

Phänetische und phylogenetische Verwandtschaft¹⁾

Von

Walter ZIMMERMANN

Aus dem Institut für spezielle Botanik der Universität Tübingen

Mit 3 Abbildungen

Eingelangt am 6. April 1965

1. Einleitung
2. Die Sicherung der Aussagen über die phylogenetische Verwandtschaft
 - 2.1. Stark abgestufte Merkmalsunterschiede
 - 2.1.1. Phänübereinstimmung durch gemeinsame Herkunft
 - 2.1.2. Phänübereinstimmung nicht durch gemeinsame Herkunft
 - 2.1.2.1. Die konvergente Entwicklung
 - 2.1.2.2. Sexualvorgänge, insbesondere die introgressive Hybridisation
 - 2.1.2.3. Phänokopien
 - 2.1.2.4. Ungleich schnelle Entwicklung
 - 2.2. Schwach abgestufte Merkmalsdifferenzen
3. Der Wert und das Auswerten der phylogenetischen Forschungsergebnisse über die relative Verwandtschaft
4. Der Wert der „phänetischen“ Klassifikation
 - 4.1. Die „phänetische“ Klassifikation als Voraussetzung der phylogenetischen Gruppierung
 - 4.2. Die „rein-phänetische“ Systematik
5. Phylogenetische Abwandlungsrichtungen und System
6. Zusammenfassung
7. Schrifttum

1. Einleitung

Die sich verstärkende Abwertung der phylogenetischen Arbeit findet neuerdings ihren Ausdruck auch im Versuch, die phylogenetische Verwandtschaftsgruppierung durch eine „phänetische“ zu ersetzen²⁾. An Stelle von Stammbäumen konstruiert man „Dendrogramme“.

Was versteht man unter „phänetischer“ und was unter phylogene-

¹⁾ Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung der Untersuchungen, die auch diesen Erörterungen zugrunde liegen.

²⁾ Vgl. z. B. CAIN & HARRISON 1960, DAVIS & HEYWOOD 1963 und HEYWOOD & McNEILL 1964.

tischer Verwandtschaft? Bilden beide Formen der Verwandtschaftsgruppierung einen Gegensatz? Wo liegen ihre Unterschiede?

„Phänetische“ Verwandtschaftsgruppierung bedeutet das Gruppieren von Organismen nach ihren Phänen. Phäne sind die Informationen, die sich unmittelbar aus den Merkmalen der Gestalt, der Anatomie (im vegetativen und im Fortpflanzungsbereich), aber auch der Ontogenie, der Zyto-

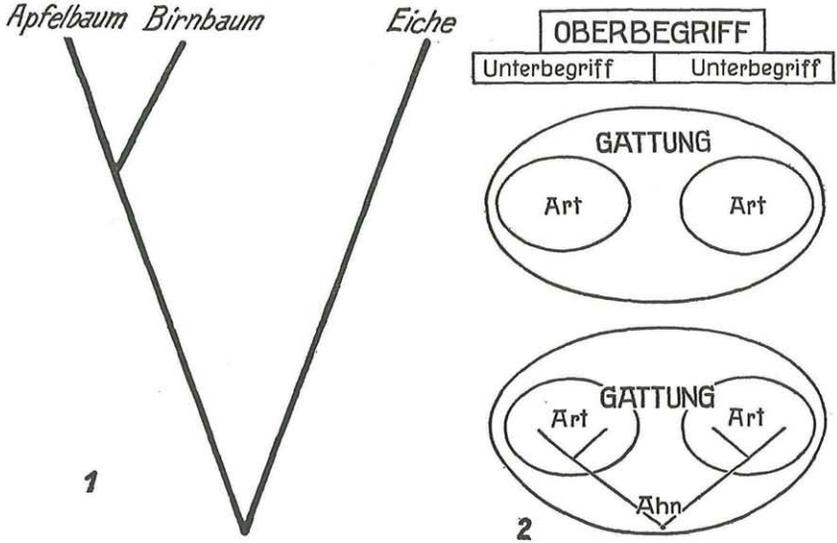


Abb. 1. Beispiel einer relativen Verwandtschaft; Apfelbaum und Birnbaum sind miteinander relativ enger verwandt als mit der Eiche.

Abb. 2. Darstellung der Gruppierung bzw. Verwandtschaft. Oben: Gruppierung in der Begriffspyramide; Mitte: Systemgruppierung (Enkapsis); Unten: Gruppierung nach den genealogischen Verwandtschaftsbeziehungen. (Aus ZIMMERMANN 1953: 17.)

logie, des Chemismus (einschließlich der serologischen Gegebenheiten), der Ökologie und Chorologie sowie der sonstigen Lebenserscheinungen (einschließlich der Genkonstitution) ergeben ³⁾.

Ein „phänetisches“ Gruppieren ist seit Jahrtausenden die Grundlage

³⁾ Die genetischen Informationen und auch manche Vorstellungen z. B. über die Ontogenie, den Chemismus u. a. gehen allerdings nicht auf das zurück, was man üblicherweise „Phäne“ im eigentlichen Sinne nennt (sie sind „indirekte Phäne“, vgl. dazu ZIMMERMANN 1962: 162). Doch spielt für unsere Probleme die Abgrenzung des Phänbegriffes kaum eine Rolle. Für andere Probleme könnte diese Abgrenzung allerdings wichtiger werden. Daher sei betont, daß ich hier den Phän-Begriff auch auf „indirekte“ Phäne ausdehne. Soviel ich sehe, verändern Verengungen oder Erweiterungen dieses Begriffes nichts an den unten gezogenen Schlüssen.

jeglichen Gruppierens der Organismen. Schon die vorwissenschaftliche Sprache hat nach Phän-Übereinstimmungen und Phän-Unterschieden Pilze, Moose, Tannen, Fische, Schlangen, Vögel usf. zusammenfassend und doch unterscheidend gruppiert. Aus dieser sprachlichen Gruppierung sind seit der Renaissance durch allmähliche Erweiterung der Gruppen und durch ihre eingehendere Charakterisierung Schritt für Schritt die „natürlichen Systeme“ der Organismen herausgewachsen (vgl. ZIMMERMANN z. B. 1953). Dabei wurde mit den gleichen intuitiven, „phänetischen“ Gruppierungsprinzipien wie in der Sprache eine relative Verwandtschaft der Organismen festgestellt. Die Apfel/Birne/Eichen-Verwandtschaft der Abb. 1 mag ein Beispiel dafür sein. Wir fassen also wie in Abb. 1 oder in Abb. 2 Mitte zwei oder mehrere, „phänetisch“ relativ ähnliche Taxa enkaptisch⁴⁾ in ein engeres Taxon (etwa in eine Art oder in eine Gattung) und zwei oder mehrere solcher engerer Taxa, die untereinander „phänetisch“ etwas unähnlicher sind, in ein umfassenderes Taxon (etwa in eine Gattung, Familie, Ordnung usf.) zusammen.

Die neuen Vorstellungen in den Diskussionen um die „phänetische“ Klassifikation haben sich aus zwei Gründen ergeben: Einmal aus den (in Einzelheiten schon recht verschiedenartigen) Versuchen, solche Merkmalsdifferenzen numerisch festzulegen (zweifellos gesunde Absichten) und dann aus (m. E. weniger glücklichen) Meinungen, man könne damit eine phylogenetische Gruppierung vermeiden.

Die phylogenetische Gruppierung geht zunächst aus von einer phänetischen Gruppierung. Sie will die „phänetischen“ Klassifikationen erklären durch realhistorische Verwandtschaftszusammenhänge, wie sie die Abb. 2 unten darstellt. D. h. sie sucht nach einer Erklärung für die geordnete Mannigfaltigkeit der Organismen, eine Antwort z. B. auf die Frage: Warum sind Apfel- und Birnbaum untereinander relativ ähnlicher als gegenüber den Eichen? Die Phylogenetik gibt eine Antwort: Die vielen Gemeinsamkeiten der 3 genannten Bäume (Übereinstimmungen) z. B. im allgemeinen Bauplan der vegetativen und floralen Organe, auch noch bis in Einzelheiten wie den Embryosack, die doppelte Befruchtung durch Pollenschläuche, die Anatomie, Zytologie usf. machen einen gemeinsamen Ahnen wahrscheinlich, der allerdings vor relativ langer Zeit, wohl in der Kreide, vielleicht auch im frühen Tertiär, vor 60 bis 90 Millionen Jahren gelebt haben mag. Der letzte den beiden Obstbäumen gemeinsame Ahn hat aber vor kürzerer Zeit gelebt (im Tertiär, vielleicht vor 15 bis 30 Millionen Jahren).

Die abgestufte, relative Ähnlichkeit der Organismen ist nach phylo-

⁴⁾ Die in Abb. 2 erläuterte „Enkapsis“ wird vielfach auch als „hierarchische“ Anordnung bezeichnet. Im englischen Sprachraum ist für das gleiche Einschließen engerer Verwandtschaftsgruppen durch einen umfassenderen Verwandtschaftskreis auch die Bezeichnung „box in box“-Gruppierung eingeführt worden.

genetischer Ansicht die Folge eines relativ verschieden weiten Zurückliegens der gemeinsamen Ahnen. Dies ungleiche Alter der Ahnen bewirkt ungleich lange Ahnenreihen und damit ungleich große Möglichkeiten zu Erbänderungen. Auf Fehlerquellen bei diesen Annahmen kommen wir noch zu sprechen. Zunächst aber ergeben sich folgende Ergänzungsfragen:

- I. Wie können wir solche phylogenetischen Aussagen sichern ?
- II. Gewinnen wir mit solchen Aussagen neue, wertvolle Informationen ?
- III. Geben wir durch die phylogenetische Interpretation der Phän-Klassifikation nicht allzu wertvolle phänetische Ergebnisse auf ?

2. Die Sicherung der Aussagen über die phylogenetische Verwandtschaft

Die Sicherung dieser Aussagen wollen wir gesondert an zwei Verwandtschaftsgruppen methodisch überprüfen:

A) bei stark abgestuften Merkmalsunterschieden, wo die Verwandtschaftsverhältnisse eindeutig sind, wie bei Abb. 1;

B) bei weniger deutlich abgestuften Merkmalsunterschieden, wo dementsprechend auch die Verwandtschaftsverhältnisse weniger eindeutig sind.

2.1. Stark abgestufte Merkmalsunterschiede

Zum Überprüfen der Zuverlässigkeit unserer phylogenetischen Aussagen müssen wir uns zunächst an einen allgemeinen, erkenntniskritischen Grundsatz erinnern: Alle unsere naturwissenschaftlichen Schlüsse sind Wahrscheinlichkeitsschlüsse. Das ist von erkenntniskritischer Seite wiederholt unterstrichen worden⁵⁾. Die Sicherheit unserer Schlüsse läßt sich ausdrücken im Wahrscheinlichkeitsgrad gegenüber den Gegenannahmen. Gesichert ist ein Schluß, wenn die kontradiktorische Gegenannahme (die man ja immer machen kann) völlig unwahrscheinlich ist, d. h. nicht ernsthaft in Frage kommt. Wir müssen also, um in unserem Fall (Abb. 1) zu einem gesicherten Schluß zu kommen, auch die Gegenannahmen prüfen. D. h. wir müssen den Wahrscheinlichkeitsgrad unserer

Annahme: „Die phänetische, relative Ähnlichkeit im Apfel/Birne/Eichen-Beispiel geht auf ein abgestuftes Alter der Ahnen zurück“ vergleichen mit dem Wahrscheinlichkeitsgrad der

Gegenannahme: „Diese Ähnlichkeit geht auf etwas anderes als das abgestufte Alter der Ahnen zurück.“

Dieses Schlußverfahren wird besonders wichtig bei Einwänden. Wenn jemand eine phylogenetische Ansicht ablehnt oder anzweifelt, dann sagt

⁵⁾ Z. B. der Mathematiker und Erkenntnistheoretiker H. POINCARÉ hat 1909, S. 317 diese methodische Situation naturwissenschaftlicher Schlüsse folgendermaßen gekennzeichnet: „À ce compte toutes les sciences ne seraient que des applications inconscientes du calcul de probabilité“. Vgl. dazu auch ZIMMERMANN 1938: 308.

er damit: die kontradiktorische Gegenannahme ist gleich gut oder besser gesichert.

Annahme und Gegenannahme rechnen mit verschiedenen Ursachenzusammenhängen. Unser Problem, wie die übereinstimmenden Phäne sich herausgebildet haben, ist damit im Grunde ein Problem, das bei jeder biologischen Kausalanalyse auftaucht: Wie können wir bei einer Vielzahl beteiligter Faktoren den Einfluß einzelner Faktoren bzw. Faktorengruppen unterscheiden? Auch die Antwort ist die gleiche wie bei jeder Kausalanalyse: Wie müssen alle „anderen“ Faktoren ausschalten oder ihr Nicht-Wirksamsein im gegebenen Beispiel aufzeigen. Dann bleibt nur ein einziger Faktor in den Ursachenzusammenhängen, als — „*ceteris paribus*“ — nachgewiesener „Differentiator“⁶⁾ übrig. Auf unser Beispiel übertragen: Wenn wir aufzeigen können, daß Phän-Gemeinsamkeiten nicht durch Konvergenz, nicht durch introgressive Hybridisation, nicht als Phänokopien usf. zustandegekommen sein können, dann ist damit, „per exclusionem“, ihre Herkunft von gemeinsamen Ahnen erwiesen. Für ein quantitatives Auswerten müssen wir allerdings auch noch die Möglichkeiten ungleich schneller Abwandlungen der einzelnen Merkmale und in den verglichenen Deszendenzreihen überprüfen.

Zur Sicherung unserer phylogenetischen Auffassung müssen wir also die in Abb. 1 angedeutete Annahme einer phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehung durch verschieden weit zurückliegende Ahnen den (immer möglichen) Gegenannahmen gegenüberstellen und den Wahrscheinlichkeitsgrad der Annahme und der Gegenannahmen vergleichen.

2.1.1. Phän-Übereinstimmung durch gemeinsame Herkunft

Die Existenz von Phänübereinstimmung durch gemeinsame Herkunft ist durch zahllose genetische Untersuchungen erwiesen. Wir durften diese Verursachung der Phän-Übereinstimmung daher oben (S. 147) sozusagen als Arbeitshypothese unseren Verwandtschaftsvorstellungen zugrunde legen. Daß die gemeinsame Herkunft hier mitspielt, ist ja auch unbestritten. Es ist auch unbestritten, daß durch Mutationen Deszendenzreihen zunächst genetisch und damit indirekt phänetisch unterschieden werden können. Die Zahl der möglichen Mutanten ist unter anderem eine Funktion auch der Länge der Deszendenzreihen. Das wiederum hat zur Folge, daß phänetisch nah verwandte Organismen auch phylogenetisch nah verwandt sind. Zur Diskussion steht nur die Reichweite dieses Schlußverfahrens. Und diese Reichweite wird bestimmt durch die gleich zu besprechenden Gegenannahmen. Es kommt also zu divergierenden Deszendenzlinien, *ceteris paribus*, d. h. sofern nicht die gleich zu besprechenden Gegenannahmen (z. B. konvergente

⁶⁾ Über den „Differentiator“, d. h. über den Faktor der — *ceteris paribus* — zwischen zwei sonst gleichen Faktorenkonstellationen eine Wirkungs-Differenz herbeiführt, vgl. ZIMMERMANN z. B. 1962: 146.

Anpassungen) für die betreffende Situation eine größere Wahrscheinlichkeit haben. Wir müssen also die denkbaren Gegenannahmen für das Entstehen von Phänübereinstimmungen zusammenstellen.

2.1.2. Phänübereinstimmung nicht durch gemeinsame Herkunft

Vier Vorgänge (außer der gemeinsamen Herkunft) können gleichfalls zu Phän-Übereinstimmungen führen. Alle sind ebenfalls phylogenetischer Art oder müssen doch bei phylogenetischen Gruppierungen berücksichtigt werden. Schon aus diesem Grunde stehen phänetische Gruppierungen nicht in Widerspruch zu phylogenetischen — es sei denn, daß man einzelne dieser Vorgänge, etwa die Konvergenz, ganz außer Acht läßt.

2.1.2.1. Die konvergente Entwicklung

Der Vorgang der Konvergenz existiert. Das bezeugen viele Beispiele. Allerdings handelt es sich immer um einzelne Merkmale und Merkmalsgruppen, die im Gegensatz zu den anderen Merkmalen des betreffenden Organismus konvergent abgewandelt sind. Berühmt sind das Beispiel der Flugorgane bei Insekten, Vögeln und Fledermäusen, das Beispiel der (Torpedo-) Fisch-Gestalt bei Haien, Fischen, Ichthyosauriern, Tintenfischen, *Sagitta*, das Beispiel der Kakteengestalt bei *Cactaceae*, *Euphorbiaceae*, *Asclepiadaceae*, *Geraniaceae*, *Vitaceae*, das Beispiel der verwachsenen Blütenhülle bei den „*Sympetalae*“, manchen *Crassulaceae*, *Liliaceae*, aber auch bei *Pulsatilla*-Mutanten, vgl. ZIMMERMANN z. B. 1938: Abb. 35 D und 1948: 168 u. a. In diesen (seit dem 19. Jahrhundert als analoge Bildungen den homologen Bildungen gegenübergestellten) Gestaltungen liegt eine Wurzel der Phylogenetik. Denn schon früh hatte man diese konvergenten Bildungen als Anpassungsvorgänge erkannt.

Manchmal werden allerdings die Konvergenz-Annahmen übertrieben. Das gilt besonders dann, wenn man nicht nur mit der nachweisbaren Konvergenz einzelner Merkmale rechnet, sondern auch mit einer konvergenten Entwicklung ganzer Organismen und Organismengruppen. Solche (allerdings selten klar formulierte) Vorstellungen geistern in manchen Diskussionen über eine Polyphyly der Angiospermen. In den neuerdings vertretenen Annahmen handelt es sich allerdings wohl nur um eine vermutete polyphyletische Merkmalsentwicklung. D. h. es wird vermutet oder doch die Frage aufgeworfen, ob der letzte gemeinsame Ahn der Bäume in Abb. 1 noch gar keine Angiosperme gewesen sei, und ob so das Merkmal der Angiospermie hier nicht mehrmals selbständig entstanden sei. Diese Annahme brauchen wir nicht zu erörtern. Auch bei polyphyletischer Merkmalsentwicklung bliebe der relative Verwandtschaftszusammenhang der Abb. 1. Allerdings wären dann (d. h. bei dieser mir unwahrscheinlichen Annahme) die ähnlichen Fruchtknoten der Angiospermen konvergent entstanden.

Diese konvergente Entwicklung zum Fruchtknoten ist nicht wahr-

scheinlich; mindestens ist sie unwahrscheinlicher als die gegenteilige Annahme, daß die Fruchtknoten auf eine gemeinsame Grundform zurückgehen (vgl. ZIMMERMANN 1965). Die Wahrscheinlichkeit der gemeinsamen Herkunft ist vor allem dadurch gut gestützt, daß in mehreren Familien (z. B. auch bei den *Rosaceae* und *Ranunculaceae*) fast gleitende Reihen zwischen den verschiedenen Fruchtknoten-Typen existieren. Wenn man eine konvergente Fruchtknoten-Entwicklung annimmt, dann müßte man sie logischerweise für alle, d. h. auch für die vermittelnden Typen erwarten.

Noch unwahrscheinlicher als die Organ-Polyphyly ist die echte Sippenpolyphyly, der zufolge die Arten oder Gattungen allgemein auf gesonderte Urzeugungen oder Schöpfungen zurückgehen sollen. Noch in unserem Jahrhundert haben beispielsweise der Botaniker RËNKE und der Vogelforscher KLEINSCHMIDT diese (im Alter schon von LINNÉ aufgegebenen) Ansicht vertreten, d. h. die Ansicht, daß nur innerhalb der Arten oder Gattungen eine Evolution stattfindet. Bei dieser (auch Polyrrhetrie genannten) Vorstellung müßten nicht nur Organe wie Fruchtknoten sich durch Konvergenz gebildet haben, sondern beispielsweise auch so allgemein vertretene Zellbestandteile wie der Zellkern mit Chromosomen, Nukleoprotein-Strukturen usw. Derartige Vermutungen stehen außerhalb des Bereiches einer sinnvollen Diskussion.

Kurz, konvergente Entwicklungsprozesse, die über die Abwandlung einzelner Merkmale hinausgehen, sind unerwiesen und auch nicht wahrscheinlich. Sie sind meiner Ansicht nach auch nur deshalb in letzter Zeit wieder vertreten worden, weil die Stufenleitern heutiger Organismen in einem phylogenetischen Gewand nicht haltbar waren (z. B. die Stufenleiter von den *Magniolales* zu den *Fagales* oder umgekehrt). Eine phylogenetische Unmöglichkeit wird aber nicht durch eine andere phylogenetische Unmöglichkeit (oder mindestens Unwahrscheinlichkeit) korrigiert.

2.1.2.2. Sexualvorgänge, insbesondere die introgressive Hybridisation (ZIMMERMANN 1966 c)

können gleichfalls zu Phän-Übereinstimmungen oder mindestens Phän-Ähnlichkeiten führen (vgl. Abb. 3c und 3d). Unter introgressiver Hybridisation versteht man bekanntlich einen späteren Genaustausch, nach dem Herausedifferenzieren deutlich unterscheidbarer Arten. Ein Beispiel sind die Vertreter der Subsektion *Patentes* von *Pulsatilla*, vertreten auf allen Kontinenten der nördlichen Halbkugel, z. B.: *P. patens*, violett blühend, in Europa, *P. flavescens*, gelb blühend, in Sibirien, *P. multifida*, blauviolett blühend, in Ostasien, *P. multiceps*, blauviolett, in Alaska und den Rocky Mountains, *P. nuttalliana*, weißblühend, in den Prärien N. Amerikas. Auch in Blattmerkmalen und anderen vegetativen Merkmalen lassen sich für die *Patentes* Merkmalsreihen über die Kontinente hinweg verfolgen (ZIMMERMANN & MIEHLICH-VOGEL 1962). Entsprechend der großen Entfernung

sind die Zentren der genannten Arten durch Sexualbarrieren getrennt und gut zu unterscheiden. Das schließt allerdings nicht aus, daß dort, wo die Art-Grenzen aneinander stoßen, ein Genaustausch stattfinden kann. D. h. in den Grenzgebieten kommt es zu introgressiver Hybridisation, also zu Zwischenformen, die sich — soweit bisher geprüft — auch experimentell herstellen lassen. Genau das gleiche findet sich an mehreren Orten in der Subsektion *Vulgares*, besonders deutlich bei *P. grandis* und *vulgaris*. Diese beiden Arten traten erst nach der Eiszeit, östlich und westlich um die Alpen

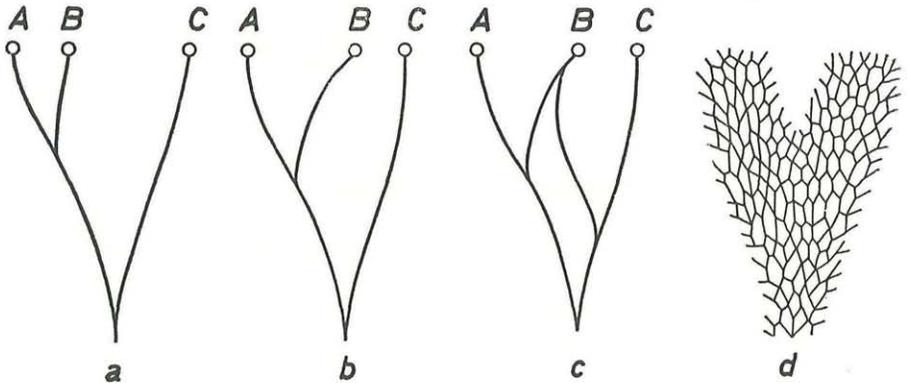


Abb. 3. Schemata für vier mögliche Verwandtschaftsbeziehungen: a) bei gleichförmiger, divergierender Entwicklung (die Organismen A und B sind untereinander enger verwandt als mit C); — b) konvergente Entwicklung von B und C; — c) B, durch introgressive Hybridisation entstanden, vermittelt zwischen A und C; — d) Netzverwandtschaft innerhalb enger Formenkreise durch Genaustausch, der bei weiterer Entwicklung (im oberen Teil) durch Auftreten von Sexualbarrieren aufhört. (Aus ZIMMERMANN 1955: 68).

wandernd, auf der österreichisch-bayerischen Hochebene zwischen Wachau und Lech miteinander in Kontakt. Dabei bildete sich durch introgressive Hybridisation eine größere Anzahl von Zwischenformen, die sich mit deutlichen Merkmalsgefällen von Ost nach West ordnen (ZIMMERMANN z. B. 1963). Unter den Ranunculaceen finden wir noch zahlreiche ähnliche Beispiele, z. B. bei den meisten Artengruppen von *Aconitum*, bei den Unterarten von *Delphinium elatum*, bei den *Helleborus* der *viridis*-Gruppe, bei mehreren Artengruppen von *Ranunculus* (z. B. *R. montanus* und *auricomus*)⁷⁾. Die Formen der Blätter, Behaarung, die Blütenfarben, Verzwei-

⁷⁾ Die namentlich für *Ranunculus auricomus* nachgewiesene Pseudogamie dürfte in einzelnen Fällen doch einem echten Genaustausch Platz machen; sonst wäre die einer introgressiven Hybridisation entsprechende Anordnung der Formen schwer verständlich.

gungsintensität des Blütenstandes sind hier im Zentrum der Formenkreise meist sehr charakteristisch, aber in den Grenzbereichen erschweren die „Übergänge“ oft eine sichere Zuteilung zu einem bestimmten Taxon.

Bei solchen Vorgängen der introgressiven Hybridisation können Formenkreise, die ursprünglich unähnlicher waren, nachträglich einander ähnlicher werden. Ein Beispiel dafür scheinen mir die Ökotypen von *Hieracium umbellatum*, die TURESSON 1922 geschildert hat. Hier zeigten die Strandformen nicht nur untereinander Ähnlichkeiten, sondern auch zu den räumlich benachbarten Binnentypen. Die Übereinstimmungen in diesen Ökotypen sind allerdings, seit sie TURESSON erkannt hatte, fast regelmäßig als Zeugnisse für eine Polytopie von gleichen Formenbildungsvorgängen angesprochen worden. In diesem Falle scheint mir jedoch die Annäherung der Litoralformen an die benachbarten Binnenformen trotz verminderter Amphimixis viel leichter durch introgressive Hybridisation zu verstehen.

Ein Genaustausch beschränkt sich auf Formenkreise, etwa auf dem Art-Niveau. Vielleicht kann allerdings ein Gen-Pool Nachwirkungen der introgressiven Hybridisation auch bis in das Gattungs-Niveau und höher erzielen.

2.1.2.3. Phänokopien

d. h. ein modifikatorisches (nicht erbliches) Ähnlichwerden. So können Modifikationen in den Phänen manchen Mutanten ähneln (vgl. z. B. ZIMMERMANN 1938: 184ff.). Diese nicht-phylogenetischen Abwandlungen seien nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Für unser Problem spielen Phänokopien wohl kaum eine Rolle. Denn vermutlich wird niemand erwarten, daß die Ähnlichkeiten der Obstbäume nur Phänokopien seien. Phantasten wie DACQUÉ haben allerdings noch viel stärkere Abwandlungen als diese als eine Art Phänokopien angesprochen.

2.1.2.4. Ungleich schnelle Entwicklung

kann ebenfalls das Verwandtschaftsbild verzerren (vgl. ZIMMERMANN 1954: 65). HENNIG 1965: 104 hat darauf aufmerksam gemacht, daß Ähnlichkeiten zweier Formen auch darauf beruhen können, daß sie — trotz Abwandlungen in anderen Merkmalen — „plesiomorph“ sind, d. h. noch gemeinsame primitive Merkmale überliefern.

Von diesen 4 Vorgängen, die gleichfalls zu Ähnlichkeiten führen können, kann wohl keiner es erklären, daß die beiden Obstbäume einander ähnlicher sind als den Eichen. Gewiß, wenn man beliebig viele Hilshypothesen zuläßt, könnten z. B. auch durch konvergente Entwicklung zwei Nachfahren der Obstbaum-Arten einander ähnlicher geworden sein. Aber eine solche Erklärung wäre an den Haaren herbeigezogen. Der Wahrscheinlichkeitsgrad dieser Gegenannahme zur Annahme einer gemeinsamen Herkunft als Erklärung für die Ähnlichkeit der Obstbäume ist äußerst gering. Die Wahr-

scheinlichkeit, daß die übereinstimmenden Merkmale der Obstbäume auf einer gemeinsamen Herkunft beruhen, ist mindestens 1000 mal (wahrscheinlich viel mehr) größer als die Wahrscheinlichkeit der Gegenannahme. D. h. in mindestens 1000 Deszendenzlinien sind die Endglieder infolge übereinstimmender Herkunft so ähnlich wie die Obstbäume, ehe einmal eine entsprechende Ähnlichkeit durch Konvergenz zustandekommt. Ähnliches gilt auch von den übrigen Gegenannahmen. Gewiß, eine introgressive Hybridisation, ein Genaustausch, könnte früher in den Ahnenreihen zu den heutigen Obstbäumen stattgefunden haben, und es könnten darauf manche der heutigen Gemeinsamkeiten zurückgehen. Aber das würde die in Abb. 1 dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen nicht ändern. Im Gegenteil, die relativ enge Verwandtschaft der Obstbäume wäre dadurch nur unterstrichen.

Unsere Annahme, daß der Stammbaum Abb. 1 (konstruiert nach den Phändifferenzen) durch die genealogischen Zusammenhänge der Abb. 1 zustandegekommen ist, ist „per exclusionem“ bewiesen. Denn alle Gegenannahmen sind ungleich unwahrscheinlicher.

2.2. Schwach abgestufte Merkmalsdifferenzen

Als ein Beispiel von (gegenüber der Abb. 1) weniger ausgeprägten Merkmalsdifferenzen und damit auch undeutlicheren Verwandtschaftsbeziehungen greifen wir die Verwandtschaftsbeziehungen von Apfel- und Birnbaum mit der Quitte (*Cydonia*) heraus. Hier sind die Phändifferenzen erheblich gleichartiger verteilt als im Apfel/Birne/Eichen-Beispiel. Das trifft u. a. schon für die äußere Gestalt der Früchte zu, wo man bekanntlich „Apfel“- und „Birn“-Quitten unterscheidet.

Wir wollen uns hier ganz auf das Methodenproblem beschränken und verzichten daher auf eine ausführlichere Erörterung der Apfel/Birne/Quitten-Verwandtschaft, die selbstverständlich durch die Namen „Apfel- und Birnquitten“ nicht entschieden ist. Eine ausführliche Diskussion dieser Frage müßte den Rahmen unserer methodischen Untersuchungen sprengen. Ein Aufzählen der Gattungspäne würde ja nicht genügen. Wir müßten vielmehr auch die Phäne der einzelnen Arten und subspezifischen Formen in unsere Diskussion einbeziehen.

Aber eines ist auch ohne eingehendere Untersuchungen klar. Alle Verwandtschaftsentscheidungen sind im Apfel/Birne/Quitten-Beispiel schwerer zu sichern als im Apfel/Birne/Eichen-Beispiel. Auch für das Apfel/Birne/Quitten-Beispiel läßt sich ein der Abb. 1 entsprechendes Verwandtschaftssystem aufstellen, in dem die Quitte die Stellung der Eiche einnimmt. Ich bin überzeugt, daß dieses Verwandtschaftsbild richtig ist. Aber auch hier gibt es Gegenannahmen, z. B. daß die Apfelquitte dem Apfelbaum und die Birnquitte dem Birnbaum, oder daß der Apfelbaum oder der Birnbaum allen Quitten näher stehe als dem anderen Vertreter der

Gattung *Pyrus* s. l. Ich halte diese Gegenannahme zwar für unzutreffend. Aber es ist sehr viel schwieriger, sie als „absurd“ abzuweisen wie das für die Gegenannahmen zur Abb. 1 möglich war.

Fassen wir das Ergebnis dieses Ähnlichkeitsvergleiches und der Sicherung seiner phylogenetischen Auswertung zusammen: Wenn die Merkmalsdifferenzen wie in Abb. 1 sehr ungleichmäßig verteilt sind, dann kommt als einzige Erklärung allein die Herkunft von ungleich weit zurückliegenden Ahnen in Frage. Wenn aber die Merkmalsdifferenzen weniger ungleich verteilt sind, dann ist eine Entscheidung über genealogische Verwandtschaftsbeziehungen viel weniger gesichert. D. h. wir haben phylogenetisch gesicherte und weniger gesicherte, bzw. nicht gesicherte Verwandtschaftsangaben. Damit ist eine in letzter Zeit aufgekommene Ansicht, als könne man aus den Phänen der heutigen Organismen überhaupt keine phylogenetischen Aussagen machen, sicher unzutreffend. Wie immer müssen wir auch hier nur die Grenzen der Leistungsfähigkeit unserer Methoden sehen.

Das Apfel/Birne/Quitten-Beispiel ist also ein Hinweis auf Lücken in unseren gesicherten Kenntnissen durch noch offene Fragen. Diese könnten im vorliegenden Fall und in zahlreichen anderen Fällen durch genauere Untersuchungen schon heute gelöst werden, wenn wir mit dem nötigen Kraftaufwand und mit einer einwandfreien Methodik an ihre Lösung herangingen. In meinen phylogenetischen Ranunculaceen-Untersuchungen⁸⁾ habe ich auf ähnliche Unterschiede zwischen gelösten und ungelösten oder mindestens noch unbefriedigend gelösten Fragen hingewiesen. Ich habe z. B. in meinen Stammbäumen diese beiden Fragen durch ausgezogene und gestrichelte Linien unterschieden. Gegenüber den gesicherten Zusammenhängen (als Beispiele die Verwandtschaft der *Delphininiinae* untereinander oder der *Isopyrinae* [*Aquilegia* und *Isopyrum*] oder der *Anemoninae* untereinander) sind manche andere Verwandtschaftsbeziehungen noch ungeklärt. Neue Untersuchungen können da unzureichende Ergebnisse entweder sichern oder auch zweifelhaft machen. So erscheinen mir jetzt meine Auffassungen (ZIMMERMANN 1963) über die viel umstrittenen Verwandtschaftsbeziehungen von *Thalictrum* als kein endgültiges Ergebnis. Da müßten noch eingehendere Untersuchungen einsetzen.

Vielfach hat man schon gemeint, die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Arten und subspezifischen Formen seien leichter zu sichern als die Zusammenhänge auf supraspezifischem Niveau. Ich halte diese Auffassung für ausgesprochen falsch. Das ergibt sich schon aus den Auswirkungen der Sexualbarrieren. Diese spielen nicht nur eine Rolle bei der hier nicht zu diskutierenden und für uns auch unwichtigen technischen Frage, ob wir schon beim Nachweis solcher Sexualbarrieren von einer Art sprechen sollen. Viel wichtiger ist folgendes: Sexualbarrieren gegen Genaustausch schaffen Diskontinuitäten. Alle Gattungen der Ranun-

⁸⁾ Z. B. ZIMMERMANN 1963 und 1965.

culaceen (zunächst wurden nur die in Europa vertretenen Gattungen geprüft) sind diskontinuierlich gegeneinander abgegrenzt. Demgegenüber ist es namentlich in polymorphen Gattungen oft schwer, eindeutige Artgrenzen zu finden. Hierzu gehören unter den Ranunculaceen beispielsweise *Aconitum*, die Unterarten von *Delphinium elatum*, die *Hellebori* der *viridis*-Gruppe, mehrere *Ranunculus*-Artengruppen (z. B. *montanus* und *auricomus*), *Pulsatilla* (insbesondere innerhalb des subgenus *Pulsatilla*) u. a. Hier schafft die introgressive Hybridisation zwischen den meisten Vertretern der Arten und Unterarten Übergänge, die eine scharfe Abgrenzung erschweren. Auch verbieten diese Übergangsformen oft eine sichere Entscheidung, ob Gemeinsamkeiten (z. B. in der Behaarung, Blütenfarbe, Organgrößen usw.) auf gemeinsame Ahnenstrukturen oder konvergente Entwicklung zurückgehen. Wenn auch diese Schwierigkeiten und die Kontinuitäten im großen und ganzen auf den Bereich des Art-Niveaus beschränkt sind, könnten durch den in allen Taxa nachweisbaren Gen-Pool die Auswirkungen der introgressiven Hybridisation bis in das Niveau supraspezifischer Taxa nachwirken.

3. Der Wert und das Auswerten der phylogenetischen Forschungsergebnisse über die relative Verwandtschaft

Beispiele wie die Apfel/Birne/Eichen-Verwandtschaft (Abb. 1) sind die Grundlagen der phylogenetischen Systeme. Man kann diese Verwandtschaftsbeziehungen ja erweitern, etwa durch Einfügen von Ranunculaceen oder Anfügen der Gymnospermen. Auch hier ist die relative Verwandtschaft noch ebenso deutlich wie im Ausgangs-Beispiel. Die große Linie des seit Jahrhunderten unverändert gebliebenen natürlichen Systems ist so gebildet worden. Das gilt natürlich nur für diejenigen Gruppen, die — nach den angedeuteten Vorstufen der späten Renaissance — seit den JUSSIEUS entsprechend der abgestuften Ähnlichkeit der Taxa „von unten herauf“ in Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen usw. zusammengefaßt worden sind. Die unveränderte Übernahme gilt allerdings für zweierlei nicht:

Sie gilt nicht für Taxa, etwa Gattungen, die nach einem herausgegriffenen Merkmal „von oben herab“ eingeteilt worden sind. Solche Taxa gibt es allerdings nicht wenige. So hat z. B. BURTT (vgl. HEYWOOD & McNEILL 1964: 1220) ein solches Beispiel genauer untersucht. Üblicherweise werden, wie in einem Bestimmungsschlüssel, die Gattungen *Oxytropis* und *Astragalus* nach einem Schiffchen-Merkmal unterschieden. So kommt man natürlich zu keiner „natürlichen“ Gruppierung. Man muß vielmehr auch hier, entsprechend den abgestuften Ähnlichkeiten, in möglichst zahlreichen Merkmalen „von unten herauf“ zusammenfassen. Das hat im Prinzip schon ARISTOTELES gewußt, und BURTT hat das am erwähnten Leguminosen-Beispiel durchgeführt, d. h. die beiden (zusammen nach Tausenden von Arten zählenden) Gattungen neu gruppiert. Die große Zahl von Arten

macht es verständlich, warum eine solche Arbeit nicht schon früher durchgeführt worden ist. Sie weist aber deutlich auf ungelöste Fragen der Systematik hin.

Ein anderes Problem, das immer wieder Unruhe in die Systematik bringt, und das so der obigen Behauptung von der Konstanz der großen Linie im System zu widersprechen scheint, ist die Reihenfolge der behandelten Taxa. Diese Frage hat aber kaum etwas mit der relativen Verwandtschaft zu tun, weshalb wir sie erst unten, S. 159 besprechen.

Nur auf eine Ausnahme sei gleich hingewiesen. Wenn man schon ein heutiges Taxon (z. B. in der Darstellung eines Buches oder in einer Vorlesung) „an den Anfang“ gestellt hat, dann muß man in einem „natürlichen“ System zunächst das nächst verwandte Taxon bringen. Wenn man beispielsweise mit dem Apfel begonnen hat, muß man erst die Birne bringen, ehe man die Eiche bringt. Die relative Verwandtschaft läßt aber die erste Entscheidung frei, ob man mit dem heutigen Apfel, mit der heutigen Birne oder mit der heutigen Eiche beginnt.

Zusammenfassend können wir so den Wert der relativen Verwandtschaftsforschung sehen:

1. in der Möglichkeit, ein gesichertes natürliches System aufzustellen und
2. in der Möglichkeit, manche allgemeinen Schlüsse über die Evolution zu ziehen (ZIMMERMANN 1966e).

Dabei sei daran erinnert, daß das phylogenetische System der Organismen das einzige ist, das sich mit Recht ein „natürliches“ nennen darf (vgl. ZIMMERMANN 1964). Denn die Phylogenie (genauer die Hologenie) ist der einzige natürliche Lebensvorgang, der verschiedenartige Organismen miteinander verknüpft.

Die für das Verständnis der Evolution so bedeutsamen Lebenserscheinungen wie Erbänderungen und ihre Größe, konvergente, parallele oder regressive Entwicklung, Zusammenhänge zwischen genotypischer Eigenart und Umwelt und vieles andere mehr lassen sich ohne Berücksichtigung der Systemgruppierung nicht erfolgreich behandeln. Keine Systematik kann auf die Evolutionsforschung verzichten und umgekehrt. Beide Forschungszweige brauchen sich gegenseitig.

Trotz allem (teilweise berechtigtem) Mäkeln an einzelnen phylogenetischen Ansichten kann doch niemand die Bedeutung der Evolution (= Phylogenie), dieser ausgeprägtesten Eigenart des Lebendigen, als Forschungsgebiet der Biologie in Frage stellen. Viele kritische Äußerungen gegenüber der Phylogenetik sind allerdings entstanden aus einer Geisteshaltung, die LORENZ 1953: 132 so gekennzeichnet hat: „Hinter einem sich objektiv gebärdenden Skeptizismus verbirgt sich häufig die mangelnde Bereitschaft, die ungeheuere Lernerarbeit zu leisten, die die Voraussetzung zu einer berechtigten Auseinandersetzung mit der Abstammungslehre wäre.“ Wer die reiche Ausbeute der Phylogenetik aus der systematischen Gruppierung der

Organismen nicht sieht, dem fehlt es offenbar am Willen zu dieser Lernarbeit.

4. Der Wert der „phänetischen“ Klassifikation

Ohne „phänetische“ Klassifikation gibt es keine phylogenetische Klassifikation. Wir müssen so bei der hier diskutierten Problematik unterscheiden:

1. die „phänetische“ Klassifikation als Voraussetzung für eine phylogenetische Klassifikation und

2. eine „rein-phänetische“ Klassifikation als Selbstzweck mit dem einzigen Ziel einer möglichst „objektiven Gruppierung“ der Organismen.

4.1. Die „phänetische“ Klassifikation als Voraussetzung der phylogenetischen Gruppierung

Oben wurde schon die phänetische Gruppierung als Voraussetzung der phylogenetischen bezeichnet. Damit ist ihr Wert gerade vom phylogenetischen Standpunkt aus unbestreitbar. Wie weit aber dürfen bei der phänetischen Gruppierung phylogenetische Vorstellungen mit hineingezogen werden? Es ist natürlich falsch, wenn man glaubt, man könne ausgehen von phylogenetischen Geschehnissen und von ihnen dann irgend ein System ableiten. Die Beziehungen zwischen Systematik und Phylogenetik sind genau umgekehrt. Wir erschließen aus der Verwandtschaft die Phylogenie. Würden wir das umgekehrt versuchen, käme es zu Zirkelschlüssen. Eine andere Frage ist aber die, ob wir bei der Absicht, phylogenetische Schlüsse auf die phänetische Klassifikation aufzubauen, alle Phäne in ganz der gleichen Weise berücksichtigen dürfen. Man kann z. B. keine brauchbaren Ergebnisse erwarten, wenn konvergente und von gemeinsamen Ahnen stammende Übereinstimmungen, genotypische und rein-phänotypische gleich behandelt werden. Das gilt insbesondere für die jetzige Zeit, wo wir nur eine beschränkte Zahl von Merkmalen auswerten können. Vielleicht wird es einmal anders, wenn wir eine nach Hunderten zählende Anzahl von Merkmalen auswerten können. Dann spielen die vereinzelt „Ausnahmen“ etwa konvergent erworbener Merkmale vielleicht keine Rolle mehr.

Natürlich bringt eine solche Wertung der Merkmale Unsicherheitsfaktoren mit sich. Aber das Ignorieren solcher phylogenetischer Probleme gehört zu jenem Überskeptizismus, den LORENZ (vgl. oben) gerügt hat. Die Phylogenetik ist eine Wissenschaft, die viele intensive Arbeit erfordert. Trotzdem kann Unkenntnis der Materie die großen erreichten und noch zu erreichenden Erfolge übersehen, Erfolge einer Phylogenetik, die allerdings auf grobe Fehler (siehe unten) verzichten muß.

4.2. Die „rein-phänetische“ Systematik

Die „rein-phänetische“ Klassifikation, die also keine Aussagen über die phylogenetische Verwandtschaft ansteuert, hat einen nicht zu unter-

schätzenden Wert. Sie kann nämlich keine falschen phylogenetischen Aussagen machen. Ich wage allerdings zwei Fragezeichen zu setzen:

1. Hat eine solche rein phänetische, also völlig aphylogenetische Klassifikation, ausschließlich nach den Phänen, einen wissenschaftlichen Wert? Gewiß, es gibt technische Klassifikationen, die Vorteile bringen: etwa die Gruppierung nach der wirtschaftlichen Auswertbarkeit der Organismen (man denke an die Zusammenfassung von giftigen und eßbaren Pilzen) oder auch die Gruppierung nach dem Alphabet. Aber eine solche Gruppierung hat doch als Gruppierung keinen wissenschaftlichen Wert. Sie ist eine Registratur und wie eine Registratur etwa in einem Bürobetrieb sicher notwendig. Aber wissenschaftliche Begeisterung für eine solche Registratur? Man klagt über das fehlende Interesse an der Systematik. Wie kann man hoffen, hier einen Wandel zu schaffen, wenn man die einzige Möglichkeit für die Systematik, über reine Registratur hinauszuwachsen, zerstört, indem man übersieht, daß die Systematik eine reiche Quelle für die phylogenetische Forschung ist?

2. Die meisten „phänetischen“ Klassifikationen sind gar nicht „rein-phänetisch“ gemeint. Mehr oder weniger verborgen stecken in ihnen phylogenetische Vorstellungen, allerdings vielfach negativer Art. Doch muß auch hier wieder daran erinnert werden (vgl. oben S. 148), daß jede Annahme die Ablehnung einer Gegenannahme bedeutet. Wer eine phylogenetische Annahme ablehnt oder anzweifelt, erklärt damit die phylogenetischen Gegenannahmen als besser gesichert. Und wenn man schon Phylogenetik treibt, dann sollte man auch konsequent und offen zu diesen Auffassungen stehen. Denn gerade die verwaschene Phylogenetik, verquickt mit allerlei nicht-phylogenetischem Beiwerk, ist schuld an den meisten unbefriedigenden Auseinandersetzungen über die Phylogenie. Wenigstens einen der pseudophylogenetischen Irrwege wollen wir nachfolgend kurz besprechen.

5. Phylogenetische Abwandlungsrichtungen und System

Wir haben bisher nur von der gewissermaßen „horizontalen“ Verwandtschaft, von der relativen Verwandtschaft gleichzeitig lebender Organismen gesprochen. Diese Verwandtschaftsform wird nur allzu oft verwechselt mit der „vertikalen“ Verwandtschaft, den Verwandtschaftszusammenhängen in Ahnenlinien. Leider gibt es dazu noch fast unausrottbar die Meinung, man können solche Ahnenlinien aufstellen oder doch mindestens diskutieren, indem man heutige ihrem Umfang nach einigermaßen gleichwertige Taxa linear aneinanderreihet und etwa fragt: stammen die *Magnoliales* von den *Fagales* ab oder umgekehrt?

Da ich wiederholt auf die im Grunde ganz unmögliche Arbeitsweise dieser angeblichen Phylogenetik (sie ist eine Pseudophylogenetik oder Diluvialphylogenetik) hingewiesen habe (z. B. ZIMMERMANN 1955: 42 und

1960: 667), gehe ich nur deshalb noch einmal darauf ein, weil m. E. ein großer Teil der Bedenken von „Phänetikern“ gegen die „Phylogenetiker“ auf solche pseudophylogenetische Vorstellungen zurückgeht. Nur allzu viele Systematiker glauben ja noch heute, ihre wichtigste Entscheidung wäre: welches Taxon müssen wir «an den Anfang unserer Reihen» stellen? Sie schließen daraus: „der heutige, an den Anfang gestellte Organismus A, bzw. seine Art, Gattung usf.“ ist primitiv, zumal anerkanntermaßen auch seine Merkmale X und Y primitiv sind. Das mag hinsichtlich der Merkmale X und Y zutreffen. Nun kommt aber der Fehlschluß: „Weil der Organismus A «an den Anfang» gestellt ist, muß auch sein Merkmal Z primitiv sein.“

Man prüfe einmal die angeblich phylogenetischen Behauptungen in der botanischen Literatur. Es lassen sich viele Dutzende derartiger Fehlschlüsse aufführen. Denn diese Arbeiten mit solchen Fehlschlüssen sind häufiger als die angeblich phylogenetischen Arbeiten ohne solche Fehlschlüsse. Es seien wenigstens einige weit verbreitete Beispiele der erwähnten Fehlschlüsse angedeutet: „Die *Magnoliales* sind wegen der unbestimmten Zahl ihrer Blütenorgane, der langgestreckten Blütenachse, dem nur aus Tracheiden bestehenden Xylem bei einigen Vertretern primitiv, also sind auch ihre Zwitterblüten und manche Einzelheiten ihrer Tracheenstruktur primitiv.“ „Der Embryosack der *Gnetopsida* vermittelt zwischen Gymnospermen und Angiospermen, also vermitteln sie auch in anderen Organisationsmerkmalen der Blüte“ usf.

Vergrößert wird die Unklarheit noch dadurch, daß selten klar gesagt wird, in Bezug auf welchen Ahn (gemeinsamer Ahn der betreffenden Gattung, Familie, Ordnung, Klasse) ein Merkmal primitiv sein soll.

Diese „Stufenleiter“ der Taxa haben bei einer nicht-phylogenetischen Gruppierung eine mindestens historische Berechtigung. Denn aus der nicht-phylogenetischen Gruppierung hat sich die phylogenetische entwickelt. Aber bei einer realhistorisch-phylogenetischen Arbeitsweise haben frühere im vorphylogenetischen Stadium berechtigte Annahmen keine Berechtigung mehr. Ich erinnere als Beispiel nur an die Ableitungen des Generationswechsels. Im nicht-phylogenetischen Sinne konnte HOFMEISTER die heterospore *Selaginella* zwischen einen isosporen Farn und eine Konifere einschalten. Im phylogenetischen Sinn ist das falsch. Das Beispiel zeigt aber, daß — so hat es im Grunde auch HOFMEISTER wohl gemeint — diese Stufenleiter des Generationswechsels eine merkmalsphylogenetische Information enthält. Das Merkmal der Heterosporie vermittelt zwischen der Isosporie und der Samenfortpflanzung.

Ohne daß wir diese Frage hier eingehender diskutieren können, können wir doch festhalten: Manche merkmalsphylogenetische Erkenntnisse (man denke etwa an die Rückkehr von *Ranunculus* subgen. *Batrachium* zum Wasserleben und zu entsprechenden Blattgestaltungen, oder an die Rückkehr mancher *Thalictrum*-Arten zur Windbestäubung) sind auch für die

systematische Gruppierung wichtig. Auch hier sind die Beziehungen zwischen Systematik und Phylogenetik gegenseitig. Ohne eine brauchbare wirklich „natürliche“ Systematik lassen sich keine brauchbaren phylogenetischen Schlüsse ziehen.

6. Zusammenfassung

1. Das phänetische Gruppieren, das Zusammenfassen der Organismen nach den Phänen, ist eine entscheidende Voraussetzung für jede Systematik.

2. Es ist sicherlich verdienstlich, daß man sich nicht mit einem intuitiven Schätzen der Ähnlichkeiten begnügt, sondern hier nach quantitativen Methoden strebt.

3. Da aber die Phylogenie (genauer die Hologenie) der einzige natürliche Zusammenhang verschiedenartiger Organismen ist, kann eine wissenschaftliche Systematik nicht bei einer phänetischen Gruppierung stehen bleiben. Wir müssen versuchen, die zunächst rein phänetischen Ergebnisse für die phylogenetische Gruppierung auszuwerten.

4. Bei großen Merkmalsdifferenzen wie in Abb. 1 sind die abgestuften Ähnlichkeiten der beteiligten Organismen Zeugen für die abgestufte genealogische Verwandtschaft. Das natürliche phylogenetische (hierarchische) System ist in seinen großen Zügen auf die abgestufte Ähnlichkeit der Phäne gegründet.

5. Bei weniger deutlichen Merkmalsdifferenzen bestehen offene Fragen der phylogenetischen Verwandtschaft.

6. Sichere Aussagen über die Richtung der phylogenetischen Abwandlung (und damit der vertikalen Verwandtschaft) lassen sich vor allem aus den Fossilfunden erbringen. Am zuverlässigsten sind dabei die merkmalsphylogenetischen Aussagen.

7. Schrifttum

- BIGELOW R. S. 1960. Classification and Phylogeny. — *Systemat. Zool.* 7: 49—59.
- CAIN A. J. & HARRISON G. A. 1960. Phyletic Weighting. — *Proc. zool. Soc. London* 135: 1—31.
- CRONQUIST A., TAKHTAJAN A. & ZIMMERMANN W. 1966. On the Higher Taxa of Embryobionta. — *Taxon* 15: 129—134.
- DAVIS P. H. & HEYWOOD V. H. 1963. Principles of Angiosperm Taxonomy. — Edinburgh and London.
- EHRENDORFER F. 1963. Probleme, Methoden und Ergebnisse der experimentellen Systematik. — *Planta med.* 11: 234—251.
- HENNIG W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Berlin.
- 1965. Phylogenetic Systematics. — *Ann. Rev. Entomol.* 10: 97—116.
- HEYWOOD V. H. & MCNEILL J. 1964. Phenetic and Phylogenetic Classification. — *Nature* 203: 1220—1224.
- LEWIS H. 1963. The Taxonomic Problem of Imbreeders. — *Regn. veget.* 27: 37—44.

- LORENZ K. 1954. *Psychologie und Stammesgeschichte*. In: HEBERER G. *Evolution der Organismen*. — Stuttgart.
- POINCARÉ H. 1909. *La science et l'hypothèse*. — Paris.
- ROHLF F. J. & SOKAL R. R. 1962. *The Description of Taxonomic Relationships by Factor Analysis*. — *Systemat. Zool.* 11: 1—16.
- SMIRNOV E. S. 1963. *The Problem of Taxonomic Affinity in Systematics*. — *Ž. obšč. Biol.* 24: 172—181 (russ. mit engl. Zusammenfassung).
- SNEATH P. H. A. 1961. *Recent Developments in Theoretical and Quantitative Taxonomy*. — *System. Zool.* 10: 118—139.
- SOKAL R. R. 1961. *Distance as a Measure of Taxonomic Similarity*. — *Systemat. Zool.* 10: 70—79.
- THORNE R. F. 1963. *Some Problems and Guiding Principles of Angiosperm Phylogeny*. — *Amer. Natural.* 97: 287—305.
- TURESSON G. 1922. *The Genotypical Response of the Plant Species to the Habitat*. — *Hereditas* 3: 211—350.
- WAGENTZ G. 1963. *Taxonomie und Evolutionsforschung im Bereich höherer Kategorien*. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 76 (Sondernr.): 91—97.
- WILLIAMS W. T. & DALE M. B. 1965. *Fundamental Problems in Numerical Taxonomy*. — *Adv. in bot. Res.* 2: 35—68.
- ZIMMERMANN W. 1938. *Vererbung „erworbener Eigenschaften“ und Auslese*. — Jena.
- 1948. *Grundfragen der Evolution*. — Frankfurt.
 - 1949a. *Geschichte der Pflanzen*. — Stuttgart.
 - 1949b. *Systematik der Pflanzen*. — *Fiat Review* 54: 1—80.
 - 1953. *Evolution. Die Geschichte der Probleme und Erkenntnisse*. — Freiburg-München.
 - 1954. *Methoden der Phylogenetik*. In: HEBERER G. *Evolution der Organismen*. 2. Aufl. — Stuttgart.
 - 1955. *Bildung von Artgrenzen („Speciation“)*, erläutert am Beispiel von *Pulsatilla*. — *Proc. 9. Internat. Congr. Florenz*.
 - 1959. *Phylogenie der Pflanzen*. 2. Aufl. — Stuttgart.
 - 1960a. *Unser heutiges Wissen von der Evolution*. — *Mediz. Grundlagenforschung* 3: 655—705.
 - 1960b. *Geschichte und Methode der Evolutionsforschung*. — *Arbeitstagung zu Fragen der Evolution*, Jena: 15—36.
 - 1962. *Kritische Beiträge zu einigen biologischen Problemen. IV. Die Ursachen der Evolution*. — *Acta biotheor.* 14: 121—206.
 - 1963. *Pulsatilla*, Werden und Wandeln einer Gattung. — *Schr. Ver. naturw. Kennntn.* 103: 99—122.
 - 1964. *Gibt es außer dem phylogenetischen System „natürliche“ Systeme der Organismen?* — *Biol. Zentralbl.* 82: 525—568.
 - 1965. *Ranunculaceae*. In: HEGI, *Illustr. Flora v. Mitteleuropa*, III (3): 53ff. — München.
 - 1966a. *Über die Phylogenie und das System der Ranunculaceae*. — *Rep. Spec. nov.* 73: 1—15.
 - 1966b. *Kritische Beiträge zu einigen biologischen Problemen. VII. Die Hologenie*. — *Z. Pflanzenphysiol.* 54: 125—143.

- 1966c. Die introgressive Hybridisation als wichtige Phase der pflanzlichen Phylogenie. — *Forsch. u. Fortschr.* 40: 33—37.
- 1966d. Methoden der Evolutionswissenschaft (Phylogenetik). In: HEBERER G. *Evolution der Organismen*, 3. Aufl. — Stuttgart.
- 1966e. Kritische Beiträge zu einigen biologischen Problemen. Taxa-Limitation (Speciation, Artgrenzbildung). — *Taxon* 15: 78—82.
- 1966f. Hat das Unterrichtsthema „Evolution“ Bildungswert? — *Mitt. Verb. dtsh. Biolog.* 120:567—573.
- 1966g. s. CRONQUIST, TAKHTAJAN & ZIMMERMANN.
- & MIEHLICH-VOGEL G. 1962. Zur Taxonomie von *Pulsatilla* III. Die Subsektion *Patentes*. — *Kulturpflanze Beih.* 3: 93—133.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [11_3_4](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Walter Max

Artikel/Article: [Phänetische und phylogenetische Verwandtschaft. 145-163](#)