©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Klassifikation von Organismen und das „Natürliche" System

Von J. HOHENEGGER
Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7, A-1010 Wien

Mit 6 Abbildungen und 2 Tabellen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 24. Juni 1988 durch das w. M. HELMUTH ZAPFE)

Summary

Within a general model of classification the system of organism is discussed. Natural classificatory systems are defined as clusters of objects, showing a homogeneous character distribution within those groups (classes), whereas the heterogeneity between the classes must be emphazised. The structures of classificatory systems are determined by the relationship between the objects.

Only the status of characters can be used for comparison between objects. While evolution characterizes a process, it cannot be taken as an property (attribute) for classification. In contrast to evolution the shape or the origin of organism, both expressing a status, could be used as classification characters. So there is a "phenetic" system of organism on the one hand, and a "phylogenetic" one on the other. Both systems may be regarded as natural, if they accord with the criterion of homogeneity.

With this criterion not only a proof of the naturalness of categories within the Linnean hierarchy will be possible, but also the naturalness and reality of the species as a hierarchical category may be checked.

In this context the "biological species" does not correspond to a natural species category whereas "evolutionary" or "typologically" determined species may be regarded as natural units on which the different systems of organism may be based.

During the classification procedure the consistence of the characters must be preserved. By this consistency criterion only typologically defined species could be used as elements of phenetic systems (including evolutionary systems and transformed cladistics), whereas "evolutionary" species in any kind must be basic units of "phylogenetic" systems. Combined classificatory systems should be based on an objective evaluation of both classificatory characters.

Zusammenfassung

Im Rahmen eines allgemeinen Klassifikationsmodells wird das System der Organismen diskutiert. Innerhalb dieses Modells werden solche Klassensysteme als „natürlich" bezeichnet, die hinsichtlich der Eigenschaften, nach denen die Elemente (Objekte) klassifiziert werden, Homogenität innerhalb der Klassen bei gleichzeitiger Heterogenität

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zwischen den Klassen aufweisen. Damit bestimmen allein die Eigenschaften, welche die Beziehungen zwischen den Objekten ausdrücken, die Struktur eines Klassensystems.

Objekte lassen sich nur an Hand von solchen Eigenschaften vergleichen und klassifizieren, die einen Zustand bzw. eine Beschaffenheit ausdrücken. Da die Evolution der Organismen jedoch einen Prozeß darstellt, ist sie als Klassifikationseigenschaft ungeeignet. Hingegen können sowohl die „Abstammung" als auch die „Gestalt" der Organismen, da sie Zustände charakterisieren, als Klassifikationseigenschaften Verwendung finden. Auf den Unterschieden in den beiden Eigenschaften basieren auch die Differenzen zwischen den „phänetischen" und „phylogenetischen" Systemen der Organismen, die beide, sobald sie dem Homogenitätskriterium gerecht werden, Anspruch auf „Natürlichkeit" erheben können.

Anhand des Homogenitätskriteriums ließe sich auch die „Natürlichkeit" von Kategorien innerhalb der LINNEschen Hierarchie (als eine unter vielen Darstellungsformen eines Systems der Organismen) beweisen. Weiters wäre auch die Überprüfung der Realität von Arten im Sinne einer kategoriellen Rangstufe möglich. Das Biospezies-Konzept entspricht keineswegs den Anforderungen an eine „natürliche" Kategorie, hingegen besteht die Möglichkeit, daß „evolutionäre" bzw. „typologische" Arten solche „natürlichen" Einheiten repräsentieren, auf denen dann die beiden unterschiedlichen Systeme der Organismen aufbauen könnten.

Bei der Erstellung eines Systems muß auch auf die Konsistenz der Eigenschaften während des Klassifikationsvorganges geachtet werden. Es sollten daher nur typologische Arten, die das Ergebnis einer Klassifikation von Einzelorganismen sind, als Elemente eines „Phänetischen" Systems (wozu auch die transformierte Kladistik zu rechnen wäre) dienen, währenddem „evolutionäre" Arten die basalen Einheiten eines „phylogenetischen" Systems sein könnten.

Für kombinierte Systeme, die sowohl auf „phänetischen" als auch auf „phylogenetischen" Eigenschaften aufbauen, müßte die Begründung für eine objektive Gewichtung der beiden Eigenschaften, auch bei gleicher Wertigkeit, gefunden werden.

Einleitung

In den letzten Jahrzehnten begann ein Aufschwung in jenem Zweig der biologischen Wissenschaften einzusetzen, der sich – als Teilgebiet der vergleichenden Biologie – mit der Ordnung der Organismen beschäftigt. Während schon am Beginn der 40er Jahre durch die Synthetische Evolutionstheorie (HUXLEY, 1940, 1942)) eine logische Basis für die Erstellung eines Systems der Organismen gesucht wurde, entwickelten sich weitere und logisch besser fundierte Konzepte zu Beginn und Mitte der 50er Jahre. Es sind dies einerseits die im angloamerikanischen Raum entwickelten Methoden der Numerischen Phänetik (SOKAL & SNEATH,

1963; JARDINE & SIBSON, 1971) und andererseits die auf den grundlegenden Arbeiten von HENNIG (1950, 1966) aufbauende Phylogenetische Systematik. Mit dem Erscheinen der englischsprachigen Ausgabe von HENNIGS Werk begannen sich dessen Ideen auch im angloamerikanischen Raum durchzusetzen und es entbrannte ein heftiger Streit zwischen den Vertretern aller Richtungen, welches ihrer Systeme nun tatsächlich geeignet sei, als „Natürliches" System den Anspruch auf Universalität zu erheben. Dabei wurde aber nicht nur von den phylogenetischen Systematikern und numerischen Phänetikern auf die logisch einwandfreie Begründbarkeit ihrer Vorgangsweise hingewiesen, auch die Vertreter der „Synthetischen Theorie" versuchten ihre Systeme logisch zu untermauern (SIMPSON, 1961; BOCK, 1977).

Der Streit zwischen den einzelnen Schulen hat zu einer Fülle von Publikationen und zu zahlreichen Lehrbüchern geführt, deren Aufzählung eine reine Sammlung von Zitaten wäre und den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Vor- und Nachteile der einzelnen Schulen aufzuzeigen, dabei soll gleichzeitig der Versuch unternommen werden, eine Klärung der differierenden Standpunkte zu bringen.

Von primärer Bedeutung ist die Frage, ob es tatsächlich ein System der Organismen gibt, das allen Ansprüchen, welche an ein solches System gestellt werden, gerecht zu werden vermag. Wesentlich ist dabei der Begriff der „Natürlichkeit" des Systems, der von den meisten Systematikern in den Vordergrund gestellt wird. Man war sich aber die längste Zeit im Unklaren, was unter diesem Begriff der „Natürlichkeit" eigentlich zu verstehen sei (vgl. MAYR, 1984). Eine bevorzugte Stellung des Systems der Organismen wurde oft ganz allein damit begründet, daß es sich bei den zu klassifizierenden Objekten um Lebewesen, also Teile der Natur, handelt, deren Ordnung somit vorgegeben, bzw. real sei. Diese Ordnungsstrukturen müßten nur aufgedeckt werden.

Ungeachtet des Einwandes, daß es auch unbelebte Teile der Natur gibt, die ebenfalls Ordnungsstrukturen zeigen, wie zum Beispiel die Mineralien, Gesteine oder chemischen Elemente, und somit gleichfalls „Natürliche Systeme" darstellen, sind die meisten Systematiker, auch heute noch, von der bevorzugten Stellung der Organismen überzeugt. Erst viel später begann man sich zu überlegen, worin diese Sonderstellung begründet sein könnte und kam zu der Ansicht, daß es ein Teilaspekt des Lebens, nämlich die Fortpflanzungsfähigkeit der Organismen (im Sinne von self-reproduction) sei, der die Organismenwelt über alle anderen realen Objekte heraushebt und daher auch den Anspruch auf „Natürlichkeit" berechtigt erscheinen läßt (GRIFFITHS, 1974).

Mit der Entwicklung einer Theorie der Klassifikationen, die auch für das System der Organismen Gültigkeit besitzen sollte, stellte sich aber heraus, daß diese Form der „Natürlichkeit" nur eine unter vielen Eigenschaften ist, anhand derer Klassifikationen von Organismen möglich sind. Eine bevorzugte Stellung der Fortpflanzungsmöglichkeit

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

als Klassifikationseigenschaft läßt sich zwar emotional, aber nicht rational begründen.

An Hand der Kriterien, die für eine Klassifikation gelten, können nun die einzelnen Systeme wie Evolutionäres, Phänetisches und Phylogenetisches System miteinander verglichen werden, um einerseits aufzudecken, auf welchen Grundlagen diese Systeme beruhen und andererseits zu zeigen, welche Möglichkeiten der Kombination und Übereinstimmung sich überhaupt eröffnen.

Am Schluß sei noch vermerkt, daß hier schon aus Platzmangel keine umfassende Synthese geliefert werden kann. Auf einige wesentliche Aspekte der Klassifikation von Organismen wird besonderes Augenmerk gelegt, sie lassen sich aber innerhalb eines relativ kurzen Artikels gleichfalls nicht erschöpfend behandeln. Beispielsweise würde allein das Artproblem ein ganzes Buch füllen (vgl. WILLMANN, 1967), im vorliegenden Artikel können aber nur die Grundlagen der Artkonzepte erörtert werden.

Diese Arbeit soll somit zu weiteren Diskussionen anregen, wobei hier im Gegensatz zu vielen ähnlichen Publikationen der Versuch unternommen wird, Klarheit in verschiedene Begriffe, Vorgangsweisen und Denkmodelle zu bringen.

Allgemeine Grundlagen der Klassifikation

Der Begriff der Klassifikation berührt ein grundlegendes Problem innerhalb der Wissenschaftstheorie. Um eine Hypothese bilden zu können, sollte besonders unter Anwendung des induktiven Schließens eine Vielzahl von Beobachtungen an zahlreichen Objekten durchgeführt werden, wobei unter Objekten nicht durchwegs Gegenständliches, sondern auch begriffliche Einheiten verstanden werden. Da diese Objekte hinsichtlich ihrer Eigenschaften Beziehungen unterschiedlichen Grades zueinander aufweisen können, ist eine Struktur und in vielen Fällen eine Ordnungsrelation auf der Objektmenge möglich. Eine solche Struktur kann eine Gruppierung von Objekten sein, wobei dann die Objekte innerhalb einer solchen Gruppe hinsichtlich der Eigenschaften in engerer Beziehung zueinander als zu den Objekten in den anderen Gruppen stehen. Allgemein werden solche Gruppen als „Klassen" bezeichnet.

Ist eine Strukturierung der Objektmenge in Form von Klassen gegeben, dann genügt die Untersuchung eines oder mehrerer Objekte aus den Klassen, um Rückschlüsse auf die Gesamtheit der Objekte innerhalb der Klassen ziehen zu können. Durch den Grad der Einheitlichkeit in den Eigenschaften (= Homogenität) ist es möglich, die Vielfalt der Eigenschaftsausprägungen innerhalb einer Klasse auf ein Mindestmaß zu reduzieren. Eine solche Abstraktion führt zur Erstellung von „typischen" Objekten, die in manchen Fällen auch real sein können. Eine Typisierung steht daher mit der Klassifikation in enger Beziehung (vgl. ZIEGLER, 1973). Aber auch über jene Eigenschaften, die nicht zur Klassenbildung herangezogen werden, mit den Klassifikationseigenschaften (= intrinsic

characters) jedoch in einem ursächlichen Zusammenhang stehen, sind Aussagen möglich. Somit ist auch hinsichtlich dieser außerhalb der Klassifikation verwendeten Eigenschaften (extrinsic characters) ein hoher Vorhersagewert für alle Objekte einer Klasse möglich, und diese Form der Prognose ist ein notwendiger Bestandteil der modernen Wissenschaftstheorie (vgl. POPPER, 1959; BUNGE, 1967).

In den meisten Fällen werden sowohl der Vorgang der Ermittlung einer Klassenstruktur als auch die Struktur selbst mit dem Begriff „Klassifikation" belegt. Um jedoch diese begrifflichen Unklarheiten zu vermeiden, sollten unterschiedliche Bezeichnungen gefunden werden (vgl. JARDINE & SIBSON, 1971). Der Vorgang der Ermittlung einer Klassenstruktur stellt eine Tätigkeit dar, er entspricht somit eher gemäß dem lateinischen Zeitwort „classificare" (= einordnen) dem daraus abgeleiteten Substantiv „Klassifikation". Hingegen ließe sich das Ergebnis einer Klassifikation, die Menge aller Klassen, als „Klassensystem" bezeichnen. Der sich gleichfalls aufdrängende Begriff „Klassenstruktur" ist stark vorbelastet, unter ihm wird meist der Aufbau innerhalb von Klassen verstanden.

Zur Vervollständigung wäre noch zu erwähnen, daß früher auch die Zuordnung eines Objektes zu einer bereits bestehenden Klasse innerhalb eines Klassensystems als „Klassifikation" bezeichnet wurde. Für diese Vorgangsweise hat sich aber der Begriff „Identifikation" durchgesetzt.

Unter dem Begriff der Klassifikation wird also die Gliederung einer Objektmenge in Klassen verstanden. Diese Unterteilung erfolgt anhand von Merkmalen bzw. Eigenschaften der Objekte. In einer mehr formalen Form läßt sich die Klassifikation folgendermaßen darstellen:

Es soll von einer Objektmenge

$$O = \{ O_1, O_2, \quad ., O_l, \quad , O_n \}$$

jene Unterteilung in eine Klassenmenge

$$K = \{ K_1, K_2, \quad , K_i, \quad , K_m \}, K_i \neq 0, K_i \in O$$

gefunden werden, die bestimmten Anforderungen entspricht. Die Gliederung selbst erfolgt anhand von Eigenschaften, die sich wiederum als Menge darstellen lassen:

$$M = \{ M_1, M_2, \quad , M_g, \quad , M_h \}$$

In den meisten Fällen wird als Anforderung an das Klassensystem ein Gütekriterium gestellt. Beispielsweise sollte eine Klassifikation zu Gruppierungen führen, bei denen die Klassen bezüglich der Eigenschaften möglichst homogen sind. Die Homogenität ist dabei als Funktion bzw. Abbildung zu verstehen, die sich aus den Eigenschaften der Objekte ableitet. Der Grad der Übereinstimmung zwischen den Objekten kann durch diese Funktion ausgedrückt werden. Sie charakterisiert die Stärke des Zusammenhanges der Objekte, seine Intensität wird auch „Homogenitätsgrad" genannt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Homogenität kann somit als das fundamentale Kriterium der Klassifikation angesehen werden. Da sich alle Objekte in einer Klasse vereinigen lassen, ist auch für die gesamte Objektmenge ein bestimmter Grad an Homogenität gegeben. Das Ziel einer Klassifikation ist es, solche Teilmengen der Objektmenge zu erzeugen, die mit einer Aufteilung in Klassen einen damit verbundenen Anstieg des Homogenitätsgrades innerhalb der Klassen erkennen lassen. Gleichzeitig sollte die Homogenität zwischen den Klassen verringert werden. Unter diesen Bedingungen kann eine Klassifikation als „natürlich" bezeichnet werden. Hingegen ist eine „künstliche" Klassifikation mit keiner Steigerung des Homogenitätsgrades innerhalb der Klassen bei zunehmender Klassenzahl verknüpft, beziehungsweise ist keine Verringerung des Homogenitätsgrades zwischen den Klassen damit verbunden. Wenn mit $h(K_i)$ die Homogenität der i-ten Klasse definiert wird, läßt sich eine natürliche, das heißt „nicht willkürliche" Klassifikation formal folgendermaßen darstellen:

$$K_i \subsetneq K \rightarrow h(K_i) > h(K)$$

Zusätzlich muß für zwei Teilmengen K_i und K_j gelten:

$$h(K_i) > h(K_i \cup K_j) \quad \text{und} \quad h(K_j) > h(K_i \cup K_j)$$

Die zweite Aussage bezieht sich auf den Homogenitätsgrad zwischen den Klassen, der im Falle einer „natürlichen" Klassenbildung geringer als der Homogenitätsgrad innerhalb der Klassen sein muß.

Als Gegensatz zur Übereinstimmung (Homogenität) läßt sich auch die Verschiedenheit zwischen den Objekten als Abbildung der Objektmenge interpretieren; sie wird in der Folge als Heterogenität bezeichnet. Homogenität und Heterogenität sind somit verschiedene Abbildungsformen des gleichen Sachverhaltes, nur wird dieser konträr ausgedrückt. Eine maximale Aufgliederung in Klassen unter alleiniger Beachtung der Forderung nach steigendem Homogenitätsgrad führt aber dazu, daß jedes Objekt als einziges Element einer Klasse aufscheint. In dieser Hinsicht ist der zweite Faktor für die Bewertung der Klassifikation, die Bestimmung des Heterogenitätsgrades zwischen den Klassen, von Bedeutung, der bei einer vollständigen Aufgliederung in die einzelnen Objekte (als separate Klassen) nicht unbedingt einem Maximum zustreben muß. Die Aussage über die „Natürlichkeit" einer Klassifikation läßt sich daher auch auf andere Weise darstellen. Eine Klassifikation ist dann „natürlich", wenn die Klassen in sich maximal homogen sind und zwischen den Klassen maximale Heterogenität besteht. Sie ist dann „künstlich", wenn innerhalb der Klassen gleiche oder mehr Heterogenität als zwischen den Klassen aufscheint.

Zu betonen wäre, daß hier der Begriff „künstlich" dem Ausdruck „willkürlich" gleichgesetzt wird. Man könnte auch von einer „willkürlichen" Klassenbildung bzw. Klassifikation sprechen. Infolgedessen ist unter dem Begriff der „natürlichen" Klassifikation jene Gruppenbildung

zu verstehen, die „ohne Willkür" durchgeführt wurde. Damit unterscheiden sich aber die Inhalte der beiden Begriffe „künstlich" und „natürlich" von den gleichlautenden Ausdrücken, wie sie in der Klassifikation von Organismen, dem biologischen System, Verwendung finden. Auf deren Definition wird in den folgenden Kapiteln näher eingegangen.

Neben dem Homogenitätskriterium ist für eine Klassifikation auch die Form der Klassensysteme von Interesse. Je nach Art der Eigenschaften bzw. in Abhängigkeit von den daraus resultierenden Homogenitäten können Klassensysteme mit unterschiedlichen Strukturen entstehen. Man unterscheidet allgemein zwischen einfachen und komplexen Klassensystemen (vgl. JARDINE & SIBSON, 1971).

Einfache Klassensysteme bestehen aus einer Reihe von Klassen, wobei aber keine Klasse in einer anderen enthalten ist. Will man auf die in den einleitenden Absätzen festgelegten Bezeichnungen zurückgreifen, dann kann ein einfaches Klassensystem folgendermaßen charakterisiert werden:

$$K_i, K_j \in \mathcal{K} \rightarrow K_i \not\subset K_j \text{ (für alle i und j)}$$

Man unterscheidet innerhalb der einfachen Klassensysteme wiederum disjunkte und nicht disjunkte Gruppierungen. Während bei nicht disjunkten Klassen sich diese überschneiden können, schließen sie einander bei den disjunkten Systemen aus. Für disjunkte Klassen gilt:

$$K_i, K_j \in \mathcal{K} \text{ mit } K_i \neq K_j \rightarrow K_i \cap K_j = 0$$

Analog dazu gilt für die Durchschnittsmenge zweier Klassen bei nicht disjunkten Systemen

$$K_i \cap K_j \subset K_i \cup K_j$$

Bei komplexen Klassensystemen kann eine Klasse in einer anderen enthalten sein. Dies wird dadurch hervorgerufen, daß sich mit änderndem Homogenitätsgrad verschiedene Klassen bilden. Formal läßt sich dies folgendermaßen darstellen (vgl. OPITZ, 1980):

$$K_i, K \in \mathcal{K} \text{ mit } K_i \subsetneqq K \rightarrow \cup K_i = K$$

Man spricht in solchen Fällen von einer Quasihierarchie. In ihr können Überlappungen von Klassen auftreten, da nur die Vereinigungsmenge der Teilmengen gefordert wird, die Teilmengen selbst jedoch Durchschnitte bilden können. Treten hingegen keine Überschneidungen auf, wenn also zusätzlich zu den Ansprüchen an eine Quasihierarchie folgende Forderungen zutreffen:

$$K_i \cap K_j = 0 \text{ oder } K_i \subset K_j \text{ oder } K_j \subset K_i$$

dann ist eine echte Hierarchie gegeben.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wie bereits vorher angeführt, hängt die Struktur der Klassensysteme von den Eigenschaften ab, anhand derer die Klassifikation durchgeführt wird. Somit muß vor einer Klassifikation geprüft werden, ob die Voraussetzungen für eine bestimmte Struktur des Klassensystems vorliegen. Als Beispiel möge das System der Organismen dienen. Hier wurde bislang nur unzureichend überprüft, ob die Voraussetzungen für ein hierarchisches System, wie es bis heute kritiklos aus Gründen der Historie angenommen wird, überhaupt gegeben sind (vgl. ROSEN, 1984).

Anhand der bisherigen Ausführungen zeigt es sich, daß eine Klassifikation durch die Objekt-, Eigenschafts-, und Klassenmenge gekennzeichnet ist. Die Anforderungen an die Klassenmenge als das Endergebnis einer Klassifikation wurde oben erläutert. Es stellt sich nun die Frage, ob an die Eigenschaften und an die Objekte keine Anforderungen zu stellen sind. Wenden wir uns zuerst den Objekten zu. Hier wäre nochmals zu betonen, daß das einzige allgemein gültige Kriterium der Klassifikation die Homogenität ist. Sie muß also auch bei der Definition der Objektmenge eine wesentliche Rolle spielen. Es kann beispielsweise gefordert werden, daß alle Objekte, die in eine Klassifikation eingehen, den selben Homogenitätsgrad besitzen müssen. Sind die Objekte Individuen, d. h. Ganzheiten im zeitlichen und räumlichen Sinn (vgl. GHISELIN, 1975 usw.), dann ist der gleiche Homogenitätsgrad in den Eigenschaften durch die Identität der Objekte gegeben. Sind die Klassifikationsobjekte jedoch Mengen von Individuen, dann stellen sie bereits das Resultat einer vorangegangenen Klassifikation dar, die zu einer Klassenbildung geführt hat. Es eröffnen sich nun zwei Möglichkeiten, wie die an diese primäre Gruppierung anschließende neue Klassifikation durchgeführt wird.

In einem Fall erfolgt die Klassifikation nach geänderten Eigenschaften, das heißt, die beiden Klassifikationen unterscheiden sich in den Eigenschaftsmengen. Es kann daher jede beliebige Klasseneinteilung der Grundmenge als Objektmenge der neuen Klassifikation herangezogen werden, da die nachfolgende Klassifikation nach anderen Kriterien durchgeführt wird. Trotzdem sollten die Klassen, die als Objekte der neuen Klassifikation dienen, hinsichtlich ihrer ursprünglichen Eigenschaften homogen sein, d. h. sie sollten gleichen Homogenitätsgrad aufweisen.

Wenn nun die Objekte festgelegt sind, dann müssen sie wegen der oben gestellten Klassifikationsanforderungen hinsichtlich der neuen Eigenschaften den höchsten Homogenitätsgrad aufweisen, der für alle Objekte gleich ist.

Ähnlich verhält es sich in den Fällen, wo die Objekte aus einer Klassifikation gewonnene Klassen darstellen, die Eigenschaften jedoch in der nachfolgenden Gruppierung beibehalten werden. Die Objekte sind dann Klassen, die ein beliebiges Zwischenergebnis innerhalb der gesamten Klassifikation repräsentieren. In diesem Falle muß aber, da bei den Objekten einer Klassifikation äquivalente Homogenität Voraussetzung

ist, für alle Klassen, die als Objekte der neuen Klassifikation dienen, der gleiche Homogenitätsgrad gefordert werden.

Nur wenn diese Voraussetzungen der sogenannten „Äquivalenzklassen" (vgl. BOCK, 1974) erfüllt sind, lassen sich die Klassen miteinander vergleichen und können als Basis der neuen Klassifikation dienen.

Bezeichnet man mit h_o den Grad der Homogenität, bei dem die Klassen K_i als Objekte in eine Klassifikation eingehen, dann gilt für alle K_i die Elemente von K sind

$$h\ (K_i) \geqq h_o$$

In Kurzform können die oben getroffenen Aussagen auf folgende Formel reduziert werden:

Als Anforderungen an die Objekte einer Klassifikation werden entweder Individualität oder Äquivalenzklassen gestellt.

Zuletzt müssen die Eigenschaften einer genaueren Analyse unterzogen werden. Die Klassenmenge K soll sich aus der Projektion der Eigenschafts- auf die Objektmenge ergeben. Die Objekte selbst stehen hinsichtlich der Eigenschaften in Beziehungen zueinander. Diese Relationen lassen sich formal folgendermaßen darstellen:

Anhand einer Eigenschaft M_g der Eigenschaftsmenge M stehen die Objekte O_k und O_l zueinander in Beziehung. Nur wenn eine solche Relation tatsächlich vorliegt, kann man von einem klassifikatorischen Merkmal sprechen. Im Folgenden soll zur formalen Darstellung eine Relation der Eigenschaft M_g mit dem Ausdruck R_g bezeichnet werden. Relationen lassen sich nur anhand der Ausprägungen von Eigenschaften erfassen. Jedes Objekt O_l hat anhand einer Eigenschaft M_g eine bestimmte Ausprägung $M_{g,l}$ aufzuweisen. Durch die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen $M_{g,k}$ und $M_{g,l}$ stehen die Objekte O_k und O_l in Relation zueinander.

R_g ist somit eine Teilmenge des kartesischen Produktes der Objektmenge O:

$$R_g \subset O \times O$$

Für die Elemente der Objektmenge O gilt:

$$O_k R_g O_l$$

Um nun eine Klassifikation zu ermöglichen, müssen die Relationen den folgenden Anforderungen entsprechen, die hier nur andeutungsweise behandelt werden können (vgl. BOCK, 1974). Die Relationen sollen zumindest

$$\text{Reflexivität} \quad O_k R_g O_k,$$

$$\text{Transitivität} \quad O_j R_g O_k \wedge O_k R_g O_l \rightarrow O_j R_g O_l$$

$$\text{und Konnexität} \quad O_k R_g O_l \text{ oder } O_l R_g O_k$$

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aufweisen. Besonders die Konnexität bewirkt, daß tatsächlich zwischen allen Elementen der Objektmenge O Relationen bestehen.

Für die weitere Betrachtung ist von Bedeutung, daß sich die Objekte und Eigenschaften in einem Relativ darstellen lassen. Unter einem Relativ versteht man eine Menge (in diesem Fall die Objekte) und alle Relationen, die auf dieser Menge bestehen. Formal läßt sich ein Relativ folgendermaßen beschreiben:

$$A_g = <O, R_{g1}, R_{g2}, ...>$$

Man spricht in diesem Falle von einem empirischen Relativ.

In der weiteren Überlegung spielt es eine Rolle, daß für die Klassifikation die Homogenität der Klassen das einzige Kriterium ist. Wie läßt sich aber die Homogenität erfassen? Zur Bestimmung der unterschiedlichen Homogenitätsgrade eignen sich in hohem Maße Verfahren, die von der Mathematik entwickelt wurden. Hierfür müssen aber, um eine numerische Erfassung der Relationen zwischen den Objekten zu ermöglichen, deren Eigenschaften bzw. ihre Ausprägungen in Zahlen überführt werden. Dies bedeutet formal, daß das empirische Relativ A in einem sogenannten numerischen Relativ B abgebildet wird. Dieses numerische Relativ sollte ein homomorphes Abbild des empirischen Relativs sein und alle Relationen enthalten, die im empirischen Relativ aufscheinen.

Wesentlich ist, daß den Objekten hinsichtlich ihrer Merkmalsausprägungen Zahlen zugeordnet werden und das daraus resultierende numerische Relativ hat dann folgende Form:

$$B_g = < \mathbf{R}, R_1, R_2, \quad >, \mathbf{R} \text{ ist Menge der reellen Zahlen}$$

Eine Zuordnung von Zahlen zu Eigenschaften wird allgemein als Messung bezeichnet, gleichgültig ob es sich dabei um „qualitative" oder „quantitative" Eigenschaften handelt. Wie eine solche Zuordnung erfolgen soll, so daß alle Relationen des empirischen Relativs durch die Relationen des numerischen Relativs repräsentiert werden, fällt in das Gebiet der Meßtheorie und soll hier nicht ausführlicher behandelt werden (vgl. SCOTT & SUPPES, 1958; PFANZAGL, 1968).

Wichtig ist jedoch zu bemerken, daß sich prinzipiell alle empirischen Relationen in Zahlenrelationen überführen lassen, es muß nur die Abbildungshomomorphie der beiden Relative gewahrt sein.

Für den Augenblick mögen diese Ausführungen sehr theoretisch anmuten, sie haben aber für die oben angedeutete Erfaßbarkeit der Homogenität eine immens praktische Bedeutung. Aus diesem Grund ist man oft bestrebt, die Überführung des empirischen Relativs in ein numerisches Relativ zu ermöglichen. Eine Klassifikation, auf der Basis von numerischen Relativen der Objektmenge durchgeführt, wird numerische Klassifikation genannt. In der Literatur, speziell in der

biologischen Systematik hat sich dafür der Begriff „Numerische Taxonomie" eingebürgert (SNEATH & SOKAL, 1973).

Bei der Betrachtung der Anforderungen an die Objekte einer Klassifikation wurde festgestellt, daß sie entweder Individuen oder Äquivalenzklassen sein müssen. Der zweite Fall tritt dann ein, wenn während der Klassifikation das Merkmal nicht geändert wird, ein Zwischenergebnis somit als neue Objektmenge dient. Bei dieser Vorgangsweise wird aber implizit gefordert, daß sich die Klassifikationseigenschaften während der Klassifikation nicht ändern dürfen. Dies führt zu dem Schluß, daß in jedem Falle, also auch ohne Äquivalenzklassen, die Konsistenz der Merkmale während der Klassifikation gewahrt bleiben muß.

Ein wesentliches Problem innerhalb einer Klassifikation, das speziell die Merkmale betrifft, ist deren Anzahl. Wenn nicht nur eine Eigenschaft vorliegt, sondern eine Vielzahl von Merkmalen zu einer Klassifikation der Objekte herangezogen wird, dann sind in jedem einzelnen Merkmal Relationen zwischen den Objekten gegeben. Somit stehen zwei Objekte O_k und O_l nicht nur anhand eines Merkmals, sondern in vielen Eigenschaften miteinander in Beziehung, d. h. die Beziehung muß durch eine übergeordnete „Gesamtrelation" ausgedrückt werden:

$$\cup R_g = R$$

Durch die verschiedenen Arten von Eigenschaften innerhalb des empirischen Relativs ergeben sich aber stets unterschiedliche Relationen, so daß eine einfache Aufsummierung der Einzelrelationen die erstrebte Gesamtrelation nicht adäquat zu repräsentieren vermag. Insbesonders bei metrischen Merkmalen läßt sich dies beweisen, wo durch die Verschiedenheiten in den Meßskalen der einzelnen Merkmale auch die Relationen unterschiedlich gewichtet werden. Auf dieses Problem wird besonders in der Numerischen Taxonomie hingewiesen (SNEATH & SOKAL, 1973). Meist versucht man dort dieses Problem dermaßen zu lösen, daß den Eigenschaften gleiche Bedeutung zugeteilt wird. Dies würde aber bedeuten, daß alle Merkmale trotz ihres unterschiedlichen Charakters gleiches Gewicht besitzen. Ob diese Annahme jedoch sinnvoll ist, hängt vom jeweiligen Ziel der Klassifikation ab. In der Klassifikation der Organismen hebt ein Teil der Systematiker, nämlich der, welcher ein evolutionäres System vertritt, die Ungleichwertigkeit der Merkmale hervor.

Sicher ist aber, daß beim Eingehen vieler Merkmale in eine Klassifikation, a priori nicht angenommen werden kann, sie seien voneinander unabhängig. Auch die Unabhängigkeit der Eigenschaften müßte von Fall zu Fall überprüft werden, um eine ungleiche Gewichtung durch die Überbetonung der zugrundeliegenden latenten Faktoren zu verhindern.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nachdem in diesem Kapitel kurz auf die allgemeinen Grundlagen einer Klassifikation und der daraus resultierenden Klassensysteme eingegangen wurde, soll im nachfolgenden Kapitel behandelt werden, inwieweit das heute umstrittene System der Organismen bzw. die biologische Systematik diesen grundlegenden Anforderungen gerecht wird.

Das System der Organismen als Klassensystem

Gerade die Vielfalt der Organismen hat, neben den klassifikatorischen Einteilungen, die jeder Mensch durchführt, um Begriffliches zu erkennen oder mitzuteilen, schon im Altertum die Philosophen bewogen, Grundlagen dieser Gruppierung zu ermitteln (vgl. ARISTOTELES nach MAYR, 1984). Es entstanden daher schon in dieser Zeit Klassensysteme, die eine Gliederung der Organismen zum Inhalt hatten.

Eine Aufzählung aller seit Aristoteles entwickelten Systeme und die Grundlagen, auf denen sie beruhen, würden den Rahmen dieser Arbeit sprengen, noch dazu, wo die Geschichte der biologischen Systematik in zahlreichen Artikeln behandelt wurde (z. B. OESER, 1974; NELSON & PLATNICK, 1981; MAYR, 1984; JONES & LUCHSINGER, 1986). Wesentlich erscheint jedoch, daß seit dem grundlegenden Werk von DARWIN (1859) über die Evolution der Organismen eine Begründung für die Vielfalt der Organismen und somit auch für das System gefunden wurde. Während man vor DARWIN bei dem Begriff eines „natürlichen" Systems der Organismen unter dem Ausdruck „natürlich" eigentlich nur die Wesensart der Objekte als „lebende Elemente der Natur" verstand, und die Ordnung der Organismen entweder „essentiell" oder durch Gott geschaffen interpretierte, wurde mit der Evolutionstheorie klar, daß alle Organismen miteinander in einer Abstammungsbeziehung stehen, welche allgemein „genealogische Verwandtschaft" und bei der Verwendung höherer taxonomischer Einheiten meist „phylogenetische Verwandtschaft" genannt wird.

Aus diesem Grund wurde auch die genealogische Verwandtschaft als die von der Natur vorgegebene Klassifikationseigenschaft der Organismen betrachtet und mit dem Ausdruck „natürlich" belegt. Unter einem „künstlichen" System hingegen verstand und versteht man noch immer Klassensysteme, die auf anderen Eigenschaften als der genealogischen Verwandtschaft beruhen und einem bestimmten „brauchbaren" Zweck dienen, wie beispielsweise die Gliederung der Wirbeltiere nach der Art ihrer Fortbewegung, die Aussagen über die Lokomotionsmechanismen ermöglichen (vgl. KUMMER, 1980).

Grundsätzlich sollte jedoch keine Trennung in dieser speziellen Form erfolgen. Bei allen Klassifikationen müßte eine Vorhersagemöglichkeit über die Eigenschaften der Mitglieder einer Klasse möglich sein. Allein diese Vorhersagemöglichkeit (= „Brauchbarkeit" im Sinne eines „künstlichen" Systems) ist das Ziel einer Klassifikation, gleichgültig um welche Eigenschaft es sich handelt. Wenn man, wie im obigen Beispiel

erwähnt, die Wirbeltiere nach den Lokomotionsmechanismen gliedern möchte, dann ist die Art der Fortbewegung als Klassifikationseigenschaft zu verwenden, welche ihrerseits zu „natürlichen", d. h. klassenhomogenen Gruppierungen führen kann. Soll jedoch eine Gliederung der Wirbeltiere nach deren Stammesgeschichte erfolgen, dann muß die phylogenetische Verwandtschaft als Klassifikationseigenschaft herangezogen werden. Auch bei dieser anscheinend bevorzugten Klassifikation kann man zu „natürlichen" oder, wenn das Homogenitätskriterium mißachtet wird, zu „künstlichen" Gruppierungen gelangen. Letztere führen dann dazu, daß abstammungsgleiche Gruppen wie beispielsweise Krokodile und Vögel, die hinsichtlich der Eigenschaften der genealogischen Verwandtschaft homogen sind, unterschiedlichen Klassen zugeordnet werden.

Anhand dieser kurzen Ausführungen sollte gezeigt werden, daß sich die Klassifikationen der Organismen und die daraus resultierenden Klassensysteme nur in den Klassifikationseigenschaften unterscheiden. Sie allein bestimmen das angestrebte Ziel einer Klassifikation. Über die Güte der Klassensysteme entscheidet das zum wiederholten Male angeführte Kriterium der Homogenität.

Wenden wir uns nun dem Streit zwischen den heute gängigen Schulen der Phänetischen, Evolutionären und Phylogenetischen Systematik zu und analysieren wir anhand der oben aufgezeigten allgemeinen Klassifikationskriterien, auf welchen Überlegungen und Eigenschaften die einzelnen Systeme basieren, bzw. ob es tatsächlich ein universelles System der Organismen gibt.

1. Klassifikationseigenschaften

Wie aus der kurzen Einleitung zu ersehen ist, läßt sich in der systematischen Bearbeitung der Organismen ein Zeitabschnitt vor und nach DARWIN unterscheiden. Während man vor DARWIN in der Systematik alleiniges Gewicht auf die Gestalts- und Formähnlichkeit legte, wurde nach der Erkenntnis der genealogischen Zusammenhänge zwischen den Organismen den phylogenetischen Beziehungen erhöhter Wert beigemessen. Daraus resultieren jedoch die Widersprüchlichkeiten und Unterschiede in den Systemen, die bis heute bestehen. Während das „etablierte" System der Organismen, welches in seinen Grundzügen bereits vor DARWIN aufgestellt wurde und das allein auf der Gestaltungsverwandtschaft basiert, beibehalten oder nur geringfügig geändert wurde, versuchte man seine Struktur nun durch die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse zu begründen.

Dieser Schluß basiert auf der Vererbbarkeit von Gestaltsmerkmalen, die somit einen Hinweis auf die genealogische Verwandtschaft ermöglichen. Wie und in welchem Grad diese Verwandtschaft besteht, läßt sich aber aus den Merkmalen nicht annähernd genau bestimmen. Dazu müßte die Beziehung zwischen Verwandtschaftsgrad und Merkmalsdifferenz eindeutig sein. Daß eine Korrelation zwischen diesen beiden Eigenschaf-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

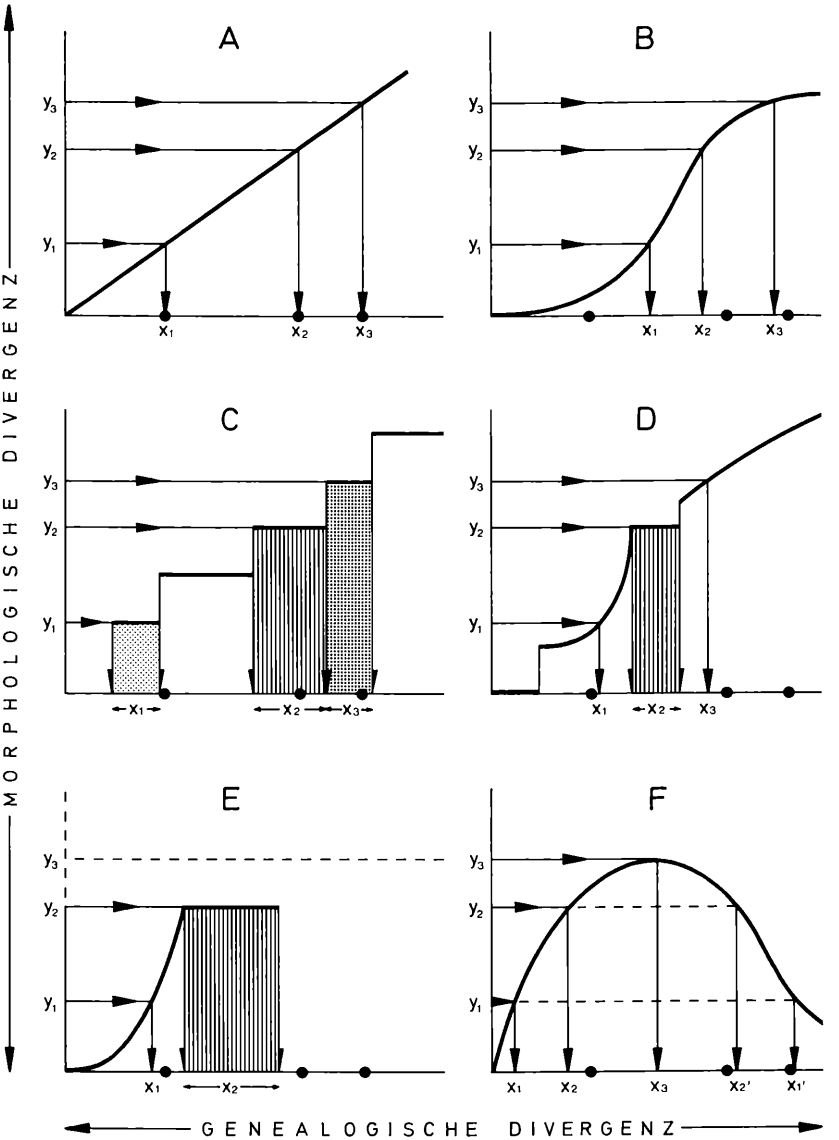

Abb. 1: Einige Möglichkeiten der Korrelation zwischen genealogischer (Variable x) und morphologischer Divergenz (Variable y).
A. Lineare Korrelation:
Nur in diesem speziellen Falle sind die Unterschiede in der einen Variablen proportional zu den Differenzen in der zweiten Variablen, somit ist ein eindeutiger Schluß möglich (vgl. Punkte y_1, y_2 und y_3 im Verhältnis zu x_1, x_2 und x_3).

B.

Durch den kontinuierlichen nichtlinearen Zusammenhang ist die Rückführung zwar eindeutig, die Verhältnisse zwischen den Punkten y_1, y_2 und y_3 stimmen jedoch nicht mehr mit den Relationen überein, wie sie zwischen x_1, x_2 und x_3 bestehen.

C.

Der Zusammenhang zwischen den beiden Eigenschaften stellt eine treppenförmige Funktion dar, damit ist die Rückführung der einen in die andere Variable nicht mehr eindeutig. Es kann nur mehr auf Bereiche (schraffierte Flächen) innerhalb der Merkmalsskala geschlossen werden.

D.

Bei diesem Zusammenhang ist zwar der Schluß anhand der Werte y_1 und y_3 eindeutig, hingegen kann durch die Konstanz des Merkmals innerhalb eines bestimmten Verwandtschaftsbereiches (y_2) nur dessen Umfang (schraffierter Bereich) erfaßt werden.

E.

Durch das Aussetzen der Funktion ist ab diesem Punkt des funktionellen Zusammenhanges kein Schließen mehr möglich. Dieser Fall tritt dann ein, wenn das Merkmal im Laufe der genealogischen Divergenz verlorengeht.

F.

Im Falle einer Konvergenz ist gleichfalls kein eindeutiger Zusammenhang gegeben und es können unterschiedliche Schätzungen auftreten (x_1 und x_1' bzw. x_2 und x_2').

ten besteht, kann nicht angezweifelt werden, ist sie doch der Grundpfeiler der Evolutionstheorie. Hingegen wechselt die Form dieser Beziehung von Merkmal zu Merkmal, da diese auch innerhalb einer Gruppe unterschiedliche Evolutionsraten in verschiedenen Zeitabschnitten aufweisen können (vgl. Abb. 1). Eine direkte Überführung von Gestaltsdifferenz in Verwandtschaftsgrad ist somit nicht möglich (vgl. dagegen BOCK, 1978).

Es zeigt sich also, daß diese beiden Eigenschaften, nämlich Gestaltsdifferenz und Verwandtschaftsgrad, vorerst als voneinander unabhängige (nicht korrelierte) Eigenschaften für eine Klassifikation betrachtet werden müssen. Nur wenn die Form der Zusammenhänge zwischen den Eigenschaften eindeutig bestimmt ist, läßt sich aus einem Klassensystem, das auf einer der beiden Eigenschaften beruht, auch die andere Eigenschaft ableiten, und die Kongruenz der Systeme wäre gewährleistet.

a) Morphologische Verwandtschaft

Wenden wir uns nun der ersten und zeitlich auch primären Klassifikationseigenschaft im System der Organismen zu, der Gestaltsdifferenz. Man könnte sie auch als „morphologische" oder besser „phänetische" Verwandtschaft bezeichnen. Ein System der Organismen, das auf dieser morphologischen Verwandtschaft basiert, wird auch „Phänetisches System" genannt. Es verdeutlicht die Homogenitäten in der Gestalt und Form der Organismen, in ihrem „Erscheinungsbild" (= Phänotyp). Die Relationen zwischen den Objekten der Klassifikation können durch die Ähnlichkeit im „Erscheinungsbild" ausgedrückt werden.

Wie läßt sich aber diese Ähnlichkeit definieren und erfassen? Die Gestalt von Organismen kann in einzelne Merkmale zerlegt werden, wobei nun die Unterschiede zwischen den einzelnen Merkmalsausprä-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gungen als Basis der Definition von Ähnlichkeit dienen. Damit setzt sich aber die singuläre Klassifikationseigenschaft „phänetische Verwandtschaft" aus einer Anzahl von Eigenschaften, den morphologischen Merkmalen, zusammen. Wie aus diesen Einzelmerkmalen eine Gestaltsähnlichkeit zu ermitteln ist, hat zu regen Diskussionen geführt. Als einfache Lösung bietet sich ein Aufsummieren der Differenzen in den Merkmalsausprägungen an. Dies bedeutet aber, daß die Merkmale gleiches Gewicht d. h. gleiche Wertigkeit besitzen müssen. Da sich bei dieser Vorgangsweise die empirischen Relative sehr leicht in numerische Relative überführen lassen, wird diese Vorgangsweise von den sogenannten „Numerischen Phänetikern" bevorzugt (vgl. SNEATH & SOKAL, 1973; LEUSCHNER, 1974; ABBOTT et al., 1985).

Die Vertreter dieses Zweiges der „Numerischen Taxonomie" lassen dabei meist außer acht, daß die Abbildung der empirischen in numerische Relative implizit zu einer Gewichtung der Merkmale führen kann. Dies wird einerseits bei qualitativen Merkmalen dadurch bewirkt, daß mehrstufige Merkmale infolge einer Kodierung größeres Gewicht als die zweiwertigen Merkmale bekommen, andererseits werden bei quantitativen Merkmalen durch Normierungsvorgänge die deutlicher strukturierten Merkmale gegenüber den homogenen Merkmalen unterbewertet (vgl. HOHENEGGER, 1981). Dazu kommt noch die Überbetonung von Merkmalskomplexen durch korrelierte Merkmale, wobei oft nicht die Ursachen dieser Korrelationen bekannt sind.

Ein weiterer Einwand gegen die Gleichgewichtung der Merkmale ist ihr unterschiedlicher Informationsgehalt. Während bei quantitativen Merkmalen deren Informationsgehalt bei der Bestimmung von Relationen zwischen den Objekten voll zur Verfügung steht und die Relationen eindeutig erfaßt werden können, trifft dies für die „qualitativen" Merkmale nicht zu. Diese Merkmale stellen meist einen Komplex von miteinander verbundenen Submerkmalen in Abhängigkeit von anderen Merkmalskomplexen dar, wobei aber durch diese Komplexität die einzelnen Relationen in den Submerkmalen in ihrer Bedeutung für das übergeordnete Gesamtmerkmal nur schwer erfaßt werden können (vgl. dazu Tabelle 1).

Eine Reduzierung solcher Merkmale auf zwei Merkmalsausprägungen, wie dies in den meisten Fällen bei Anwendung numerischer Klassifikationsmethoden zutrifft, führt wiederum zu einer Untergewichtung dieser Merkmale.

Zusätzlich zu dieser Untergewichtung kommt aber noch die Frage, ob sich das Erscheinungsbild tatsächlich nur durch eine einfache Aufsummierung aller möglichen Merkmale erfassen läßt. Insbesondere die reinen Morphologen unter den Systematikern weisen darauf hin, daß es sogenannte „charakteristische" (essentielle) Merkmale gibt, die das Erscheinungsbild dominieren bzw. für dieses wesentlich sind (vgl. GRIFFITHS, 1974). Außerdem sollten diese Merkmale nicht isoliert betrachtet werden, da sie Komponenten von komplexen organismischen

Systemen (im Sinne der Systemtheorie), den einzelnen Individuen, sind. Solchen „charakteristischen" Merkmalen müßte dann bei der Erfassung der phänetischen Ähnlichkeiten wesentlich mehr Gewicht beigemessen werden (vgl. REMANE, 1956; RIEDL, 1975 usw.). Wie allerdings eine solche Gewichtung der „charakteristischen" Merkmale durchzuführen ist, damit eine objektive und stets überprüfbare Erfassung von Gestalt und Form möglich wäre, konnte bis heute nicht geklärt werden, noch dazu wo auch innerhalb der „charakteristischen" Merkmale eine Abstufung in deren Bedeutung für das Erscheinungsbild der Organismen festzustellen ist. Aber auch wenn eine solche Gewichtung in Zukunft möglich wäre, stellen sich weitere Schwierigkeiten in den Weg.

In den Regeln für die allgemeine Klassifikation wurde die Konsistenz der Klassifikationseigenschaften gefordert. Zwischen den verschiedenen Organismengruppen differieren jedoch die „charakteristischen" Merkmale, indem sie unterschiedliche Wertigkeiten aufweisen oder bei manchen Gruppen nicht vorhanden sind und daher in die Ähnlichkeitserfassung gar nicht eingehen können. Ähnlichkeiten zwischen den Gruppen basieren somit auf einer ständig wechselnden Zahl von Merkmalen, denen je nach Klassenbildung noch unterschiedliche Wertigkeit zukommt.

Aber nur eine Eigenschaft, die für alle Klassifikationsobjekte im gleichen Maße gilt, somit auf einer konstanten Zahl von Merkmalen mit festgelegten und sich nicht ändernden Wertigkeiten beruht, gewährleistet die Konsistenz während des Klassifikationsvorganges.

Ein zusätzliches Kriterium bei der Erfassung von Gestaltsdifferenzen ist die „Vergleichbarkeit" von Merkmalen, wenn sie für die Bestimmung von Ähnlichkeiten zwischen den Formen herangezogen werden. Über diesen Begriff der Vergleichbarkeit gibt es wieder eine ausführliche Literatur, die sich insbesondere mit dem Homologiebegriff auseinandersetzt (vgl. REMANE, 1956; BOCK, 1973; PATTERSON, 1982 usw.).

Gerade die Unklarheiten im Homologiebegriff bezeugen jedoch die Schwierigkeiten, die dann auftreten, wenn sehr unterschiedliche Organismengruppen, wie beispielsweise innerhalb der tierischen Organismen Insekten und Gastropoden oder pflanzliche und tierische „Klassen", verglichen werden sollen. In solchen Fällen übertrifft bei einer Feststellung von Gestaltsähnlichkeiten die Zahl der nicht vergleichbaren Merkmale bei weitem jene der in beiden Gruppen vorhandenen und somit vergleichbaren Merkmale.

Das Problem der Gewichtung von „wesentlichen Merkmalen" tritt daher dann besonders in Erscheinung, wenn Klassen mit niedrigem Homogenitätsgrad, die ein Zwischenergebnis einer vorangegangenen Klassifikation darstellen, als Einheiten (= Objekte) einer neuen Klassifikation dienen.

Auf dieses Problem soll im anschließenden Kapitel über die Klassensysteme näher eingegangen werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wenn jedoch die einzelnen Organismen als Objekte der biologischen Klassifikation herangezogen werden, dann reduziert sich das Problem der Gewichtung auf den unterschiedlichen Informationsgehalt qualitativer und quantitativer Merkmale. Um jedoch eine Konsistenz der Eigenschaften während der gesamten Klassifikation zu wahren, müßten Ähnlichkeiten ermittelt werden, die auf der gesamten Zahl aller möglichen Merkmale innerhalb des Organismenreiches beruhen. Nur diese spezielle Form der sogenannten „Overall-Similarity" ermöglicht ein einheitliches Ähnlichkeitsmaß. Eine zusätzliche Gewichtung der Merkmale kann dann allein auf dem Informationsgehalt, bzw. auf der Komplexität der Merkmale beruhen und darf nicht auf dem augenscheinlichen Dominieren von Merkmalsgruppen innerhalb von höheren Klassifikationseinheiten basieren.

b) Genealogische Verwandtschaft

Die zweite Klassifikationseigenschaft, auf der ein Teil der Systeme der Organismen beruht, ist die bereits oben zitierte „genealogische Verwandtschaft", die auf dem phylogenetischen Zusammenhang der Organismen basiert. Ein solches System wird auch ein „Phylogenetisches System" genannt.

Obwohl die Eigenschaften „genealogische Verwandtschaft" für die Klassifikation der Organismen gleichfalls als ein singuläres Merkmal aufscheint, kann sie dennoch nicht unmittelbar erschlossen werden. Eine indirekte Erfassung dieser Verwandtschaft basiert hier in besonderem Maße auf der Vererbbarkeit morphologischer und anderer (wie z. B. physiologischer, genetischer, ethologischer usw.) Merkmale. Im Gegensatz zur Phänetischen Systematik wird aber meist nicht der Versuch unternommen, die Merkmalsabstufungen direkt als Gradmesser der genealogischen Verwandtschaft heranzuziehen, sondern der Übereinstimmungsgrad an evolutionär abgeleiteten („apomorphen") Merkmalen dient als Maß für den Verwandtschaftsgrad. Welches Gewicht die einzelnen Merkmale für das Aussehen der Organismen haben, ist bei dieser Art von Verwandtschaftsbestimmung völlig unbedeutend. Allein die Tatsache, daß sie apomorphe Merkmale darstellen, betont ihren Wert bei der Bestimmung der genealogischen Verwandtschaft. Denn nur anhand dieser evolutionären Ableitungen, die implizit eine zeitliche Komponente beinhalten, lassen sich beim derzeitigen Wissensstand die phylogenetischen Beziehungen einigermaßen ermitteln (vgl. dazu ELDREDGE & CRACRAFT, 1980; SCHLEE, 1981; HENNIG, 1982; AX, 1984).

Obwohl diese Art von Verwandtschaftsermittlung logisch fundiert erscheint, entstehen ähnlich der phänetischen Systematik in der Praxis größere Schwierigkeiten. Diese beziehen sich nicht so sehr auf die Anzahl der Merkmale. Im Gegensatz zur phänetischen Systematik kann und muß hier sogar eine schrittweise Erhöhung der Zahl der Merkmale mit sinkendem Verwandtschaftsgrad gefordert werden, um auch in den höheren taxonomischen Einheiten Apomorphien feststellen zu können.

Gerade der schrittweise Aufbau anhand der „Synapomorphien" ist für ein phylogenetisches System besonders charakteristisch.

Der wirkliche Nachteil liegt in der Feststellungsmöglichkeit von apomorphen Merkmalen, die nicht nur bei rezenten Organismen auf Schwierigkeiten stößt (vgl. dazu die Kriterien bei AX, 1984), sondern auch die fossilen Objekte lassen keine eindeutige Bestimmung von Apomorphien zu (vgl. JANVIER, 1984). Ein Einwand liegt darin begründet, daß nicht die Einzelorganismen, sondern Gruppen von Organismen evoluieren. Daher sind innerhalb von Gruppen mit sehr nahe verwandten Individuen keine apomorphen Merkmale festzustellen. Somit können als Basis der Klassifikation nur diese „speziellen" Gruppen von nahe verwandten Organismen herangezogen werden, welche dann Evolution in den Merkmalen zeigen. Erst zwischen diesen Gruppen ist eine Wertung der Merkmale hinsichtlich Apo- oder Plesiomorphien möglich.

Damit erhebt sich aber die Frage, ob es über das gesamte Organismenreich solche Gruppen gibt, die dann als „Individuen" und Objekte der weiterführenden Klassifikation dienen können. Darauf soll im Kapitel über die Klassifikationsobjekte etwas näher eingegangen werden.

Dieses Problem könnte sich aber von selbst lösen, wenn in Zukunft die „genealogische" Verwandtschaft von den evoluierten Merkmalen abgekoppelt wird, und eine direktere Bestimmung des verwandtschaftlichen Zusammenhanges, wie er beispielsweise durch die Molekulargenetik ermittelt werden könnte, möglich ist. Dann kann auf die Einzelorganismen als Objekte der Klassifikation zurückgegriffen werden. Anschließend müßte jedoch eine Überprüfung der Konsistenz über die gesamte Klassifikation erfolgen, denn nur dann ist die Entstehung von „natürlichen" (= nicht willkürlichen) Klassensystemen gewährleistet.

Eine Abkoppelung der apomorphen Merkmale von ihrer genealogischen Rolle wird in der sogenannten „transformierten" Kladistik explizit gefordert (vgl. PLATNICK, 1979). Damit aber ändert sich der Charakter dieser Klassifikationseigenschaft und tendiert in Richtung einer phänetischen Verwandtschaft mit bevorzugter Betonung der evolutionären Komponente (vgl. CHARIG, 1982), wobei aber die einzelnen Merkmale einer relativ einfachen Gewichtung (apomorph oder nicht apomorph bzw. „specified" und „general") unterliegen. Ob diese Vorgangsweise aber den oben gezeigten Vorstellungen der „evolutionären" Systematiker an eine Gewichtung morphologischer Merkmale voll gerecht wird, ist stark anzuzweifeln, da hier besonders die Korrelationen zwischen den Merkmalen, der unterschiedliche Informationsgehalt und die verschiedenen Evolutionsraten nicht berücksichtigt werden.

Abschließend soll bemerkt werden, daß in beiden Fällen von Klassifikationseigenschaften, auf denen die Systeme der Organismen basieren, sehr wohl zwischen der abstrakten Eigenschaft und der Methodik, wie man diese Eigenschaft ermittelt, zu unterscheiden ist. Beim derzeitigen Kenntnisstand basiert die Methodik in beiden Fällen auf

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

einer Vielzahl von Merkmalen, nur werden diese unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet und gewertet.

2. Klassensysteme

a) Struktur der Systeme

Daß sich Organismen in Klassen unterschiedlichen Homogenitätsgrades aufteilen lassen, ist das Grundprinzip des Systems der Organismen und der Biologischen Systematik. Doch wie sehen diese Klassen aus und in welcher Beziehung stehen sie zueinander?

Aus der Geschichte der Biologischen Systematik wissen wir, daß Gruppen von Organismen als „natürlich" angesehen wurden, wenn sie hinsichtlich bestimmter Eigenschaften homogen waren. Solche elementaren Gruppen ließen sich wiederum klassifizieren, indem einander „ähnliche" Gruppen zusammengefaßt wurden. Diese Erkenntnis gipfelte schließlich in einem hierarchischen Klassensystem, das erstmals von LINNE (1758) formuliert wurde, der aber keine Begründung für die hierarchische Struktur des Systems gab.

Es ist erstaunlich, daß trotz der revolutionären Erkenntnisse in der Systematik dieses hierarchische System beibehalten wurde, wobei naturgemäß durch den enormen Kenntniszuwachs eine Aufstockung der Kategorienzahl erfolgen mußte. Es stellt sich nun die Frage, ob dieses vor annähernd mehr als zweihundert Jahren aufgestellte Klassensystem den tatsächlichen Gegebenheiten gerecht wird.

Wenn man die allgemeinen Kriterien einer Klassifikation betrachtet, dann kann die Struktur der Klassensysteme nur auf den Klassifikationseigenschaften beruhen. Man muß zuerst analysieren, in welcher Form die Interdependenzen zwischen den Objekten der Klassifikation bestehen, um anhand dieser Zusammenhänge feststellen zu können, welche Klassenstrukturen überhaupt induziert werden.

Im Kapitel über die Grundlagen der Klassifikation wurde die besondere Struktur eines hierarchischen Klassensystems hervorgehoben. Sie besteht darin, daß ein Objekt nicht Element verschiedener Klassen sein kann. Die hierarchische Klassenstruktur ist außerdem eine Sonderform disjunkter Systeme, die zusätzlich durch die Überordnung von Klassen ausgezeichnet ist.

Betrachten wir nun die erste Klassifikationseigenschaft, die genealogische Verwandtschaft. Durch die Verwandtschaft aller Organismen untereinander ist die Kontinuität dieser Eigenschaft gewährleistet, der unterschiedliche Verwandtschaftsgrad ermöglicht die Voraussetzung für eine hierarchische Klassenstruktur. In welcher Form bestehen aber die Beziehungen zwischen den Objekten der Klassifikation, den Organismen? Aus der Fortpflanzungsbiologie und Vererbungslehre weiß man, daß es innerhalb der Organismen zwei Formen von Verwandtschaft gibt, die auf den unterschiedlichen Arten der Fortpflanzung, nämlich asexuell oder sexuell, beruhen. Die meisten vielzelligen Organismen zeichnen sich

durch sexuelle Fortpflanzung aus. Damit ist aber ihre Verwandtschaft nicht so eindeutig, wie es bei der asexuellen Fortpflanzung der Fall ist. Hier verläuft die Vorfahren-Nachkommen-Beziehung in einer Richtung. Durch diese Präordnung entstehen schon innerhalb der Gruppen mit engstem Verwandtschaftsgrad rein hierarchische Strukturen (vgl. dazu LEUSCHNER, 1973). Ein Organismus mit sexueller Fortpflanzung besitzt aber zwei direkte Vorfahren, deren Erbgut er zu gleichen Prozentsätzen übernimmt. Da diese Relationen ebenfalls gerichtet sind, entstehen innerhalb der Gruppe von „nahe verwandten" Einzelindividuen bestenfalls quasihierarchische Strukturen, wie gleich an einem Beispiel demonstriert wird. Obwohl die Eltern eines Individuums unterschiedlichen, homogenen und verwandtschaftlich deutlich getrennten Familienverbänden (im klassifikatorischen Sinne sind dies Klassen) angehören können, ist der Nachkomme ein Mitglied beider Familienverbände und somit ein Element zweier Klassen.

Aber auch wenn wir zu den oben erwähnten Gruppen von Organismen übergehen, welche die Einheiten der Evolution sind (Biospezies und verwandte Begriffe), und diese als Objekte der Klassifikation auf der Basis der genealogischen Verwandtschaft ansehen, ist die Vorfahren-Nachkommen-Beziehung (Stammart-Tochterarten) bei vielen mehrzelligen Organismen gleichfalls nicht eindeutig. Besonders unter den höheren Pflanzen und Pilzen, im hohen Maß auch bei den einzelligen Organismen treten immer wieder Hybridisierungen auf. Damit zeigt eine Tochterart direkte Verwandtschaft nicht nur zu einer Stammart, sondern sie weist den gleichen Verwandtschaftsgrad (= Homogenitätsgrad) zu zwei Stammarten auf. Somit kann auch in den Fällen der Hybridisierung eine Art zwei unterschiedlichen Artverbänden, nach der konventionellen LINNEschen Hierarchie als Gattungen bezeichnet, angehören.

Es ist aber bemerkenswert, daß mit steigendem Heterogenitätsgrad innerhalb der Klassifikation der Organismen, in diesem Fall bedeutet es einen geringeren genealogischen Verwandtschaftsgrad, Hybridisierungen zwischen den Klassen kaum auftreten, was jedoch bei weniger hoch organisierten Organismen, wie es die Einzeller sind, insbesondere aber bei den Prokaryonten zu überprüfen wäre. Damit soll belegt werden, daß ein System der Organismen, das auf der genealogischen Verwandtschaft beruht, in seiner Struktur keiner Hierarchie, sondern einer Quasihierarchie entspricht, wobei Klassenüberlappungen besonders in Bereichen mit hohem Homogenitätsgrad (Artniveau und darunter) aufscheinen. Innerhalb solcher Klassen wurden in der Systematik schon vor der Entwicklung der Evolutionstheorie Gruppen von Organismen mit annähernd gleichem und sehr hohem Homogenitätsgrad erkannt und definiert. Da die Abstufungen in der quasihierarchischen Struktur unterhalb des Artniveaus jedoch nicht einheitlich sind und somit eine Bildung von Kategorien (= natürliche Äquivalenzklassen) unmöglich ist, haben sich unterschiedliche Bezeichnungen entwickelt. Unter diesen Voraussetzungen sind die verschiedenen und unklar definierten Begriffe wie

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Subpopulation, Population, Unterart, Rasse, Art und Superspezies zu verstehen (vgl. MAYR, 1975).

Nachdem gezeigt wurde, daß eine Quasihierarchie die gegebene Struktur eines „Phylogenetischen Systems" ist, soll nun anhand der zweiten Klassifikationseigenschaft, der „morphologischen Verwandtschaft" die Struktur des „Phänetischen Systems" überprüft werden. Ähnlichkeiten im Erscheinungsbild der Organismen führen zu homogenen Gruppen, darauf basierten und beruhen noch heute zum Großteil die Systeme der Organismen. Innerhalb dieser Gruppe („Typologische Spezies" im weitesten Sinn) sind die Relationen zwischen den Individuen symmetrisch, dies bedeutet formal, daß

$$O_k R O_l \rightarrow O_l R O_k$$

gilt. Eine Hierarchie müßte in diesem Homogenitätsbereich jedoch, analog zum „Phylogenetischen System", auf einer Halbordnung der Relationen (zur Begriffbildung vgl. SCHADACH, 1971) beruhen. Worin also läßt sich eine hierarchische Struktur oberhalb dieser Basalgruppen, die in sich keine hierarchische Struktur aufweisen, begründen?

Zur Beantwortung dieser Frage muß man auf die Erkenntnisse der Morphologie zurückgreifen. Wie bereits weiter oben ausgeführt, beruht ein wesentlicher Teil einer Merkmalsausbildung auf seinem phylogenetischen Erbe, die Beziehung ist aber keinesfalls eindeutig. Daneben gibt es aber noch weitere Faktoren, welche die Ausbildung eines Merkmals bewirken. Es sind dies einerseits funktionelle Faktoren, andererseits Regelmechanismen, die wesentlichen Einfluß auf die Merkmalsausprägungen haben (vgl. SEILACHER, 1970; THOMAS, 1979).

Untersucht man die einzelnen Faktoren, dann zeigt es sich, daß die Funktion sicherlich Basis einer hierarchischen Struktur sein kann, da sich die Lebensformtypen gleichfalls zu übergeordneten Einheiten zusammenschließen lassen. Individuen oder Organismengruppen mit unterschiedlichem genetischen Erbe beanspruchen oft gleiche ökologische Nischen und entwickeln dementsprechend auch Merkmale bzw. gestalten sie dermaßen um, daß sie den ökologischen Anforderungen entsprechen (z. B. Flügel bei Vögeln, Fledermäusen und Insekten). Da die gleiche Merkmalsausprägung bei genetisch unterschiedlichen Gruppen auftreten kann, wäre bei reinen funktionellen Merkmalen die Struktur des Klassensystems der Organismen mit den Klassenstrukturen, wie sie eine Klassifikation der ökologischen Nischen ergibt, identisch. Ob diese jedoch den Anforderungen einer Hierarchie gerecht werden, ist gleichfalls anzuzweifeln. Auch hier scheint eine Quasihierarchie die adäquate Struktur eines Systems der ökologischen Nischen zu sein.

Über den zweiten Faktor, die epigenetischen Grundlagen, ist noch zu wenig bekannt, um Aussagen über die Form der Zusammenhänge zwischen Gruppen von Organismen treffen zu können. Für den Faktor der phylogenetischen Verwandtschaft wurde bereits oben die Form der Zusammenhänge zwischen den Objekten und Gruppen von Organismen klargelegt.

Aus diesen Überlegungen läßt sich, insbesondere wegen der Unkenntnis der epigenetischen Grundlagen, nur ein vorläufiger Schluß ziehen:

Da die Erscheinungsbilder von Organismen auf der Vererbbarkeit von Merkmalen beruhen, ist auch beim „Phänetischen System" eine Quasihierarchie die vorgegebene Klassenstruktur. Sie kann noch zusätzlich durch funktionelle Merkmale, die eine weitere quasihierarchische Struktur induzieren, einen höheren Komplexitätsgrad insbesondere in den Bereichen mit hohen Homogenitätsgraden erreichen.

b) Darstellung der Systeme

Nachdem die Struktur des „Phänetischen" und „Phylogenetischen" Systems ermittelt wurde, es handelt sich in beiden Fällen um Quasihierarchien, verbleibt das Repräsentationsproblem. In welcher Form lassen sich diese Klassensysteme darstellen bzw. wie kann man den Informationsgehalt eines solchen Systems möglichst vollständig weitergeben? Vom formalen Standpunkt betrachtet handelt es sich dabei wiederum um Abbildungen, wobei das Klassensystem der Organismen ein empirisches Relativ ist. Dieses soll nun anschaulich wiedergegeben werden. Hierzu liefert unter anderem die Graphentheorie Mittel, indem sie den Anforderungen an eine solche Abbildung, die in diesem Fall isomorph sein muß, d. h. alle Relationen und Objekte sind aus der Abbildung eindeutig in das empirische Relativ rückführbar, möglichst gerecht wird. Es handelt sich dabei meist um einen gerichteten Graphen in Form eines Baumes. Ein solcher Graph wird in der angelsächsischen Literatur vorurteilsfrei als „tree" bezeichnet, in der Klassifikation hat sich dafür der Ausdruck „Dendrogramm" durchgesetzt. In einem solchen Dendrogramm kennzeichnen die Verzweigungspunkte jenen Grad an Homogenität, bei dem eine Klassenbildung erfolgt. Nur die Enden der Verzweigungen, die Astspitzen, sind dabei als die Objekte anzusehen. Wenn man diese auf einer horizontalen Linie (= Abszisse) anordnet, dann entsteht durch die hierarchische Klassenbildung das Bild eines verkehrten Baumes (vgl. Abb. 2, 4, 5). Es ist wichtig zu betonen, daß auf der „Ordinate" allein die Homogenitäts- oder Heterogenitätsgrade, jedoch keine Objekte aufscheinen. Mit steigenden Werten der Ordinate erhöht sich auch der Grad an Heterogenität in den Eigenschaften innerhalb der Klassen. Man spricht in diesen Fällen von einer „indizierten" Hierarchie (vgl. BOCK, 1974). Aber auch die Quasihierarchie läßt sich in Form eines Dendrogrammes darstellen, das aber keinem idealen Baum entspricht, da bei steigendem Homogenitätsgrad neben den Verzweigungen auch „Zusammenwachsungen" auftreten können (vgl. Abb. 2). Innerhalb der Hierarchien und Quasihierarchien gibt es als Spezialform die binäre Hierarchie bzw. Quasihierarchie, in der jede Klasse nur zwei sogenannte „Nachfolgerklassen" enthält. Besonders für die „Phylogenetische Systematik" ist dies von Bedeutung, da von einigen Vertretern dieser Richtung eine solche Klassenstruktur nicht nur angenommen, sondern sogar gefordert wird (vgl. WILLMANN, 1985). Dendrogramme,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die sich dichotom oder polytom verzweigen, bezeichnet man in der Biologischen Systematik als „Kladogramme" Ein dichotomes Kladogramm als Darstellungsform der phylogenetischen Verwandtschaft basiert auf den Überlegungen, daß neue evolutive Einheiten stets durch Aufspaltungen, die aber nur zwei Nachfolgegruppen zulassen, entstehen. Durch diesen Modus wird es möglich, zwei Gruppen miteinander zu vergleichen und deren Verwandtschaftsgrad anhand der Übereinstimmung apomorpher Merkmale zu ermitteln. Die Begründung der Dichotomie erfolgt somit nicht anhand empirisch entwickelter Belege für eine solche Struktur, sondern sie stützt sich allein auf die praktische Ermittlung des Verwandtschaftsgrades, sie ist somit als Methodik zu werten (vgl. HENNIG, 1966). Besonders von Seiten der Paläontologie ist es erwiesen, daß die Bildung evolutiver Einheiten auch durch Abspaltung oder durch eine netzförmige Entwicklung von Populationen und somit gleichzeitiger Entstehung mehrerer Gruppen erfolgen kann (vgl. SYLVESTER-BRADLEY, 1977).

Ein Teil der Vertreter der „Phylogenetischen Systematik", zu der auch deren Begründer, W. HENNIG zu zählen ist, verwechselt überhaupt ein Dendrogramm, das auf der „phylogenetischen Verwandtschaft" als Klassifikationseigenschaft basiert, mit einem Stammbaum (= Phylogramm). In einem solchen Phylogramm werden dann Verzweigungspunkte als Objekte gedeutet. Welchen Sinn jedoch diese Verzweigungspunkte in einer indizierten Hierarchie, die in Form eines Dendrogrammes aufscheint, tatsächlich haben – nämlich als Homogenitätsgrade, bei denen Klassenbildung erfolgt – wurde bereits oben genauestens angeführt (vgl. dazu auch NELSON & PLATNICK, 1981).

Ein hierarchisches System läßt sich nicht nur in Form eines Dendrogramms darstellen, es gibt auch andere Methoden der Repräsentation (vgl. CHARIG, 1982). Die älteste ist gleichzeitig die für eine Klassifikation im allgemeinen Sinn und insbesonders für eine Typisierung die gebräuchlichste, nämlich die Belegung von Klassen mit Namen. Die Namensgebung ist für die Begriffsbildung besonders wichtig, eine Typisierung ist mit ihr unmittelbar verknüpft.

Wenn ein hierarchisches System in Form einer Struktur aus Namen und Begriffen abgebildet wird, dann muß auch aus dieser Struktur die Rückführbarkeit der Objekte und ihrer Relationen gewährleistet sein. Dies bedeutet, daß ein System, das auf Beziehungen von Namen und Begriffen beruht, zum empirischen Klassensystem der Organismen isomorph sein muß.

Ein solches System ist die von LINNE entwickelte Hierarchie. Die einzelnen Abstufungen innerhalb dieses Systems werden als Kategorien bezeichnet, wobei innerhalb einer Kategorie eine Klasse mehrere Klassen der Kategorie mit niedrigerem Heterogenitätsgrad beinhaltet.

Nicht nur für ein rein hierarchisches System scheint diese Form der Repräsentation geeignet, auch eine Quasihierarchie läßt sich durch die reine Benennung der Kategorien und ihrer Klassen ausdrücken. Ein

Element bzw. eine Klasse könnte dabei sehr wohl zu zwei oder mehr Klassen der übergeordneten Kategorie gezählt werden, es müßte nur diese zusätzliche Information explizit aufscheinen.

c) Natürliche Kategorien

Ein Haupteinwand gegen die LINNEsche Hierarchie besteht darin, daß in ihr Kategorien auftreten, die einen bestimmten Rang innerhalb des Systems anzeigen. Solche Kategorien müssen, um vergleichbar zu sein, Äquivalenzklassen darstellen, d. h. sie besitzen den gleichen Homogenitätsgrad. Zwar können innerhalb der Hierarchie Äquivalenzklassen bei jedem Homogenitätsgrad festgestellt werden, die Hauptfrage ist jedoch, ob diese Kategorien „natürliche" Einheiten oder nur willkürliche Einteilungen sind, wie es von den meisten Systematikern angenommen wird (vgl. MAYR, 1975). Die einzige Ausnahme wäre die taxonomische Art, sie allein soll eine „natürliche" Kategorie sein.

Wie aber läßt sich die „Natürlichkeit" der Kategorien nachweisen und überprüfen? Hierzu müssen die Regeln der allgemeinen Klassifikation in Erinnerung gerufen werden. Dort wurde festgestellt, daß Klassen dann „natürlich" sind, wenn innerhalb einer Klasse Homogenität bei gleichzeitiger Heterogenität zwischen den Klassen besteht. Zur Überprüfung der „Natürlichkeit" von Kategorien kann nun die Heterogenität innerhalb der Klassen herangezogen werden. Wenn bei jeder Klassenbildung der Grad an Heterogenität innerhalb der neu zusammengefaßten oder aufgeteilten Klassen bestimmt und dann eine Häufigkeitsverteilung aller Klassenbildungen bzw. -aufteilungen über die gesamte Heterogenitätsskala erfaßt wird, lassen sich aus diesen Verteilungsstrukturen Homogenitäten innerhalb der unterschiedlichen Heterogenitätsgrade bestimmen (vgl. Abb. 2). Nur wenn auf der Skala, welche die Heterogenitäten innerhalb der Klassen anzeigt, Häufungen von solchen Klassenbildungen auftreten, und somit keine kontinuierliche und einheitliche Verteilung (monotone Klassenbildungsrate in Abb. 2) aufscheint, ist man berechtigt, Klassenbildungen mit äquivalenten Heterogenitätsgraden als natürliche Kategorien anzusprechen. Beim Auftreten solcher natürlicher Kategorien lassen sich die Informationen, welche in den Häufigkeitsverteilungen enthalten sind, auf Verteilungskennzahlen, wie z. B. Lageparameter, reduzieren. Diese stehen, abhängig von den Skaleneigenschaften der Klassifikationseigenschaften, zumindest in einer Ordnungsrelation zueinander. Eine solche Rangordnung der einzelnen Kategorien innerhalb der LINNEschen Hierarchie ist für die bislang in Verwendung stehenden Systeme der Organismen charakteristisch (vgl. JARDINE, 1969).

Die Strukturierung des Systems der Organismen in Form von Kategorien kann somit durch eine weitere Klassifikation, die sich auf die Ergebnisse der primären Klassifikation bezieht, überprüft werden. Erst nach einer Bestätigung der Natürlichkeit von Kategorien ließe sich feststellen, ob die Zahl der bislang in Verwendung stehenden Kategorien für

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

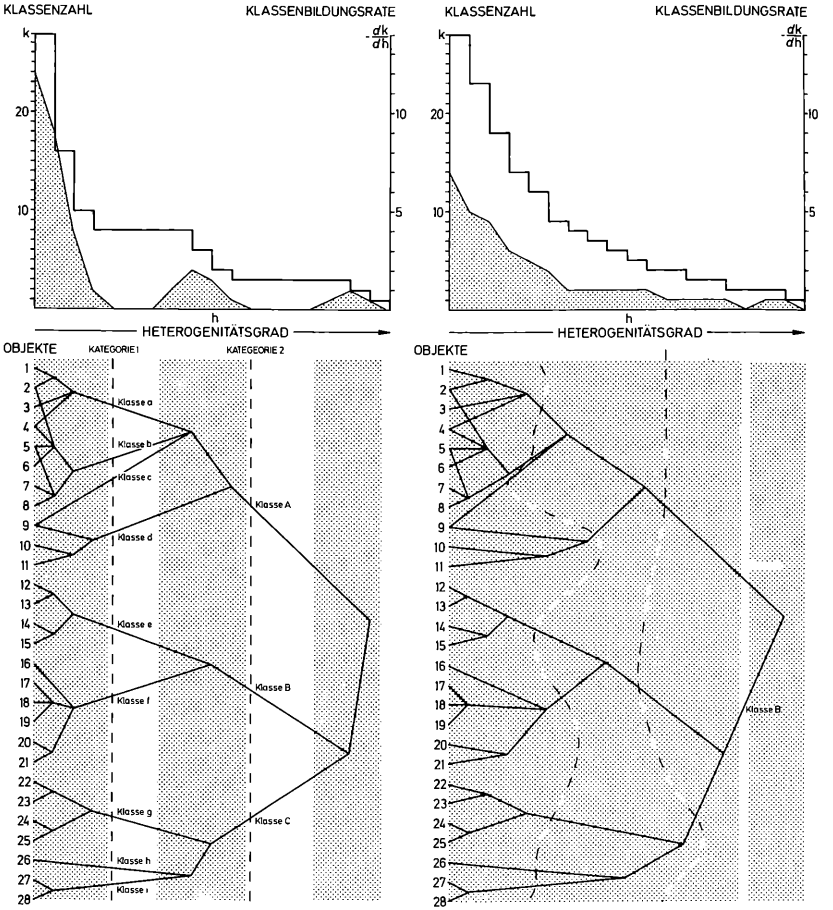

Abb. 2: Hierarchische und quasihierarchische Klassensysteme und deren Darstellungsmöglichkeit in Form von Dendrogrammen. Die beiden Dendrogramme zeigen die gleiche Topologie, wobei die Objekte 1 bis 11 in Klassen mit quasihierarchischer Struktur zusammengefaßt werden, hingegen weisen die Klassensysteme der Objekte 12 bis 28 eine rein hierarchische Struktur auf.

Die Unterschiede zwischen den beiden Dendrogrammen liegen in der natürlichen Kategorienbildung des linken Dendrogramms (Klassen a bis i bzw. Klassen A bis C). Es gibt hier innerhalb der Heterogenitätsskala Bereiche, in denen eine gehäufte Klassenbildung (schraffierte Flächen) auftritt, daneben sind Areale anzutreffen, wo keinerlei Klassen gebildet werden (weiße Bereiche). Dies drückt sich auch in der Klassenbildungsrate (-dk/dh) aus, die in funktioneller Abhängigkeit zum Heterogenitätsgrad steht. In Bereichen ohne Klassenbildung erreicht dieser Differenzialquotient den Wert 0, der Funktionsgraph der Differentialgleichung ist zwar stetig, aber nicht monoton.

Im rechten Diagramm sind bei allen Heterogenitätsgraden Klassenbildungen möglich, somit zeigt auch die Funktion der Klassenbildungsrate einen monotonen Verlauf und erreicht kaum den Wert 0. Die natürlichen Klassen des linken Dendrogrammes weisen im Falle des topologisch analogen rechten Dendrogramms keine einheitlichen Heterogenitätsgrade (strichlierte Linien) auf.

die Erfassung der Klassenstruktur eines Systems der Organismen überhaupt ausreicht.

Bei einem „Phänetischen System" wäre eine Überprüfung dann möglich, wenn die Konsistenz der Klassifikationseigenschaften über die gesamte Klassifikation gewahrt bliebe. Mit den bisher angewendeten Verfahren der Gestaltserfassung, auch wenn sie scheinbar objektiv durchgeführt werden (Numerische Phänetik), ist diese Konsistenz insbesondere durch die ungleiche Zahl von Merkmalen, auf denen die Gestaltsermittlung basiert, wobei deren Gewichtung noch eine zusätzliche Rolle zu spielen vermag (Evolutionäre Systematik), auf keinen Fall gewährleistet. Eine Überprüfung könnte erst dann stattfinden, wenn für das „Phänetische System" einheitliche und konsistente Klassifikationseigenschaften entwickelt werden.

Im Gegensatz dazu ist in einem „Phylogenetischen System" mit der Erfassung verwandtschaftlicher Zusammenhänge durch Übereinstimmungsgrade apomorpher Merkmale ab dem Niveau evoluierender Gruppen (= Arten im weitesten Sinn) die Konsistenz der Klassifikationseigenschaft gegeben.

Anhand eines einfachen Schemas läßt sich zeigen, daß in einem System rezenter Organismen durch das Fehlen verschiedener Zwischenformen (Aussterben von verwandten Gruppen) eine solche „natürliche" Kategorienbildung möglich wäre (vgl. Abb. 3, 4). Solche annähernd zeitgleichen Ereignisse sind in neuester Zeit bekannt geworden und scheinen in der erdgeschichtlichen Literatur als „Mass Extinctions" auf (vgl. SEPKOSKY, 1986). In deren Folge kann es zu einer erhöhten Bildung neuer Formen und Gruppen kommen (Typogenese i. weitesten Sinn, vgl. SCHINDEWOLF, 1950). Damit wären zwar die Voraussetzungen für eine Kategorienbildung gegeben, sie müßten aber bestätigt werden. Schon bei der Untersuchung einiger größerer Gruppen innerhalb des Systems stellte sich heraus, daß in einem „Phylogenetischen System" die bislang verwendeten Kategorien bei weitem nicht ausreichen (vgl. FARRIS, 1976; HENNIG, 1982; AX, 1984). Außerdem wurde ein echter Beweis für deren „Natürlichkeit" bis jetzt noch nicht erbracht.

Zusätzliche Schwierigkeiten entstehen, wenn man die fossilen Organismen in das System einbezieht. Dadurch, daß über die gesamte Erdgeschichte Neubildungen von Organismengruppen in annähernd gleichen Frequenzen stattfanden, ist die Kontinuität in der Klassenbildung gegeben. Somit kann es zu keinen „natürlichen" Klassenbildungen kommen, die Hierarchie dieses Systems ist auf alle Fälle durch eine kontinuierliche Klassenbildung ausgezeichnet (vgl. Abb. 3, 5A). Wenn also tatsächlich die gesamten Organismen, rezent und fossil, bekannt wären, müßte sich dies bei einem Phylogenetischen System in einer gigantischen Zahl von Klassenbildungen in allen Homogenitätsbereichen niederschlagen. Schon bei dem relativ geringen Kenntnisstand, den die Paläontologie auch heute noch über die fossilen Organismen hat, ergeben sich bei der Anwendung der LINNEschen Kategorien oft große

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

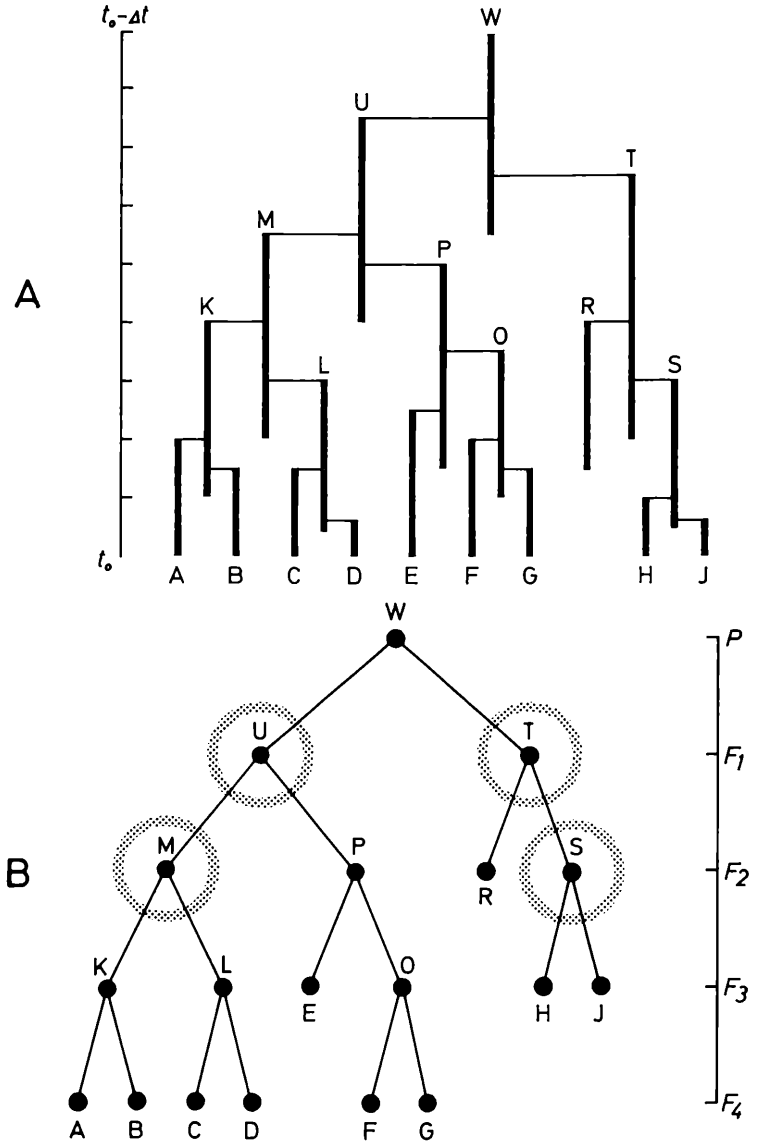

Abb. 3: Darstellung des phylogenetischen Zusammenhanges:

A. Zeitliche Verbreitung und genealogischer Zusammenhang zwischen den taxonomischen Einheiten A bis W. Dieses hypothetische Phylogramm beinhaltet explizit die zeitliche Komponente und kann somit als „Scenarium" angesprochen werden (vgl. HULL, 1979). Aus Gründen der einfachen Darstellung werden stets zwei Nachkommen angenommen. B. Darstellung des genealogischen Zusammenhanges der taxonomischen Einheiten von Abb. A ohne zeitliche Komponente. In dieser als „tree" zu bezeichnenden Darstellungsform (vgl. HULL, 1979) scheinen nur die einzelnen Generationen in ihrer Abfolge auf.

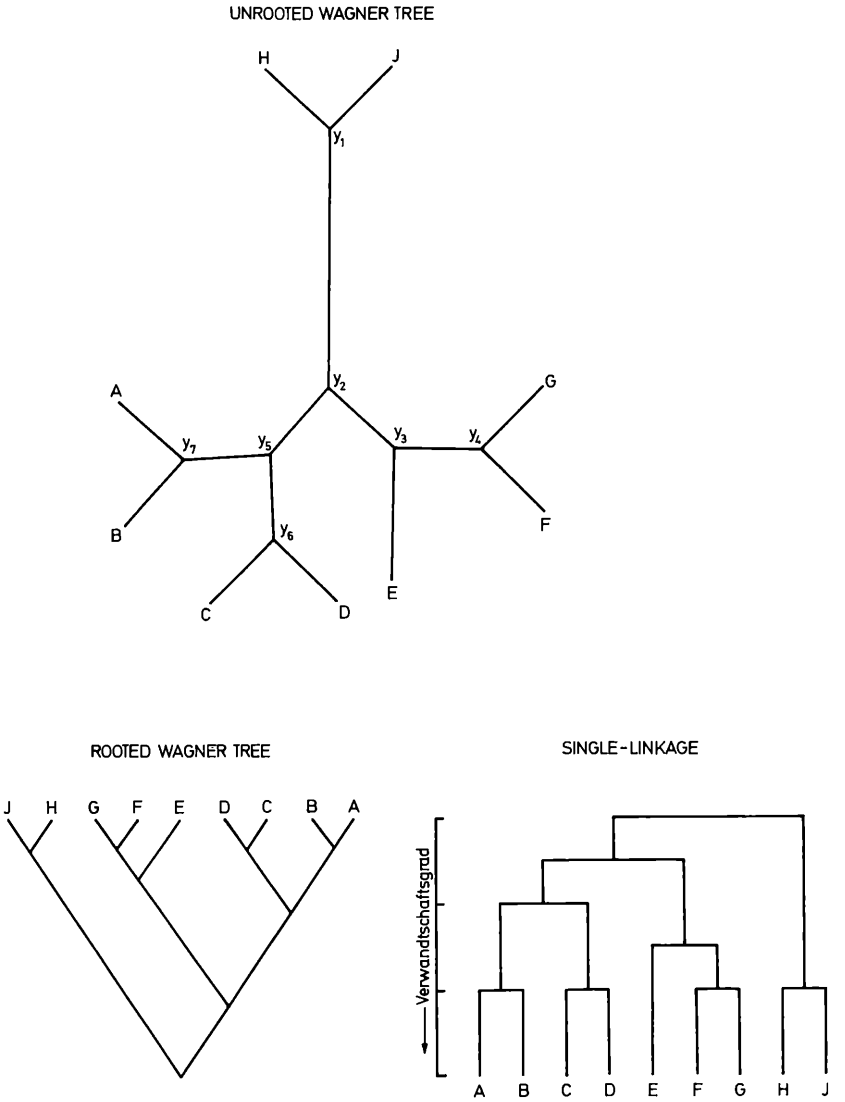

Abb. 4: Darstellung dreier Klassifikationsverfahren anhand des Beispiels von Abb. 3. Es werden nur die taxonomischen Einheiten zum Zeitpunkt t_0 („rezente Formen") klassifiziert. Als Maßeinheit der genealogischen Verwandtschaft dienen die Abstände in den Generationen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

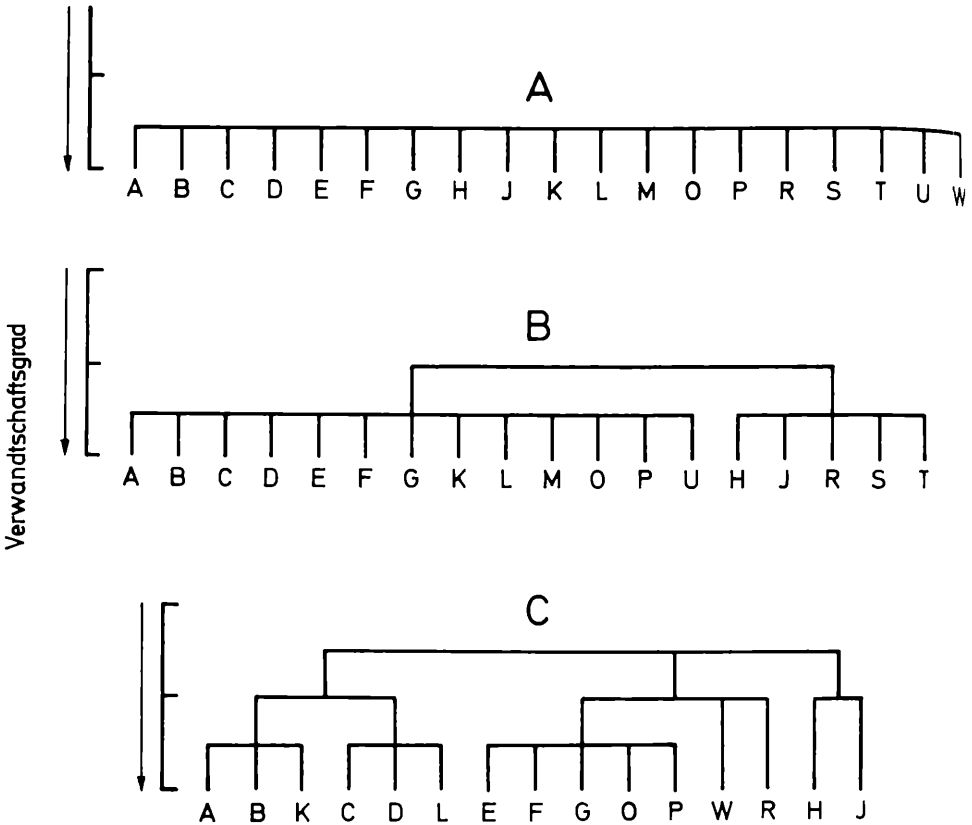

Abb. 5: Entstehung verschiedener Klassensysteme durch die Einbeziehung „fossiler" taxonomischer Einheiten in das Klassifikationsverfahren:

A.

Durch die Einbeziehung aller taxonomischen Einheiten ist keine Klassenbildung möglich.

B.

Durch das Fehlen der „Stammform" (Einheit W, vgl. Abb. 3B) ergibt sich die Möglichkeit einer Klassenbildung in zwei homogene Familienverbände.

C.

Durch das (willkürliche) Fehlen von Zwischenformen (Einheiten M, S, T und U der Abb. 3B) wird ein Klassensystem erreicht, das mit den tatsächlichen phylogenetischen Beziehungen nur entfernte Ähnlichkeit aufweist.

Schwierigkeiten. Diese Problematik scheint in den Systemen einiger Paläontologen explizit auf, wobei als Hilfsbegriff innerhalb der Hierarchie der Ausdruck „Plesion" eingeführt wurde (vgl. PATTERSON & ROSEN, 1977), der keinen kategoriellen Rang festlegt. Ein erweiterter Lösungsvorschlag wurde von WILEY (1981) in Anlehnung an NELSON (1972) gebracht, der die hierarchische Struktur des LINNEschen Systems aufweicht, indem er zusätzliche Informationen in das System einbezieht. Diese bestehen in einer sequenziellen Ablesung gleichrangiger Klassen einer Kategorie, die in Wirklichkeit eine hierarchische Substruktur beinhalten.

Man muß sich also bewußt sein, daß in einem Phylogenetischen System rezenter und fossiler Organismen keine „natürlichen" Kategorien auftreten können, auch aus diesem Grund wäre die LINNEsche Hierarchie für die Darstellung eines solchen Phylogenetischen Systems völlig unzureichend. Aber auch bei einer Beschränkung auf rezente Organismen ist die „Natürlichkeit" der Kategorien des Systems noch nicht vorgegeben, sondern müßte erst einer genauen Überprüfung unterzogen werden.

3. Klassifikationsobjekte

In den bisherigen Ausführungen wurde auf die Klassensysteme und Klassifikationseigenschaften eingegangen. Für eine genauere Analyse verbleiben nur mehr die Objekte der Klassifikation. Auf welchen Elementen der Klassifikation beruht ein System der Organismen?

Bei allen Überlegungen wird immer wieder betont, daß reale Objekte als Elemente eines Systems dienen müssen. Dafür eignen sich beispielsweise die einzelnen Organismen. Durch ihre ungeheure Zahl ist eine Klassifikation, die alle Objekte in die Untersuchung einbezieht, jedoch unmöglich. Als Ausweg bieten sich Stichproben an, von denen dann auf die Grundgesamtheit geschlossen wird. Ein solches Verfahren basiert auf den gleichen Überlegungen, wie sie in der Statistik formal entwickelt wurden. Es sind damit aber auch alle Probleme der Statistik eingebunden, wie beispielsweise das Ziehen von repräsentativen Stichproben. Prinzipiell gilt auch hier der Satz, daß je größer die Stichprobe, desto sicherer ist auch der Schluß auf die Grundgesamtheit.

Besonders „wie" und „wo", bei rezenten Formen auch „wann" die Stichproben entnommen werden, ist in der Biologie und Paläontologie für die Erfassung von Gruppen (Klassen im klassifikatorischen Sinn) mit höchsten Homogenitätsgraden wie z. B. Lokalpopulation, Rasse, Art, Fossilpopulation und so weiter, von großer Bedeutung. Auf diese Problematik kann hier nur in dieser kurzen Form hingewiesen werden.

Bemerkenswert ist, daß durch die Stichprobenentnahme alle empirischen Systeme der Organismen auf Wahrscheinlichkeitsüberlegungen basieren, somit kann es kein deterministisches System der Organismen geben. Jegliches empirisch gewonnene System ist im Grunde stochastisch.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Werden die Einzelorganismen als Objekte der Klassifikation herangezogen, dann erhält man durch die beiden oben angeführten Klassifikationseigenschaften (morphologische oder genealogische Verwandtschaft) zwei verschiedene Klassensysteme. Die Erstellung eines „phänetischen Systems" basiert auf der Gestaltsähnlichkeit zwischen den Einzelorganismen. Anhand dieser Relationen lassen sich besonders innerhalb der vielzelligen Organismen homogene Gruppen mit hohem Ähnlichkeitsgrad erkennen. Infolge ihres gleichmäßigen Auftretens bei fast allen Organismengruppen ist man verleitet, diese Klassen als „natürlich" anzusehen und sie in der LINNEschen Hierarchie als niedrigste Kategorie zu werten. Es erfolgt also eine Gleichsetzung der Einheiten innerhalb der „Art"-Kategorie mit diesen Gruppen. Weil sie wegen ihrer homogenen Merkmalsverteilungen typische Erscheinungsbilder zeigen, kann für sie die Bezeichnung „typologische Arten" Verwendung finden. Hierbei ist unter dem Ausdruck „typisch" nicht der PLATONsche Essentialismus zu verstehen (vgl. MAYR, 1975), sondern eher ein Begriff heranzuziehen, wie er in der vergleichenden Morphologie beispielsweise als „Zentraler Typus" Verwendung findet (vgl. REMANE, 1956).

Man muß sich bewußt sein, daß diese „typologischen Arten", da sie auf Stichprobenuntersuchungen aufbauen, immer stochastische Gruppierungen sind. Über deren Güte können daher nur statistische Kriterien entscheiden.

Ob eine solche „typologische Art" tatsächlich eine „natürliche" Kategorie innerhalb des Systems ist – d. h. es müßte bei allen Arten der gleiche Homogenitätsgrad auftreten – könnte erst durch die im vorigen Kapitel aufgestellten Methoden überprüft werden. Da aber eine Vergleichbarkeit aller Organismen wegen der unterschiedlichsten Merkmalsausbildungen bisher nicht möglich war, man denke an einen Vergleich anhand von Gestaltsähnlichkeit zwischen *Escherichia coli* und *Panthera leo,* fehlt bislang die Basis für einen solchen Nachweis.

In vielen „phänetischen Systemen" werden meist nicht die Einzelorganismen als Objekte der Klassifikation herangezogen, sondern man bezieht sich auf die „Arten" als Elemente einer Klassifikation. Eine auf den typologischen Arten beruhende „phänetische" Klassifikation unterscheidet sich in der Klassifikationseigenschaft nicht von der Klassifikation, die zu den Arten führte. Somit wäre zwar theoretisch die Konsistenz in den Eigenschaften zwischen den beiden Klassifikationen gegeben, praktisch ist sie durch die Verwendung verschiedener Merkmale – entweder zwischen den Arten oder den Äquivalenzklassen mit größerem Heterogenitätsgrad – nicht gewährleistet.

Wenn jedoch anders definierte „Arten", wie beispielsweise die „Biospezies", als Objekte eines „phänetischen Systems" (zu dem auch das „Evolutionäre System" zu rechnen ist) herangezogen werden, dann unterscheidet sich die Klassifikation, die zu den Arten führte, in ihrer Eigenschaft, der genealogischen Verwandtschaft, grundlegend von der

weiterführenden Klassifikation. Damit ist überhaupt keine Konsistenz in den Eigenschaften gegeben. Daraus folgt der Schluß, daß bei der Erstellung eines „phänetischen Systems", das auf den Arten als Klassifikationsobjekte beruht, für diese Basalgruppen ein „typologisches" Artkonzept anzuwenden ist.

Ein phylogenetisches System basiert auf der „genealogischen Verwandtschaft" als Klassifikationseigenschaft. Nach den heute gängigen Methoden der Verwandtschaftsfeststellung durch apomorphe Merkmale können die einzelnen Organismen nicht als Grundlage der Klassifikation dienen, da nur die Organismengruppen evoluieren. Nun stellt sich aber die Frage, ob es solche Gruppen, die einen einheitlichen Ähnlichkeitsgrad in der Genealogie aufweisen, tatsächlich gibt. Nimmt man gezwungenermaßen von den apomorphen Merkmalen Abstand, dann müssen andere Kriterien für die Ermittlung des Verwandtschaftsgrades innerhalb der Organismengruppen gelten. Zieht man beispielsweise die Fortpflanzung als Kriterium für die Verwandtschaftsermittlung heran, dann kann es allein durch die Tatsache, daß es innerhalb der Organismen infolge des unterschiedlichen Fortpflanzungsmodus zwei Arten der Verwandtschaft, nämlich Stamm- und Netzverwandtschaft (vgl. SUDHAUS, 1984) gibt, keine Äquivalenzklassen und keine natürliche Kategorienbildung über alle Organismen geben, die allein eine Gleichstellung der taxonomischen mit der biologischen Art rechtfertigen würde. Da sich der Begriff der „Biospezies" jedoch nur auf die Netzverwandtschaft bezieht, ist er für einen Großteil der Organismen nicht anwendbar und ermöglicht aus diesem Grund keine „natürliche" Gruppenbildung. Gleiches gilt für die „Time-Biospecies" (BONDE, 1977), die von einigen Kladistikern als Element eines „phylogenetischen" Systems herangezogen wird.

Wenn aber der Modus der Fortpflanzung für die Definition der Verwandtschaft keinerlei Bedeutung hat, wie es bei einem „evolutionären" (SIMPSON, 1951; WILEY, 1978) oder „ökologischen" (VAN VALEN, 1976) Artkonzept der Fall wäre, die beide explizit nur das Vorfahren-Nachkommenverhältnis mit zusätzlichen, meist phänetischen Kriterien beinhalten, dann ließe sich deren „Natürlichkeit" über das gesamte System überprüfen. Unter diesen Bedingungen könnte sich dann die taxonomische Art tatsächlich auch als natürliche Kategorie erweisen.

Abgesehen von den praktischen Aspekten, wie solche „evolutionäre" oder „ökologische" Arten festgestellt werden können, ergibt sich der Vorteil, daß ein „phylogenetisches System", welches auf diesen Einheiten aufbaut, von der vorangegangenen Klassifikation, die zu den Arten führte, zwar in der Form der Verwandtschaftsfeststellung, nicht jedoch in der Eigenschaft selbst unterschieden ist. In beiden Klassifikationen dient die „genealogische Verwandtschaft" als Klassifikationseigenschaft, deren Konsistenz bleibt bewahrt. Dies bedeutet, daß analog zu den Aussagen über die „typologischen Arten" in einem „phänetischen" System die Einheiten, auf denen ein „phylogenetisches" System basiert, „evolutionäre" oder „ökologische" Arten sein müssen. Es wäre ein Paradoxon, wenn ein

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

phylogenetisches System auf Einheiten begründet wäre, die „phänetisch" ermittelt wurden.

Alle diese Aussagen gelten im weit höheren Maße auch für Klassifikationen, die auf den Zwischenergebnissen einer vorangegangenen Klassifikation, welche höhere Heterogenitätsgrade aufweisen, wie Familien, Ordnungen usw., beruhen. Abgesehen davon, daß zuerst die Vergleichbarkeit dieser Einheiten gewährt sein müßte (Äquivalenzklassen), wäre es widersinnig, würde man die Konsistenz in den Eigenschaften nicht bewahren. Das heißt, phänetisch festgestellte kategorielle Einheiten dürfen nicht als Basis eines phylogenetischen Systems dienen und umgekehrt.

Nach diesen Ausführungen verbleibt nur noch die Überlegung, ob es nicht doch ein System gibt, das beide Aspekte, sowohl phylogenetische als auch phänetische Verwandtschaft, im gleichen Maße beinhaltet. Auf diese Problematik soll im abschließenden Kapitel kurz eingegangen werden.

Das Evolutionäre System

In den bisherigen Ausführungen erfolgte eine Klärung der Unterschiede zwischen den phylogenetischen und phänetischen Systemen. Das sogenannte „Evolutionäre System" wurde dabei als Sonderform eines „phänetischen Systems" mit verschieden gewichteten Merkmalen betrachtet. Da in den bisherigen Ausführungen eine Begründung für diese unterschiedliche Gewichtung nicht wiederspruchsfrei gegeben werden konnte, erhebt sich die Frage, ob nicht doch eine formal einwandfreie Definition des „Evolutionären Systems" möglich ist.

Im Gegensatz zum rein phylogenetischen System, das sich allein auf die Genealogie als Klassifikationseigenschaft bezieht, und zum phänetischen System, welches wiederum explizit nur die Gestalt bzw. das Erscheinungsbild als Kriterium gewertet wissen möchte, bezieht sich ein evolutionäres System in der bisherigen Anwendung auf keine klar definierten Eigenschaften. Zum Großteil beruht es zwar auf der Gestaltsähnlichkeit der Organismen, an den Merkmalen sind ja evolutive Vorgänge nachzuweisen, möchte aber hin und wieder auch den phylogenetischen Aspekt wegen der „Natürlichkeit" des Systems stärker in den Vordergrund rücken, wobei aber bislang keine Regel gefunden wurde, wann und in welchem Ausmaß den phylogenetischen und wann den phänetischen Aspekten größere Bedeutung zukommt. Diese Inkonsequenzen empfinden sogar die vehementesten Verfechter eines solchen Systems als Mangel (vgl. MAYR, 1975; RIDLEY, 1986).

In den allgemeinen Regeln für eine Klassifikation wurde festgestellt, daß nicht nur eine, sondern auch mehrere Eigenschaften simultan zur Klassifikation von Objekten herangezogen werden können. Bislang wurden die beiden singulären Eigenschaften „genealogische" und „morphologische" Verwandtschaft für sich allein als Kriterien der Klassi-

fikation betrachtet. Was ergibt sich nun aus einer Verbindung dieser beiden Eigenschaften, wäre dies nicht etwa die Grundlage für die Erstellung eines „Evolutionären Systems"?

Rein formal ist gegen diese Überlegung nichts einzuwenden, es entstehen aber wesentliche Probleme in der Bewertung der Intensität, mit der diese Eigenschaften einzubinden sind. Schon bei der phänetischen Verwandtschaft wurde darauf hingewiesen, daß ihre Bestimmung auf einer Fülle von Merkmalen beruht, denen gleiches oder verschiedenes Gewicht beigemessen wird. Dasselbe Gewichtungsproblem besteht nun hier zwischen den beiden übergeordneten Klassifikationseigenschaften.

Eine gleiche Gewichtung ist mit allen Problemen verknüpft, auf die schon oben hingewiesen wurde, wie beispielsweise Differenzen in der Skalierung, im Informationsgehalt usw. Unterschiedliche Gewichtungen lassen sich aber nur schwer begründen, abgesehen davon, daß die beiden Klassifikationseigenschaften in einer Abhängigkeit voneinander stehen, die zwar bewiesen ist, deren Form und Intensität jedoch von Gruppe zu Gruppe stärkeren Schwankungen unterliegt.

Wollen wir uns dieses Gewichtungsproblem anhand eines Beispiels vor Augen führen. Als Elemente der Klassifikation werden höhere kategoriale Einheiten genommen, die allen Biologen und Paläontologen wohl vertraut sind. Zwischen den systematischen Schulen entzündet sich der Streit immer wieder an der Stellung der Reptilien, Vögel und der Säugetiere im System der Wirbeltiere. Diese rein phänetische und von der evolutionären Systematik bevorzugte Gruppierung soll hier jedoch nicht Verwendung finden, sondern als Einheiten der verschiedenen Klassifikationen mögen folgende Gruppen dienen, von denen vorausgesetzt wird, daß sie Äquivalenzklassen (sowohl phylogenetisch als auch phänetisch) seien:

1. Testudinata
2. Rhynchocephalia
3. Squamata
4. Crocodilia
5. Palaeognathae
6. Neognathae
7. Marsupialia
8. Placentalia

Es handelt sich dabei um rezente Organismengruppen, deren Phylogenie durch paläontologische Belege verhältnismäßig gut dokumentiert ist. An ihnen können leicht die Verschiedenheiten in den Systemen demonstriert werden.

Ein phylogenetisches System ist in diesem Fall nicht auf die Feststellung von apomorphen Merkmalen angewiesen, sondern der genealogische Verwandtschaftsgrad läßt sich relativ genau paläontologisch belegen. Als Maß für die genealogische Verwandtschaft wird die zeitliche Distanz zu jenem erdgeschichtlichen Zeitpunkt genommen, bei

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dem der vermutlich letzte gemeinsame Vorfahre (im Sinne einer Organismengruppe) der oben genannten Einheiten auftritt. Eine Ähnlichkeitsmatrix (Tabelle 2a), die auf paarweisen Vergleichen zwischen den Gruppen basiert, führt unter Anwendung einer einfachen Gruppierungsmethode (Single-Linkage-Verfahren) zu jenem Dendrogramm, das in Abb. 6 dargestellt ist. Es sei hier nochmals betont, daß dieses Beispiel wegen der Unvollständigkeit in den paläontologischen Belegen den tatsächlichen Verwandtschaftsgrad nur annähernd wiederzugeben vermag.

Tabelle 1: Kodierungsschema der Merkmale für eine numerisch-phänetische Klassifikation der rezenten Amnioten. Den Gruppen wurde jene Merkmalsausprägung zugewiesen, die bei der überwiegenden Mehrheit der Vertreter anzutreffen ist.

Schläfenöffnungen	anapsid	synapsid	diapsid
	1	0	0
	0	1	0
	0	0	1
Unterkiefer	komplex	einfach	
	0	1	
Zähne	vorhanden	nicht vorhanden	
	0	1	
Vorderextremität	ursprünglich	modifiziert	
	0	1	
Phalangenzahl der Hinterextremität	vollständig	verringert	
	0	1	
Zahl der Halswirbel	variabel	konstant	
	0	1	
After- und Geschlechtsöffnung	vereint	getrennt	
	0	1	
Hautbedeckung	Schuppen	Federn	Haare
	1	0	0
	0	1	0
	0	0	1
Geburtsmodus	Oviparie	Viviparie	
	0	1	
Körpertemperatur	Heterothermie	Homoeothermie	
	0	1	

Tabelle 2: Auf das Intervall [0,1] normierte Ähnlichkeits-(Distanz-)Matrizen.

a) Matrix der normierten phylogenetischen Distanzen. Die Zeitpunkte der Aufspaltung (Daten aus ROMER, 1966, und KUHN, 1965) wurden nach SNELLING (1985) chronologisch eingeordnet.

	Testud.	Rhynch.	Squamata	Crocod.	Palaeogn.	Neogn.	Mars.	Plac.
Testudinata	0	.968	.968	.968	.968	.968	1	1
Rhynchocephalia		0	.903	.935	.935	.935	1	1
Squamata			0	.935	.935	.935	1	1
Crocodilia				0	.774	.774	1	1
Palaeognathae					0	.419	1	1
Neognathae						0	1	1
Marsupialia							0	.306
Placentalia								0

b) Matrix der phänetischen Distanzen (siehe Tabelle 1). Diese Distanzen wurden durch die Umrechnung 1-SMC (Simple Matching Koeffizient) gewonnen.

	Testud.	Rhynch.	Squamata	Crocod.	Palaeogn.	Neogn.	Mars.	Plac.
Testudinata	0	.463	.463	.463	.707	.707	.845	.845
Rhynchocephalia		0	0	0	.655	.655	.802	.802
Squamata			0	0	.655	.655	.802	.802
Crocodilia				0	.655	.655	.802	.802
Palaeognathae					0	0	.655	.655
Neognathae						0	.655	.655
Marsupialia							0	0
Placentalia								0

c) Distanzmatrix aus den Matrizen für die phylogenetische und phänetische Distanz. Durch die einfache Aufsummierung erfolgt eine gleiche Gewichtung der beiden Klassifikationseigenschaften.

	Testud.	Rhynch.	Squamata	Crocod.	Palaeogn.	Neogn.	Mars.	Plac.
Testudinata	0	.715	.715	.715	.838	.838	.923	.923
Rhynchocephalia		0	.452	.468	.795	.795	.901	.901
Squamata			0	.468	.795	.795	.901	.901
Crocodilia				0	.699	.699	.901	.901
Palaeognathae					0	.210	.828	.828
Neognathae						0	.828	.828
Marsupialia							0	.153
Placentalia								0

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

d) Distanzmatrix aus den Matrizen für die phylogenetische und phänetische Distanz. Aus der Verdopplung der Werte für die phänetischen Distanzen resultiert die ungleiche Gewichtung der Klassifikationseigenschaften.

	Testud.	Rhynch.	Squamata	Crocod.	Palaeogn.	Neogn.	Mars.	Plac.
Testudinata	0	.631	.631	.631	.794	.794	.900	.900
Rhynchocephalia		0	.301	.311	.748	.748	.868	.868
Squamata			0	.311	.748	.748	.868	.868
Crocodilia				0	.694	.694	.868	.868
Palaeognathae					0	.140	.770	.770
Neognathae						0	.770	.770
Marsupialia							0	.102
Placentalia								0

Aus diesem Dendrogramm würde sich nach der LINNEschen Hierarchie und unter Anwendung einer von HENNIG (1966) vorgeschlagenen zeitlichen Rangzuordnung der Kategorien folgendes System ergeben:

Classis:			Sauropsida	
	Subclassis:		Anapsida	
		Ordo:		Testudinata
	Subclassis:		Diapsida	
	Infraclassis:		Lepidosauria	
		Ordo:		Rhynchocephalia
		Ordo:		Squamata
	Infraclassis:		Archosauria	
		Supraordo:		„Crocodilia“
		Ordo:		Crocodilia
		Supraordo:	Aves	
		Ordo:		Palaeognathae
		Ordo:		Neognathae
Classis:			Mammalia	
		Ordo:		Marsupialia
		Ordo:		Placentalia

Schon dieser Ausschnitt des Systems der Organismen zeigt, daß sich die (Quasi-)Hierarchie eines Phylogenetischen Systems mit den bislang gebräuchlichen Namen nicht vollständig erfassen läßt (vgl. Supraordo: „Crocodilia“).

Diesem soll nun ein System gegenübergestellt werden, das allein auf der Gestaltsähnlichkeit basiert. Wegen der Komplexität der Merkmale fanden hier rein qualitative Merkmale Verwendung, denen durch eine ausgeglichene Kodierung ungefähr gleiches Gewicht zukommt. Nebenbei läßt sich demonstrieren, welcher Informationsverlust mit dieser einfachen Kodierung qualitativer Merkmale verbunden ist: Indem das Merkmal Unterkiefer in zwei Ausprägungen, nämlich „komplex“ oder „einfach“ aufgeteilt wird, geht damit nicht nur die unterschiedliche Zahl und Form der Unterkieferelemente verloren, auch die Ausbildungen des

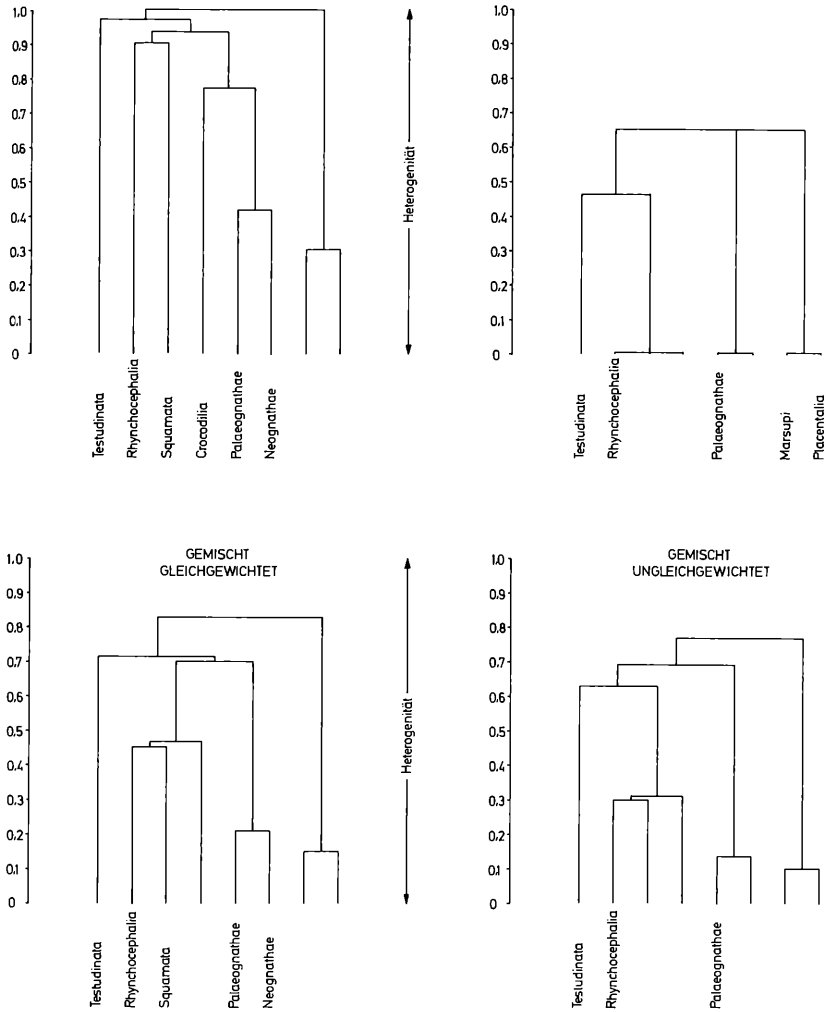

Abb. 6: Dendrogramme, die auf den Ähnlichkeits-(Distanz-)Matrizen der Tabelle 2 beruhen und mittels des Single-Linkage-Klassifikationsverfahrens gewonnen wurden.

Kiefergelenkes (primär und sekundär) und des damit verbundenen komplexen Mittelohres bleiben unberücksichtigt.

Welche Merkmale herangezogen und wie sie kodiert wurden, geht aus der Tabelle 1 hervor. Als Ähnlichkeitsmaß fand der Simple-Matching-Koeffizient Verwendung (vgl. SNEATH & SOKAL, 1973), der die Erstellung einer Ähnlichkeitsmatrix (Tabelle 2b) ermöglichte. Aus

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dieser Matrix wurde wieder ein Dendrogramm ermittelt (Abb. 6), welches sich in das folgende hierarchische Namensschema transferieren läßt:

Classis:		Reptilia	
Subclassis:		Anapsida	
	Ordo:		Testudinata
Subclassis:		Diapsida	
	Ordo:		Rhynchocephalia
	Ordo:		Squamata
	Ordo:		Crocodilia
Classis:		Aves	
	Ordo:		Palaeognathae
	Ordo:		Neognathae
Classis:		Mammalia	
	Ordo:		Marsupialia
	Ordo:		Placentalia

Die mehr oder minder zufällige Auswahl der Merkmale führte zu einem System, das mit der bislang gepflogenen Einteilung der phänetischen und evolutionären Systematik konform geht. Phylogenetische Schlußfolgerungen, wie sie von einem evolutionären System jedoch gefordert werden, können aus dem obigen System kaum gezogen werden.

Ein theoretisch fundiertes „evolutionäres System" könnte nun auf einer Kombination beider Klassifikationseigenschaften beruhen. Da in den oben angeführten Beispielen die Ähnlichkeiten in beiden Eigenschaften quantitativ erfaßt wurden, ergibt sich eine leichte Kombination mit einer zusätzlichen Gewichtungsmöglichkeit. Die einfache Aufsummierung der normierten Eigenschaftsdifferenzen entspricht einer gleichen Gewichtung und ist einer quantitativen Ähnlichkeitsbestimmung mit Hilfe der Manhattan-Distanz (vgl. SNEATH & SOKAL, 1973) gleichzusetzen. Die normierte Ähnlichkeitsmatrix (Tabelle 2c) kann durch die oben erwähnten Klassifikationsverfahren in das Dendrogramm der Abb. 6 abgebildet werden, welches sich in das folgende Namensschema überführen läßt:

Classis:			Sauropsida		
Subclassis:			Anapsida		
	Ordo:				Testudinata
Subclassis:			Diapsida		
Infraclassis:				Sauromorpha	
	Supraordo:				Lepidosauria
	Ordo:				Rhynchocephalia
	Ordo:				Squamata
	Supraordo:				Archosauria
	Ordo:				Crocodilia
Infraclassis:				Aves	
	Ordo:				Palaeognathae
	Ordo:				Neognathae
Classis:			Mammalia		
	Ordo:				Marsupialia
	Ordo:				Placentalia

Aus diesem System sind aber weder die phylogenetischen noch die phänetischen Beziehungen eindeutig rückführbar, wie dies in den beiden anderen Systemen der Fall war, wo jede Beziehung für sich vollinhaltlich zum Ausdruck kommt. Außerdem mangelt es an einer Begründung, warum die beiden Eigenschaften mit gleichem Gewicht in die Klassifikation eingehen, insbesondere da sie nicht, wie hier in diesem Schema angenommen, voneinander unabhängig sind.

Es könnte jede mögliche Gewichtung herangezogen werden, die dann zu unterschiedlichen Systemen führt. Das Spektrum bewegt sich somit von einem Extrem (keine phänetische Gewichtung = phylogenetisches System) zum anderen (keine phylogenetische Gewichtung = phänetisches System), dazwischen sind alle Gewichtungsfaktoren denkbar.

Als Beispiel möge ein System dienen, bei dem der phänetischen gegenüber der phylogenetischen Verwandtschaft das doppelte Gewicht beigemessen wird. Auch hier wurde die Ähnlichkeit mit einer Manhattan-Distanz bestimmt. Ähnlichkeitsmatrix und Dendrogramm sind aus Tabelle 2d und Abb. 6 ersichtlich, das Klassensystem hat in der LINNEschen Hierarchie dann folgendes Aussehen:

Classis:		Sauropsida		
	Subclassis:		Reptilia	
		Infraclassis:		Anapsida
			Ordo:	Testudinata
		Infraclassis:		Diapsida
		Supraordo:		Lepidosauria
			Ordo:	Rhynchocephalia
			Ordo:	Squamata
		Supraordo:		Archosauria
			Ordo:	Crocodilia
	Subclassis:		Aves	
			Ordo:	Palaeognathae
			Ordo:	Neognathae
Classis:		Mammalia		
			Ordo:	Marsupialia
			Ordo:	Placentalia

Obwohl die Klassifikationsverfahren der beiden zuletzt angeführten Systeme analog zu den beiden ersten gleichfalls Konsistenz und Eindeutigkeit aufweisen, verbleibt das Problem, wie sich eine objektive Gewichtung durchführen läßt, bzw. auf welchem Weg man zu den Gewichtungsfaktoren gelangt. Darüber hinaus können die einzelnen Eigenschaften, aus denen sich die Gesamteigenschaft ergibt, nicht direkt rückgeführt werden.

Schlußbetrachtung

Zusammenfassend kann bemerkt werden, daß verschiedene Systeme der Organismen den Anspruch auf „Natürlichkeit" erheben können. Die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Differenzen zwischen ihnen werden durch die unterschiedlichen Klassifikationseigenschaften, nach denen ein System der Organismen erstellt wird, hervorgerufen. Die phänetische und phylogenetische Verwandtschaft sind als Klassifikationseigenschaft eindeutig definierbar, wobei die Gestalt der Organismen, ihr Erscheinungsbild, das auffälligere Charakteristikum ist und somit auch primär als Klassifikationseigenschaft Verwendung fand. Das Problem bei den phänetischen Klassifikationen besteht ganz allein in der adäquaten Erfassung des Erscheinungsbildes, um eine objektivierbare Grundlage für den Vergleich aller Organismen zu ermöglichen. Die bislang gepflogene Aufgliederung der Gestalt in Merkmale, die im Falle der numerischen Phänetik einer mehr oder minder gleichen Gewichtung unterliegen, dürfte eine zu einfache Lösung sein, insbesondere da durch diesen Modus der Gestaltserfassung die Korrelationen zwischen den Merkmalen in den meisten Fällen unberücksichtigt bleiben (vgl. BLACKITH & REYMENT, 1971). Neuere Methoden der Morphometrie (vgl. BOOKSTEIN et al., 1985) könnten den Weg zu einer objektiven Lösung dieses Problems weisen. In jedem Fall werden aber die phylogenetischen Zusammenhänge mißachtet, obwohl gerade die mit der Phylogenese verbundenen evolutionären Vorgänge für die Diversität der Erscheinungsbilder von Organismen verantwortlich sind. Aus diesen Überlegungen resultiert auch die Verwendung der genealogischen Zusammenhänge von Organismengruppen als Klassifikationseigenschaft. Ein rein phylogenetisches System besitzt jedoch den Nachteil, daß es wiederum die unterschiedlichen Evolutionsraten nicht zum Ausdruck bringt. Aus diesem Grund wurde die Evolution selbst als Klassifikationseigenschaft gefordert (vgl. BOCK, 1977). Es erhebt sich aber die Frage, in welcher Form die Evolution als Vergleichsmaßstab herangezogen werden kann. Im Gegensatz zur Gestalt und Abstammung lassen sich allein mit der Evolution nur schwer Ähnlichkeiten zwischen Organismengruppen ausdrücken. Was könnte beispielsweise der Satz

Die Gruppe A ist hinsichtlich der Evolution ähnlicher der Gruppe B als der Gruppe C

bedeuten?

Um diese Frage zu beantworten, muß man zuerst definieren, was unter dem Begriff der Evolution eigentlich zu verstehen ist. Wenn man darunter die Entwicklung der Gestalt (allgemeiner Merkmale) von Organismen im Laufe ihrer Phylogenese (vgl. SEDLAG & WEINERT, 1987) versteht, dann handelt es sich bei der Evolution um einen Vorgang (Prozeß); sie steht somit im Gegensatz zur Abstammung und zur Gestalt, die beide einen Zustand ausdrücken. Allein ein Zustand eignet sich jedoch als Vergleichsbasis und somit als Eigenschaft für eine Klassifikation. Somit scheidet die Evolution als Klassifikationseigenschaft aus.

Weiters zeigt es sich, daß bei gleichbleibenden (konstanten) Evolutionsraten ein System, das auf den Gestalten beruht, tatsächlich auch die genealogischen bzw. phylogenetischen Beziehungen ausdrücken könnte. Gerade die unterschiedlichen Evolutionsraten bewirken jedoch

die Inkongruenz der beiden Systeme. Da phänetische Systeme allein auf den Gestalten beruhen, die durch unterschiedliche Evolutionsraten hervorgerufen wurden, stellen sie „per se" auch „evolutionäre" Systeme dar. Der Streit zwischen der numerischen Phänetik und der traditionellen evolutionären Systematik reduziert sich somit auf den Modus der Gestaltserfassung. Hieraus resultieren aber bei einer Zerlegung der Gestalt in einzelne Merkmale die unterschiedlichen Ansichten über deren Gewichtung. Bislang wurden mehrere Gewichtungsmöglichkeiten vorgeschlagen, wobei sich eine phylogenetische Gewichtungsmethodik in der numerischen Phänetik (vgl. CAIN & HARRISON, 1960) nicht durchgesetzt hat. Dagegen scheint die Wertung nach spezifizierten und generellen Merkmalen, wie sie in der „transformierten" Kladistik Verwendung findet, ein annehmbares Konzept zu sein. Der Nachteil besteht darin, daß zwar die Evolution, die zu den spezifizierten Merkmalen führt, implizit als Gewichtungsfaktor aufscheint, die Unterschiede in den Evolutionsraten durch diese einfache Gewichtung jedoch wiederum unberücksichtigt bleiben. Ein phylogenetisches System und ein System, das durch die „transformierte" Kladistik erreicht wird, unterscheiden sich zwar grundlegend in den theoretischen Überlegungen, durch die heute in Verwendung stehende sehr ähnliche Klassifikationsmethodik („Übereinstimmungsgrade" an Apomorphien bzw. spezialisierten Merkmalen) führen sie aber notgedrungen zu den gleichen Klassensystemen.

Eine Lösung, wie in ein phänetisches (evolutionäres) System eine zusätzliche phylogenetische Gewichtung einzubringen ist, könnte die oben erwähnte Kombination der Klassifikationseigenschaften sein, wobei dann als objektiver Gewichtungsfaktor der Grad an Korrelation zwischen den Eigenschaften dienen könnte. Davon unberührt bleiben jedoch auch in diesem Falle der Kombination die Probleme der einzelnen Eigenschaften, wie beispielsweise die Erstellung eines universellen Kriteriums zur Gestaltserfassung oder die Determinierung von apomorphen Merkmalen bei der phylogenetischen Verwandtschaftsermittlung.

Somit kann abschließend festgestellt werden, daß je nach den Anforderungen, die man an ein System stellt, unterschiedliche Klassifikationen durchzuführen sind, die dann zu den erwünschten Systemen der Organismen führen. Für ein universelles System der Organismen, das auf genealogischen und phänetischen Klassifikationseigenschaften gemeinsam aufbaut, müssen die theoretischen Grundlagen einer objektiven Gewichtung erst entwickelt werden.

Dank

Der vorliegende Artikel stellt eine Zusammenfassung von vier Vorträgen dar, die an der Universität Wien innerhalb zweier Seminarreihen über den „Sinn und Zweck der biologischen Systematik" in den Jahren 1986 und 1987 gehalten wurden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Den Kollegen G. HASZPRUNAR, Prof. F. EHRENDORFER und M. FISCHER soll gedankt werden, da ihre Diskussionsbeiträge wesentlich zu dieser kritischen Betrachtungsweise beitrugen.

Auch die Gespräche mit Prof. T. ITO während eines Aufenthaltes am SETO Marine Biological Laboratory waren in dieser Hinsicht sehr befruchtend.

Die umfangreichsten Diskussionen über Probleme der Kladistik und der allgemeinen Theorie einer Klassifikation wurden mit den Kollegen J. GREILHUBER, M. HUDEC und R. WYTEK geführt, die auch die kritische Durchsicht des Manuskripts vornahmen.

Literatur

ABBOTT, L. A., BISBY, F. A. & ROGERS, D. J. (1985): Taxonomic Analysis in Biology. – XIII + 336 S. (Columbia University Press), New York.

AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. – 349 S. (Gustav Fischer), Stuttgart – New York.

BLACKITH, R. E. & REYMENT, R. A. (1971): Multivariate Morphometrics. – IX + 412 S. (Academic Press), London – New York.

BOCK, H. H. (1974): Automatische Klassifikation. – 480 S. (Vandenhoeck & Ruprecht), Göttingen – Zürich.

BOCK, W. J. (1973): Philosophical foundations of classical evolutionary classification. – Syst. Zool., 22, 375–382, Lawrence.

BOCK, W. J. (1977): Foundations and methods of evolutionary classification. – In HECHT, M. K., GOODY, P. C. & HECHT, B. M. (eds.): Major Patterns in Vertebrate Evolution, 851–895 (Plenum), New York.

BOCK, W. J. (1978): Comments on Classifications as Historical Narratives. – Syst. Zool., 27, 362–364, Lawrence.

BONDE, N. (1977): Cladistic classification as applied to vertebrates. – In HECHT, M. K., GOODY, P. C. & HECHT, B. M. (eds.): Major Patterns in Vertebrate Evolution, 741–804 (Plenum), New York – London.

BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., ELDER, R. L., HUMPHRIES, J. M., Jr., SMITH, G. R. & STRAUSS, R. E. (1985): Morphometrics in Evolutionary Biology. – 250 S. (Academy Natural Sciences), Philadelphia.

BUNGE, M. (1967): Scientific Research. – 2 vols., (Springer), Berlin – Heidelberg – New York.

CAIN, A. J. & HARRISON, G. A. (1960): Phyletic Weighting. – Proc. Zool. Soc. London, 135, 1–31, London.

CHARIG, A. J. (1982): Systematics in Biology: A Fundamental Comparison of some Major Schools of Thought. – In JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E. (eds.): Problems of Phylogenetic Reconstruction. – 363–440 (Academic Press), London.

DARWIN, CH. (1859): On the origin of species by means of natural selection. – London. Deutsch von CARUS, V. J. der 6. englischen Auflage, 592 S., Stuttgart 1876.

ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J. (1980): Phylogenetic Patterns and the Evolutionary process. – 349 S. (Columbia University Press), New York.

FARRIS, J. S. (1976): Phylogenetic classification of fossils with recent species. – Syst. Zool., 25, 271–282, Lawrence.

GHISELIN, M. T. (1975): A radical solution to the species problem. – Syst. Zool., 23, 536–544, Lawrence.

GRIFFITHS, G. C. D. (1974): On the foundation of biological systematics. – Acta Biotheoretica, 23, 85–131, Leiden.

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

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – XIII + 263 S. (University of Illinois Press), Urbana – Chicago – London.

HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. – 246 S. (Pareys Studientexte), Berlin – Hamburg.

HOHENEGGER, J. (1981): Numerische Klassifikation von Individuen und Merkmalsnomierung. – Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 15–72, Wien.

HULL, D. (1979): The Limits of Cladism. – Syst. Zool., 28, 416–440, Lawrence.

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

HUXLEY, J. (1942): Evolution. The Modern Synthesis. – 645 S. (Georg Allen and Unwin), London.

JANVIER, P. (1984): Cladistics: theory, purpose and evolutionary implications. – In POLLARD, J. W. (ed.): Evolutionary theory: paths into the future. – 39–75 (Wiley & Sons), Chichester.

JARDINE, N. (1969): A logical basis for biological classification. – Syst. Zool., 18, 37–52, Lawrence.

JARDINE, N. & SIBSON, R. (1971): Mathematic Taxonomy. – XVIII + 286 S. (Wiley & Sons), London – New York.

JONES, S. B. & LUCHSINGER, A. E. (1986): Plant Systematics. – XIII + 512 S. (McGrawhill), New York.

KUHN, O. (1965): Die fossilen Vögel. – 42 S. (Öben), Krailling bei München.

KUMMER, B. (1980): Lokomotion der Wirbeltiere. – In SIEWING, R. (ed.): Lehrbuch der Zoologie, 3. Auflage, 910 S. (Gustav Fischer), Stuttgart – New York.

LEUSCHNER, D. (1973): Numerische Taxonomie und algebraische Struktur. – Biom. Z., 15, 271–275, Berlin.

LEUSCHNER, D. (1974): Einführung in die numerische Taxonomie. – 139 S. (Gustav Fischer), Jena.

LINNE, K. v. (1758): Systema Naturae. – Faksimile der 10. Auflage, 824 S., London 1956.

MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – 370 S. (Paul Parey), Hamburg – Berlin.

MAYR, E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. – XXI + 766 S. (Springer), Berlin – Heidelberg.

NELSON, G. J. (1972): Phylogenetic relationship and classification. – Syst. Zoology, 21, 87–91, Lawrence.

NELSON, G. & PLATNICK, N. (1981): Systematics and Biogeography. – XI + 567 S. (Columbia University), New York.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

OESER, E. (1974): System Klassifikation Evolution. – X + 158 S. (Braumüller), Wien – Stuttgart.

OPITZ, O. (1980): Numerische Taxonomie. – 191 S. (Gustav Fischer), Stuttgart.

PATTERSON, C. (1982): Morphological Characters and Homology. – In JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E. (eds.): Problems of Phylogenetic Reconstruction. – 21–74 (Academic Press), London.

PATTERSON, C. & ROSEN, D. E. (1977): Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 158, 81–172, New York.

PFANZAGL, J. (1968): Theory of Measurements. – (Physica), Würzburg.

PLATNICK, N. I. (1979): Philosophy and the transformation of Cladistics. – Syst. Zool., 28, 537–546, Lawrence.

POPPER, K. (1959): Logic of scientific discovery. – 480 S. (Basic Books), New York.

REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – VI + 364 S. (Akademische Verlagsgesellschaft), Leipzig.

RIDLEY, M. (1986): Evolution and Classification. – 201 S. (Longman), London – New York.

RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. – 372 S. (Paul Parey), Hamburg – Berlin.

ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. – IX + 468 S. (University Chicago Press), Chicago.

ROSEN, D. E. (1984): Hierarchies and history. – In POLLARD, J. W (ed.): Evolution theory: paths into the future. – 77–97 (Wiley & Sons), Chichester.

SCHADACH, D. J. (1971): Biomathematik II. – 113 S., WTB (Akademie Verlag), Berlin.

SCHINDEWOLF, O. H. (1950): Grundfragen der Paläontologie. – 506 S. (Schweizerbart), Stuttgart.

SCHLEE, D. (1981): Grundsätze der phylogenetischen Systematik (Eine praxisorientierte Übersicht). – Paläont. Z., 55, 11–30, Stuttgart.

SCOTT, D. & SUPPES, P (1958): Foundational aspects of theories of measurement. – Journ. Symbolic Logic, 23, 113–128, Groningen.

SEDLAG, U. & WEINERT, E. (1987): Biogeographie, Artbildung, Evolution. – Wörterbücher der Biologie, 333 S. (Gustav Fischer), Jena.

SEILACHER, A. (1970): Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. – Lethaia, 3, 393–396, Oslo.

SEPKOSKI, J. J. Jr. (1986): Phanerozoic Overview of Mass Extinction. – In RAUP, D. M. & JABLONSKY, D. (eds.): Patterns and Processes in the History of Life. – Dahlem Konferenzen, Life Sciences Research Report, 36, 277–295 (Springer), Berlin – Heidelberg – New York.

SIMPSON, G. G. (1951): The Species Concept. – Evolution, 5, 285–298, Lawrence.

SIMPSON, G. G. (1961): Principles of Animal Taxonomy. – XII + 247 S. (Columbia University), New York.

SNEATH, P. H. & SOKAL, R. R. (1973): Numerical Taxonomy. – XV + 573 S. (Freeman), San Francisco.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

SNELLING, N. J. (ed.) (1985): The Chronology of the Geological Record. – 343 S. (Blackwell Scientific Publications), Oxford – London – Edinburgh.

SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A. (1963): Principles of Numerical Taxonomy. – 359 S. (Freeman), San Francisco.

SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (1977): Biostratigraphical Tests of Evolutionary Theory. – In KAUFFMAN, E. G. & HAZEL, J. E. (eds.): Concepts and Methods of Biostratigraphy. – 41–64 (Dowden, Hutchinson and Ross), Stroudsburg (Pennsylvania).

SUDHAUS, W. (1984): Artbegriff und Artbildung in zoologischer Sicht. – Zeitschr. zool. System. Evolutionsforschung, 22, 234–263, Hamburg – Berlin.

THOMAS, R. D. K. (1979): Morphology, Constructional. – In FAIRBRIDGE, R. W & JABLONSKI, D. (eds.): The Encyclopedia of Paleontology. – 482–487 (Dowden, Hutchinson and Ross), Stroudsburg (Pennsylvania).

VALEN, L. M. VAN (1976): Ecological species, multispecies, and oaks. – Taxon, 25, 233–239, Utrecht.

WILEY, E. O. (1978): The evolutionary species concept reconsidered. – Syst. Zool., 27, 17–26, Lawrence.

WILEY, E. O. (1981): Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. – XV + 439 S. (Wiley & Sons), New York.

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

ZIEGLER, R. (1973): Typologien und Klassifikationen. – In ALBRECHT, G., DAHLHEIM, H. J. & SACK, F. (eds.): Soziologie, Sprache, Bezug zur Praxis, Verhältnis zu anderen Wissenschaften. – 11–47 (Westdt. Verlag GesmbH), Köln – Opladen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1988/89

Band/Volume: 197

Autor(en)/Author(s): Hohenegger Johann

Artikel/Article: Klassifikation von Organismen und das "Natürliche" System. 135-181