Cycadofilices)
 XIII. Abt. Embryophyta Siphonogama
 Gymnospermae
 Angiospermae
 Monocotyledoneae (11 Reihen)
 Dicotyledoneae
 Archichlamydeae (30 Reihen) [= Choripetalen]
 Metachlamydeae = Sympetalae (10 Reihen)

Tab. 9:
Grundzüge des
Engler'schen
Systems.
Vgl. dazu Tab. 11.

Hauptwerke: 1901–1908: „Handbuch der Systematischen Botanik“; 1935: 4. = letzte Aufl. Wettstein schuf – im Unterschied zu Engler – ein betont phylogenetisch orientiertes System (vgl. Abb. 31, Tab. 10). ROTHMALER (1955: 161) meint „Mit Wettstein beginnt eigentlich erst die Zeit der phylogenetischen Systeme, die Zeit der wahren natürlichen Systeme und damit der Taxonomie im heutigen Sinn, wenn auch Eichlers System schon als erster Versuch in dieser Richtung zu werten ist.“ WETTSTEIN (1935: 860) schreibt: „... daß es überhaupt nicht möglich ist, die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Pflanzen in einem linearen System ganz zum Ausdruck zu bringen, daß das natürliche System vielfach den Charakter eines Kompromisses zwischen dem Bedürfnisse nach Übersichtlichkeit und dem Wunsche nach dem Ausdrucke wissenschaftlicher Erkenntnisse tragen muß.“



Abb. 30:
Richard von Wettstein (1863–1931).
Porträt auf einer
alten österreichischen
50-Schilling-Banknote.
(Aus MAGDEFRAU
1973.)

Wettstein betonte – aufgrund seiner Studien an der Gattung *Gentiana* (damals *Gentiana sect. Endotricha*) – die Notwendigkeit, bei der Artdefinition

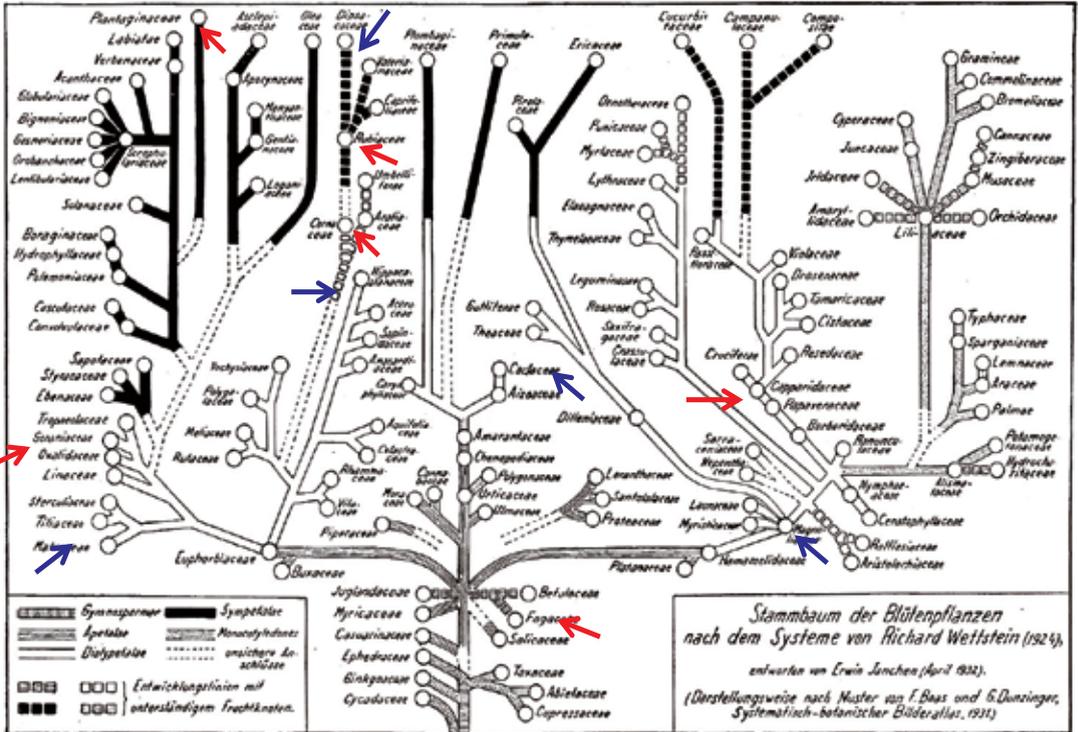


Abb. 31: Stammbaum nach Richard Wettstein, skizziert von seinem Schüler Erwin JANCHEN (1932). **Blau Pfeile** weisen beispielhaft auf Bereiche ohne oder mit wenigen Änderungen gegenüber der aktuellen Auffassung, **rote Pfeile** auf größere Unterschiede.

das Verbreitungsareal zu berücksichtigen: „Geographisch-morphologische Methode“: „Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion „*Endotricha*“ Fröhl.“ (1891–1892).

Wettstein setzt sich ausführlich mit der Frage nach dem Ursprung der Angiospermen auseinander, ebenso diskutiert er die relative phylogenetische Stellung der Dicotylen und Monocotylen. Er vertritt aufgrund anatomischer, morphologischer, aber auch paläobotanischer Befunde die Auffassung, dass die Monochlamydeen (darunter hauptsächlich die „Kätzchenblütler“ = „Amentiferen“) an den Ursprung der Angiospermen zu stellen sind, da sie etliche Gemeinsamkeiten mit den Gymnospermen aufweisen, darunter eingeschlechtige Blüten mit fehlender oder einfacher Blütenhülle und Windbestäubung. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts entstanden mehrere weitere phylogenetisch orientierte Systeme, die hier nicht behandelt werden können. Die Monokotylen seien aus den „Polycarpicae“ (Magnoliaceen, Aristolochiaceen, Lauraceen, Ranunculaceen, Nymphaeaceen) entstanden, sind also gegenüber den Dicotylen abgeleitet und werden daher nicht mehr an den Anfang der Angiospermen gestellt, wie das noch bis zum ursprünglichen Engler’schen System (mit Ausnahme De Candolles) gehandhabt worden war.

Einige Charakteristika, Unterschiede gegenüber späteren Systemen (späteres 20. Jh., z. B. Ehrendorfer, vgl. S. 391 f., Tab. 12) und auch gegenüber dem APG-System: Die Salicales (nur Salicaceae) sind eine eigene Ordnung (ebenso bei Engler) innerhalb der Monochlamydeae. –

Tab. 10:
Das System
WETTSTEINS in der
4. Aufl. (1935) sei-
nes „Handbuchs“.
Die Nominat-
familien der Ord-
nungen werden
in der Klammer
nicht genannt. Die
Pfeile markieren
bemerkenswerte
Unterschiede ge-
genüber späteren
Systemen. –
Abt. = Abteilung;
UAbt. = Unterabtei-
lung; Kl. = Klasse;
UKI. = Unterklasse;
EST. = Entwick-
lungsstufe; R. =
Reihe (= Ordnung).

- Stamm *Cormophyta*
 Abt. *Archegoniatae*
 UAbt. *Bryophyta*
 Kl. *Musci*
 Kl. *Hepaticae* (inkl. *Anthocerotaceae*) ←
 UAbt. *Pteridophyta*
 Kl. *Lycopodiinae*
 Kl. *Psilotinae*
 Kl. *Articulatae* [= *Equisetaceae*]
 Kl. *Filicinae*
 Abt. *Anthophyta*
 UAbt. *Gymnospermae*
 Kl. *Cycadinae*
 Kl. *Ginkgoinae*
 Kl. *Coniferae*
 Kl. *Gnetinae*
 UAbt. *Angiospermae*
 Kl. *Dicotyledones*
 UKI. *Choripetalae* [Auswahl:]
EST. *Monochlamydeae*:
 R. *Verticillatae* (*Casuarinaceae*)
 R. *Fagales*
 R. *Juglandales*
 R. *Salicales* ←
 R. *Urticales*
 R. *Piperales*
 R. *Proteales*
 R. *Santalales*
 R. *Polygonales*
 R. *Centrospermae*
 R. *Tricoccae* (*Euphorbiaceae*, *Buxaceae*, *Callitrichaceae* ...)
 R. *Hamamelidales* (*Platanaceae* ...)
EST. *Dialypetaleae*:
 R. *Polycarpicae* (*Magnoliaceae*, *Aristolochiaceae*, *Lauraceae*, *Ranunculaceae*,
Nymphaeaceae (inkl. *Nelumbo* als UFam); – „von unsicherer Stellung“:
Nepenthaceae, *Cephalotaceae*, *Sarraceniaceae*)
 R. *Rhoeadales* (*Papaveraceae* [s. lat.], *Capparidaceae*, *Cruciferae*, *Resedaceae*)
 R. *Parietales* (*Cistaceae*, *Tamaricaceae*, *Elatinaceae*, *Droseraceae*, *Violaceae*,
Flacourtiaceae, *Passifloraceae*; – *Begoniaceae* u. *Datisceae* im
 Anhang) ←
 R. *Guttiferales* (*Guttiferae* [= *Hypericaceae* + *Clusiaceae*])
 R. *Rosales* (*Crassulaceae*, *Saxifragaceae*, *Mimosaceae*, *Papilionaceae*)
 R. *Myrtales* (*Thymelaeaceae*, *Elaeagnaceae*, ...; – Anhang: *Hippuridaceae*: „Die
 system. Stellung ... ist durchaus ungeklärt ...“)
 R. *Columniferae* (*Malvaceae*, ...)
 R. *Gruinales* (*Linaceae*, *Oxalidaceae*, *Geraniaceae*, *Tropaeolaceae*,
Erythroxylaceae, *Malpighiaceae*, *Zygophyllaceae*)
 R. *Terebinthales* (*Anacardiaceae*, *Rutaceae*, *Polygalaceae*, *Sapindaceae*,
Aceraceae, *Hippocastanaceae*, *Balsaminaceae*)
 R. *Celastrales* (*Aquifoliaceae*, *Staphyleaceae*) ←
 R. *Rhamnales* (*Vitaceae* ...)
 R. *Umbelliflorae* (*Cornaceae* ...)
 UKI. *Sympetalae*
Pentacycliae
 R. *Plumbaginales*
 R. *Primulales*
 R. *Bicornes* (*Pirralaceae*, *Ericaceae*, *Empetraceae*)
 R. *Diospyrales* (*Ebenaceae* ...)
Tetracycliae
 R. *Tubiflorae* (*Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Polemoniaceae*, *Hydrophyllaceae*,
Boraginaceae, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lentibulariaceae*,
Orobanchaceae, *Gesneriaceae*, *Bignoniaceae*, *Acanthaceae*,
Verbenaceae, *Labiatae*, *Globulariaceae*, *Plantaginaceae*)
 R. *Contortae* (*Buddleiaceae*, *Gentianaceae*, *Menyanthaceae*, *Apocynaceae*,
Asclepiadaceae)
 R. *Ligustrales* (nur *Oleaceae*)
 R. *Rubiales* (*Caprifoliaceae*, *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*)
 R. *Cucurbitales* (nur C.; „Die Stellung ist im Systeme kontrovers.“)
 R. *Synandrae* (*Campanulaceae*, *Lobeliaceae*, *Compositae*)
 Kl. *Monocotyledones*
 R. *Helobiae* (*Alismataceae*, *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Scheuchzeriaceae*
 [= *Juncaginaceae*]), *Potamogetonaceae*, *Najadaceae*)
 R. *Liliiflorae* (*Liliaceae* [s. lat.], *Pontederiaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*,
Juncaceae, *Bromeliaceae*, *Dioscoreaceae*) ←
 R. *Enantioblastae* (*Commelinaceae* ...)
 R. *Cyperales* (nur C.)
 R. *Glumiflorae* (nur *Poaceae*)
 R. *Scitamineae* (*Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Cannaceae*)
 R. *Gynandrae* (nur *Orchidaceae*)
 R. *Spadiciflorae* (*Palmae*, *Araceae*, *Lemnaceae*)
 R. *Pandanales* (*Sparganiaceae* & *Typhaceae* diese in APG bei *Poales*)

Abteilung Angiospermae

1. Klasse Dicotyledoneae1. Unterklasse Archichlamydeae

1. Reihe: Casuarinales (nur C.)
2. R.: Asterinales (J., Myricaceae)
5. R.: Salicales (nur S.)
6. R.: Fagales
7. R.: Urticales
8. R.: Proteales (nur P.) ←
12. R.: Polgonales (nur P.)
13. R.: Centrosepermae
 1. Unterreihe: Phytolaccineae (inkl. Nyctaginaceae, Aizoaceae)
 2. UR.: Portulacineae
 3. UR.: Caryophyllineae
 4. UR.: Chenopodiineae (C., Dysphaniaceae [!], Amaranthaceae)
(Anhang: Didiereaceae, **bisher meist als UR. in den Celastrales**)
14. R.: Cactales (nur C.)
15. R.: Mammoliales
16. R.: Ranunculales
 1. UR.: Ranunculineae
 2. UR.: Nymphaeagineae (N., Ceratophyllaceae) ←
18. R.: Aristolochiales (inkl. Rafflesiaceae)
19. R.: Guttiferales
 1. UR.: Dilleniineae
 3. UR.: Theineae (inkl. Guttiferae = Clusiaceae, inkl. Hypericoideae)
20. R.: Sarraceniales (inkl. Nepenthaceae, Droseraceae)
21. R.: Papaverales
 1. UR.: Papaverineae
 2. UR.: Capparineae (inkl. Cruciferae)
 3. UR.: Resedineae
23. R.: Rosales
 1. UR.: Hamamelidineae
 2. UR.: Saxifragineae
 3. UR.: Rosineae
 4. UR.: Leguminosineae
26. R.: Geraniales (mit 3. UR.: Euphorbineae)
27. R.: Rubiales
 3. UR.: Polygalineae
28. R.: Sapotiales
 2. UR.: Anacardiineae
 3. UR.: Sapindineae (inkl. Aceraceae, Hippocastanaceae)
 4. UR.: Balsamineae (nur B.)
31. R.: Rhamnales (inkl. Vitaceae)
32. R.: Molales
33. R.: Thymelaeales (inkl. Elaeagnaceae)
34. R.: Violales
 1. UR.: Flacourtiineae (inkl. Violaceae, Passifloraceae)
 2. UR.: Cistineae
 3. UR.: Tamaricineae (inkl. Elatinaceae)
 6. UR.: Begoniineae
35. R.: Cucuculales (nur C.)
37. R.: Umbelliflorae (inkl. Cornaceae)

2. Unterkl.: Sympetalae

2. R.: Ericales
 3. R.: Crismalales
 4. R.: Plumbaginales (nur P.)
 6. R.: Oleales (nur O.)
 7. R.: Gentianales
 8. R.: Tubiflorae
 1. UR.: Convolvulineae
 2. UR.: Boraginineae
 3. UR.: Verbenineae
 4. UR.: Solanineae (inkl. Scrophulariaceae etc.)
 5. UR.: Myoporineae
 6. UR.: Phrymiineae
 9. R.: Plantaginales (nur P.)
 10. R.: Diosacales
 11. R.: Campanulales (inkl. Compositae)
2. Kl. Monocotyledoneae
1. R.: Melobiales
 1. UR.: Alismatineae
 2. UR.: Hydrocharitineae
 3. UR.: Scheuchzerineae
 4. UR.: Potamogetonineae
 3. R.: Liliiflorae
 1. UR.: Liliineae
 2. UR.: Pontederineae
 3. UR.: Iridineae
 4. UR.: Burmannineae
 5. UR.: Philydriineae
 4. R.: Juncales
 5. R.: Bromeliales (nur B.)
 6. R.: Commelinales
 7. R.: Graminales (nur Gramineae [= Poaceae])
 8. R.: Principes (nur Palmae [= Arecaceae])
 10. R.: Spathiflorae (Araceae, Lemnaceae)
 12. R.: Cyperales (nur C.)
 13. R.: Scitamineae [= Zingiberales]
 14. R.: Microspermae (nur Orchidaceae)

Tab. 11:
Auszug aus dem Engler'schen System in der 12. Auflage des „Syllabus“: MELCHIOR (1964). Die Pfeile markieren bemerkenswerte Unterschiede gegenüber späteren Systemen. – R. = Reihe; UR. = Unterreihe. (Die Nominatfamilien innerhalb der Ordnungen sind mit dem Anfangsbuchstaben abgekürzt.)

Die Euphorbiaceen bilden zusammen mit u. a. den Buxaceen und Calitrichaceen die Ordnung Tricoccae (innerhalb der Monochlamydeen). – Cruciferen und Papaveraceen sind in derselben Ordnung (auch noch bei Engler/Melchior). – Die Rubiaceen sind – wegen des unterständigen Fruchtknotens – bei den Dipsacales, die „Rubiales“ heißen (bei Engler/Melchior jedoch schon bei den Gentianales). – Die Palmen sind mit den Araceen in derselben Ordnung (wegen der Ähnlichkeit der Infloreszenzen mit Kolben = Spadix und Spatha) „Spadiciflorae“ (bei Engler/Melchior bilden sie eine eigene Ordnung: „Principes“).

Seit dem Anfang des 20. Jahrhunderts sind **zahlreiche Pflanzensysteme** entwickelt worden, die sich alle mehr oder weniger intensiv um die Darstellung der vermuteten phylogenetischen Zusammenhänge bemühten. Ein Grundproblem der Evolution der Angiospermen ist, ob sie überhaupt monophyletisch sind oder nicht mehrfachen Ursprung haben.

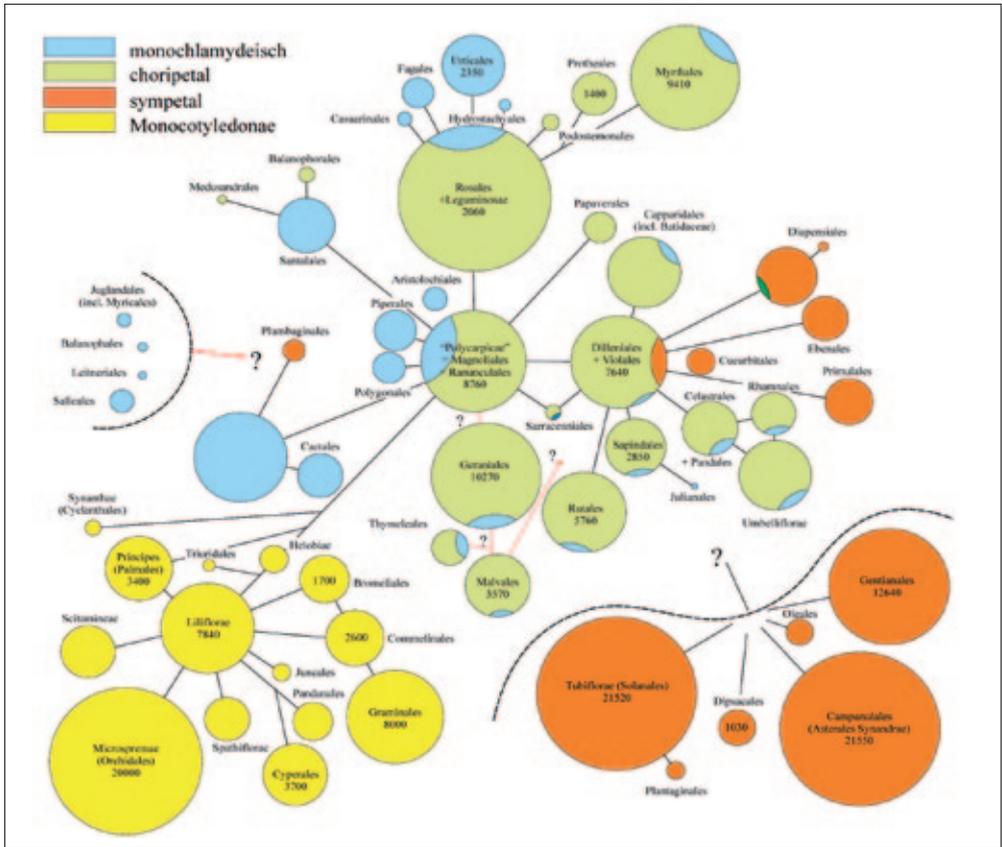


Abb. 32: Verwandtschaftsbeziehungen der Angiospermen nach PULLE (1950) und ECKHARDT (1964). Der große blaue Kreis links steht für die Caryophyllales. (Korrektur der falsch geschriebenen Namen: Proteales, Myrtales, Sarraceniales, Thymelaeales, Liliiflorae, Microspermae.) Aus WEBERLING & SCHWANTES (1975), leicht verändert von Th. Stützel.

Dies ist tatsächlich diskutiert worden, im Zusammenhang mit der Vorstellung, dass nicht alle Blüten einander homolog sind, sondern dieses Organ grundsätzlich verschiedener Herkunft ist, also zwei- oder mehrmals entstanden. Keine der polyphyletischen Theorien konnte sich allerdings durchsetzen. Davon weitgehend unabhängig ist die Frage, ob die Angiospermen-Blüte einachsiger (Euanthientheorie) oder sich aus einem Blütenstand entwickelt hat, wie das Wettstein angenommen hat (Pseudanthientheorie), was mit den als unmittelbare Vorfahren der Angiospermen betrachteten Taxa zusammenhängt (Pteridospermen, d. s. die ausgestorbenen ältesten Samenpflanzen, oder Verwandte der rezenten Gnetales) und auch bis heute nicht eindeutig geklärt ist, obwohl die molekularen Daten eher für die Euanthientheorie sprechen.

Einflussreichere Systematiker des 20. Jahrhunderts waren neben Wettstein etwa der Nordamerikaner BESSEY (1915) und der scharfsinnige Hans HALLIER⁷ (1903, 1912). HUTCHINSON (1926–1934, 1959, 1973; 1969) meint, dass sich die Angiospermen sehr früh in einen „holzigen“ und ei-

⁷ – eigentlich Johannes Gottfried Hallier, deutscher Botaniker (Göttingen, München, Hamburg, Leiden), 1868–1932.

nen „krautigen“ Stamm aufgeteilt haben. MEZ & ZIEGENSPECK (1926) setzten auf serologische Befunde großes Vertrauen – sie waren also die ersten Molekularsystematiker! Wie z. B. HALLIER und KIMURA (1956) und DEYL (1955) nehmen sie, im Unterschied zu WETTSTEIN, SKOTTSBERG (1940) und BENSON (1957, 1979), eine sehr frühe Abspaltung der Monokotylen an. Weitere Systeme entwarfen u. a. PULLE (1952), SOÓ (1953, 1967), NOVÁK (1954), SPORNE (1956); vgl. dazu Abb. 32. Wesentliche Beiträge zu einem phylogenetischen Angiospermensystem kamen von evolutionstheoretischen Überlegungen (z. B. STEBBINS 1974), wobei (vgl. Tab. 1) neben den „traditionellen“ anatomischen, embryologischen und morphologischen (provokant z. B. MEEUSE 1992) Analysen insbesondere karyologische, chemosystematische (vgl. z. B. HEGNAUER 1962–1991) und ultrastrukturelle (z. B. BARTHLOTT 1981) Befunde eine immer größer werdende Rolle spielten. Die meisten sehen die Polycarpicae bzw. Ranales als relativ ursprünglich an, als entweder nahe der Basis der Angiospermen oder jedenfalls (wie bei WETTSTEIN) am Grund der Dikotylen.

Besonders intensiv befasst sich der Armenier **Armen L. Tachtadshjan** (= „TAKHTAJAN“ 1959, Abb. 33A) mit Morphologie und Evolution sowie der möglichen Phylogenese der Pflanzen, er ist wohl der bedeutendste Großsystematiker der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Tachtadshjan hat sich mit den evolutiven Progressionen auseinandergesetzt (zusammenfassend: TAKHTAJAN 1991), die große Rolle der Neotenie (Geschlechtsreife in Jugendstadien – z. B. Entstehung der Krautigen aus Holzigen) in der Evolution betont und sich ausführlich mit den ursprünglichen (plesiomorphen) Merkmalen der Angiospermen befasst, und auch er sieht die Polycarpicae, näherhin die Magnoliales mit ihren zahlreichen „Primitivmerkmalen“ (z. B. Holzgewächse mit schraubig gestellten Laubblättern, z. T. einfachem Xylembau; große Zwitterblüten mit oft verlängerter Blütenachse, einfachem Perianth, schraubig angeordneten, freien Perianthblättern, zahlreichen, freien Staubblättern und freien Karpellen; einfache, monokolpate Pollenkörner; mehrsamige Balgfrüchte; großes, ölrreiches Endosperm; Sarcotesta oft vorhanden) als dem Angiospermenursprung am nächsten stehend (Abb. 33B), was von den neueren paläobotanischen und palynologischen Befunden gestützt wird. Tachtadshjans Überlegungen – später zusammen mit denen seines US-amerikanischen Kollegen A. CRONQUIST (1957, 1965, 1968; s. w. u.) – beeinflussten maßgeblich die in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts vorherrschenden Systeme, so untergliedert er die Dicotylen in die Unterklassen Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Lamiidae und Asteridae. Die Abb. 33B lässt ferner erkennen, dass Aristolochiales, Piperales und Laurales sehr alte, ursprungsnahe Linien sind. Die Monokotylen sind frühe Abzweigungen. Dies gilt auch für die überwiegend anemogamen „Kätzchenblüher“ (Urticales, Fagales, Juglandales etc.), die – mit Ausnahme der Salicales! – aus den „primitiven“ Hamamelidales hervorgegangen sind. Die Caryophyllales (Zentrospermen) mit den jüngeren Polygonales und Plumbaginales entwickelten sich aus den Ranales; die Hauptmasse der Dikotylen ging aus der basalen Ordnung Dilleniales hervor. Wichtig ist die Überle-



Abb. 33A:
Armen Leonovič
Tahtadžjan =
Tachtadshjan
(1910–2009).
(Internet.)

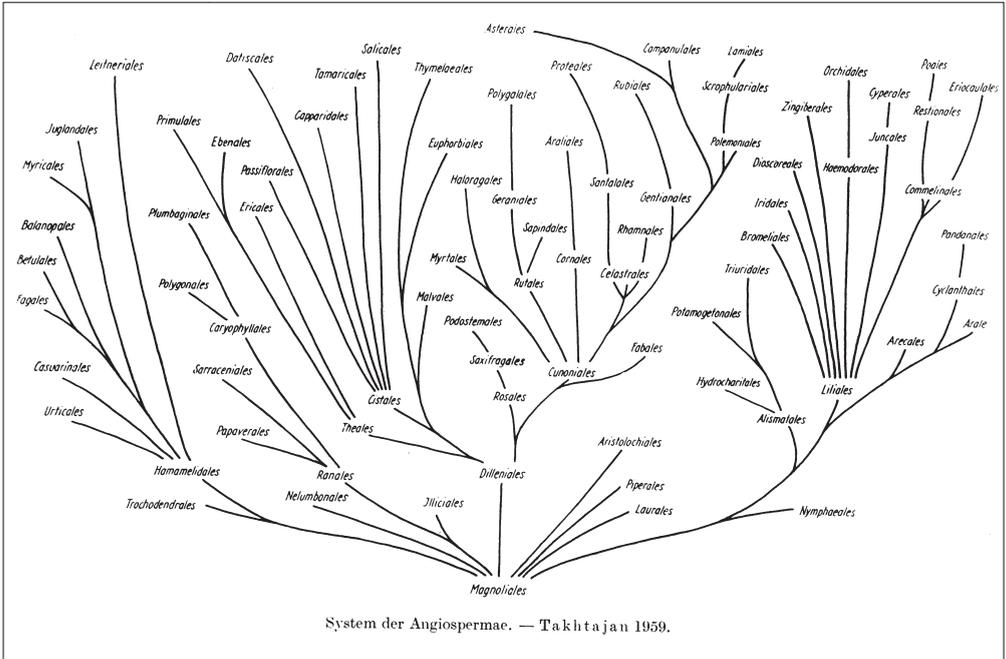


Abb. 33B:
Ein früher Stamm-
baumentwurf der
Angiospermen
von Armen
Tachtadshjan, aus
TAKHTAJAN (1959).
Man beachte die
basale Stellung
der Magnoliales.
(Aus MELCHIOR
1964: 24.)

gung, dass die Sympetalen polyphyletisch entstanden sind, am Ende von choripetalen Stammlinien – ähnlich wie schon bei Wettstein, jedoch im Wesentlichen nur dreimal: Ericales und Primulales parallel aus den Theales, die übrigen aber aus den Cunoniales, vor der Abzweigung der choripetalen Celastrales usw., sowie die Evolution der Salicales aus den Cistales.

Die in der Folge weiter entwickelten Überlegungen Tachtadshjans (vgl. auch TAKHTAJAN 1968), sein System von 1966/67, zusammen mit den zum Teil ähnlichen Überlegungen **Arthur Cronquists** (Abb. 34) von 1968 (beide Forscher standen in freundschaftlichem Gedankenaustausch) sowie zahlreichen neueren Befunden hat Friedrich EHRENDORFER 1983, 1991, 1998; Abb. 5B, 35) im Strasburger-Lehrbuch zu einem System verschmolzen, das in diesem wichtigen und auch über den deutschen Sprachraum hinaus verbreiteten Hochschullehrbuch von 1971 bis 1991 (30. bis 33. Auflage) unsere Vorstellungen von einem evolutionen (= evolutionären) und phylogenetischen Pflanzensystem prägte und beherrschte und mit dem das von MELCHIOR (1964) fortgeführte Engler'sche System (Tab. 11) abgelöst worden ist. Ein Rückblick auf dieses Ehrendorfer'sche System ist deshalb angebracht, zumal der Vergleich mit dem APG-System, das an-



Abb. 34:
Arthur Cronquist
(1919–1992).

schließlich zu diskutieren sein wird, nicht uninteressant ist. Wichtige Neuerungen gegenüber den Engler'schen und Wettstein'schen Systemen waren demnach die basale Stellung der Magnoliales, die Polyphylie der Sympetalen und die größere Entfernung der Salicales von den Fagales + Juglandales (d. h. die Erkenntnis, dass die „Kätzchenblüher“/„Amentiferen“ keine Verwandtschaftsgruppe sind, sondern konvergent in Anpassung an Windbestäubung entstanden). Man meinte, nun endlich die Dikotylen in natürlicher, also phylogenetisch befriedigender Weise gliedern zu können. Denn dass die Unterteilung in „Nicht-Sympetale“ (Archichlamydeen Englers = Choripetalen Wettsteins) und Sympetale weitgehend künstlich ist, darüber bestand schon seit Längerem Einigkeit. Auch die Untergliederung in Monochlamydeen und Dialypetalen bezeichnet Wettstein ausdrücklich als Entwicklungsstufen, somit nicht als Verwandtschaftsgruppen. Engler verzichtet überhaupt auf eine Großgliederung dieser umfangreichen Hauptmasse der Dikotylen. Auch die Sympetalen hat schon Wettstein als künstliche Einheit erkannt, immerhin unterscheidet er innerhalb dieser die Pentacycliae (fünf Blütenblattkreise, weil zwei Staubblattwirtel: Plumbaginales, „Bicornes“ = Ericales, Primulales) von den Tetracycliae (nur ein Staubblattwirtel: fast alle übrigen) (Tab. 10).

EHRENDORFER (1983, 1991) gliedert nun die Dikotylen in die 8 Unterklassen (UKI.) Tachtadshjans, denen er 4 Entwicklungsstufen (Organisationsniveaus) zuordnet, wobei sich in jeder Entwicklungsstufe (ESt.) zwei Unterklassen befinden (Abb. 36, 37): Die unterste ESt. bilden Magnoliidae und Ranunculidae, wegen der zahlreichen – bezüglich der Hauptmasse der Dikotylen – plesiomorphen („primitiven“) Merkmale bei beiden Unterklassen. Die Caryophyllales (Centrospermae) bilden zusammen mit den Polygonales und Plumbaginales die UKI. Caryophyllidae, sie haben die doppelte Blütenhülle (mit einer als Schauapparat fungierenden Krone) entweder allmählich verloren (z. B. Chenopodiaceen, Polygonaceen) oder nach frühem Verlust wieder neu erfunden (Caryophyllaceen); die Plumbaginales erreichen die Stufe der Sympetalie. Die



Abb. 35:
Friedrich Ehrendorfer
(geb. 1927)
(Foto: Abteilung Botanische Systematik und Evolutionsforschung der Universität Wien.)

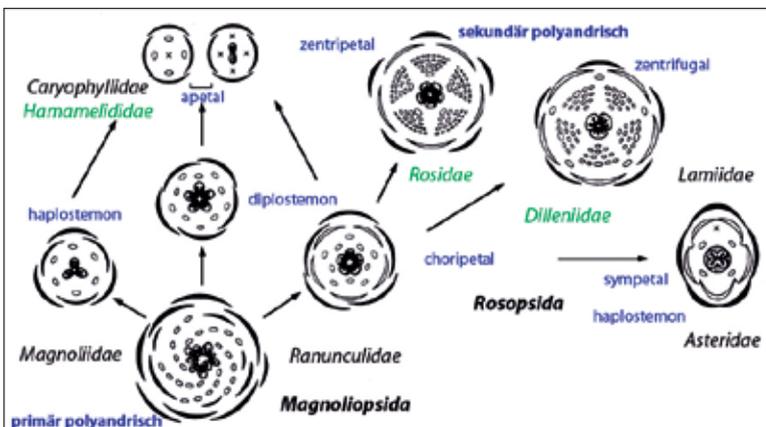
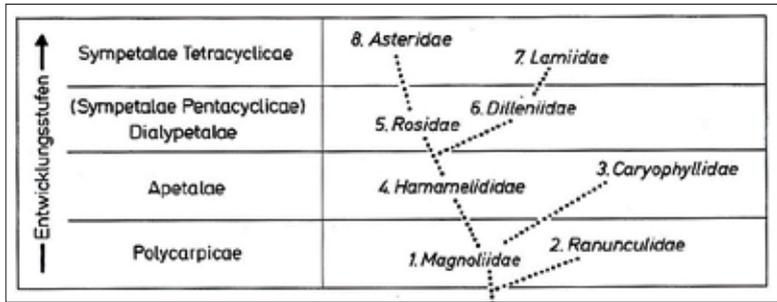


Abb. 36:
Merkmalsprogressionen im Blütenbau der Magnoliopsida & Rosopsida
(nach EHRENDORFER 1991, verändert).

Abb. 37:
Entwicklungsstufen
der Dikotylen (nach
EHRENDORFER 1991).



Hamamelididae haben sich parallel zu den Caryophyllidae entwickelt und zeigen einen allmählichen Verlust des Blütenschauapparats (Krone oder gesamte Blütenhülle) in Anpassung an Windbestäubung, wie er innerhalb der Hamamelidaceen modellhaft zu beobachten ist (man vergleiche etwa *Hamamelis* und *Corylopsis* einerseits mit *Liquidambar* und *Parrotia* andererseits!). Die Dialypetalen, also die Ordnungen mit doppelter Blütenhülle und freiblättriger Krone, haben sich entweder aus frühen Hamamelididae oder direkt aus den Magnoliidae oder Ranunculidae entwickelt, und zwar als zwei getrennte Hauptlinien: Dilleniidae und Rosidae. Die Unterscheidung zwischen diesen beiden Unterklassen ist schwierig, hauptsächlich in Tendenzmerkmalen begründet, insbesondere mit Unterschieden in der Ontogenie des sekundär vermehrten Andrözeums (vgl. Abb. 36). Die Dilleniidae beginnen mit den an Plesiomorphien reichen Dilleniales (zu denen die Paeoniaceen gestellt worden sind, eine kleine, monogenerische reliktsche Familie; *Paeonia* war wegen ihrer „Primitiv“-Merkmale ursprünglich bekanntlich für eine Ranunculacee gehalten worden!) erreichen mit den pentazyklischen Sympetalen (Ericales und Primulales) das sympetale Niveau. Die beiden am weitesten abgeleiteten Unterklassen, die höchste Entwicklungsstufe bildend, sind gänzlich sympetal, wobei für Lamiidae und Asteridae getrennte Ursprünge angenommen werden. Die Korbblütler (innerhalb der Asteridae) stehen somit als am stärksten abgeleitete – und übrigens zugleich evolutiv erfolgreichste und größte! – Familie an der Spitze der Dikotylen. Insgesamt schien diese hypothetische phylogenetische Gliederung der Dikotylen als überzeugender Fortschritt gegenüber früheren Systemen.

Die Fehlschlüsse und Irrwege (aus der Sicht der heute dominierenden kladistisch-phylogenetischen Systematik – des APG-Systems!) sind nicht gar so schlimm: Bei den Rosidae und Dilleniidae im oben skizzierten Sinn handelt es sich im aktuellen „molekularen“ APG-System nicht um Verwandtschaftsgruppen, und bemerkenswert ist: Bezüglich der Hamamelididae hat sich die Systematik erneut (wie Engler und Wettstein in noch größerem Ausmaß) vom Anemogamie-Syndrom narren lassen: Urticales und Hamamelidaceae sind mit den Fagales nicht näher verwandt. Näheres weiter unten bei der Besprechung des APG-Systems.

Abschließend und rückblickend sei hier vermerkt, dass die systematisch-phylogenetische und taxonomische Forschung in den Jahrzehnten zwischen dem System WETTSTEIN (1935) und der letzten Fassung des Engler-Systems (MELCHIOR 1964) einerseits und dem kladistisch-mole-

Tab. 12:
Das System EHRENDORFERS (1983 und 1991) im Strasburger-Lehrbuch. An diesem System orientierte sich auch die 1. Auflage unserer österreichischen Exkursionsflora (ADLER et al. 1994). Die roten Pfeile markieren (auswahlweise) Überordnungen oder Ordnungen mit größeren Abweichungen gegenüber APG III. – ÜO = Überordnung; übrige Abkürzungen wie in Tab. 10. – TAH. = im System TACHTADSHJANS (1997); CR. = im System CRONQUISTS (1981). (Die Nominatfamilien sind hier nicht genannt.)

UAbt AngiospermophytinaKl Magnoliopsida (= Dicotyledoneae)Est PolycarpicaeUKI MagnoliidaeÜO Magnolianae

- O Magnoliales
- O Aristolochiales
- O Laurales (bei TAH. ÜO)
- O Piperales (bei TAH. ÜO)

ÜO Nymphaeanae (bei TAH. UKI)

- O Nymphaeales (inkl. Ceratophyllaceae → *C'ales*)
- (bei CR. inkl. Nelumbonaceae → *Proteales s. lat.*)
- O Nelumbonales (bei TAH.: UKI Nelumbonidae)

UKI Ranunculidae = Ranunculales s. lat.

- O Ranunculales
- O Papaverales

Est Apetalae (Monochlamydeae)UKI Caryophyllidae = Caryophyllales s. lat.

- O Caryophyllales (= Centrospermae)
- O Polygonales
- O Plumbaginales

UKI Hamamelididae in APG aufgelöstÜO Trochodendrales

- O Trochodendrales

ÜO Hamamelidales

- O Hamamelidales (Platanaceae → *Proteales s. lat.*)
- O Fagales Π

ÜO Juglandales

- O Juglandales
- O Myricales

ÜO Casuarinales

- O Casuarinales

ÜO Urticales

- O Urticales → *Rosales s. lat.*

Est Dialypetales + Sympetalae PentacyplicaeUKI RosidaeÜO Rosanae (CR.: Rosales; Cephalotaceae → *Oxalidales*)

- O Saxifragales (inkl. Parnassiaceae → *Celastraceae?*)
- O Gunnerales
- O Rosales

ÜO Fabanae

- O Fabales

ÜO Proteanae (inkl. Platanaceae, Nelumbonaceae)

- O Proteales

ÜO Myrtanae

- O Myrtales
- O Haloragales

ÜO Rutanae Π

- O Rutales
- O Sapindales
- O Geraniales Π → *Oxalidales*; – Linaceae → *Malpighiales*, → *Zygophyllales*; – Balsaminaceae → *Ericales*; – Tropaeolaceae → *Brassicales*
- O Polygalales → *Fabales*

ÜO Celastranae

- O Celastrales
- O Rhamnales → *Rosales*
- O Santalales → *Caryophyllales*

ÜO Euphorbianae

- O Euphorbiales (Euphorbiaceae → *Malpighiales*;
- Buxaceae → *Buxales*; diese bei TAH. ÜO Buxanae)
- O Thymelaeales → *Malvales*
- O Elaeagnales → *Rosales*

ÜO Aralianae → *Campanuliden*

- O Pittosporales
- O Araliales

UKI DilleniidaeÜO Dillenianaes

- O Dilleniales (Paeoniaceae → *Saxifragales*)

- ÜO Theanae
 - O Theales (Theaceae → *Ericales*; inkl. Hypericaceae → *Malpighiales*) ←
 - O Sarraceniales → *Ericales*
 - O Nepenthales → *Caryophyllales*
 - O Droserales → *Caryophyllales*
- ÜO Violanae (*Malpighiales*)
 - O Violales (Flacourtiaceae, Passifloraceae, Cistaceae, Tamaricaceae → *Caryophyllales*)
 - O Capparales → *Brassicales*
 - O Salicales (inkl. *Flacourtiaceae* etc.) ←
 - O Cucurbitales
- ÜO Malvanae
 - O Malvales (inkl. *Cistaceae*)
- ÜO Cornanae
 - O Cornales (Hydrangeaceae, Aquifoliaceae → *Aquifoliales*) (Cr.: bei Rosidae)
 - O Ericales
- ÜO Primulanae = *Ericales* s. lat. (inkl. *Balsaminaceae*, *Polemoniaceae*, *Theaceae*, *Actinidiaceae*, *Sarraceniaceae*)
 - O Ebenales
 - O Primulales

EST Sympetala Tetracyclae

UKI Lamiidae

- ÜO Gentianaenae
 - O Dipsacales
 - O Oleales → *Lamiales*
 - O Gentianales (inkl. Menyanthaceae → *Asterales*) ←
 - ÜO Solananae (*Scrophularianae*)
 - O Solanales (inkl. Polemoniales → *Ericales*) ←
 - O Boraginales
 - ÜO Lamianae (*Scrophularianae*) = *Lamiales*
 - O Scrophulariales
 - O Hippuridales → *Plantaginaceae* s. lat. ←
 - O Lamiales (Verbenaceae, Callitrichaceae → *Plantaginaceae* s. lat.)
- UKI Asteridae (bei Cr. Asteridae inkl. Lamiidae) = *Asterales* s. lat.
- O Campanulales
 - O Asterales

KI Liliopsida (= Monocotyledoneae)

UKI Alismatidae (*Helobiae*) = *Alismatales* (inkl. *Araceae*, *Tofieldiaceae*)

- O Alismatales
- O Hydrocharitales
- O Potamogetonales (Najadales)

UKI Liliidae

- ÜO Lilianae
 - O Dioscoreales (Trilliaceae → *Liliales/Melanthiaceae*)
 - O Asparagales (inkl. *Orchidaceae*)
 - O Liliales
- ÜO Orchidanae
 - O Orchidales → *Asparagales* ←
- ÜO Pontederianaenae
 - O Pontederiales (bei Cr. unter Liliales) → *Commelinales* (bei Cr.: Zingiberidae:)
 - O Bromeliales (Schwester der *Typhaceae* s. lat.) → *Poales*
 - O Zingiberiales (bei Cr. ab hier UKI Commelinidae:)
- ÜO Juncanae → *Poales* s. lat.
 - O Juncales
 - O Cyperales
- ÜO Typhanae
 - O Typhales → *Poales* s. lat.
- ÜO Commelinanae
 - O Commelinales (inkl. *Pontederiaceae*)
 - O Poales (inkl. *Typhaceae*, *Bromeliaceae*)

UKI Arecidae

- ÜO Arecanae
 - O Arecales
 - O Pandanales → Schwester der *Dioscoreales*
- ÜO Aranae
 - O Arcales (Araceae inkl. Lemnaceae, Acorus → *Acorales*) ←

lich. Auch der verwandtschaftliche Anschluss mancher sehr eigenständig erscheinender „Abweichler“ ist geklärt worden, wie etwa die Zugehörigkeit des eigenartigen und rätselhaften Hundskohls *Theligonum*, einer winzigen Gattung (4 spp.), für die man wegen ihrer eigentümlichen Besonderlichkeiten einst hatte eine eigene Familie schaffen müssen; die Embryologie hat jedoch enthüllt⁸, dass es sich um eine aberrante Rubiacee handelt.

Andere neuere Systeme sind u. a. von THORNE (1992a, b, 2000a, b) und DAHLGREN (1975, 1980) entwickelt worden. Nach letzterem benannt („Dahlgrenogramm“) ist eine graphische Darstellungsweise des Systems, wobei mit der Größe der Blasen deren Artenreichtum angezeigt wird (Abb. 32). Solche Dahlgrenogramme dienen auch dazu, die Verteilung einzelner Merkmale im System darzustellen. – Lehrreich ist etwa der Vergleich solcher grafischer Angiospermensystem-Darstellungen (Abb. 32, 37B) mit dem APG-System (Tab. 13).

Tachtadshjan hat zeitlebens an seinem System weitergearbeitet (TAKHTAJAN 1966/1967, 1980, 1987) und zuletzt teilweise auch die molekularen Daten der APG berücksichtigt (TAKHTAJAN 1997, 2009).

Kladistische Methodik

Bevor das aktuell viel verwendete AGP-System skizziert wird – vielfach und recht naiv als das ultimativ richtige und endgültige natürliche System betrachtet –, müssen die Prinzipien kladistischer Argumentation erläutert und an Beispielen illustriert werden.

Im Vordergrund steht die Verteilung der Merkmale. Die apomorphen Merkmale sind die neuen, abgeleiteten Merkmale eines Taxons; plesiomorph heißen die anderen Merkmale, die auch den Vorfahren zukommen, also die relativ ursprünglichen („primitiven“). Der Ausdruck „autapomorph“ bezieht sich ausdrücklich auf ein einziges Taxon, „synapomorph“ und „symplesiomorph“ beziehen sich auf mehrere, zusammenhängende Taxa. Gute, echte Taxa (natürliche Einheiten) müssen monophyletisch sein. Entscheidend ist jedoch die exakte Definition solcher Monophyla (auch „Holophyla“ genannt): Sie sind durch den ausschließlichen gemeinsamen Besitz von abgeleiteten (neuen) Merkmalen gekennzeichnet, also durch Synapomorphien (A in Abb. 38, vgl. auch Abb. 39 und 40). Anders formuliert: Monophyletisch ist ein Taxon, das einen Vorfahren und **alle** von ihm abstammenden Linien umfasst. Die bisher übliche, weite Definition (Taxon mit einem gemeinsamen Vorfahren⁹) hingegen wird abgelehnt, weil sie, wörtlich genommen, unsinnig ist (alle denkbaren Taxa sind monophyletisch, falls das Organismenreich nur einen einzigen Ursprung hat) und Einschränkungen der Gefahr der Willkür unterliegen. Bleibt auch nur ein einziges Element eines Monophylons unberücksichtigt, handelt es sich in kladistischer Sicht um ein Paraphylon (= paraphyletische Gruppe) und darf deshalb im kladistischen System nicht als natürliches (phylogenetisch sinnvolles) Taxon betrachtet werden (B in Abb. 38; vgl. auch Abb. 39 und 41).

⁸ – zuerst erkannt von der Wiener Embryologin R. WUNDERLICH (1971).

⁹ – auch HÖRANDL & STUESSY (2010) definieren: „monophyletic: a group of organisms that has descended from a common ancestor (includes holophyly and paraphyly)“.

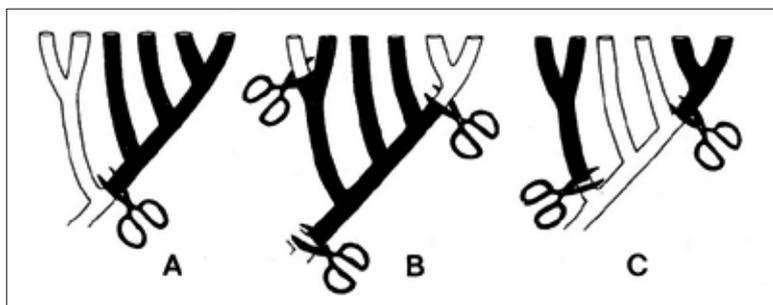
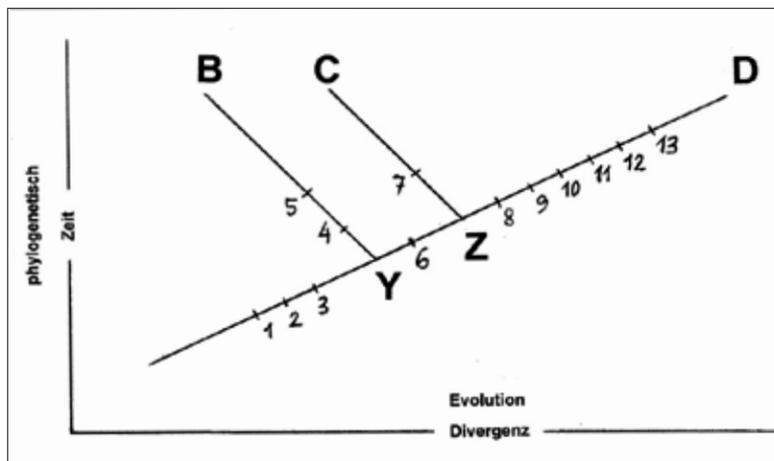


Abb. 38:
Kladistische Grundbegriffe. Die Gesamtheit der schwarzen Linien ist A monophyletisch, B paraphyletisch, C polyphyletisch (nach DAHLGREN & RASMUSSEN 1983).

Das Fehlen (die Abwesenheit) eines Merkmals begründet in kladistischer Sicht niemals ein Taxon. So sind die Algen kein Taxon, weil ihr gemeinsames Merkmal darin besteht, dass sie keinen Spross (Stängel mit Blättern) haben; auch die Kryptogamen (definiert durch das Fehlen von Blüten) sind kein natürliches Taxon, ebensowenig die Gymnospermen (sofern sie bloß durch das Fehlen des Fruchtknotens definiert sind; im aktuellen molekularen System sind sie monophyletisch aufgrund von Synapomorphien im DNA-Bereich). Die kladistische Definition von „polyphyletisch“ entspricht der herkömmlichen: Die gemeinsamen Merkmale sind unabhängig voneinander entstanden (sog. Homoplasien), daher nur scheinbar gemeinsam (Abb. 38C und 42). Dass polyphyletische Gruppen keine natürlichen Taxa sind, weil deren Gemeinsamkeiten auf einzelnen, voneinander unabhängig erworbenen Konvergenzen beruht, ist traditioneller und allgemeiner Konsens.

Abb. 39 zeigt einen 3 Taxa (B, C, D) umfassenden schematischen Stammbaumzweig. C und D stammen vom selben Vorfahren Z ab, sie sind durch die Synapomorphien 1, 2, 3, 6 charakterisiert und definiert. Dass C und D insofern heterogen sind, als sich D vom Vorfahren Z stärker unterscheidet (nämlich durch die sechs Autapomorphien 8 bis 13) als C (das sich von Z nur durch die Autapomorphie 7 unterscheidet), ist für ihr Verwandtschaftsverhältnis irrelevant. Der prinzipiell gleiche Stamm-

Abb. 39 (unten):
Schema zur Erläuterung des Unterschieds zwischen Monophylie und Paraphylie. Zahlen = Merkmale. 1, 2, 3 = Synapomorphien für die Summe der rezenten Taxa B, C und D, die zusammen das übergeordnete Taxon BCD bilden. Für die Taxa C und D sind 1 bis 3 jedoch Synplesiomorphien. 4, 5 = Autapomorphien für B; 6 = Synapomorphie für CD; 7 = Autapomorphie für C; 8, 9, 10, 11, 12, 13 = Autapomorphien für D. – BC ist paraphyletisch und daher in kladistischer Sicht kein echtes Taxon. Akzeptable, weil monophyletische Taxa sind hingegen B, C, CD und BCD. C und D sind zwar ungleiche Schwestertaxa, aber die einander nächst verwandten; B und C sind einander zwar ähnlicher, aber weniger nah verwandt und dürfen daher nicht zu einem Taxon zusammengefasst werden.



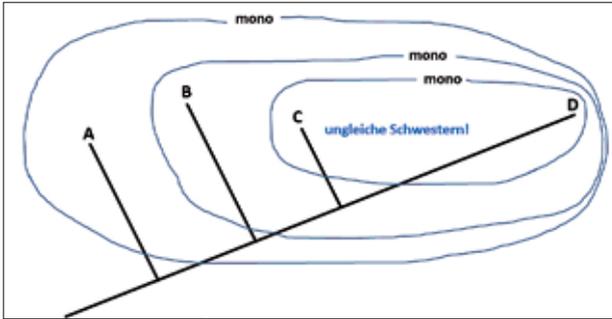


Abb. 40: Stammbaumschema zur Erläuterung des Begriffs **monophyletisch**: ABCD, BCD und CD sind **monophyletische** = „holophyletische“ Gruppen => gute phylogenetische Taxa, weil jeweils ein ganzer Clade (Stammbaumzweig) erfasst ist.

weiter oder höher evoluiert als C. Das hat zur Folge, dass **B** und **C** (Abb. 39) bzw. **A**, **B**, **C** (Abb. 40, 41) einander ähnlicher sind als **C** und **D**. Diese Ähnlichkeiten beruhen aber nicht auf Synapomorphien, sondern auf den Plesiomorphien 1, 2, 3. **B** und **C** haben nur wenige eigenständige Unterschiede (= Autapomorphien) entwickelt, weswegen sie einander ähnlich sind. In einem primär an Ähnlichkeiten (Merkmalsunterschieden) orientierten System werden deshalb **BC** (Abb. 39) bzw. **ABC** (Abb. 40) zu einem höhergeordneten Taxon zusammengefasst, das dem Taxon **D** auf gleicher Rangstufe gegenübergestellt wird.

Wenn (in Abb. 40) die Taxa **A** bis **D** Arten sind, die zusammen die Gattung **ABCD** ergeben, so könnte diese Gattung kladistisch korrekt auf zweierlei Weise gegliedert werden (Abb. 43): Entweder werden alle 4 monophyletischen Taxa gleich-

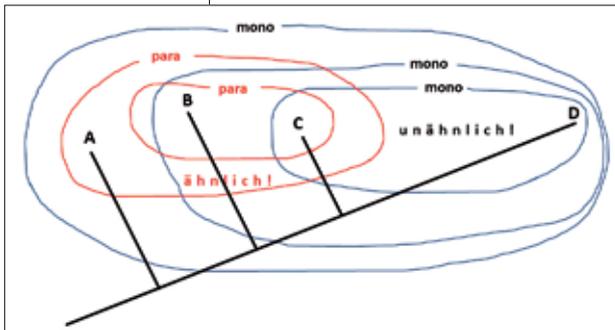


Abb. 41: Stammbaumschema zur Erläuterung des Begriffs **paraphyletisch**: A + B + C sind einander ähnlich aufgrund von Plesiomorphien u./o. Konvergenzen. AB, ABC und BC sind **paraphyletische** Gruppen => kladistisch keine guten Taxa, weil **D** nicht dabei ist und daher dieser Stammbaumzweig willkürlich amputiert ist.

oder die beiden miteinander zunächst verwandten Taxa **C** und **D** werden zur selben Art zusammengefasst, die dann in zwei Unterarten gegliedert wird. Eine phänetisch orientierte traditionelle Taxonomie würde hingegen eher **A**, **B** und **C** wegen der geringen Unterschiede zu einer Art zusammenfassen und sie **D** auf Artrang gegenüberstellen, eine Gruppierung, die kladistischen Prinzipien jedoch klar widerspricht, weil **ABC** ein Paraphylum darstellt (Abb. 41).

Falls (Abb. 42) **A** und **C** so große Ähnlichkeiten aufweisen, dass sie deshalb zur selben Art zusammengefasst und neben die Arten **B** und **D** gestellt werden, beruhen diese Ähnlichkeiten auf Konvergenz (Homöoplasien), d. h. sie beruhen nicht auf gemeinsamer Abstammung, sondern sind unabhängig voneinander entstanden.

Ein generelles Verdienst der Kladistik besteht darin, dass die Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge aufgrund bestimmter strenger Regeln erfolgt und nicht gänzlich der Intuition des Systematikers (dem berühmten „systematischen Takt“) überlassen bleibt. Die Kladistik wurde von dem deutschen Entomologen Willi Hennig begründet (HENNIG 1950, 1953), blieb in Deutschland zunächst, wohl wegen der stark theoretischen Argumentation, von den taxonomischen Praktikern

baumzweig Abb. 40 zeigt 4 Taxa (**A**, **B**, **C**, **D**) und weist drei Monophyla auf. **C** und **D** bezeichnet man als Schwestertaxa, weil sie denselben unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren haben. Im vorliegenden Beispiel sind sie insofern ungleiche Schwestern, als sie sich von diesem Vorfahren **Z** recht ungleich weit entfernt haben, denn **D** ist offensichtlich stärker abgewandelt,

weiter oder höher evoluiert als **C**. Das hat zur Folge, dass **B** und **C** (Abb. 39) bzw. **A**, **B**, **C** (Abb. 40, 41) einander ähnlicher sind als **C** und **D**. Diese Ähnlichkeiten beruhen aber nicht auf Synapomorphien, sondern auf den Plesiomorphien 1, 2, 3. **B** und **C** haben nur wenige eigenständige Unterschiede (= Autapomorphien) entwickelt, weswegen sie einander ähnlich sind. In einem primär an Ähnlichkeiten (Merkmalsunterschieden) orientierten System werden deshalb **BC** (Abb. 39) bzw. **ABC** (Abb. 40) zu einem höhergeordneten Taxon zusammengefasst, das dem Taxon **D** auf gleicher Rangstufe gegenübergestellt wird.

Wenn (in Abb. 40) die Taxa **A** bis **D** Arten sind, die zusammen die Gattung **ABCD** ergeben, so könnte diese Gattung kladistisch korrekt auf zweierlei Weise gegliedert werden (Abb. 43): Entweder werden alle 4 monophyletischen Taxa gleich-

unberücksichtigt und von den Theoretikern übersehen. Das änderte sich erst mit der Übersetzung ins Amerikanische (HENNIG 1965, 1966). Zunächst von den Zoologen übernommen, breitete sich die Methode bei den Botanikern zögernd erst Ende der 70er- und in den 80er-Jahren aus (vgl. FISCHER 1987, GREILHUBER 1988, 1989a, b). Über Kritik an dieser Methode, u. a. durch den bedeutenden Evolutionsbiologen Ernst MAYR (1965), auf den die Bezeichnung „cladistics“ zurückgeht (WAGENITZ 2003), wird später die Rede sein (S. 418 ff.). Die Anwendung der kladistischen Prinzipien bewirkt, dass die Freiheit des Taxonomen bei der Umgrenzung der Taxa eingeschränkt wird: Der Umfang der Taxa ist nicht mehr ganz willkürlich, denn sie müssen monophyletisch sein.

Um ein Kladogramm zu erstellen, das phylogenetischen Fragestellungen genügt, ist es notwendig, die Merkmale zu polarisieren, d. h. sie qualitativ nach ursprünglich und abgeleitet zu qualifizieren. Dies geschieht meistens durch Berücksichtigung der nächsten Verwandten außerhalb der zu untersuchenden Verwandtschaftsgruppe, der sog. Außengruppe. Die errechneten Kladogramme sind zunächst Verzweigungsschemata, die Stammbäumen ähneln, theoretisch solchen aber nicht unbedingt gleichgesetzt werden dürfen. Es ergeben sich i. A. sehr viele theoretisch mögliche Kladogramme, aus denen mit Hilfe bestimmter Rechenverfahren (Algorithmen) die wahrscheinlichsten ermittelt werden. Ein wichtiges Grundprinzip ist dabei das der Parsimonie (eigentlich ein Grundprinzip aller naturwissenschaftlicher Hypothesenbildung): Das bedeutet, dass die einfachste Merkmalsverteilung als die wahrscheinlichste betrachtet wird. (Neuerdings gewinnen freilich auch andere Rechenmethoden größere Bedeutung.) Für jeden Zweig des Kladogramms, für jede Position der einzelnen Taxa in einem solchen Verzweigungsschema wird ein Wahrscheinlichkeitswert errechnet, der damit den „Sicherheitsgrad“ angibt, mit dem das Kladogramm dem phylogenetischen Stammbaum entspricht. – Um das Missverständnis zu vermeiden, wonach kladistische

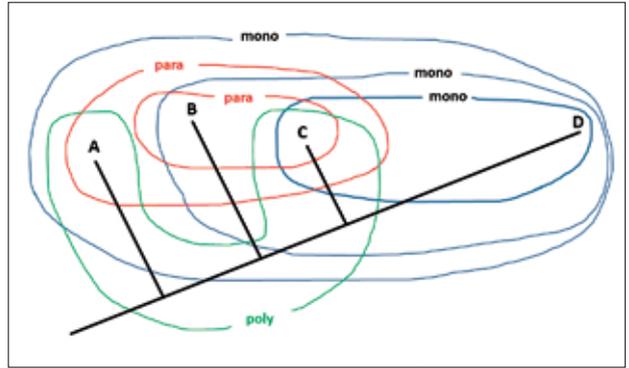
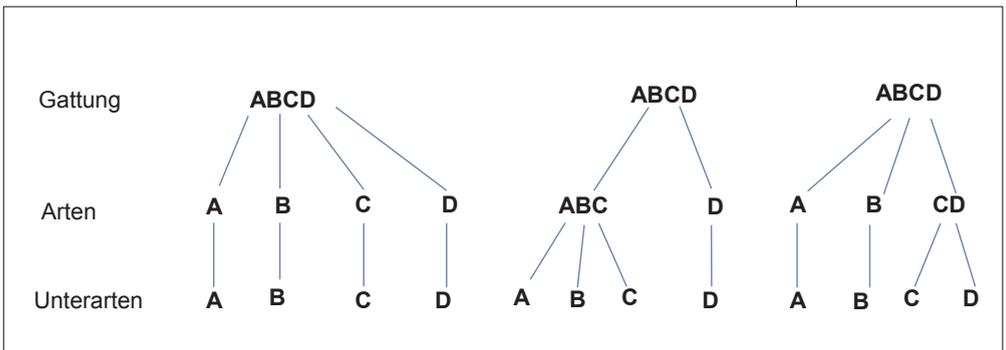


Abb. 42: Stammbaum-schemata zur Erläuterung des Begriffs polyphyletisch: AC = polyphyletische Gruppe => kein „natürliches“ Taxon, denn die gemeinsamen Merkmale sind bloß plesiomorph und konvergent.

Abb. 43: Taxonomische Abbildung des Stammbaums in den Abb. 40, 41, 42: links und rechts: beide nach kladistischer Methodik, aber mit verschiedener Bewertung; Mitte: nach phänetischer Methodik: ABC ist ein Paraphylum.



Phylogenetik und Systematik nur für molekulare Merkmale verwendet würde, sei ausdrücklich betont, dass Kladistik selbstverständlich mit allen Merkmalen möglich ist und auch praktiziert wird, für einfache Fälle auch ohne Verwendung elektronischer Rechner. Die molekularphylogenetische Taxonomie verwendet tatsächlich fast ausschließlich kladistische Verfahren, weil angesichts der großen Zahl an molekularen Merkmalen (Verteilung der 4 DNA-Basen) computergestützte Berechnungen unerlässlich sind.

Ein hauptsächlicher und wichtiger Kritikpunkt an der kladistischen Methode ist der Vorwurf, dass die kladistische Taxonomie die Evolution, also die Neuerwerbungen im Verlaufe der Phylogenese vernachlässigt, weshalb die Forderung erhoben wird, in einem evolutionen System sollten auch Paraphyla als Taxa berücksichtigt werden (z. B. HÖRANDL 2007, HÖRANDL & STUESSY 2010, STUESSY & HÖRANDL 2013). Wenn Evolution ist nicht nur Abstammung (Genealogie), nicht nur Verzweigungsmuster der Stammlinien (Clades), sondern Entstehen von neuen Merkmalen, insbesondere von evolutiv relevanten Merkmalskomplexen. Die Gleichbehandlung ungleicher Schwestertaxa wird der Darstellung evolutiver Innovationen nicht gerecht – wie das die Schemata Abb. 39 bis 42 veranschaulichen.

Die folgenden konkreten Beispiele einiger Verwandtschaftsgruppen (in den Kapiteln 7 und 8) sollen die beiden unterschiedlichen Sichtweisen illustrieren und damit verständlich machen. – Ziel der Erörterungen im vorliegenden Beitrag ist es nicht sosehr, eine Lösungsmöglichkeit für die aktuellen Konflikte (sind Paraphyla Taxa?) zu bieten, sondern in erster Linie die verschiedenen Sichtweisen darzulegen und damit die Grundprinzipien der Taxonomie und Phylogenetik aufzuzeigen und zu diskutieren.

Phylogenie und Evolution – Paraphyla und ungleiche Schwestern

Was ist mit der Gamsheide geschehen?

Ein einfaches konkretes Beispiel für die in den Abb. 39–42 skizzierte Situation zeigt Abb. 44: Dass die Kaperngewächse (Capparaceae) die nächsten Verwandten der Kreuzblütler (Brassicaceae, Cruciferae [s. str. = s. tradit.]) sind, ist seit Langem bekannt und nun durch DNA-Analysen bestätigt worden. Die Kaperngewächse sind evolutionsbiologisch ursprünglicher als die Cruciferen: hauptsächlich Holzgewächse in den Tropen und Subtropen; Blüten- und Fruchtmerkmale variabel, aber Gemeinsamkeiten (z. B. die Senfölglykoside) und Anklänge an die Kreuzblütler, besonders stark in der Unterfamilie Cleomoideae (ca. 300 spp., wir kennen aus unseren Gärten die Spinnenblume *Cleome spinosa* [*C. hassleri-ana*] aus dem tropischen Amerika), die sich „molekular“ als Schwester-sippe der Brassicaceen erwiesen, aber keine ausschließlichen gemeinsamen Vorfahren mit den übrigen Capparaceen haben, sondern parallel entstanden sind. Die bisher übliche Zusammenfassung als Familie Kaperngewächse (rund 30 Gattungen, 800 Arten) ergibt demnach ein Paraphylum. Hingegen könnte man die Cleomoideae zusammen mit den Kreuzblütlern (Brassicaceae s. lat.) zu einer Familie, nämlich zu den weiter gefassten Brassicaceae s. lat. vereinen, denn beide zusammen bilden

ein Monophylum. Ein charakteristisches Merkmal der meisten Capparaceen ist der auffallend gestielte Fruchtknoten (Gynophor, jedem und jeder geläufig, der oder die einmal eine Kaper zerlegt hat), ein Merkmal, das nun als Autapomorphie der weit gefassten Kreuzblütler gilt, obwohl dieser Gynophor bei den „richtigen“ Kreuzblütlern (i. e. S.) stark reduziert ist, nämlich sehr kurz oder ganz fehlend. Die von den „primitiven“ Kaperngewächsen abgeleiteten Kreuzblütler (s. str.) sind – wie die Cleomoideen – überwiegend krautig, viele kurzlebig (annuell) und fast durchwegs extratropisch verbreitet (in den temperaten Zonen und insbesondere in Gebirgen), insgesamt phänetisch (merkmalsmäßig) durch etliche Autapomorphien gut charakterisiert (meist fiederteilige Laubblätter, Fehlen der Deckblätter, Rückbildung des Karpophors, streng vierzählige Blüte, die beiden äußeren Staubblätter kürzer, trockene Schote oder Schötchen usw.), und recht einheitlich, zudem evolutiv sehr erfolgreich (Eroberung spezieller, ökologisch „schwieriger“ Habitats) und artenreich (rund 320 Gattungen, 3400 Arten). Dass sich die Kreuzblütler i. e. S. als abgeleitete, „moderne“ Verwandtschaftsgruppe von den „konservativen, altertümlichen“ Kaperngewächsen i. w. S. also deutlich absetzen, kommt bei der kladistischen Gleichbehandlung (sei es als Unterfamilien innerhalb der Kreuzblütler i. w. S.; sei es als drei Familien) nicht zum Ausdruck: Dies nennt die Kritik am kladistischen System eine Vernachlässigung der Evolution.

Ganz ähnlich liegt der Fall der Orchideengattungen *Neottia* und *Listera* (Abb. 45). Aufgrund molekularphylogenetischer Befunde erweist sich *Listera* als paraphyletisch (PRIDGION et al. 2001, siehe auch KRETZSCHMAR 2008): Die grüne, autotrophe *Listera ovata* ist mit der bleichen, vollmykotrophen *Neottia* näher verwandt als mit *Listera cordata*.

Als weiteres Beispiel seien die *Salicaceae* (Weidengewächse) betrachtet (Abb. 46), ein prinzipiell gleichartiger Fall, wenn auch komplizierter; zugleich aber auch ein extremes und daher eindrucksvolles Beispiel für die Unterschiede des kladistischen Systems gegenüber dem herkömmlichen. Die Salicaceen (bekanntlich nur die beiden Gattungen *Salix* und *Populus* umfassend) sind so stark abgeleitete Kätzchenblüher (Blüten eingeschlechtig, Blütenhülle fehlend), dass sie lange Zeit eine isolierte Ordnung (Salicales) bildeten (Systeme Englers und Wettsteins, auch noch Ehrendorfers: Tab. 10, 11, 12), weil die nächsten Verwandten unbekannt waren. So schreibt etwa MELCHIOR (1964: 45): „Die Frage, ob die Salicales eine primitive oder eine stark abgeleitete Gruppe darstellen, wird sehr verschieden beantwortet. In neuerer Zeit wird häufig die Meinung vertreten, dass die jetzige einfache Ausstattung der Blüten eine Folge extremer Reduktion und weitgehender Spezialisierung ist. ... Allerdings ist die Frage nach den phylogenetischen Vorfahren dieser Reihe

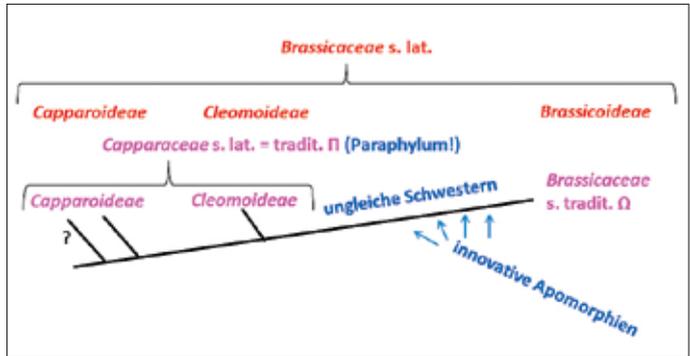


Abb. 44: Kladistisch entweder drei Unterfamilien (Capparoidae, Cleomoideae, Brassicoideae) innerhalb der neuen Brassicaceae s. lat. oder als drei Familien (Capparaceae s. str., Cleomaceae, Brassicaceae s. str. = s. tradit.). Ob die Capparoiden mono- oder paraphyletisch sind, ist nicht eindeutig geklärt. Die traditionellen Capparaceae s. lat. sind paraphyletisch. Π = Paraphylum; Ω = innovatives, „terminales“, gut abgesetztes Monophylum (vgl. S. 400 f.). – (Auf Basis von JUDD et al. 2002: 404.)

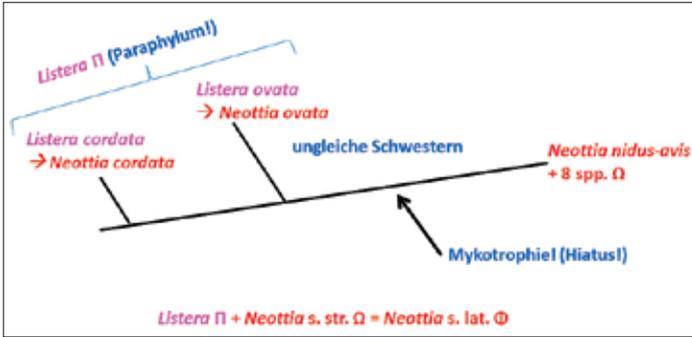
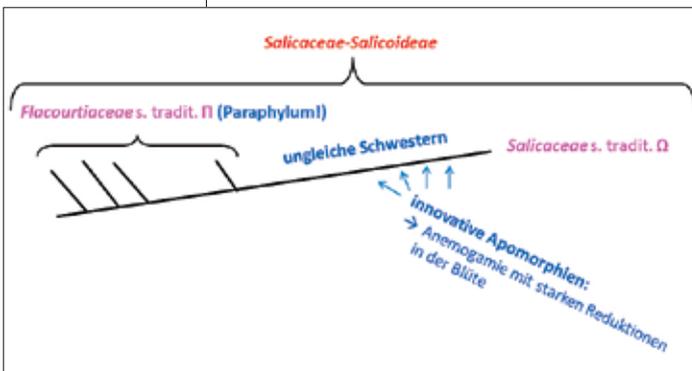


Abb. 45:
Neottia s. lat. =
Neottia s. tradit. +
Listera. Die bisher
übliche Gattung
Listera ist para-
phyletisch und
muss daher in zwei
Gattungen aufgelöst
oder mit *Neottia*
vereinigt werden.
Vgl. dazu Abb. 44.
⊕ = monophyle-
tisches Taxon.

Abb. 46:
Die traditionellen
Flacourtiaceae und
Salicaceae sind im
APG-System Teile
der Unterfamilie
Salicoideae inner-
halb der Salicaceae.



noch gänzlich ungeklärt. Gedacht wird an Beziehungen zu den Hamamelidaceae, aber auch zu den Centrospermae, Papaverales oder möglicher Weise (...) zu den Tamaricaceae.“ Vier Möglichkeiten und zufolge APG dennoch kein Treffer! Laut APG-System bilden die Salicaceae nicht nur keine eigene Ordnung,

sondern werden als Teil der Familie Flacourtiaceae betrachtet, hätten also im Engler-System zu den Violales gestellt werden müssen. CRONQUIST (1981: 432–435) behandelt die Salicaceen zwar ebenfalls als die einzige Familie der Salicales, er kritisiert aber das Engler-System, weil die Familie dort wegen ihres großen Alters unter den Amentiferen nahe dem Beginn der Angiospermen steht, obwohl Engler bereits 1926 den reduzierten Charakter der Blüten zugegeben hat – eine Argumentation, von der Cronquist meint, sie würde ein phylogenetisches System ad absurdum führen.

Die Flacourtiaceen sind paraphyletisch und müssen nach Vereinigung mit den Salicaceen aus nomenklatorischen Gründen Salicaceae heißen. (Dies übrigens hoffentlich ein eindrucksvolles Beispiel für die Rolle von Taxanamen und deren nomenklatorischen Autoren: Der nomenklatorische Autor des Namens „Salicaceae“ lautet Mirbel. (Charles François Brisseau de Mirbel war ein heute weithin unbekannter französischer Botaniker des frühen 19. Jahrhunderts, hauptsächlich Farn- und Moosforscher, der sozusagen zufällig als erster der Weidenfamilie einen Namen gegeben hat, der den Nomenklaturregeln entsprechend [als nomen conservandum] bis heute gültig ist.) Dass die Salicaceen s. tradit. = s. str. (= Tribus Saliceae [!] innerhalb der Salicaceae s. lat.) sehr stark abgeleitet (hochspezialisiert) und isoliert sind, ist in dieser kladistischen Taxonomie nicht zu erkennen.

Recht lehrreich ist auch die Situation bezüglich der monospezifischen, zirkumboreal-alpinen Gattung *Loiseleuria* (Abb. 50), die neuerdings mit der nordamerikanischen Gattung *Kalmia* vereinigt wird (KRON & KING 1996), was phänetisch auf den ersten Blick nicht leicht verständlich erscheint (Abb. 47, 48–50). *Leiophyllum buxifolium* (Abb. 49) nimmt eine vermittelnde Position ein, steht phänetisch aber der *Kalmia* s. strict. näher als der *Loiseleuria*.

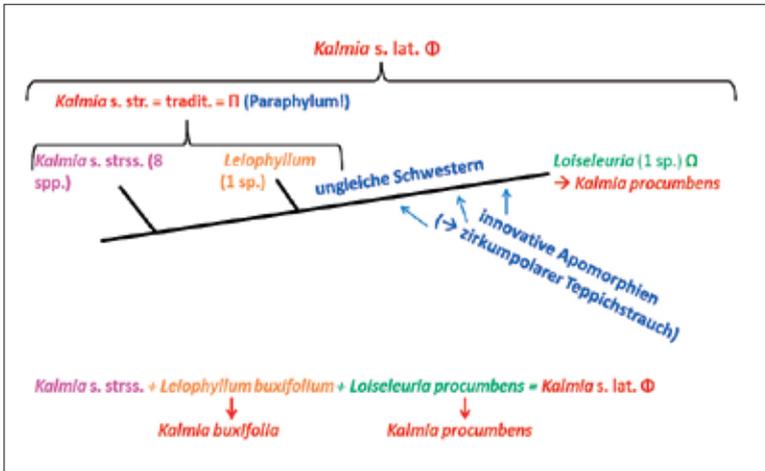


Abb. 47:
Die monophyletischen Ericaceengattungen *Kalmia* (8 spp. in Nordamerika; vgl. Abb. 48), *Leioophyllum* (1 Art im östlichen Nordamerika; Abb. 49) und *Loiseleuria* (Abb. 50) bilden zusammen die monophyletische Gattung *Kalmia* s. str. – *Kalmia* inklusive *Leioophyllum*, aber exklusive *Loiseleuria* hingegen ist paraphyletisch und daher ein kladistisches Tabu.



Abb. 48:
Kalmia cf. *latifolia*, „Lorbeerrose“. 1–3 m hoher Zierstrauch aus Nordamerika. Sympetal. Andrözeum mit Explosionsmechanismus: Die Antheren stecken in Aussackungen der Kroneninnenseite, die gebogenen Filamente stehen unter Spannung. Bei Berührung entspannen sie sich, die Staubbeutel schnellen heraus und streuen den Pollen auf den Bestäuber. (Foto: Verf.)



Abb. 49:
Leioophyllum buxifolium = *Kalmia buxifolia*, „Sandmyrte“. 0,3–1 m hoher Zwerg- bis Kleinstrauch im östlichen Nordamerika. Choripetal. (Foto: Annette J. Höggemeier, Ruhr-Universität Bochum.)

Abb. 50:
Loiseleuria procumbens = *Kalmia procumbens*, „Gamsheide, Alpenazalee“. Alpiner Zwergstrauch, Teppichstrauch. Sympetal.
 (Foto: R. Marschner.)



Das kladistisch-molekularphylogenetische, „moderne“ System

***Silene* neu, *Ericaceen* neu, *Plantaginaceen* neu**

Seit den 80er-Jahren des 20. Jahrhunderts werden molekulargenetische Studien (hauptsächlich der DNA) auch für die Verwandtschaftsforschung herangezogen. Der erste Vergleich der DNA an einer ziemlich großen, repräsentativen Auswahl an Angiospermen-Familien gelang Mark Chase in Zusammenarbeit mit einer globalen Forschergruppe, wobei nur ein einziges Plastiden-Gen analysiert wurde: CHASE et al. (1993). Diese damals sensationelle Arbeit, eine gemeinsame Publikation von 42 Autoren, bedeutete eine Wende, einen Markstein in der phylogenetischen Großsystematik der Angiospermen – sie leitete das Zeitalter der „Molekularsystematik“ ein. Schon diese ersten Befunde bestätigten die Grundzüge des traditionellen, auf phänetischen Merkmalen und deren Deutung beruhenden Angiospermensystems (womit sich die DNA-Methode für die Großsystematik grundsätzlich als vertrauenswürdig erwiesen hat), allerdings mit einigen größeren und mehreren kleineren Änderungen. In den rasch folgenden Analysen wurden diese neuen Zusammenhänge anhand weiterer Gene weithin bestätigt (überblicksweise resümiert von FISCHER 2006b anhand der Besprechung eines u.s.-amerikanischen Pflanzensystematik-Lehrbuchs).

Die größten Neuerungen betrafen die im Laufe der 70er-Jahre vorgeschlagenen Unterklassen Rosidae, Dilleniidae und Hamamelididae, die sich als solche nicht aufrechterhalten lassen. Die schon früher geäußerte Vermutung, dass die Dikotylen polyphyletisch seien, wurde bestätigt (vgl. Tab. 13): Sie umfassen einerseits einige wenige kleine ursprüngliche Ordnungen wie Magnoliales, Laurales, Aristolochiales und Nymphaeales (nicht jedoch die Ranunculales), aus denen sich die Monokoty-

len entwickelt haben, und andererseits die restliche große Hauptmasse der Dikotylen. Hingegen erwiesen sich die Monokotylen als ein sehr wohl monophyletisches Taxon. Die Unterklassen der Caryophyllidae und der Lamiidae und Asteridae wurden im Wesentlichen bestätigt. Auffallende Änderungen betrafen jedoch die Position einzelner Familien wie der Umbelliferen, die sich als phylogenetisch zu den Sympetalen gehörig erwiesen, was freilich gewisse phytochemische Befunde schon hatten erwarten lassen. Größere Änderungen zeigten sich bei den ehemaligen Geraniales, die sich auf sechs z. T. weit voneinander entfernte Ordnungen auflösten (d. h. alle sechs „österreichischen“ Familien dieser Ordnung wurden „verstreut“, kamen in ganz andere Ordnungen). Weiteres Beispiel: Die Menyanthaceen „wanderten“ von den Gentianales zu den Asterales, die Polemoniaceen von den Solanales zu den Ericales.

EHRENDORFER (1998) hatte in der 34. Auflage des Strasburger-Lehrbuchs eine Synthese zwischen diesem „molekularen“ System und den traditionell verwendeten phänetischen („morphologischen“) Merkmalen entworfen.

Die weiteren Bemühungen, auf der Grundlage der „molekularen“ Daten und mit der Methodik der Kladistik ein streng phylogenetisches Angiospermensystem zu errichten, führten zur „Angiosperm Phylogeny Group“, die seit 1998 („APG I“) an der stetigen Weiterentwicklung des molekularen DNA-Systems arbeitet: „APG II“ erschien 2003, „APG III“ 2009 (BREMER et al. 2009), zusammen mit einer Kurzfassung des Systems (CHASE & REVEAL 2009). STEVENS (2001– onwards) präsentiert im Internet eine jährlich aktualisierte „Angiosperm Phylogeny Website“ (APW), ein System der Ordnungen bis Familien (z. T. Unterfamilien) zwar ausschließlich auf molekularer Grundlage, allerdings mit zusätzlichen Merkmalsangaben und reicher Literaturdokumentation und auch Diskussion der Methodik und der Probleme. Die Hauptgliederung dieses „kladistisch-molekularphylogenetischen“ Systems zeigt Tab. 13. Einige Gattungen, Familien und Ordnungen ließen sich nicht klar im System platzieren, sie werden methodisch korrekt als solche gekennzeichnet (wie das auch in traditionellen Systemen üblich war: „incertae sedis“).

Charakteristisch für alle Systeme (die traditionellen wie die „molekularen“) ist ein Nebeneinander von „guten“ Taxa, d. h. solchen, die auf weitgehend gesicherten phylogenetischen Hypothesen beruhen, und problematischen, deren Zusammengehörigkeit und Stellung im System unsicher ist und daher von Autor zu Autor schwankt. In etlichen Verwandtschaftskreisen ist es schwierig herauszufinden, welche Merkmalsbereiche taxonomisch relevant sind, d. h. als phylogenetische Zeiger dienen können. Neue Befunde verhalten dann immer wieder zur Festigung der einen oder anderen Vorstellung – wie das dem Lauf jeder Wissenschaft entspricht. Gelegentlich werden dabei freilich auch scheinbar fundierte Meinungen erschüttert. In einigen Fällen schwankender Meinungen hat der „molekulare“ Befund den Ausschlag gegeben (obwohl auch die Positionen im APG-System unterschiedlich gut gesichert sind). Ein Vergleich zwischen traditionellen Systemen und dem APG-System in den folgenden beiden Fällen soll die ursprüngliche Divergenz und die allmähliche Konvergenz der Meinungen illustrieren.

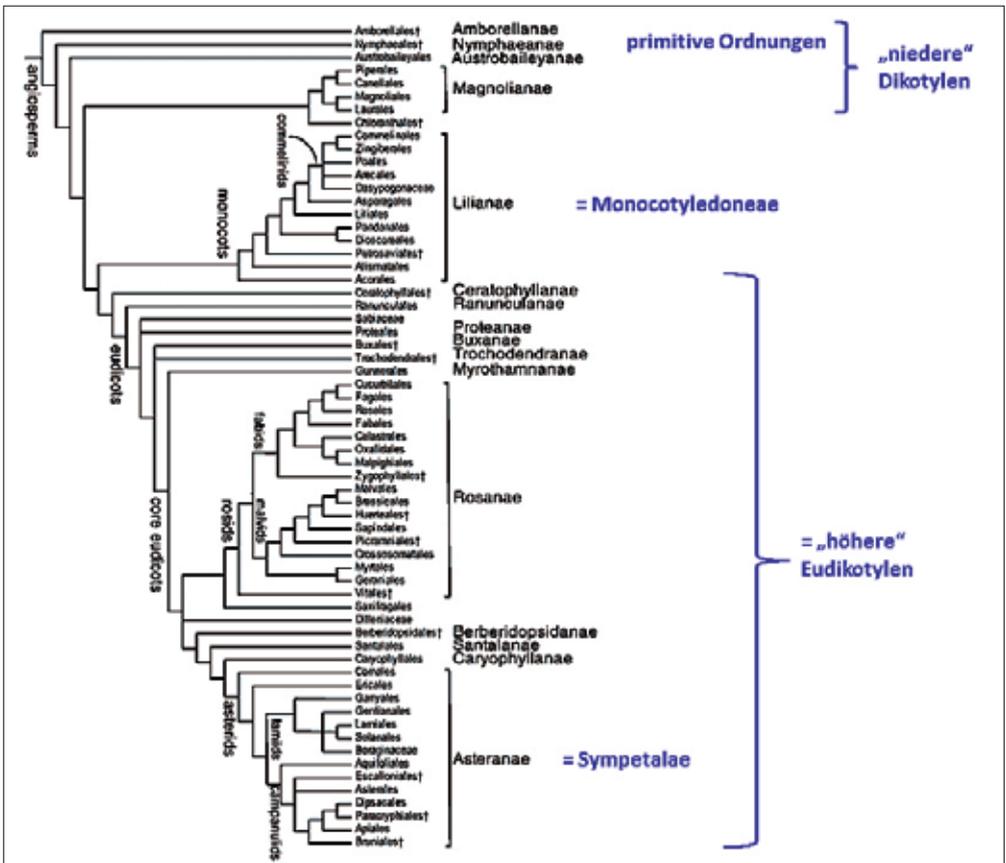
Über die Ordnung Guttiferales (11 Familien) schreibt WETTSTEIN (1935: 743): „Die Reihe der Guttiferales ist eine durchaus natürliche; an

einer entwicklungsgeschichtlichen Zusammengehörigkeit der Familien ist kaum zu zweifeln; auch serodiagnostische Untersuchungen bestätigen diese Zusammengehörigkeit ...“ – Auch im von MELCHIOR (1964: 156) modernisierten Engler-System heißt es bei den Guttiferales: „Natürliche, aber vielgestaltige Reihe, bei der die Unterreihen und Familien so viele gemeinsame Züge und Überschneidungen aufweisen, dass an einem engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang nicht zu zweifeln sein dürfte.“ Sie stimmen weitgehend mit Wettstein überein, umfassen aber 16 Familien, die er in 4 Unterreihen gliedert: (1) Dilleniaceae, Paeoniaceae, Crossosomataceae, Eucryphiaceae, Medusagynaceae, Actinidiaceae; – (2) Ochnaceae, Dioncophyllaceae, Strasburgeriaceae, Diptero-carpaceae; – (3) Theaceae, Caryocaraceae, Marcgraviaceae, Quinaceae, Guttiferae; – (4) Ancistrocladaceae.

Den Guttiferales entsprechen im System CRONQUISTS (1981) die Theales (innerhalb der Unterklasse Dilleniidae), denen er 18 Familien unterordnet (einige, wie die Paeoniaceen, sind nicht mehr dabei). Großteils aufgrund des Gynözium-Baus (der Plazentationsverhältnisse) meint er, dass in dieser Ordnung zumindest die großen Familien zusammengehören und die kleinen jedenfalls nicht allzu offenkundig falsch platziert seien (CRONQUIST 1981: 304).

Demgegenüber finden sich in APG III die 11 Wettstein'schen Guttiferales-Familien in nicht weniger als 6 verschiedenen Ordnungen: Dilleniales, Ericales, Malpighiales, Crossosomatales, Oxalidales, Malvales. Bezüglich der 16 Guttiferales-Familien in MELCHIOR (1964) kommen noch zwei weitere APG-Ordnungen dazu: Saxifragales und Caryophyllales. Die 18 Cronquist'schen Theales-Familien hingegen finden sich in nur noch 4 APG-Ordnungen wieder: Malpighiales, Ericales, Malvales, Paracryphiales (diese mit nur einer kleinen südwestpazifisch-australischen Familie); die meisten in den ersten beiden; wobei sich die 5 größten (Clusiaceen inkl. Hypericaceen, Theaceen, Diptero-carpaceen, Ochnaceen und Actinidiaceen) auf die 3 zuerst genannten großen Ordnungen verteilen. – Bei TAKHTAJAN (1997) sind die Guttiferales- bzw. Theales-Familien stark zerstreut, sie verteilen sich nämlich auf vier Überordnungen (Dilleniaceae, Theaceae, Ericaceae, Malvaceae), alle innerhalb der Dilleniidae. Es lässt sich also immerhin eine gewisse Annäherung an das APG-System erkennen.

Wegen ihrer Heterogenität als „Mistkistelfamilie“ berühmt sind die (etwa bei ENGLER) weitgefassten Saxifragaceen, deren 17 Unterfamilien noch bei MELCHIOR (1964: 201) als solche aufscheinen. In diesem über längere Zeiträume maßgeblichen Werk wird festgestellt, dass diese Familie „sowohl systematisch wie embryologisch wenig einheitlich“ ist, „so daß die meisten Unterfamilien, oder vielfach Gruppen von Unterfamilien, auch als besondere Familien aufgefaßt werden“ und daher „eine Aufgliederung in verschiedene Familien wohl berechtigt [ist], jedoch bisher nicht befriedigend gelöst erscheint“. Es erwies sich als schwierig, die verwandtschaftlichen Verhältnisse zu erkennen, neuere Autoren verteilten diese ursprünglich derartig weit gefasste Familie auf mehrere Familien (d. h. sie erhoben die Unterfamilien in den Familienrang). CRONQUIST (1981: 572) diskutiert diese problematische Situation und beschränkt die Saxifragaceen auf die krautigen Gattungen; TAKHTAJAN (1997) verwendet einen noch wesentlich engeren Familienbegriff, wobei



Tab. 13:
APG III, die dritte
Version des kladistischen
molekularen
phylogenetischen
Systems der
Angiospermen:
Die 63 Ordnungen
fassen CHASE &
REVEAL (2009) zu 16
(sehr verschieden
großen) Überord-
nungen zusammen,
die alle monophy-
letisch sind, weil
Paraphyla entspre-
chend kladistischen
Prinzipien keine
Taxa sein dürfen.

er etwa die uns vertraute Gattung *Parnassia* (ca. 50 bis 70 Arten, bei MELCHIOR die einzige Gattung der Unterfamilie Parnassioideae) als Parnassiaceae zu seiner sehr kleinen Ordnung Parnassiales (innerhalb seiner Überordnung Celastranae) stellt. APG III weist 16 jener MELCHIOR'schen Unterfamilien 8 Ordnungen zu und eine bleibt vorläufig „unplaced“ (die Parnassiaceen sind unter den Celastrales).

Über weitere interessante Änderungen innerhalb einiger Ordnungen wird beispielhaft im Folgenden berichtet. Auch in APG III ist immer noch die Position einzelner Familien (am prominentesten die der Boraginaceen) unklar.

Weitere Beispiele für taxonomische Änderungen aufgrund kladistischer Methodik. Die Abgrenzungen der *Sileneae*-Gattungen aufgrund molekularer Daten stimmen nicht mit denen auf der Grundlage traditioneller phänetischer Merkmale überein (Abb. 51). Allerdings lassen sich bei veränderter Bewertung der Merkmale die neuen Grenzziehungen auch (zum Teil?) phänetisch nachvollziehen. Soll die Umwandlung der bei den Sileneen üblichen trockenen Kapsel zu einer Trockenbeere als wesentliche evolutive Errungenschaft bewertet werden, die eine paraphyletische *Silene* rechtfertigt?

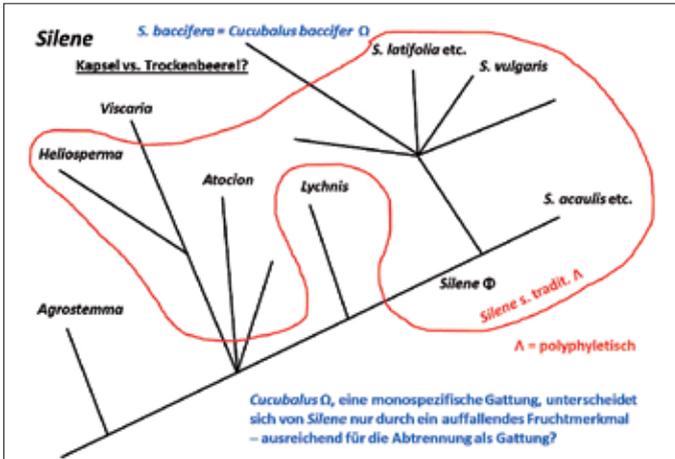


Abb. 51. *Silene* in verschiedenem Umfang. Monophyletisch sind *Silene* s. lat. mit Einbeziehung von *Viscaria*, *Lychnis*, *Cucubalus*; ebenso *Silene* s. str. ohne *Heliosperma*, *Viscaria*, *Atocion*, *Lychnis*, aber inklusive *Cucubalus*. *Silene* ohne *Cucubalus* ist jedenfalls paraphyletisch. (Daten nach OXELMAN et al. 2001.)

Die traditionelle Umgrenzung der *Ericaceen* ist paraphyletisch (Abb. 52). Auch bei engerer Fassung der Familie (d. h. unter Ausschluss der Enkianthaceen und Pyrolaceen s. lat.) müssen Empetraceen und Epacridaceen eingeschlossen werden. Um die Epacridaceen im Familienrang zu erhalten, müssten die Vaccinioideen, Harrimanelloideen, Arbutoideen und Enkianthoideen Familienrang bekommen und die *Ericaceen* s. str. würden nur Cassiopoideen und Ericoideen, jedoch einschließlich *Empetrum* umfassen.

Die Lamiales sensu APG, weitgehend gleich den Lamianae sensu EHRENDORFER (1991), zu denen auch die *Scrophulariales* sensu EHRENDORFER (1991) gehören, also u. a. Scrophulariaceen, Plantaginaceen, Globulariaceen und Orobanchaceen, mussten im kladistisch-molekularphylogenetischen System einige Änderungen erfahren: Die Grenzen zwischen den Familien wurden „kräftig“ verschoben (Abb. 53–56). (Der älteste verfügbare Name für jene Familie, die – in Europa – den größten Teil der traditionellen Scrophulariaceen umfasst, jedoch u. a. ohne *Scrophularia*, aber mit *Plantago*, ist „Plantaginaceae“ – ein reiner Formalismus, der sachlich überhaupt nichts besagt.)

Dass die *Pedicularieen* (Rhinanthoideen), also die halbparasitischen ehemaligen Rachenblütler, näher mit den (vollparasitischen) Orobanchaceen verwandt sind als mit den übrigen Rachenblütlern, ist recht plausibel, und zwar sowohl bezüglich Blütenbau wie Ernährungsphysiologie – insofern also eine eindeutige Verbesserung gegenüber dem bisherigen System. Andererseits war die Verwandtschaft (Zusammengehörigkeit innerhalb derselben Familie) zwischen den Antirrhinen (Löwenmäulchen und Verwandte) einerseits und Königskerze/*Verbascum* und Braunwurz/*Scrophularia* andererseits nie recht einsichtig. Dass nahe Verwandte freilich recht verschiedene Blüten haben können, zeigt das eben genannte Gattungspaar (der Geruch der Laubblätter verrät übrigens die Verwandtschaft!); eine enge Verwandtschaftsbeziehung, die freilich schon „vormolekular“ entdeckt worden war (HARTL 1965: 17).

Die „neuen“ *Scrophulariaceen* (s. str.) sind allerdings phänetisch recht heterogen, da ihr nicht nur bisherige Scrophulariaceen wie *Limosella*, *Nemesia* und *Hebenstreitia*, sondern auch die bisher als etwas abseits stehend betrachtete *Buddleja* (Buddlejaceae) angehören. Recht bemerkenswert ist, dass die ehemalige Scrophulariaceen-Tribus *Gratioloae* zerrissen und auf drei Familien aufgeteilt wird (Abb. 56)! Nicht überraschend ist die nahe Verwandtschaft zwischen den einstigen Globulariaceen und einem Teil der ehemaligen Scrophulariaceen, denn der einzige wesentliche Unterschied betrifft das Gynözeum (bei *Globularia* einsa-

mige Nuss). Der Monograph SCHWARZ (1938) sagt: „die äußerste Reduktionsstufe der Veroniceae“ (zit. nach MELCHIOR 1964).

Die im Blütenbau ähnliche *Calceolaria* sowie die bisher zwischen Scrophulariaceen und Bignoniaceen schwankende *Paulownia* erwiesen sich als je eigene Familien.

Andererseits unterscheiden sich die im Habitus deutlich abweichenden kleinen, „alten“ Plantaginaceen eigentlich nur durch die verkümmerte, häutige Krone im Zusammenhang mit der Windbestäubung, sind aber dennoch früher – so bei MELCHIOR 1964, aber auch noch bei CRONQUIST 1981! – als eigene Ordnung aufgefasst worden, wobei letzterer die nahe Verwandtschaft zwar ausdrücklich zugibt, aber dennoch die übergangslose Anemophilie für ausreichend hält, um dieser kleinen Familie im System eine eigene Ordnung zuzuweisen! Dieses Beispiel offenbart, wie sonderbar subjektiv die Systematiker nicht selten urteilen (bzw. in „vorkladistischer“ Zeit geurteilt haben).

Die größte und „schmerzlichste“ Überraschung ist jedoch die Einbindung der beiden stark abgeleiteten, aber auch untereinander sehr verschiedenen Wasserpflanzengattungen *Hippuris* und *Callitriche* in die neuen Plantaginaceen. Bei MELCHIOR (1964) steht *Hippuris* in den Myrtales, *Callitriche* hingegen nahe den Lamiaceen. Die Ermittlung der verwandtschaftlichen Position aufgrund phänetischer Merkmale ist bei hochspezialisierten Wasserpflanzen und Parasiten wegen der oft sehr stark reduzierten und umgebildeten Organe generell sehr schwierig bis unmöglich. Das Vertrauen in die Aussagekraft der DNA ist (deswegen?) heute groß. Evident ist jedenfalls, dass phylogenetisches, phänetisches und evolutives System hier beträchtlich auseinanderklaffen.

Am Beispiel *Veronica* lassen sich recht exemplarisch die Beziehungen zwischen traditioneller und kladistisch-molekularphylogenetischer Taxonomie demonstrieren (Abb. 57). Die traditionelle Gliederung der Gattung *Veronica* beruhte im Wesentlichen auf bloß zwei Merk-

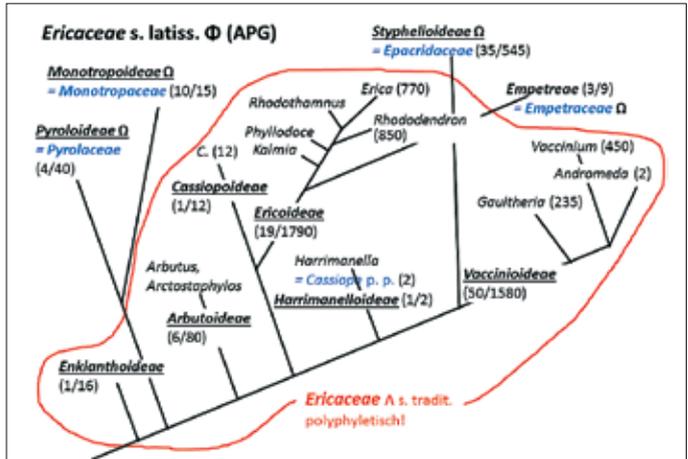


Abb. 52: Phylogenetisch-kladistisches System der *Ericaceae* s. lat. Die Zahlen in Klammern sind Artenzahlen, jene vor dem Schrägstrich Gattungszahlen. (Nach JUDD et al. 2002.)

Abb. 53: Phylogramm der *Plantaginaceae* s. latiss. laut APG und nach ALBACH et al. (2005).

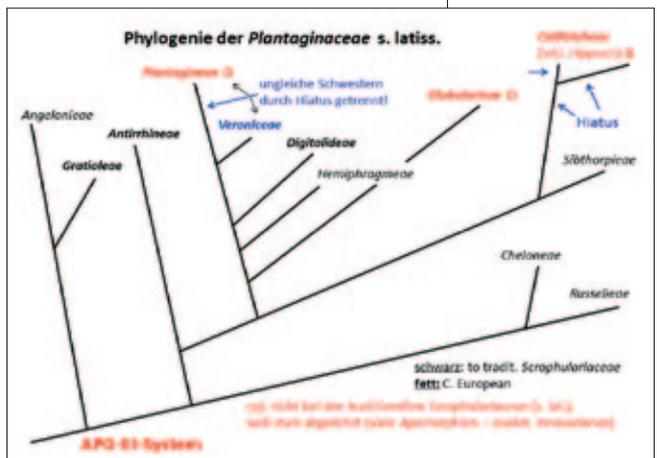
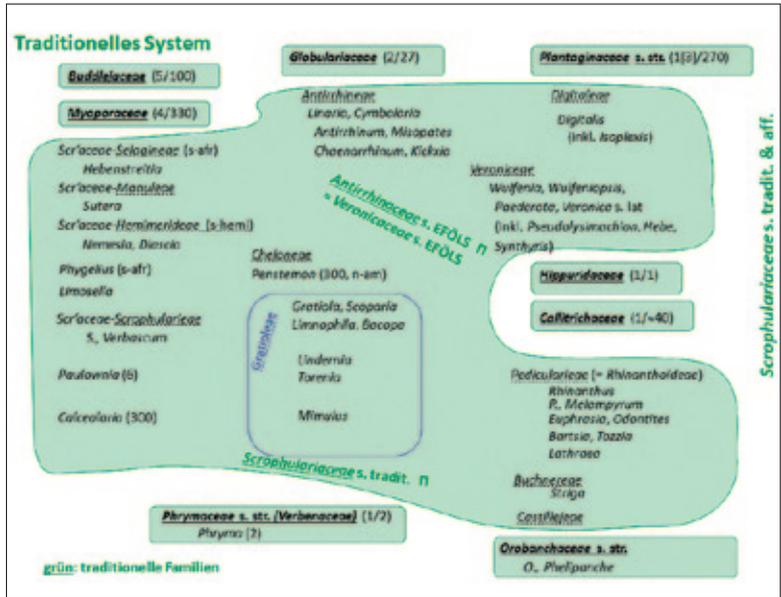
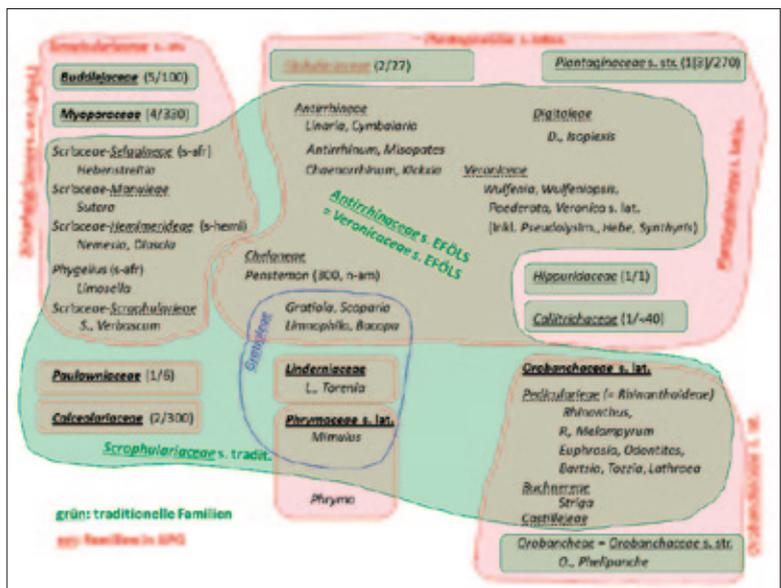


Abb. 54:
Das traditionelle System eines Teils der Scrophulariales (z. B. MELCHIOR 1964).



malsbereichen, die damit sehr hoch bewertet worden waren: (1) Lebensform (perennierend vs. annuell) und (2) Position der Infloreszenz (terminale Traube vorhanden: „akrobotryisch“ vs. fehlend: „pleurobotryisch“, daher „Rumpfsynfloreszenz“). Dass dieses infragenerische System solcherart weitgehend künstlich ist, erwies sich im Lichte zusätzlich bekannt werdender Merkmalsbereiche: (3) Chromosomengrundzahl, (4) Gestalt und rasterelektronenmikroskopische Feinsulptur der Samen,

Abb. 55:
Traditionelles und molekularphylogenetisches System übereinandergelegt (Abb. 54 und 56 kombiniert).



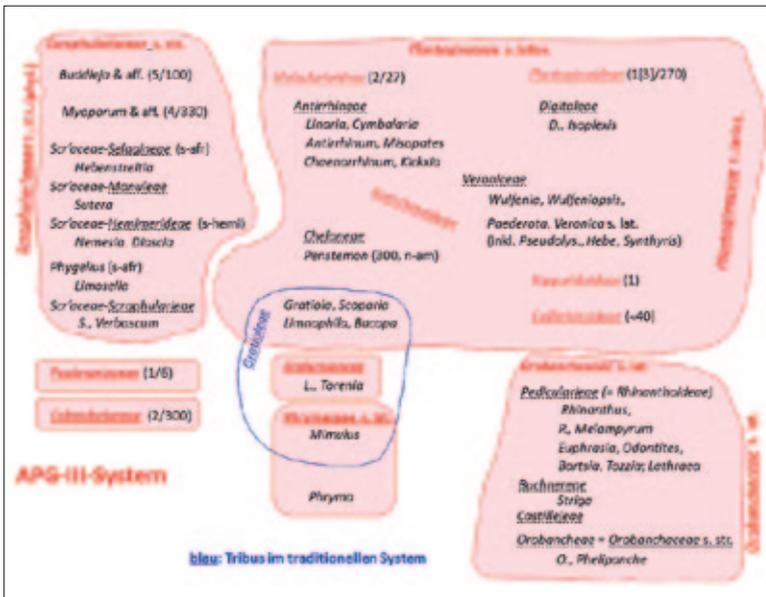
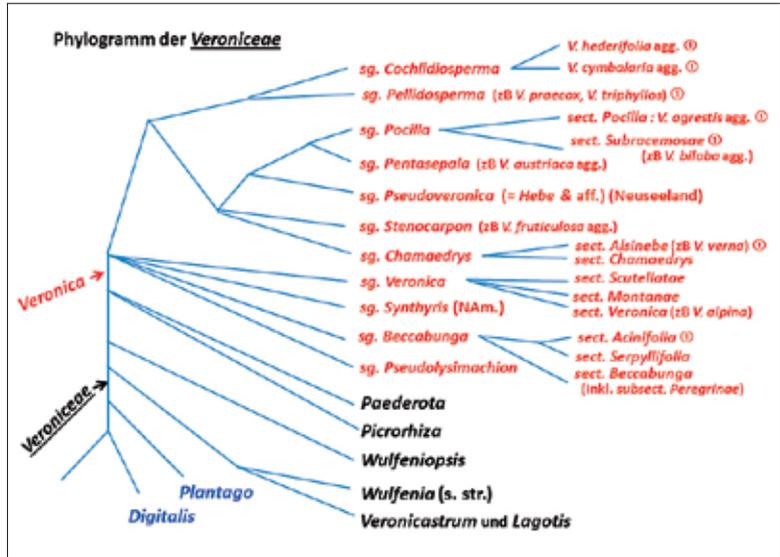


Abb. 56: Das neue, kladistisch-molekular-phylogenetische System (im Unterschied zum traditionellen System Abb. 54). Die wichtigsten Unterschiede im Bereich der traditionellen Scrophulariaceae: (1) Abtrennung einiger Triben (darin u. a. *Scrophularia*, *Verbascum*, *Limosella* – die die neuen Scrophulariaceae s. str. bilden) von den traditionellen Scrophulariaceae; (2) Einbeziehung der Buddlejaceae in die neuen Scrophulariaceae s. str.; (3) Einbeziehung der traditionellen Globulariaceae und Plantaginaceae und aber auch der Hippuridaceae und Callitrichaceae in dieselbe Familie, die die Kerntriben der traditionellen Scrophulariaceae (d. s. Antirrhineae, Digitalitaceae, Veronicaceae u. a.) umfasst; (4) Überstellung der semiparasitischen Triben (Pediculariaceae u. a.) von den traditionellen Scrophulariaceae zu den Orobanchaceae. Näheres dazu auf S. 408 f.

(5) Embryologie, (6) Pollenkornskulptur, (7) Phytochemie: sekundäre Inhaltsstoffe. Der Wert jener beiden zuerst genannten morphologischen Merkmale (1) und (2) wäre somit geringer einzustufen, d. h., sie sind weniger gute Verwandtschaftszeiger als ursprünglich angenommen. Die Vermutungen in diese Richtung (vgl. FISCHER 1981) haben die DNA-Analysen (ALBACH et al. 2004) bestätigt. Damit wurde auch offenbar, dass die annuelle Lebensform mehrmals (mindestens fünfmal) parallel entstanden ist und sich auch die Position der Blütenstände im Lauf der Evolution mehrmals (in beide Richtungen) verändert hat. Die Grobgliederung der Gattung, die ursprünglichen Sektionen (*sect. Pocilla*, *sect. Veronicastrum*, *sect. Veronica*: Abb. 58) erwies sich damit tatsächlich als phylogenetisch unrichtig.

Hingegen sind etliche niederrangige Taxa durch die „molekulare“ Analyse als verwandtschaftliche, monophyletische Einheiten bestätigt worden, wenn auch ihr Rang verändert (zum Teil erhöht!; vgl. Abb. 58 links) worden ist: z. B. *subg. Cochlidiosperma* (Rangerhöhung!), *subg. Pellidosperma* (Rangerhöhung!), *subg. Stenocarpon*, *subg. Pentasepala*, *sect. Beccabungae*, *sect. Alsinebe*, *sect. Subracemosae*, *sect. Acinifolia*. Auch *subg. Pseudolysimachion* ist voll bestätigt worden: Denn diese Rangerniedrigung (von Gattung zu Untergattung) ist insofern bloß scheinbar, als sie eine Folge der Ausweitung der Gattung durch Einbeziehung der nordamerikanischen Gattung *Synthyris* (*subg. Synthyris*) und der südhemisphärischen *Hebe* und Verwandten (*subg. Pseudoveronica*) ist; wie *Pseudolysimachion* war nämlich auch *Hebe* in früheren Systemen eine Untereinheit innerhalb *Veronica*. *Pseudolysimachion* ist im ausdrücklichen vergleichenden Hinweis auf *Hebe* erst in den 60er-Jahren des vorigen Jahrhunderts zur Gattung erhoben worden, was sich somit in heutiger Sicht als völlig richtig erwiesen hat: Beide sind auch im aktuellen System gleichrangig.

Abb. 57: Stammbaum der Veroniceae aufgrund des „molekularen“ Kladogramms der Tribus Veroniceae von ALBACH et al. (2004) mit Angabe der Untergattungen und Sektionen innerhalb *Veronica* und mit den nächsten Verwandten *Plantago* und *Digitalis*, die als Außengruppen herangezogen wurden. Man beachte, dass *Plantago* zwischen *Digitalis* (Tribus Digitaleae) und den Veroniceae sitzt, *Plantago* liegt also innerhalb der bisherigen Scrophulariaceen! Die aus Annuellen bestehenden Taxa sind durch das entsprechende Symbol gekennzeichnet. – *Veronicastrum*, *Lagotis*, *Wulfenopsis*, *Picrorhiza*, *Veronica* subg. *Synthyris* und *V. subg. Pseudoveronica* sind außereuropäisch. (Auf Basis der Daten von D. C. Albach.)



Die Zusammenhänge und Veränderungen zwischen dem traditionellen System und dem aktuellen, weitgehend durch DNA-Befunde gestützten natürlicheren, weil phylogenetischen System zeigt Abb. 58. Im „alten“ System waren alle annuellen Arten zur selben Sektion *Pocilla* gestellt worden (eine terminale Traube ist durchwegs vorhanden, wenn auch bei der orientalischen Subsektion *Bilobae* eine Tendenz zu deren Reduktion erkennbar ist). Unter anderem die Chromosomenbasiszahl lässt die Heterogenität erkennen, die der neuen Zuordnung zu 7 Untergattungen bzw. Sektionen entspricht; die annuelle Lebensform ist also mehrfach parallel oder konvergent entstanden. Zur Sektion *Veronicastrum* wurden alle Perennen mit terminaler Infloreszenz gestellt, obwohl die Heterogenität dieser Sektion auch morphologisch evident ist. In ähnlicher Weise wurden alle nicht-aquatischen pleurobotryischen Arten in der Sektion *Veronica* zusammengefasst, obwohl auch hier Chromosomenzahl, Samenbau, Phytochemie usw. große Unterschiede aufweisen.

Insbesondere ist die Verwandtschaft zwischen der „pleurobotryischen“ Subsektion *Veronica* (alle Infloreszenzen lateral) mit der „akrobotryischen“ (terminale Infloreszenz vorhanden) Artengruppe um *V. alpina* aufgrund von Chromosomenzahl, Palynologie, Phytochemie (Schwarzfärbung!) und Samengestalt schon seit Langem offensichtlich und sind die DNA-Befunde daher eine erwartete Bestätigung. Weiters ist die geringere verwandtschaftliche Nähe der überwiegend orientalischen Subsektion *Pentasepala* keineswegs überraschend. Dass die Subsektion *Chamaedrys* von dieser phylogenetisch stark abweicht, ist phänetisch und karyologisch allerdings nicht so offensichtlich. Die engere Verwandtschaft mit der annuellen Subsektion *Microspermae* mag auf den ersten Blick zwar verwundern, ist jedoch bei einem unvoreingenommenen Vergleich etwa der *V. chamaedrys* mit *V. arvensis* überaus plausibel: Die beiden ähneln einander in vie-

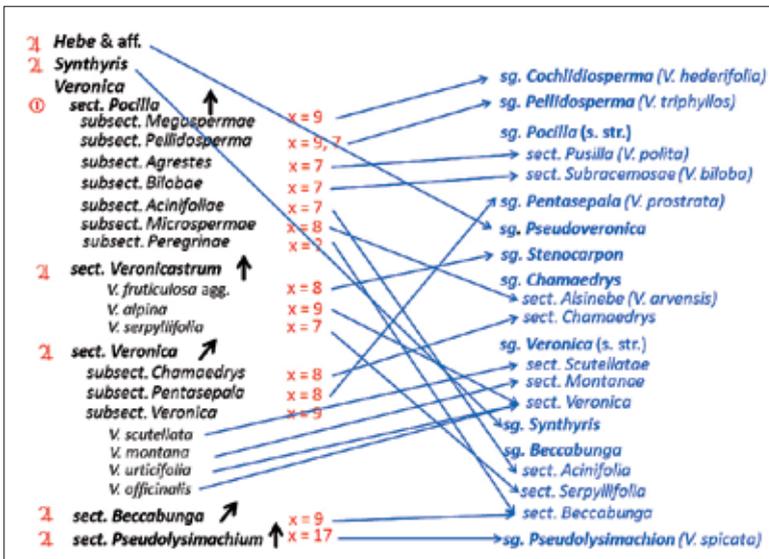


Abb. 58: Links das traditionelle System (in der älteren Version, als *Pseudolysimachion* noch keine Gattung war). Rechts die aktuelle Gliederung der Gattung. In Klammern, soweit notwendig, je eine bekanntere Art als Beispiel zur Illustration des Subgenus bzw. der Sektion. Der Aufwärts-Pfeil symbolisiert das Vorhandensein einer terminalen Infloreszenz (endständigen Traube; „akrobotryisch“), der schräge Pfeil deren Fehlen, d. h. die Rumpfsynfloreszenz, bei der alle Trauben lateral stehen und der Blühspross mit einem vegetativen Gipfel aus Laubblattpaaren endet („pleurobotryisch“). *Veronica urticifolia* nimmt insofern eine Zwischenstellung ein, als gelegentlich Individuen auftreten, bei denen statt des vegetativen Sprossgipfels eine terminale Traube ausgebildet ist. – Zu ergänzen: *V. aphylla* (links) gehört zu sect. *Veronica* (rechts). – Das ebenfalls annuelle, vor allem karyologisch ($x = 6$) deutlich abweichende subg. *Triangulicapsula* (2 spp.) ist hier nicht eingezeichnet. (Auf Basis der Daten von D. C. Albach.)

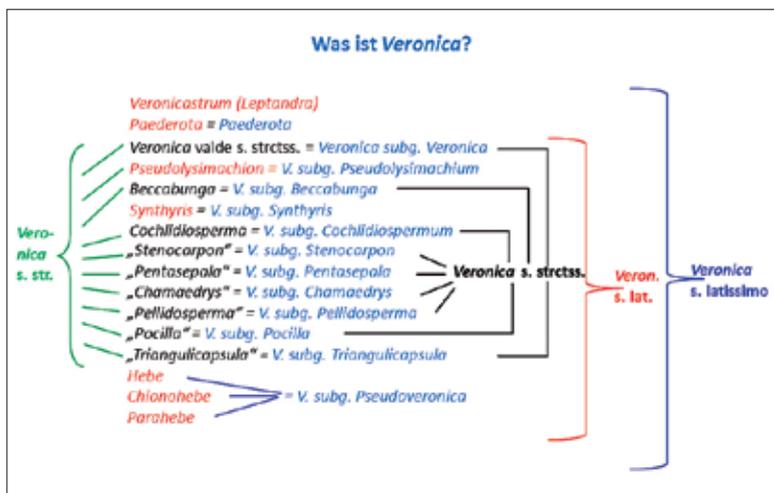
len Merkmalen, sofern man von Lebensform und Infloreszenzstellung absieht!

Probleme, für die neuen infragenerischen Taxa phänetische Synapomorphien zu finden, gibt es freilich etwa bezüglich des Subgenus *Beccabunga*, das u. a. die Arten *V. anagallis-aquatica*, *V. serpyllifolia*, *V. acinifolia* und *V. peregrina* umfasst: Welche Merkmale haben diese Arten gemeinsam? Dieser Clade ist also phänetisch und auch habitatökologisch sehr heterogen, ebenso wie subg. *Veronica* und subg. *Pseudoveronica*; letzteres war deswegen in mehrere Gattungen zerlegt worden (*Hebe*, *Parahebe*, *Detzneria*, *Derwentia*, *Pygmaea*, *Heliohebe*, *Chionohebe*)!

Aus dem Blickwinkel des „klassischen“, „vormolekularen“ Systems erwiesen sich die alten Sektionen *Veronica* und *Veronicastrum* als jeweils 3-fach polyphyletisch und die alte Sektion *Pocilla* (= „*Alsinebe*“) als 6-fach polyphyletisch (Abb. 58)!

Abb. 59 macht darauf aufmerksam, wie der Umfang der Gattung mit dem Namen „*Veronica*“ mehrfach verändert worden ist und wie mehrdeutig die bloßen Namen ohne Verweis auf das zugrundeliegende System sind. *Veronica* L. s. latiss.: unter Einschluss von *Paederota* und *Hebe* (z. B. WETTSTEIN 1895, FRITSCH 1922, MELCHIOR 1964); – *Veronica* L. s. lat.: ohne *Paederota*, aber mit *Pseudolysimachion* und *Hebe*; *Veronica* L. s. str.: ohne *Paederota* und *Hebe*, aber mit *Pseudolysimachion* (RÖMPP 1928); *Veronica* L. s. strictiss.: ohne *Paederota*, ohne *Hebe* und ohne *Pseudolysimachion* (HARTL 1965–1974, MABBERLEY 1997). Wollte man die Gattungen *Hebe* und *Pseudolysimachion* als solche erhalten, müsste *Veronica* s. lat. aufgrund der molekularphylogenetischen Befunde in 9 kleine Gattungen zerlegt werden, wobei eine mögliche Gattung *Veronica* L. im allerengsten Sinn (= *V. subg. Veronica*) also in Österreich nur die 7 Arten *V. officinalis*, *V. montana*, *V. urticifolia*, *V. aphylla*, *V. scutellata*, *V. alpina*, *V. bellidioides* umfassen würde.

Abb. 59:
Verschiedener Umfang von „Veronica“. Blau: Taxa nach dem molekularphylogenetischen System von ALBACH et al. 2004. Rot: in den letzten Jahrzehnten übliche Gattungen. – Ceterum censeo: Selbstverständlich bleibt der nomenklatorische Autor des Namens *Veronica* immer derselbe: Linnaeus. Der allgemein so beliebte nomenklatorische Autor sagt (natürlich!) nichts aus über den Begriffsinhalt, d. h. über die Bedeutung des Namens „Veronica“.



Exkurs: Ähnlichkeit und Verwandtschaft in der traditionellen Taxonomie

“Use of this [traditional] system is no longer tenable, but the editors were loath to accept any of the current labile and uncertainly documented systems, e.g. those developed by the Angiosperm Phylogeny Group, as these are more likely to confuse users of this book rather than help them”. Der Botaniker J. CULLEN (2011) im Vorwort der 2. Auflage des renommierten Standardwerks “The European Garden Flora”.

„Und hat der Wegerich (*Plantago*) etwas Gemeinsames mit dem Leinkraut (*Linaria*)? Dass sie bereits auf den ersten Blick sehr unterschiedlich sind? Kein Problem – die Moleküle verkünden ja die Verwandtschaft, sodass beide jetzt in die Familie der Wegerichgewächse (*Plantaginaceae*) gehören müssen!“ ... „Deshalb sollte man diese Modeblase so viel wie möglich ignorieren oder sogar boykottieren ...“ (Pavel Křivka, Amateurbotaniker und Gärtner, *Pedicularis*-Experte, Autor einer Bilderflora des Kaukasus, in einer Hamburger Gärtnerzeitung, 2012.)

Die folgenden bildlichen Hinweise sollen vor Augen führen, dass Ähnlichkeit und Verwandtschaft grundsätzlich verschiedene Phänomene sind. Obwohl Verwandtschaft nur über den Umweg des Merkmalsvergleichs, also letztlich aufgrund des Studiums von Gleichheiten, Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten ermittelt werden kann, bleibt die Tatsache bestehen, dass Verwandtschaft und Ähnlichkeit oft nicht zueinander parallel gehen. Vielmehr können sich nah Verwandte als Folge rascher Evolution stark voneinander unterscheiden, insbesondere bezüglich bestimmter einzelner Merkmale. Und umgekehrt können nicht näher Verwandte große Ähnlichkeiten aufweisen, insbesondere als Folge von paralleler und konvergenter Evolution. Entscheidend ist natürlich, ob Gleichheit und Ähnlichkeit auf einen oder wenige zusammenhängende Merkmalsbereiche beschränkt sind oder viele und unzusammenhängende Bereiche umfassen. Biosystematisch-taxonomische Forschung ist prinzipiell „Vergleichsforschung“ und kreist im Wesentlichen stets um

die Ermittlung der gegenseitigen Beziehungen von Ähnlichkeit und Verwandtschaft, um Konvergenz vs. Verwandtschaft, um das Verständnis für die verwandtschaftliche, phylogenetische und evolutive Rolle und Signifikanz der Merkmale.

Das bedeutet: Systematik war nie bloß an einzelnen Merkmalen, war grundsätzlich nie an bloßen Ähnlichkeiten orientiert. Spätestens seit der Evolutionstheorie waren daher die natürlichen Systeme nicht wirklich „praktikabel“, das heißt, nicht für die Zwecke der Bestimmungsschlüssel, nicht für die Floristen, nicht für die Vegetationsökologie, nicht für die Gärtner, ja eben überhaupt nicht für die übrigen Botaniker und „Botanikbenutzer“ gedacht, sondern vielmehr immer um Wiedergabe der Verwandtschaftsbeziehungen, um Rekonstruktion der Phylogenie bemüht, um Einblicke in das Evolutionsgeschehen, hatten also stets primär eine theoretische Zielsetzung („ ω -Taxonomie“; siehe dazu Tab. 2).

Dies ist zu betonen, um der neuerdings häufigen allgemeinen Kritik zu begegnen, das „neue“ System sei unpraktisch und daher abzulehnen, weil es sich nicht an den zum Erkennen der Taxa brauchbaren Merkmalen orientiert. Dieses Argument ist also grundsätzlich unsinnig, weil das natürliche System niemals primär an „brauchbaren“, praktikablen Merkmalen orientiert war. Je höherrangig das Taxon, umso heterogener ist es. Denn größere Verwandtschaftsgruppen widerspiegeln größere evolutive Entwicklungen und damit Verschiedenheiten. Gattungen sind zwar oft an gemeinsamen Merkmalen leicht zu erkennen. Schon bei Familien, insbesondere größeren, ist das aber meist keineswegs der Fall; die Zusammenhänge werden meist jedoch durch phänetisch („morphologisch“) vermittelnde Taxa hergestellt (vgl. Ranunculaceen, Rosaceen!; Abb. 63, 64). Die großen Familien und noch mehr die Ordnungen (nicht zufällig bei Engler und Wettstein „Reihen“ genannt, vgl. Tab. 10, 11) sind weniger durch gemeinsame Merkmale als durch erschlossene Verwandtschaftsbeziehungen und durch Progressionen (evolutive Entwicklungslinien und -tendenzen) gekennzeichnet und definiert. Es verwundert nicht, dass sich



Nepenthes sp. (*Nepenthaceae*)
(einst: *Theanae-Nepenthales*)
APG: *Caryophyllales* (s. lat.)

Cephaiothus follicularis (*Cephalotaceae*)
(einst: *Rosales*)
APG: *Geraniales*

Abb. 60:
Ähnlich, aber nicht verwandt: klassischer Fall von Konvergenz (aufgrund gleichartiger Carnivorie) zwischen nicht näher verwandten Familien. – (Fotos: a Rhett A. Butler/mongabay.com; b Georg J. Stach.)

Abb. 61: Ähnlich, aber nicht verwandt. Oben: *Nymphaea* und *Nelumbo* sind ähnlich, denn beide sind Wasserpflanzen mit großen Schwimmblättern und großen Blüten, ein Blick in diese zeigt allerdings, dass sie nicht (wie in alten Systemen, z. B. bei Wettstein) in dieselbe Familie gestellt werden dürfen. – Unten: Hamamelidaceen und Platanaceen sind früher wegen der vielen Ähnlichkeiten (Laubblätter, Fruchtstände!) als nah verwandt (selbe Ordnung Hamamelidales) angesehen worden. (Fotos: M. A. Fischer und R. Marschner.)



im ausschließlich phylogenetisch orientierten APG-System die Taxa in noch geringerem Ausmaß durch leicht erkennbare gemeinsame Merkmale charakterisieren lassen. Vielmehr setzt das „neue System“ eine durch die Berücksichtigung der Evolutionstheorie notwendig gewordene Tendenz der Biosystematik folgerichtig fort: Verwandtschaft ist wichtiger als Ähnlichkeit, und Verwandtschaftsgruppen sind daher oft keine Ähnlichkeitsgruppen: Abb. 60 bis 64. (Siehe dazu auch FISCHER 2012b.)

Abb. 62: Verwandt, aber nicht ähnlich. Oben: Die Fabaceae s. lat. (= Fabales sensu EFÖLS 2008) sind recht heteromorph, insbesondere die Unterschiede zwischen den Unterfamilien sind im Blütenbau ziemlich groß. – Unten: Die beiden Unterfamilien der Mohngewächse, oft auch als nah verwandte Familien eingestuft, sind in mehreren Merkmalsbereichen sehr deutlich verschieden; es gibt allerdings verbindende Taxa (wie *Hypecoum*). (Fotos: M. A. Fischer und R. Marschner.)





Abb. 63: Verwandt, aber nicht ähnlich: Die Hahnenfußgewächse sind eine heteromorphe Familie. Die phänetisch verschiedenen Gattungen sind durch „verschränkte“ Zusammenhänge miteinander verbunden. (Fotos: M. A. Fischer und R. Marschner.)



Abb. 64: Verwandt, aber nicht ähnlich: Beispiel zweier heteromorpher Familien. Oben: Die Iridaceen *Iris* und *Crocus*. In Südafrika ist allerdings leicht erkennbar, dass *Iris* und *Crocus* zur selben Familie gehören, denn dort gibt es intermediäre (verbindende) Gattungen, bei uns hingegen „missing links“. – Dass die so verschiedenen Gattungen *Rosa* und *Aphanes* zur selben Familie gehören, ist angesichts der verbindenden Gattungen plausibel und wurde auch nie bezweifelt. (Fotos: M. A. Fischer und R. Marschner.)

Diskussion des traditionellen Systems im Vergleich mit dem kladistisch-molekularen APG-System

Die Molekularphylogenetik, wie schon weiter vorn (S. 404 ff.) skizziert, ermöglicht seit rund 20 Jahren, die phylogenetischen Zusammenhänge zu erforschen, die Ergebnisse werden in kladistischer Methodik in Kladogrammen präsentiert. Diese bilden die Grundlage für ein streng phylogenetisches = kladonomisches System. Das seit Darwin angestrebte Ziel, dass das natürliche System ein phylogenetisches sein muss, ist damit nun endlich in Reichweite gerückt. Denn auch das traditionelle (= „vormolekulare“) System war immer schon phylogenetisch orientiert: Phylogenetik hatte auch bisher, traditionellerweise stets Vorrang vor Phänetik. Parallelismen, Konvergenzen müssen als solche erkannt werden und dürfen das angestrebte phylogenetische System nicht stören.

Einen lesenswerten Rückblick auf die Entwicklung der Pflanzensystematik von etwa 1950 bis 2000 bringen Artikel, die in einem Jubiläumsband der Zeitschrift „Taxon“ zusammengefasst worden sind: STUESSY et al. (2001).

Die vorstehenden Überlegungen dürfen nicht darüber hinwegtäuschen, dass das APG-System – heute weitgehend akzeptiert (z. B. MABBERLEY 2008) und von fast allen neueren Lehrbüchern und auch vielen neueren Florenwerken übernommen – sehr wohl kritisierbar ist. Die Hinweise auf die gleichgebliebene Motivation der Biosystematik und die konsequente Weiterentwicklung der Systeme seit fast 200 Jahren bilden vielmehr die Grundlage für die folgenden Betrachtungen. Es ist jedoch unzweifelhaft, dass sich α -Taxonomie und ω -Taxonomie (siehe Kapitel 2, Tab. 2) immer stärker voneinander entfernen. Außerdem sind Phylogenie (Genealogie) und Evolution (Entstehung von Innovationen) nicht dasselbe. Soll das „natürliche“ System Ersteres oder Letzteres widerspiegeln? Lassen sich diese beiden einander widersprechenden Gesichtspunkte in einem einzigen System miteinander vereinen?

Im Gegensatz zum heutigen Mainstream bezweifeln einige Forscher (z. B. STUESSY 1997, 2009, MAYR & BOCK 2002, BRUMMITT 2008, HÖRANDL 2006, 2007, 2010, HÖRANDL & STUESSY 2010, STUESSY & HÖRANDL 2013) die Berechtigung des kladistischen „Dogmas“, wonach Paraphyla im System nicht als Taxa bewertet werden dürfen. Ein primär an Merkmalen orientiertes System nennt BRUMMITT ein taxonomisches System, im Gegensatz zu einem ausschließlich an der Phylogenie, an Kladogrammen (Phylogrammen) orientierten kladonomischen System. Von kladistischer Seite wird diese Kritik allerdings energisch zurückgewiesen: siehe z. B. SCHMIDT-LEBUHN (2012 und 2013).

Bei der Kritik an kladistischen Systemen und den folgenden Überlegungen geht es mir nicht darum, die Heterogenität der Taxa, das Fehlen gemeinsamer Merkmale und damit deren Unangemessenheit für die Konstruktion von Bestimmungsschlüsseln zu beklagen, sondern um die Frage, ob solche einseitigen phylogenetischen Systeme das Evolutionsgeschehen adäquat darstellen. Evolution ist nicht bloß Abstammung (Genealogie), sondern – sogar in erster Linie – Innovation, Entstehung neuer Merkmale und Strukturen. Ein streng genealogisch-phylogenetisches System läuft Gefahr, biologisch entscheidenden evolutiven Neuerungen nicht gerecht zu werden oder sie gar zu ignorieren.

Cleomaceae (= Capparaceae-Cleomoideae) und Kreuzblütler (= Cruciferae = Brassicaceae s. tradit.) sind zwar Schwestertaxa (Abb. 44), also phylogenetisch nächst verwandt (S. 400 ff.), jedoch recht ungleiche Schwestern, denn die Cruciferen offenbaren einen wichtigen evolutionen Fortschritt: Sie sind mittels Eroberung der temperaten Breiten und der Gebirge eine der erfolgreichsten Familien, haben eine große Artenzahl hervorgebracht, ihre taxonomisch deutliche Abtrennung von den ihre Vorfahren repräsentierenden Kaperngewächsen (i. w. S.) erscheint damit gerechtfertigt. Dies gilt insbesondere dann, wenn eine Formenlücke, ein „taxonomischer“ Hiatus vorliegt, so wie er etwa zwischen den Cleomaceae und Brassicaceae (s. str.) doch sehr wohl besteht.

Entsprechendes gilt für analoge Verhältnisse auf dem Niveau der Gattung. Aus subtropischen Sträuchern der Gattung *Kalmia* hat sich ein arktisch-zirkumpolar verbreiteter alpiner Teppichzwergstrauch entwickelt, der unter den ökologisch extremsten Verhältnissen alpiner Windkantengesellschaften existiert und kaum Ähnlichkeit mit seinen phylogenetisch ursprünglicheren Verwandten aufweist: *Loiseleuria procumbens* (Abb. 47). Freilich gibt es das intermediäre *Leiophyllum!* – Der Hühnerbiss (*Cucubalus baccifer* = *Silene baccifera*) hat sich bezüglich des Baus der Frucht nicht nur von seinen nächsten Verwandten (Abb. 51), sondern von der ganzen großen Familie Caryophyllaceen entfernt und mit dieser evolutionen „Saltation“ emanzipiert: Gebührt ihm dafür Gattungsrang? In phylogenetisch-kladistischer Sicht keinesfalls, denn es handelt sich um eine Umbildung innerhalb derselben phylogenetischen Linie. Ist der Verlust des Öffnungsmechanismus der Frucht – wenn auch in der ganzen Familie einmalig – eine wesentliche evolutione Innovation?

Die ursprünglicheren Taxa (*Silene* bzw. *Kalmia*) sind Paraphyla, denen kein Taxon zugewiesen werden darf.

Bemerkenswerte, innovative evolutione Neuerungen haben Taxa aus der Verwandtschaftsgruppe der Ericaceen entwickelt: Den Pyrolaceen (= Pyroloideen) ist die Evolution der krautigen Lebensform geglückt, und die Monotropaceen (= Monotropoideen) haben sich in die völlige Abhängigkeit ihrer Pilzpartner (Mykorrhiza) verfügt, wodurch sie nicht nur ihr Erscheinungsbild beträchtlich verändert haben (zu vollmykotropen, laubblatt- und chlorophylllosen Bleichlingen geworden sind), sondern neue Lebensräume erobert haben (schattige Moderhabitats). Übergangssippen („Zwischenformen“) sind ausgestorben, sodass rezente eine deutliche Zäsur, ein taxonomischer Hiatus vorliegt.

Die winzige Familie Empetraceae (= Ericoideae-Empetreae) hat sich aus den Ericoideen entwickelt (Abb. 52), dabei die Zahl der Kelch- und Kronblätter reduziert (was ihnen in alten Systemen zu einem Platz bei den Sapindales verholfen hat¹⁰) – eine Abänderung des Ericaceen-Bauplans, bei der es sich freilich fragt, ob dies als eine großartige evolutione Errungenschaft bewertet werden kann, die eine eigene Familie rechtfertigt. Dass diese Familie aus der Systematik verschwindet, bedeutet also wohl – jedenfalls in einem phylogenetisch orientierten System – einen wissenschaftlichen Erkenntnisfortschritt. – Als ähnlicher Fall sind die

¹⁰ – in Anmerkung bei MELCHIOR (1964); schon seit WETTSTEIN (1935) bei den „Bicornes“ (= Ericales).

australischen Epacridaceen (= Styphelioideae) zu betrachten, denen im Wesentlichen bloß ein Staubblattwirtel verloren gegangen ist, weswegen sie Familienrang erhalten hatten (Abb. 52). – Falls der Stammbaum (das Kladogramm) stimmt, sind die traditionellen (enger gefassten, auf die holzigen beschränkten) Ericaceen polyphyletisch und zugleich teilweise paraphyletisch.

Nicht nur überraschender, sondern auch irritierender und problematischer aus dem Blickwinkel evolutiver Systematik ist allerdings die Einbeziehung der stark abgeleiteten Wasserpflanzengattungen *Hippuris* und *Callitriche* in die laut APG III weit gefassten Plantaginaceen (Abb. 53–56; vgl. S. 409). Diese beiden Gattungen (traditionell zwei monogenerische Familien) unterscheiden sich bekanntlich sowohl im vegetativen wie auch im Blüten- und Fruchtbau und in ihrer Lebensweise so stark, dass ihre phylogenetische Herkunft an den phänetischen Merkmalen, an ihrem Erscheinungsbild nicht mehr erkennbar ist. Es liegt hier somit ein deutlicher phänetischer und evolutiver Hiatus vor, eine Zäsur, die taxonomisch besser vielleicht doch durch eine Familiengrenze Ausdruck finden sollte. In früheren Systemen nahmen diese beiden Taxa ganz andere Positionen ein, waren meist auch nicht beinander, sondern in verschiedenen Ordnungen; CRONQUIST (1981) schuf für beide zusammen die Ordnung Callitrichales, die auch noch die monogenerische afrikanisch-madagassische Familie Hydrostachyceae umfasst, die nun laut APG zu den Cornales zu stellen ist: STEVENS 2012. Unklarheiten bei der Ermittlung der verwandtschaftlichen Position treten bei Wasserpflanzen seit jeher häufig auf. Die Abtrennung der Callitricheae von ihren („molekularen“!) Verwandten würde diese zu einem Paraphylum machen, das in kladistischer Logik kein Taxon konstituieren darf.

Die traditionellen Scrophulariaceen oder auch die Antirrhinaceae (diese im Sinne von FISCHER et al. 2008), sozusagen ein paraphyletisches „Rumpftaxon“, ließen sich in einem evolutiven System vielleicht als evolutives Organisationsniveau, als „Grade“ (im Unterschied zu Clade = phylogenetische Stammlinie) auffassen, gekennzeichnet durch Landleben, den dazu passenden Sprossbau und wohl entwickelte, „normale“ Blüten. Die zu hydrophytischer Lebensweise übergegangenen Stammlinien würden einen anderen Grade bilden. Die Problematik der begrifflichen Fassung solcher Organisationsniveaus ist allerdings auch in diesem Fall unverkennbar (*Hippuris* und *Callitriche* unterscheiden sich im vegetativen Bau ja beträchtlich).

Ähnlich drastische Änderungen gegenüber der herkömmlichen Taxonomie sind laut APG bei den Salicaceen nötig: siehe Erörterung auf S. 401 f. Die evolutive Veränderung der Blütenökologie (Pollinationsyndrom) führte zur – vor allem bezüglich Blütenbau – „phänetischen Isolation“ der Familie. Da es auf strukturellem (phänetischem) Niveau kaum¹¹ Zusammenhänge mit den Flacourtiaceen, die den vermutlichen Stammsippen entsprechen, und auch keinerlei vermittelnde „Übergangssippen“ zu diesen gibt, ist somit der Hiatus überdeutlich. Deshalb könnte

¹¹ – die einzige morphologisch-anatomische Synapomorphie der Salicaceae s. latiss. (mit Einschluss der Flacourtiaceen) scheinen die eigentümlichen Laubblattzähne zu sein (STEVENS 2001–2012).

in einem evolutiven System der traditionelle Familienstatus für die Salicaceen i. e. S. (nur *Populus* und *Salix* umfassend) angebracht sein.

Weniger einschneidend, aber gleichfalls diskutabel ist die phylogenetisch begründete Vereinigung der extratropischen krautigen Lysimachieen und Cyclamineen mit den tropischen holzigen Myrsinaceen. Erstere waren traditionell aufgrund paralleler Evolution zu krautiger Lebensform mit den Primulaceen vereinigt worden, was die konsequent kladistische APG nicht erlaubt, weil die Lysimachieen und Cyclamineen enger mit den holzigen Myrsinaceen i. e. S. verwandt sind als mit den Primuleen. Daran ändert natürlich nichts, dass zufolge APW (STEVENS 2001– onwards Vs. 12) die Familie Primulaceae sehr weit gefasst wird, indem sie die Primuloideae (= Primulaceae s. strict., sensu EFÖLS 2008) und Myrsinoideae (= Myrsinaceae s. lat., sensu EFÖLS 2008) einschl. Maesoideae (holzige, hauptsächlich altweltlich-tropisch) und Theophrastoideae (inkl. Samoleae = Samolaceae sensu EFÖLS 2008) umfassen.

Die traditionelle Orchideengattung *Listera* erwies sich als polyphyletisch (S. 401): *Listera ovata* ist die (ungleiche!) Schwesterart von *Neottia nidus-avis* (Abb. 45). Eine entsprechende taxonomische Konsequenz ist die Vereinigung von *Listera* und *Neottia*. Die letztgenannte Gattung sitzt („nistet“) phylogenetisch innerhalb der *Listera*, unterscheidet sich „bloß“ durch die vollmykotrophe Lebensform.

Änderungen in Lebensform, Lebensweise und Habitat sind markante und evolutiv wichtige Innovationen und sollten daher in einem evolutiven und damit „natürlicheren“ System ausgedrückt werden. Das Vorhandensein eines taxonomischen Hiatus, d. h. einer Diskontinuität in der Stammlinie (als Folge des Aussterbens der Zwischenglieder), könnte als Anhaltspunkt für die Akzeptanz eines paraphyletischen Taxons gelten, um die evolutive Situation klarer darzustellen, als das in einem streng phylogenetisch-kladistischen System möglich ist. Solche Fälle betreffen etwa die erwähnten Monotropaceen, Hippuridaceen und Callitrichaceen, auch die traditionellen (krautigen) Primulaceen (i. e. Primulaceae s. str. nec s. lat. nec s. strictissimo!) sowie *Neottia* s. str., weniger wohl *Cucubalus* und *Loiseleuria*. (Letztere allerdings dann, falls *Leiophyllum* ausgestorben wäre!)

Das bedeutet nicht, dass die phylogenetische Situation, raffiniert und aufwändig rekonstruiert, deshalb vernachlässigt werden muss. Einen Versuch, auf rechnerische Weise die beiden grundlegenden Aspekte des Evolutionsgeschehens – Abstammung und Divergenz – im selben System gemeinsam zu berücksichtigen, diskutieren etwa STUESSY & KÖNIG (2008). Eine theoretisch vielleicht nicht befriedigende, aber praktikable Vorgangsweise, der Phylogenie und der Evolution gleichermaßen Rechnung zu tragen, besteht darin, Paraphyla nicht grundsätzlich zu verwerfen, sondern als solche zu kennzeichnen. Diese Vorgangsweise wählten FISCHER et al. (2005, 2008) bezüglich der Familien in der System-Übersicht dieser Exkursionsflora: Paraphyletische Familien werden durch den nachgesetzten fetten griechischen Großbuchstaben Pi (Π) markiert. Die durch einen Hiatus abgetrennten terminalen Glieder solcher Clades habe ich in den Schemata Abb. 44, 45, 47, 51, 52, 53 mit einem großen Omega (Ω) gekennzeichnet. (Der Buchstabe Φ betont den monophyletischen Charakter des Taxons.)

In welchen Fällen ein evolutiv-phänetischer Hiatus taxonomische Konsequenzen unter Vernachlässigung kladistischer phylogenetischer Prinzipien haben soll, muss wohl weiterer Diskussion überlassen bleiben.

Tiefgreifende, auffallende morphologische Änderungen im Blütenbereich aufgrund von Veränderungen in der Bestäubungsökologie (Übergang von Allogamie zu Anemogamie) finden sich allerdings auch innerhalb von Gattungen, z. B. bei *Fraxinus* (vgl. *F. ornus* = *Ornus europaea* vs. *F. excelsior*) und bei *Acer* (vgl. *A. platanoides* vs. *A. negundo* = *Negundo aceroides*¹²): Die ehemaligen Gattungen *Ornus* und *Negundo* scheinen den meisten von uns freilich schon längst nicht mehr haltbar. – Abb. 53 zufolge sind die Veroniceae und die Plantagineae Schwestertaxa und werden also nun innerhalb derselben Familie vereinigt – so wie *Ornus* und *Fraxinus* (s. strctss.) oder *Negundo* und *Acer* (s. strctss.) je zur selben Gattung gehören.

LITERATUR

- ADLER W., OSWALD K. & FISCHER R. (1994): Exkursionsflora von Österreich. [1. Aufl.] – Stuttgart & Wien: E. Ulmer. (Vgl. FISCHER et al. 2005, 2008.)
- ALBACH D. C., MARTÍNEZ-ORTEGA M. M., FISCHER M. A. & CHASE M. W. (2004): A new classification of the tribe Veroniceae – problems and a possible solution. – *Taxon* 53: 429–452.
- ALBACH D. C., MEUDT H. M. & OXELMAN B. (2005): Piecing together the „new“ Plantagina-ceae. – *Am. J. Bot.* 92 (2): 297–315.
- APG = Angiosperm Phylogeny Group (2009): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. – *Bot. J. Linnean Soc.* 161: 105–121.
- BARTHOLOTT W. (1981): Epidermal and seed surface characters of plants: Systematic applicability and some evolutionary aspects: – *Nord. J. Bot.* 1: 345–355.
- BENSON L. (1957): *Plant Classification*. – Boston. – Ed. 2 (1979): Lexington (MA): D. C. Heath & Co.
- BESSEY Ch. E. (1915): The phylogenetic taxonomy of flowering plants. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109–164.
- BIGAZZI M., NARDI E., SELVI F. (1997): *Anchusella*, a new genus of Boraginaceae from the Central-Eastern Mediterranean. – *Plant Syst. Evol.* 205 (3–4): 241–264.
- BIRKHAN H. (2012): *Pflanzen im Mittelalter. Eine Kulturgeschichte*. – Wien etc.: Böhlau.
- BREMER B., BREMER K., CHASE M. W., FAY M. F., REVEAL J. L., DOUGLAS E., SOLTIS P., SOLTIS S. & STEVENS P. F. (2009): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. – *Bot. J. Linnean Soc.* 161: 105–121.
- BRIGGS D. & WALTERS S. M. (1997): *Plant Variation and Evolution*. – Cambridge (U. K.): University Press. – XVII + 512 pp.
- BRUMMITT R. K. (2008): Evolution in taxonomic perspective. – *Taxon* 57: 1049–1050.
- CHASE M. W. & 41 al. (1993): Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528–580.

¹² – sogar auch noch in neuerer Zeit: KOBLÍZEK (1997: 160).

- CHASE M. W. & REVEAL J. L. (2009): A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. – In Bot. J. Linn. Soc. 161(2): 122–127.
- CRONQUIST A. (1957): Outline of a new system of families and orders of dicotyledons. – Bull. Jard. Bot. L'État 27: 13–40.
- CRONQUIST A. (1965): The status of the general system of classification of flowering plants. – Ann. Missouri Bot. Gard. 52: 281–303.
- CRONQUIST A. (1968): The evolution and classification of flowering plants. – London.
- CRONQUIST A. (1981): An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press.
- CULLEN J. (2011): Preface to the second edition. – In: CULLEN J., KNEES S. G. & CUBEY H. S. (Ed.): The European Garden Flora. Flowering Plants. A manual for the identification of plants cultivated in Europe, both out-of-doors and under glass: pp. xi–xii. – Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- DAHLGREN R. M. T. (1975): A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. – Bot. Not. 128: 119–147.
- DAHLGREN R. M. T. (1980): A revised system of classification of the angiosperms. – J. Linn. Soc., Bot. 80: 91–124.
- DAHLGREN R. M. T. & RASMUSSEN F. N. (1983): Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation. – Evol. Biol. 16: 255–395.
- DAHLGREN R. M. T., CLIFFORD H. T. & YEO P. T. (1985): The Families of the Monocotyledons. – Berlin: Springer.
- DE CANDOLLE Auguste-Pyrame (1819): Théorie élémentaire de la botanique ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. Ed. 2. – Paris.
- DE CANDOLLE Au.-P. (1867): Lois de la nomenclature botanique. – Paris.
- DE CANDOLLE Au.-P. & DE CANDOLLE Alphonse (1823–1873): Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum hucusque cognitarum juxta methodi naturalis normas congesta. – Paris, Strasbourg, London. 13 Bände.
- DEYL (1955): The Evolution of the Plants and the Taxonomy of the Monocotyledons. – Acta Mus. Nat. Pragae 11 B 6: 1–143.
- ECKHARDT Th. (1964): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. – Phytomorphology 14: 79–92.
- EFÖLS 2005 = → FISCHER et al. (2005).
- EFÖLS 2008 = → FISCHER et al. (2008).
- EHRENDORFER F. (1983): Spermatophyta. Samenpflanzen. – In DENFFER D. v., ZIEGLER H., EHRENDORFER F. & BRESINSKY A.: Strasburger. Lehrbuch der Botanik: pp. 758–915. 32. Aufl. – Stuttgart &c.: G. Fischer.
- EHRENDORFER F. (1991): Spermatophyta. Samenpflanzen. – In SITTE P., ZIEGLER H., EHRENDORFER F. & BRESINSKY A.: Strasburger. Lehrbuch der Botanik: 33. Aufl. – Stuttgart &c.: G. Fischer.
- EHRENDORFER F. (1998): Samenpflanzen. – In SITTE P., ZIEGLER H., EHRENDORFER F., BRESINSKY A.: Lehrbuch der Botanik, begründet von E. STRASBURGER etc. 34. Aufl. – Stuttgart: G. Fischer.
- ENGLER A. & PRANTL K. (1887–1915): Die natürlichen Pflanzenfamilien 1–23. – Leipzig: W. Engelmann.
- FISCHER M. A. (1981): Überblick über die *Veronica*-Sippen und ihre phylogenetischen Progressionen im europäisch-südwestasiatischen Raum. (Ined.) – In: FISCHER M. A.: Beiträge zur Systematik und Evolutionsforschung an europäischen und südwestasiatischen Sippen der Gattung *Veronica* s. lat. (*Scrophulariaceae*). – Habilitationsschrift, Universität Wien.

- FISCHER M. A. (1987): Neuere Überlegungen über die Prinzipien der biologischen Systematik und Phylogenetik. – *Wissenschaftl. Nachrichten (Wien)* 75: 6–10.
- FISCHER M. A. (2000): Die nomenklatorischen Autornamen – Brauch und Missbrauch. – *Fl. Austr. Novit. (Wien)* 6: 9–46.
- FISCHER M. A. (2001a): Wozu deutsche Pflanzennamen? – *Neilreichia (Wien)* 1: 181–232.
- FISCHER M. A. (2001b): Nachtrag zum Thema nomenklatorische Autoren. – *Neilreichia (Wien)* 1: 233–235.
- FISCHER M. A. (2002): Zur Typologie und Geschichte deutscher botanischer Gattungsnamen mit einem Anhang über deutsche infraspezifische Namen. – *Stapfia (Linz)* 80: 125–200 (Festschrift Herwig Teppner).
- FISCHER M. A. (2005): Sollen Pflanzen und Tiere auch deutsche wissenschaftliche Namen tragen? – In: ZABEL H. (Ed.): *Deutsch als Wissenschaftssprache*; S. 24–86. – Paderborn: IFB-Verlag.
- FISCHER M. A. (2006a): Botanisches Österreichisches Deutsch. – In: R. MUHR & M. B. SELLNER (Hg.) (2006): *Zehn Jahre Forschung zum Österreichischen Deutsch: 1995–2006. Eine Bilanz*. S. 187–216. – Österreichisches Deutsch – Sprache der Gegenwart 10. – Frankfurt a. Main: Peter Lang Europäischer Verlag d. Wissenschaften.
- FISCHER M. A. (2006b): Besprechung von: Walter S. JUDD, Christopher S. CAMPBELL, Elizabeth A. KELLOGG, Peter F. STEVENS & Michael J. DONOGHUE: *Plant Systematics. A phylogenetic approach*. 2nd ed., 2002, Sunderland, Mass.: Sinauer. – *Neilreichia (Wien)* 4: 250–260.
- FISCHER M. A. (2011): Namensänderungen – Taxonomie – Nomenklatur. – *Neilreichia (Wien)* 6: 401–412.
- FISCHER M. A. (2012a): Was ist das natürliche System? Überlegungen zum Begriff des biologischen Systems im Zeitalter der Molekularphylogenetik. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich* 148/149: 323–362. (Festschrift Franz Speta.)
- FISCHER M. A. (2012b): Schreckgespenst Molekulare Systematik? – Poster-Abstract in MEYER E. & MEYER S. (eds.): 15. Treffen der österreichischen Botanikerinnen und Botaniker, Innsbruck, 27. 9. bis 29. 9. 2012. Kurzfassungen. – *Ber. Nat.-Med. Verein Innsbruck, Suppl.* 20: 65–66.
- FISCHER M. A., ADLER W. & OSWALD K. (2005): *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. 2. Aufl. – Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- FISCHER M. A., OSWALD K. & ADLER W. (2008): *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. 3. Aufl. – Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- FISCHER-BENZON R. V. (1894): *Altdeutsche Gartenflora. Untersuchungen über die Nutzpflanzen des deutschen Mittelalters, ihre Wanderung und ihre Vorgeschichte im klassischen Altertum*. – Kiel & Leipzig: Lipsius & Tischer.
- FRITSCH K. (1922): *Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete*. 3. Aufl. – Wien & Leipzig: Carl Gerold's Sohn. – LXXX + 824 pp.
- FUCHS L. (2001): *Das Kräuterbuch von 1543. New Kreüterbuoch, in welchem nit allein die gantz histori, das ist, namen, gestalt, statt vnd zeit der wachung, natur, krafft vnd würckung, des meysten theyls der Kreüter so in Teütschen vnnnd andern Landen wachsen, mit dem besten vleiß beschriben, sonder auch aller derselben wurzel, stengel, bletter, bluomen, samen, frücht, vnd in summa die ganze gestalt, also artlich vnd künstlich abgebildet vnd contrafayt ist, das deßgleichen vormals nie gesehen, noch an tag kommen*. – Basell: Michael Isingrin. – Köln: Taschen. – Faksimile-Druck von Fuchsens koloriertem Handexemplar. Mit beiliegenden Essays in Deutsch und Englisch samt einem Register und Bibliographie von K. DOBAT und W. DESSENDÖRFER. 960 pp.

- GENAUST H. (1996): Etymologisches Wörterbuch der botanischen Pflanzennamen. 3. Aufl. – Basel &c.: Birkhäuser Verlag. – [Achtung! Botanische Deutungen vielfach falsch! Vgl. Rezension in *Neilreichia* 1: 243–264 (2001).]
- GREILHUBER J. (1988): Kladistik – der Weg zu einem logisch aufgebauten System der Organismen. – Wissenschaftl. Nachrichten (Wien) 76: 8–11.
- GREILHUBER J. (1989a): Kladistik – die wirklich phylogenetische Systematik. – Wiss. Nachr. (Wien) 79: 7–10.
- GREILHUBER J. (1989b): Kladistik und die Grundsatzfrage nach Sinn und Zweck taxonomischen Gruppierens in der Biologie. – Wiss. Nachr. (Wien) 80: 12–17.
- HAECKEL E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. – Berlin.
- HALLIER H. (1903): Vorläufiger Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. – Bull. Herb. Boissier 11(3): 306–317.
- HALLIER H. (1912): L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposée à l'aide de leur arbre généalogique. – Arch. Néerl., 2d ser., B (Sci. nat.) 1: 146–234.
- HARTL D. (1965–1974): 117. Familie Scrophulariaceae A. L. De Jussieu, Gen. Plant. (1789) 117. Rachenblütler. – In HARTL D. & WAGENITZ G. (Hg.): Gustav HEGI: Illustrierte Flora von Mittel-Europa VI/1, 2. Aufl.: 1–469. – München: C. Hanser.
- HEGNAUER R. (1962–1991): Chemotaxonomie der Pflanzen. 10 Bände. – Basel.
- HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 pp., 58 Abb. – Berlin: Deutscher Zentralverlag.
- HENNIG W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. – Beitr. Entom. 3, Sonderheft: 1–85, 12 Abb.
- HENNIG W. (1965): Phylogenetic systematics. – Annual Rev. Entom. 10: 97–116; 4 Abb.
- HENNIG W. (1966): Phylogenetic systematics. Translated by D. D. Davis & R. Zangerl. 263 pp., 69 Abb. – Urbana etc.: University Illinois. – Deutsche Ausgabe (Rückübersetzung u. Bearbeitung): 1982: Phylogenetische Systematik. – Berlin: P. Parey.
- HÖRANDL E. (2006): Paraphyletic versus monophyletic taxa – evolutionary versus cladistic classification. – Taxon 55 (3): 564–570.
- HÖRANDL E. (2007): Neglecting evolution is bad taxonomy. – Taxon 56 (1): 1–5.
- HÖRANDL E. (2010): Beyond cladistics: Extending evolutionary classifications into deeper time levels. – Taxon 59 (2): 345–350.
- HÖRANDL E. & STUESSY T. F. (2010): Paraphyletic groups as natural units of biological classification. A review. – Taxon 59 (6): 1641–1653.
- HUTCHINSON J. (1926–1934): The families of flowering plants. Arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 2 vols. – London: Macmillan. – 2nd ed. (1959): Oxford; 3rd ed. (1973): Oxford.
- HUTCHINSON J. (1969): Evolution and phylogeny of flowering plants. Dicotyledons: facts and theory. – London: Academic Press.
- ICBN = → McNEILL et al. (2006).
- IPNI (2012): The International Plant Names Index. – The Royal Botanic Gardens Kew & The Harvard University Herbaria & The Australian National Herbarium. – Internet: www.ipni.org, last update 3 July 2012.
- JAHN I. (1990): Grundzüge der Biologiegeschichte. – UTB 1534. – Jena: G. Fischer.
- JANCHEN E. (1932): Entwurf eines Stammbaums der Blütenpflanzen nach Richard Wettstein. – Österr. Bot. Z. 81: 161–165.
- JANCHEN E. (1977): Flora von Wien, Niederösterreich und Nord-Burgenland. 2. Aufl. (1. Aufl.: 1966–1975). – Wien: Verein für Landeskunde von Niederösterreich und Wien.

- JUDD W. S., CAMPBELL C. S., KELLOG E. A. & STEVENS P. F., DONOGHUE M. J. (2002): Plant Systematics. A Phylogenetic Approach. (2. Aufl.) – Sunderland (Mass., USA): Sinauer Associates, Inc. – (1. Aufl.: 1999.) – [Besprechung in *Neilreichia* 4: 250–260.]
- KIMURA Y. (1956): The system and phylogenetic tree of plants. – *J. Jap. Bot.* 28: 97–104.
- KIRÁLY G. (Red.), 2009: Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok. – Jósvafő: Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság. [„Neues ungarisches Kräuterbuch [= Flora!]. Die Gefäßpflanzen Ungarns. Bestimmungsschlüssel“.] – 616 pp. – [Aktuelle Exkursionsflora.]
- KLEMUN M. (2012): Ein „bloß vom privaten Fleiß eines mittellosen Praktikers der Medizin überall gesammeltes Büschel“ – Wilhelm Heinrich KRAMERS (1724–1765) botanische Arbeit. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich* 148/149: 377–396.
- KOBLÍZEK J. (1997): Aceraceae Juss. – javorovitě. – In: SLAVÍK B. (ed.): Květena České Republiky 5: 152–160. – Praha: Academia.
- KRAMER G. H. (1756): *Elenchus vegetabilium et animalium per Austriam inferiorem observatorum. Sistens ea in classes et ordines, genera et species redacta.* – Vienne, Pragae & Tergesti: I. Th. Trattner.
- KRETZSCHMAR H. (2008): Die Orchideen Deutschlands und angrenzender Länder finden und bestimmen. – Wiebelsheim: Quelle & Meyer.
- KRON K. A. & KING J. M. (1996): Cladistic relationships of *Kalmia*, *Leiophyllum*, and *Loiseleuria* (Phyllococeae, Ericaceae) based on rbcL and nrITS data. – *Systematic Botany* 21(1): 17–29.
- KUBITZKI K. (ed.) (1990–2011–): *The Families and Genera of Vascular Plants 1–10.* – Berlin etc.: Springer.
- KÜPFER Ph. (1993): 28. *Hormatophylla* Cullen & T. R. Dudley. – In: CASTROVIEJO S. et al. (Eds.): *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares* 4: 184–196. – Madrid: Real Jardín Botánico, C. S. I. C.
- LGM = GUTERMANN W. & NIKLFELD H. (1973): *Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas.* 2. Aufl. (Ed.: F. EHRENDORFER, daher meist „Ehrendorfer-Liste“ genannt). – Stuttgart: G. Fischer.
- LINNAEUS C. (1753): *Species Plantarum exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexualis digestas.* – Holmiae: Laurentii Salvii.
- MABBERLEY D. J. (1997): *The plant-book. A portable dictionary of the vascular plants.* 2nd ed. – Cambridge (U. K.): University Press. – xvi + 858 pp.
- MABBERLEY D. J. (2008): *Mabberley's plant-book. A portable dictionary of plants, their classification and uses.* 3rd ed. – Cambridge (U. K.): University Press. – XVIII + 1021 pp.
- MAYR E., 1965: Numerical phenetics and taxonomic theory. – *Syst. Zool.* 14: 73–97.
- MAYR E. & BOCK W. J. (2002): Classifications and other ordering systems. – *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 40: 169–194.
- MCNEILL J. (2000): Naming the groups: developing a stable and efficient nomenclature. – *Taxon* 49: 705–720.
- MCNEILL J. et al. (2006): *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code).* – *Regnum Vegetabile* 146.
- MÄGDEFRAU K. (1973): *Geschichte der Botanik. Leben und Leistung großer Forscher.* – Stuttgart: G. Fischer. – 314 pp., 131 Abb. – 2. Aufl., 359 pp., 1992.
- MEEUSE A. D. J. (1992): Angiosperm evolution: No abominable mystery. – *Eburon-Delft.*
- MELCHIOR H. (Hg.) (1964): *A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde 2: Angiospermen.* – Berlin-Nikolassee: Gebr. Borntraeger.

- MEZ & ZIEGENSPECK (1926): Der Königsberger serodiagnostische Stammbaum. – Bot. Archiv 13: 483–485.
- NOVÁK (1954): Systém angiosperm. – Preslia 26: 337–364.
- OXELMAN B., LIDÉN M., RABELER R. K. & POPP M. (2001): A revised classification of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae). – Nordic J. Bot. 20: 743–748.
- PAVORD A. (2010): Wie die Pflanzen zu ihren Namen kamen. Eine Kulturgeschichte der Botanik. – Berlin: Berlin. – Original (2005): „The Naming of Plants. The Search for Order in the World of Plants“, London: Bloomsbury Pbl. Plc.; übers. v. Hainer Kober. – 567 pp., 158 Farbtafeln. [Behandelt werden nicht die Pflanzennamen, auch nicht die ganze Kulturgeschichte der gesamten Botanik, vielmehr ein recht kleiner Teil davon: Es wird im Plauderton die Frühgeschichte der Pflanzensystematik aus britischer Sicht dargestellt.]
- PRIDGEON A. M., CRIBB P. J., CHASE M. W. & RASMUSSEN F. N. (eds.) (2001): Genera orchidacearum 2. Orchidoideae (Part 1). – Oxford: Oxford University.
- PULLE A. A. (1952): Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur, en Systematiek der Zaadplanten. 3. Aufl. – Utrecht.
- RÖMPP H. (1928). Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica*. – Repert. Spec. Nov. Regni Veget., Beih. 50: 1–171.
- ROTHMALER W. (1955): Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. Grundzüge der speziellen Botanik. 2. Aufl. – Jena: W. Gronau. 215 pp. – Reprint 1992: Eching bei München: IHW.
- SCHMIDT-LEBUHN A.N. (2012): Fallacies and false premises – a critical assessment of the arguments for the recognition of paraphyletic taxa in botany. – Cladistics 28: 174–187.
- SCHMIDT-LEBUHN A. N. (2013): “Evolutionary” classifications do not have any information content – a reply to Stuessy and Hörandl. – Cladistics. doi: 10.1111/cla.12037.
- SCHWARZ O. (1939): Die Gattung *Globularia*. – Bot. Jahrb. 69: 318–373.
- SKOTTSBERG (1940): Växternas Liv. – Stockholm.
- SOÓ R. (1953): Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen. – Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 4: 257–306.
- SOÓ R. (1967): Die modernen Systeme der Angiospermen. – Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 13: 201–233.
- SPETA F. (2008): Hyacinthaceae. – In FISCHER M. A., OSWALD K. & ADLER W. (2008): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. – Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- SPOURNE K. R. (1956): The phylogenetic classification of the angiosperms. – Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 31: 1–29.
- STACE C. A. (1989): Plant taxonomy and biosystematics. 2nd ed. – Cambridge (U. K.): University Press. – VIII + 264 pp.
- STAFLEU F. A. (1971): Linnaeus and the Linnaeans. The spreading of their ideas in systematic botany, 1735–1789. – Utrecht: A. Oosthoek's Uitgeversmaatschappij for the Intern. Assoc. for Plant Taxonomy. – XVI + 386 pp.
- STEBBINS G. L. (1974): Flowering plants. Evolution above the species level. – Cambridge (Mass.).
- STEVENS P. F. (2001– onwards) (Version 12 vom 11. 5. 2012): Angiosperm Phylogeny Web-site. – <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- STEVENSON D. W. & LOCONTE H. (1995): Cladistic analysis of monocot families. – In RUDALL P., CRIBB P., CUTLER D. & HUMPHRIES C. (eds.): Monocotyledons: Systematics and Evolution: pp. 543–578. – Kew: Royal Bot. Gardens. [Nur morphologische Merkmale berücksichtigt.]

Dank

Dank an Rolf Marschner für etliche Pflanzenfotos und an Martina Weber für ein Foto sowie vor allem für entscheidende didaktische und technische Hilfe bei der Konzeption des diesem Beitrag zugrundeliegenden Powerpoint-Vortrags. Dankbar bin ich aber vor allem auch Gerald M. Schneeweiss für kritische Hinweise bezüglich kladistischer und molekularer Systematik.

Anschrift des Autors

Univ.-Prof. i. R. Dr. Manfred A. Fischer, Department für botanische Systematik und Evolutionsforschung, Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, E-Mail: manfred.a.fischer@univie.ac.at

- STUESSY T. F. (1997): Classification: More than just branching patterns of evolution. – *Aliso* 15: 113–124.
- STUESSY T. F. (2009): *Plant Taxonomy. The Systematic Evaluation of Comparative Data*. 2nd ed. – New York &c.: Columbia University Press. – xxvi + 539 pp.
- STUESSY T. F. & HÖRANDL E. (2013): The importance of comprehensive phylogenetic (evolutionary) classification – a response to Schmidt-Lebuhn's commentary on paraphyletic taxa. – *Cladistics*. doi: 10.1111/cla.12038.
- STUESSY T. F., HÖRANDL E. & MAYER V. (eds.) (2001): *Plant Systematics. A half-century of progress (1950–2000) and future challenges*. – Vienna: Intern. Assoc. Plant Taxonomy, Inst. of Botany, University of Vienna.
- STUESSY T. F. & KÖNIG Ch. (2008): Patrocladistic classification. – *Taxon* 57: 594–601.
- TAKHTAJAN A. [= TAHTADŽJAN] (1959): *Die Evolution der Angiospermen*. – Jena.
- TAHTADŽJAN A. L. [= TAKHTAJAN] (1966/1967): *Sistema i filogenija cvetkovykh rastenij*. – Moskva & Leningrad: Nauka.
- TAKHTAJAN A. [= TAHTADŽJAN] (1968): Classification and phylogeny with special reference to the flowering plants. – *Proc. Linn. Soc. London* 179: 221–227.
- TAKHTAJAN A. (1980): Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). – *Bot. Rev.* 46: 225–359.
- TAHTADŽJAN A. L. [= TAKHTAJAN] (1987): *Systema Magnoliophytorum*. – Leningrad. (Russisch.)
- TAKHTAJAN A. [= TAHTADŽJAN] (1991): *Evolutionary trends in flowering plants*. – New York.
- TAKHTAJAN A. [= TAHTADŽJAN] (1997): *Diversity and Classification of Flowering Plants*. – New York: Columbia University Press. X + 643 pp.
- TAKHTAJAN A. [= TAHTADŽJAN] (2009): *Flowering Plants*. 2nd ed. – Springer.
- THORNE R. F. (1992a): An updated phylogenetic classification of the flowering plants. – *Aliso* 13: 365–389.
- THORNE R. F. (1992b): Classification and geography of the flowering plants. – *Bot. Rev.* 58: 225–348.
- THORNE R. F. (2000a): The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae (subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae and Lamiales). – *Bot. Rev.* 66: 441–647.
- THORNE R. F. (2000b): The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Liliidae and Commelinidae. – In NORDENSTAM B., EL-GHAZALY G. & KASSAS M (eds.): *Plant Systematics for the 21st Century*: pp. 75–124. – London: Portland Press.
- TUTIN T. G. et al. 1964–1980: *Flora Europaea*. Bände 1–5. – Cambridge (U. K.): Cambridge University Press. – Band 1 in 2. Aufl. 1993.
- WAGENITZ G. (2003): *Wörterbuch der Botanik. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang*. 2. Aufl. – Heidelberg & Berlin: Spektrum Akadem. Vlg. – XIV + 552 pp.
- WEBERLING F. & SCHWANTES H. O. (1975, 1987): *Pflanzensystematik. Einführung in die Systematische Botanik, Grundzüge des Pflanzensystems*. 4. bzw. 5. Aufl. – UTB 62. – Stuttgart: E. Ulmer.
- WETTSTEIN R. (1895): Scrophulariaceae. – In ENGLER A. & PRANTL K. (Hg.): *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten* 4/3b: 39–107. – Leipzig: W. Engelmann.
- WETTSTEIN R. (1935): *Handbuch der Systematischen Botanik*. 4. Aufl. (postum hg. von F. Wettstein). – Leipzig & Wien: F. Deuticke. – X + 1152 pp., 709 Abb.
- WUNDERLICH R. (1971): Die systematische Stellung von *Theligonum*. – *Österr. Bot. Z.* 119: 491–518.