

Was ist das natürliche System? Überlegungen zum Begriff des biologischen Systems im Zeitalter der Molekularphylogenetik*)

Manfred A. FISCHER

Dank den molekulargenetischen Methoden, die seit den 90er-Jahren des vorigen Jahrhunderts auch für Fragestellungen der Biosystematik verwendet werden, ist stärkere Bewegung in die Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Pflanzensippen, der Phylogenie und der Evolutionsprozesse einerseits und deren Abbildung im „natürlichen“ System, damit in der Taxonomie, andererseits gekommen. Von einem kurzen Rückblick auf die Geschichte der Pflanzensystematik ausgehend, werden in diesem Beitrag heute aktuelle Prinzipienfragen der Biosystematik anhand botanischer Beispiele behandelt. Die Diskrepanz zwischen einem phänetischen und einem phylogenetischen System ist schon seit langem evident, und das Bestreben der Biosystematik war es schon immer, von einem auf bloßen Ähnlichkeiten basierenden, phänetischen System, das als nicht natürlich angesehen wird, zu einem phylogenetischen zu gelangen, das vielfach als das natürliche System gilt. Nun betrachtet die Kladistik ihr System als das phylogenetische. Der traditionellen Systematik verpflichtete Skeptiker der Kladistik stoßen sich jedoch daran, dass dieses kladistisch-phylogenetische System keine paraphyletischen Taxa zulässt und auf diese Weise der Evolution, d. h. dem Entstehen innovativer Sippen nicht gerecht wird. Diese Diskrepanz zwischen einem streng phylogenetischen, nämlich kladistischen System einerseits und einem stärker phänetisch und zugleich traditionell orientierten, evolutionären System andererseits wird damit immer offenkundiger, deren Bewältigung in der Biosystematik immer drängender. Evolution ist im Wesentlichen nicht (nur) Deszendenz, sondern vor allem Entstehung neuer Merkmale (Eigenschaften). Patrokladistische Systematik kombiniert die beiden Aspekte. Die aktuelle Diskussion, ob Paraphyla Taxa sind oder nicht, beschreitet insofern einen Irrweg, als ihr die traditionelle Forderung nach einem einzigen natürlichen System zugrunde liegt. Evolution und Phylogenese ist zweierlei, beides zusammen aber ein komplexes, mehrdimensionales Geschehen, das prinzipiell nicht in einem linearen, eindimensionalen System hinreichend abgebildet werden kann. Ein evolutionäres System, das sich an Organisationsniveaus („Grades“) orientiert, wäre deshalb eine notwendige Ergänzung zum phylogenetischen System. An einigen Beispielen des aktuellen Systems der Angiosperm Phylogeny Group (APG) werden Fortschritte und Problematik der gegenwärtigen Pflanzensystematik gewürdigt und diskutiert, wobei auf den Gegensatz Phylogenetik vs. Evolution aufmerksam gemacht wird.

FISCHER M. A., 2012: Which one is the natural system? Reflections on the concepts of biological systems in the age of molecular systematics.

Thanks to “molecular” methods, used since the 1990s in biosystematics, discussions have increased on the relationships between plant taxa, phylogeny and evolution on the one hand and their representation in taxonomy and within a “natural” system on the other hand. Beginning with a look back on the history of systematics, principles of current botanical taxonomy are discussed. Discrepancies between a phenetic and a phylogenetic system have long been evident, and biosystematics has always tried to avoid considering superficial similarities. Since Charles DARWIN, the aim of taxonomy has been a system based on phylogeny. Cladistics claim to have achieved the methodology to produce this natural system, which is considered equivalent to the phylogenetic one. Scepticists of cladistics, beholden to traditional systematics, criticize that cladistics does not allow paraphyletic entities to be considered as taxa, arguing that evolution is thus neglected, i.e. evolutionary innovation is not adequately expressed by any cladistic system. Modern research data on molecular phylogenetics and the current DNA-based Angiosperm Phylogeny Group system (APG III) show many incongruencies to the traditional and largely phenetic system. This increases the conflict between cladistic-phy-

*) Meinem Freund Univ.-Doz. Dr. Franz SPETA zum 70. Geburtstag herzlich gewidmet.

logenetic and phenetic-evolutionary systems and methods. As a consequence, efforts are being made to bridge both approaches. This paper argues that phylogeny means descent and is thus in contrast to evolution, meaning innovation. Though patroclyadistics shows a method to combine both, it seems questionable whether contradictory principles can constitute a consistent system. Probably, the objective of systematics to construct a unique natural system needs revision: Evolution is complex and multidimensional, and systematics aiming at reflecting the diversity of organisms as a result of evolution must arrive at two different systems at least, namely a phylogenetic one on the one hand and an evolutionary one on the other. Only both together could be considered "natural". In some respects and in several cases, paraphyla may represent "organization levels" of evolution, usually called "grades" in contrast to phylogenetic clades. Therefore, the conflict between paraphyletic and monophyletic (= holophyletic) taxa is unnecessary. Though the APG system is appreciated as an important step forward in biosystematic and evolutionary research, several examples demonstrate conflicts between the APG system and evolutionary aspects.

Keywords: APG system, cladistics, cladopatristics, evolution, evolutionary systematics, phenetics, phylogenetics, phylogenetic taxonomy, principles of biosystematics, taxonomy.

Vorbemerkung

Die Diskussion über Prinzipien der Systematik ist in den letzten Jahren aktuell geworden, weil die Bestrebungen der phylogenetischen Systematik, insbesondere der Kladistik, zu Änderungen im Pflanzensystem geführt haben, die deutlich tiefgreifender sind als die stetigen kleineren Änderungen in den Jahrzehnten zuvor. Die ursprünglich naheliegende Sorge, dass die Verwendung „molekularer“ Daten (gemeint sind die Befunde aus der Analyse der DNA¹⁾) die Biosystematik in die Irre führt, hielt angesichts der großen Erfolge und der weltweiten Verwendung dieser Methode nicht lange an. Bei etlichen taxonomischen Streitfragen aufgrund widersprüchlicher „traditioneller“ Befunde wurden und werden die neuen Daten als maßgebliche Entscheidungshilfe willkommen geheißen. Jedoch eröffneten sich andere Problemfelder, so zum Beispiel: Sind die Abweichungen vom bisherigen System tatsächlich Verbesserungen unserer Kenntnisse der Verwandtschaftsverhältnisse? Ist die Kladistik eine der Biosystematik adäquate Methode? Gibt es Alternativen? Ich meine auch, dass in diesem Zusammenhang die Zielsetzung des Pflanzensystems hinterfragt werden muss: Abbildung bloß der Phylogenese oder des gesamten Evolutionsgeschehens? Ist beides zugleich möglich? Oder ist beides doch ohnehin dasselbe?

Die Debatte wird freilich dadurch erschwert, dass – leider auch in Botanikerkreisen – weithin recht mangelhafte Kenntnisse und sogar falsche Ansichten über den Fachbereich Biosystematik und Taxonomie bestehen; ist doch die Taxonomie ein Stiefkind unter den biologischen Teildisziplinen. Gelegentlich bemühe ich mich mit kleinen Beiträgen um Aufklärung (FISCHER 1987, 2000, 2001a, 2008, 2010a, 2010b, 2011). Eines der oft anzutreffenden Missverständnisse ist die Meinung, es gebe jeweils nur ein einziges, nämlich „das“ moderne System, dem man unbedingt folgen müsse, um nicht als hoffnungslos altmodisch oder ignorant zu gelten. Tatsächlich aber bestanden und bestehen immer mehrere Systeme nebeneinander – übrigens stets eine wichtige Anregung für die Forschung. Freilich streben alle Systeme nach demselben Ziel: es soll „natürlich“ sein, und damit ist seit DARWIN gemeint, dass es so weit wie möglich die Evolution abbilden soll, was mit dem Streben nach einem phylogenetischen System gleichgesetzt wird (ob und wie weit

¹⁾ Tatsächlich sind die Befunde etwa der Phytochemie und Biochemie und auch viele der Physiologie ebenfalls molekular, auch wenn sie sich auf ganz andere Moleküle beziehen.

zu Recht, ist hier zu diskutieren). Im vorliegenden Beitrag versuche ich deshalb, etwas weiter auszuholen, damit die aktuellen Probleme und Diskussionen im richtigen Zusammenhang gesehen werden können. Die folgenden Zeilen dienen hauptsächlich der Information darüber, was Pflanzensysteme sind und über die aktuelle Problemlage; sie versuchen nicht unbedingt, zu einer definitiven Entscheidung zu kommen.

Einerseits bemühen sich die Botanik-Lehrbücher und sogar viele Florenwerke (z. B. JÄGER 2011), dem unausweichlich scheinenden Mainstream zu folgen, andererseits werden „antikladistische“ Stimmen, die diese Methodik hinterfragen und kritisieren, immer lauter (z. B. BRIGGS & WALTERS 1997: 389–396, BRUMMIT 2002, 2006, 2008, HÖRANDL 2006, 2007, 2010; zusammenfassendes Review: HÖRANDL & STUESSY 2010). So manche Benützer des Pflanzensystems – Floristen, Ökologen, Naturschützer, angewandte Botaniker, aber auch „reine“ Botaniker – verspüren angesichts dieser Änderungen, die ihr bisheriges botanisches Weltbild stören, ein gewisses Unbehagen, sie begegnen dem „neuen System“ im Gefolge der APG (Angiosperm Phylogeny Group²) 2009) mit Skepsis oder versuchen gar, es zu ignorieren. Als eine solche Stimme sei CULLEN (2011) zitiert, das ist einer der mutigen (oder aufmüpfigen?) Herausgeber der neuen Auflage eines großen gärtnerisch-botanischen Standardwerks (mit Bestimmungsschlüsseln), der sich kein Blatt vor den Mund nimmt und vermutlich auch so mancher Botanikerin und manchem Botaniker aus dem Herzen spricht, während ihn der harte Kern der professionellen und zeitgeistigen Systematiker als traditionalistischen Ignoranten einstufen wird: “Use of this system [MELCHIOR 1964] is no longer tenable, but the editors were loath to accept any of the current labile and uncertainly documented systems (e.g. those developed by the Angiosperm Phylogeny Group) as these are more likely to confuse users of this book rather than help them.”

Wozu biologische Systematik?

Trotz der großen Wandlungen unserer Sicht auf die Organismen, vor allem infolge der Evolutionstheorie, haben sich Aufgabenstellung und Zielsetzung der Systematischen Biologie im Grunde genommen seit LINNÉ weniger stark verändert, als man meinen könnte. Nach wie vor geht es uns nämlich darum, innerhalb der verwirrenden Fülle der so verschiedenen Organismen die Zusammenhänge zu erkennen und dabei zu ergründen, ob hinter dieser kaum überblickbaren Mannigfaltigkeit ein Ordnungsprinzip existiert. Handelt es sich um ein zufälliges Durcheinander oder gibt es Gesetzmäßigkeiten zu entdecken? Wenn ja, welche sind es?

In der konkreten Auseinandersetzung mit der organismischen Vielfalt stand allerdings lange Zeit – und in bestimmter Hinsicht bis heute (was zu erörtern sein wird) – eine ganz andere Zielsetzung im Vordergrund, nämlich eine pragmatische: Es galt, die einzelnen Organismen zunächst einmal kennenzulernen, denn bekanntlich haben viele für den Menschen eine eminent praktische Bedeutung, als Nahrungsmittel, Heilmittel, zur Behausung, Bekleidung und überhaupt für Hilfestellungen verschiedenster Art. Die Nutzung und Domestikation der Pflanzen und Tiere verlangte von Anfang an deren möglichst eingehende Kenntnis. Dies in Erinnerung zu rufen ist wichtig, weil der Biosystematik auch heute oft eine pragmatische Aufgabe zugedacht wird – oder, scharf formuliert: sie für nicht-wissenschaftliche Ziele missbraucht wird (wovon weiter unten die Rede sein wird). Schon den frühen Philosophen war diese pragmatische Sicht jedoch

²) B. BREMER, K. BREMER, M. W. CHASE, J. L. REVEAL, D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS & P. F. STEVENS publizierten das „molekulare“ System erstmals im Jahr 1998.

nicht genug, sie begannen mit der wissenschaftlichen Erforschung der Lebewelt, und das bedeutet, dass es nicht ausreicht, die Organismen zwecks gedanklicher und praktischer Auseinandersetzung mit ihnen bloß zu ordnen und zu benennen. Vielmehr hat sich die Frage erhoben, warum es so viele verschiedene Formen gibt, wie die offensichtlichen Ähnlichkeiten einerseits und die Unähnlichkeiten andererseits zu deuten sind, welches Muster dahinter verborgen oder doch zu erkennen ist.

Nach ersten Ansätzen in der Antike ist diese philosophische oder wissenschaftliche Fragestellung bei uns erst in der beginnenden Neuzeit ernstlich angegangen worden. Dies führte schließlich zur Entdeckung der Evolution und zur heutigen wissenschaftlichen Sicht. Der große schwedische Naturforscher Carolus LINNÆUS – bei uns aufgrund seiner Nobilitierung Karl von LINNÉ genannt – ist als Begründer der wissenschaftlichen Biosystematik zu sehen. Da dieser Teilbereich den Anfang der Biowissenschaften überhaupt bildete, ist LINNÉ eigentlich der Begründer der Biologie als Wissenschaft. Linné wird – sogar in Lehrbüchern – zu Unrecht bloß als Erfinder der bis heute verwendeten Nomenklatur der Organismenarten genannt, wobei übersehen wird, dass er viel Wesentlicheres geleistet hat, indem er nämlich Methodiken zur Beschreibung der verschiedenen Organismenformen und deren Ordnung entwickelt hat und übrigens auch experimentelle Biologie betrieben hat, indem er als einer der ersten systematische Hybridisierungen durchgeführt und daraus Konsequenzen für die Systematik abgeleitet hat. Mit seiner Arbeitsweise hat er die Naturbeschreibung zu einer Wissenschaft erhoben.

Oberflächlich betrachtet, befasste sich LINNÉ zwar auch und sogar vordergründig mit der pragmatischen Aufgabe der Beschreibung, Ordnung und Benennung. Er ging dabei jedoch wissenschaftlich, das heißt einerseits methodisch und andererseits theorie-geleitet vor, und sein System hatte über den praktischen, nämlich pädagogischen Nutzen hinaus das große Ziel, die hinter der Vielfalt stehende Ordnung aufzuspüren. Entsprechend der im 18. Jahrhundert noch herrschenden Rolle der Theologie nannte er diese Ordnung den göttlichen Schöpfungsplan, das Konzept des Schöpfers, das er zu erkennen und darzulegen versuchte.

Lehrbuchmäßig wird das LINNÉ'sche System als Beispiel für ein künstliches angeführt (im Gegensatz zum „natürlichen“ System), weil es als Ordnungskriterien nur wenige Merkmale benützt, für die obersten Rangstufen nur je eines (Zahl der Staubblätter bzw. Zahl der Griffel) und weil es auch hauptsächlich nur zum Bestimmen diene und dazu, überhaupt eine übersichtliche Ordnung herzustellen. So simpel und schematisch diese Vorgangsweise wirkt, erweist sie sich bei näherer Betrachtung keineswegs als durchgehend formalistisch. Vielmehr ist Linné bemüht, Zusammengehörendes nicht einem sturen Prinzip zuliebe auseinanderzureißen: Die Labiäten sind keine Tetrandria, die Compositen keine Pentandria, die Cruciferen keine Hexandria und die Papilionaceen keine Dekandria. Diese großen Familien wurden sehr wohl als natürliche Einheiten erkannt und im System als solche behandelt, indem ihnen der hohe Rang der Klasse beigemessen wurde.

Zurecht wird oft betont, dass die großen Ähnlichkeiten zwischen den Primaten und dem Menschen, die natürlich schon lange vor DARWIN offenkundig waren und wissenschaftlich detailliert dargelegt worden waren, niemanden, auch nicht die auf die Einzigartigkeit des Menschen pochenden Theologen gestört haben. Die biologische Systematik – im Folgenden auch gleichbedeutend Biosystematik genannt – erfasst die gestaltlichen Zusammenhänge, die morphologischen Gesetze, die mehr oder weniger deutlich hierarchisch gestufte Mannigfaltigkeit der Formen. Diese Gesetzmäßigkeiten, allen voran der Homologiebegriff waren schließlich die unabdingbare Voraussetzung für die Erkenntnis der

Evolution, die uns endlich die kausalen Aspekte nahegebracht hat, was nicht nur Theologen, sondern bis heute erstaunlich vielen Menschen (nicht bloß in Nordamerika) nicht behagt und sie gegen die wissenschaftliche Biologie aufbringt.

Die Zielsetzung der biologischen Systematik ist gleich geblieben: die Ordnung, die Zusammenhänge, die Gesetzmäßigkeiten zu erforschen und damit die Gründe, die hinter der Biodiversität stehen und für sie maßgeblich sind, zu erkennen. Für Linné war es Gottes Plan, heute sind es die genealogischen (phylogenetischen) Zusammenhänge und das Wirken der Evolutionsmechanismen. Die Kausalität war LINNÉ verschlossen geblieben, seit DARWIN steht sie zwar im Vordergrund, dennoch sind wir bei deren Verständnis seither nicht allzu weit vorangekommen. Denn in der aktuellen biosystematischen Forschung steht immer noch die Beschreibung im Vordergrund, nämlich die der Phylogenie. Die Folgen der Abstammungs- und Evolutionstheorie für die Biosystematik und der Unterschied zwischen Phylogenetik und (kausaler) Evolutionsforschung werden später abzuhandeln sein.

Einschub: Sippe und Taxon – Systematik und Taxonomie

Einige grundlegende begriffliche und terminologische Überlegungen seien hier eingefügt, weil einerseits diesbezüglich oft vielfach Unklarheiten und Verwechslungen existieren, andererseits diese Bezeichnungen auch in verschiedener Bedeutung verwendet werden.

Unter **Sippen** werden natürliche Verwandtschaftseinheiten jeden Ranges verstanden, ihre vom Forscher unabhängige Existenz wird vorausgesetzt. **Taxa** hingegen sind die den Sippen entsprechenden künstlichen, d. h. wissenschaftlich erfassten Einheiten des biologischen Systems – hier auch kurz Biosystem genannt –, denen eine Rangstufe in diesem System zugewiesen wird und die auch einen wissenschaftlichen Namen erhalten. Dieselbe Sippe kann daher als verschiedene Taxa betrachtet werden, abhängig vom jeweiligen Biosystem bzw. der Ansicht des Biosystematikers oder der Biosystematikerin. Dasselbe Taxon kann auch verschiedene Namen haben, abhängig von den Nomenklaturregeln bzw. deren korrekter oder inkorrekt Anwendung. Die biologische **Systematik** oder kurz **Biosystematik** ist die Wissenschaft von den Sippen; sie erforscht und vergleicht die Sippen, sie versucht deren gegenseitige Beziehungen, also deren Verwandtschaft zu ergründen. (Mit dem Ausdruck „Biosystematik“ wurden einst jene Methoden zusammengefasst, die nicht bloß anatomische und morphologische Merkmale benützen, sondern besonderen Wert auf die Heranziehung genetischer, populationsgenetischer, cytologischer, ökologischer und physiologischer Merkmale legen.³⁾ Die **Taxonomie** ist die stärker formalistische Seite der Biosystematik, sie definiert die Taxa, klassifiziert sie nach bestimmten Prinzipien und baut mit ihnen das System auf.

(Die Bezeichnung Taxonomie wird allerdings auch gleichbedeutend mit Biosystematik verwendet oder aber auch zur Bezeichnung der allgemeinen theoretischen Prinzipien der Biosystematik. Der Ausdruck „Systematik“ ist deshalb problematisch, weil dieses Wort außerhalb der Biologie allgemein in einem weiten Sinn verwendet wird; und auch in anderen Wissenschaften, etwa von der Geographie bis zur Theologie, gibt es „Systematiken“,

³⁾ Für die Biosystematik und Taxonomie sind grundsätzlich alle anderen Teilgebiete der Biologie gleichsam Hilfswissenschaften, weil sie ihr Daten liefern. Wenn bestimmte Sorten von Daten bzw. eine bestimmte Disziplin oder Methodik im Vordergrund steht, spricht man auch von „Cytosystematik“, „Karyosystematik“, „Numerischer Systematik“, „Chemosystematik“, „Molekularsystematik“ usw., was aber ein falsches Bild der biologischen Systematik liefert, denn diese muss alle datenliefernden Fachbereiche gleichermaßen berücksichtigen.

die mit der Biosystematik nichts zu tun haben; im Übrigen arbeitet jede Wissenschaft systematisch, eine nicht systematische Wissenschaft wäre eine *contradictio in adjecto*. Daher gibt es schließlich auch innerhalb der biologischen Wissenschaften zahlreiche Systematiken und Systeme – u. a. in der Vegetationsökologie das System der Pflanzengesellschaften (womit sich die Syntaxonomie befasst) –, und das Adjektiv „systematisch“ ist besonders missverständlich, weil oft sogar aus dem Zusammenhang nicht erkennbar ist, ob nun „systematisch“ im allgemeinen Sinn oder im spezifisch biologischen Sinn von „biosystematisch“ gemeint ist. Die alphabetische Anordnung von Pflanzennamen ist natürlich systematisch, aber keineswegs biotaxonomisch. Ein systematischer Fehler ist kein taxonomischer.)

Nomenklatur schließlich, die Benennung der Taxa, ist keine Wissenschaft, sondern eine notwendige Technik, ein formalistisches System (kein Biosystem!) aufgrund eines Regelwerks (des ICBN), das für eine global einheitliche, nachvollziehbare, eindeutige, Willkür ausschließende Bezeichnung der Taxa, und schließlich auch für die Stabilität dieser Namen sorgen soll. Ein Grundprinzip der Nomenklaturregeln ist es, dass sie in die Taxonomie nicht eingreifen; sie behandeln ausschließlich Namen und sagen nichts über Taxa. So selbstverständlich dies eigentlich ist, so wenig wird es vielfach verstanden!

Die doppelte Aufgabe des biologischen Systems

Zunächst gilt es, nochmals auf die doppelte Zielsetzung der biologischen Systematik aufmerksam zu machen. Bereits seit LINNÉ ist die schon eingangs erwähnte doppelte Funktion der Systematik evident: Das pragmatische Bedürfnis, die Sippen kennenzulernen (Ordnungsbedürfnis), steht dem theoretischen gegenüber, die zugrundeliegenden Gesetzmäßigkeiten zu verstehen, das heißt, zu erforschen, ob es eine vorgegebene Ordnung gibt (Schöpfungsplan bzw. Evolution) oder ob erst der Mensch, der Forscher, Ordnung in das natürliche Chaos bringen muss. Dieser Unterschied scheint vielleicht trivial, tatsächlich ist es jedoch erstaunlich, in welchem großem Ausmaß selbst gebildete Menschen meinen, die Aufgabe der biologischen Systematik bestünde bloß darin, Ordnung zu schaffen, die Fülle der organischen Gestalten „einzuteilen“, zu gliedern, schlicht um sie zugänglich und damit manipulierbar zu machen. Ein derartiges, auf bloßer Einteilung beruhendes System wäre jedenfalls ein künstliches, auch wenn es kompliziert gebaut wäre und mehrere oder viele verschiedene Einteilungs-Kriterien verwendete. Ein solches System wäre willkürlich, austauschbar, weil abhängig von einer bestimmten Methodik. Wie oben dargelegt, hat jedoch schon LINNÉ versucht, die vorgegebene Wirklichkeit abzubilden, nämlich den Plan Gottes. Sein künstliches „Sexual“-System dient hauptsächlich didaktischen Zwecken. Die Systeme waren also grundsätzlich niemals pragmatisch, sondern stets theoretisch und insofern eigentlich wissenschaftlich – seit es eine wissenschaftliche Biologie gibt, somit seit LINNÉ. Die theoretische Herausforderung seit DARWIN bis heute ist die Erforschung der Entstehung und der Evolution der Organismen. Die Irrmeinung, biologische Systematik wäre bloß „Einteilerei“ und Benennung der dabei entstandenen Teile, ist, wie angedeutet, leider verbreitet und mit schuld am schlechten Ruf dieser biologischen Teildisziplin.

Jedenfalls ist festzuhalten, dass es innerhalb der wissenschaftlichen Biologie sehr wohl auch das berechtigte pragmatische Bedürfnis gibt, die Organismensippen zu erfassen und zu benennen und in eine übersichtliche Ordnung zu bringen, die einen möglichst einfachen Zugriff ermöglicht („retrieval system“). Tatsächlich hat das Organismensystem auch diese Aufgabe übernommen, nämlich als operative Grundlage für alle Bereiche der Beschäftigung mit und der Forschung an den Organismen zu dienen. Dazu würde freilich auch ein beliebiges künstliches und damit unwissenschaftliches System taugen, so

wie man ja auch außerwissenschaftlich mit Pilzen, Pflanzen und Tieren umgehen kann, ohne die Begrifflichkeit der Biologie zu kennen und zu benützen und wie das viele Jahrhunderte lang vor der wissenschaftlichen Biologie ja auch üblich war. Die genaue Bezeichnung der biologischen Objekte und eine globale Verständigung wäre damit aber schwierig bis unmöglich. Die Schaffung eines einheitlichen und eindeutigen Bezugssystems für wissenschaftliche Zwecke setzt die sorgfältige und objektivierbare Kenntnis der Organismensippen voraus, und deshalb ist es verständlich, dass das natürliche Biosystem auch jene pragmatische Aufgabe übernommen hat, für die Verständigung über die biologischen Objekte die Grundlage zu liefern. Daraus erwächst allerdings eine Problematik, die im Folgenden zu skizzieren ist.

Die Biosystematik hat somit eine doppelte Aufgabe, die eigentlich eine widersprüchliche ist: Das Pflanzensystem – und das Gleiche gilt natürlich für das zoologische System – dient einerseits als pragmatische Grundlage und andererseits liefert es die Synthese der Erkenntnisse über die Gesamtheit der Pflanzensippen auf dem jeweiligen Stand der Wissenschaft, die Biosystematik versucht die Ordnung in der Biodiversität der Organismen aufzuspüren und darzustellen. Diese wissenschaftliche Zielsetzung der Biosystematik ist die Veranschaulichung der Evolution und/oder der Phylogenese (siehe weiter unten), eine schwierige Aufgabe, die die Mitwirkung aller biologischen Teilgebiete verlangt und gewissermaßen die Krönung der Biologie darstellt. Die erstere, hauptsächlich pragmatische Aufgabe der Biosystematik, nämlich ein Referenzsystem zu liefern für alle Biologen und darüber hinaus für alle anderen Wissensgebiete, die mit der belebten Natur in Kontakt kommen, ist der wissenschaftlichen Synthese geradezu entgegengesetzt. Gefragt ist eine möglichst universell anwendbare Grundlage, die eine Übersicht bietet und zugleich eine einfache Zugriffsmöglichkeit auf die einzelnen Taxa anhand ihrer standardisierten Namen – ohne sich mit den Problemen der Verwandtschaftsforschung und phylogenetischen Hypothesen herumschlagen zu müssen. Dieser Aufgabe nachzukommen wäre einfacher, wenn man sich mit einem künstlichen System begnügen würde. Allerdings besteht, wie schon angedeutet, seit langem die ziemlich einhellige Meinung, dass auch für pragmatische Zwecke das wissenschaftliche, natürliche System zu benützen sei, weil es – als „Vielzwecksystem“ – mehr inhaltliche Informationen bereitstellt als irgendein künstliches System, auf das man sich übrigens auch erst einigen müsste, da ja zahlreiche künstliche Systeme möglich sind.

Das angestrebte biologische System ist somit klarerweise etwas grundsätzlich anderes als das System der chemischen Elemente, dem ein einmal erkanntes und relativ einfaches Prinzip zugrunde liegt. Dies sei hier betont, weil der Vergleich oder gar die Gleichsetzung mit diesem System an manchen Missverständnissen Schuld trägt.

Ein pragmatisches System als grundlegendes Referenzwerk, als Ordnungsgerüst, das einen Überblick bietet und das vor allem die Einheiten der organismischen Vielfalt, also die Taxa, eindeutig definiert und benennt, sollte stabil sein. Denn ein als Grundlage dienendes System, ein Ordnungs- und Benennungsschema darf nicht schwanken, darf sich nicht ändern, darf nicht abhängig sein von wechselnden Hypothesen und Theorien. Genau dies ist aber bei einem natürlichen biologischen System unvermeidbar, denn dieses ist ein angestrebtes Ziel, kann demnach niemals fertig und abgeschlossen sein, vielmehr entwickelt es sich ständig weiter, wie das in jeder Wissenschaft der Fall ist. Es eignet sich deshalb eigentlich überhaupt nicht als eine feste, nie wankende Grundlage. Denn die Aufgabe der Biosystematik ist es eben, die Vielfalt der Organismen in einer objektiven, wissenschaftlichen Weise zu ergründen und darzustellen, das biologische System ist ein Gebäude aus Hypothesen über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Or-

ganismensippen, es geht darum, diese in möglichst konsistenter, übersichtlicher Weise abzubilden. Das ist eine ständige Aufgabe, die naturgemäß immer wieder zu Änderungen und Verbesserungen dieses natürlichen biologischen Systems führt.

Als allgemeines Referenzsystem zu fungieren ist hingegen gleichsam bloß eine Nebenaufgabe des natürlichen Systems. Allerdings steht dieser Nebenzweck meist im Vordergrund, und zwar einfach deshalb, weil es sehr viele Personen gibt, die das System als grundlegendes Referenzwerk benutzen, die stabile Namen für unveränderliche und möglichst einfach definierte Taxa verlangen. Deren Zahl ist wesentlich größer als die der vergleichsweise sehr wenigen evolutionstheoretisch interessierten Spezialisten, die sich um die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Organismensippen kümmern. Verschärft wird diese Diskrepanz dadurch, dass vielen Benützern des Systems, also den Anwendern der Pflanzennamen, gar nicht bewusst ist, dass hinter diesen Taxa und Namen eine wissenschaftliche Disziplin steht, die ihre Zielsetzung nicht darin sieht, ein möglichst stabiles Benennungssystem zu gewährleisten, sondern die recht theoretisch forscht und argumentiert, um die Stammesgeschichte der Pflanzen und die Evolutionsprozesse zu verstehen und darzustellen. Jede Änderung sehen diese Forscher als erfreulichen Erkenntnisfortschritt. Der Konflikt ist offenkundig: Eine große Zahl von Biologen und Nichtbiologen ärgert sich über die Instabilität des Systems und der Taxa-Namen. Auch innerhalb der Biologie kommt der Biosystematik, Evolutionsforschung und Taxonomie nur ein kleiner Bereich zu, weshalb das Verständnis für diese Forschungsrichtung weithin fehlt – was den Ärger über die Änderungen vergrößert.

Künstliches vs. natürliches System

Gewöhnlich wird zwischen künstlichen und natürlichen Systemen unterschieden, oder genauer: dem einen natürlichen System im Gegensatz zu einer beliebigen Vielfalt künstlicher Systeme. Künstliche Systeme verwenden möglichst wenige Kriterien, sie sind pragmatisch auf einen bestimmten Verwendungszweck hin ausgerichtet, sie dienen bloß dazu, die Fülle der Organismensippen in den Griff zu bekommen, zum Beispiel auch zum Zweck ihrer Identifikation, der „Bestimmung“ („Determination“). Populäre Bilderbestimmungsbücher sind oft in erster Linie nach Blütenfarben geordnet, in zweiter etwa nach der Stellung der Laubblätter oder nach groben Standortstypen. Wegen des zum Teil künstlichen Charakters des LINNÉ'schen „Sexualsystems“ eignet es sich für Bestimmungsschlüssel, war ursprünglich auch hauptsächlich für diesen Zweck gedacht und erfüllte diese Funktion vereinzelt bis ins 20. Jahrhundert (z. B. verwendet es die Exkursionsflora von Karl FRITSCH (1922) und sogar auch noch für ADLER & al. 1994 tat es gute Dienste).

Ein System anhand weniger Kriterien ist auch das Raunkiaer'sche Lebensformensystem: Das erstrangige Kriterium ist die Art der Überdauerung der ungünstigen Jahreszeit, ein sehr wichtiger ökologischer Parameter, zumindest für Gegenden außerhalb der humiden Tropen. Es handelt sich also keineswegs um ein willkürliches, rein pragmatisches Merkmal, sondern ganz im Gegenteil um ein biologisch höchst wichtiges. Man könnte dieses System daher natürlich nennen, weil die Methode der Überdauerung und Innovation biologisch relevanter ist als die Blütenfarbe und die Zahl der Staubblätter. Das ist aber nicht gemeint, wenn vom natürlichen System die Rede ist. Ähnliche ökologisch relevante Systeme, die einzelne für den Organismus wichtige Kriterien berücksichtigen, gibt es zahlreiche. Das natürliche System soll nämlich ein Allzweck-System sein („multi-purpose system“, GILMOUR & WALTERS 1963). Da es möglichst viele Merkmale der ein-

zelen Sippen berücksichtigt, idealerweise alle, kommt ihm Vorhersagekraft („predictability“) zu, eine grundsätzlich wichtige Eigenschaft naturwissenschaftlicher Theorien. Eine Pflanze mit tetradynamischem Andrözeum verfügt mit großer Wahrscheinlichkeit über Senfölglykoside.

Seit sich die Evolutionstheorie durchgesetzt hat, hat sich die Idee verfestigt, dass das gesuchte natürliche System selbstverständlich das phylogenetische sein müsse. Das ist seit 150 Jahren naheliegend und verständlich: Die Stammesgeschichte ist ein realer Vorgang in Raum und Zeit, die Organismensippen sind durch Keimbahnzusammenhänge miteinander verbunden, und diese sind auch für die gestufte Mannigfaltigkeit, die den Eindruck einer Hierarchie erweckt, verantwortlich. Tatsächlich beruft sich die phylogenetische Systematik darauf, dass diese realen Verbindungen zwischen allen Organismen in Gestalt der Keimbahnen das einzige Kriterium für ein objektives System sind (weitere Überlegungen dazu S. 346). Da es nur eine einzige Evolution auf der Erde gegeben hat und gibt, passt dies auch gut zur Forderung nach dem allgemeingültigen einzigen System. Hierarchie ist ein uns geläufiges und daher praktisches Ordnungsprinzip. Das vor-evolutionistische System war ohnehin bereits hierarchisch gegliedert. Die Evolutionstheorie brachte erstaunlicherweise kaum wesentliche Änderungen in das bereits bestehende natürliche System der Organismen. Geändert hat sich „bloß“ die Interpretation dieser Hierarchie, und neu ist die Bemühung, zwischen „primitiv“ (ursprünglich, alt) und abgeleitet (fortschrittlich, jung) zu unterscheiden. Die Kryptogamen rückten an den Anfang (bei LINNÉ bildeten sie die letzte Klasse). Im System der Angiospermen versuchte man die vermutlich ursprünglicheren an den Anfang zu stellen, je nach zugrundeliegender Theorie waren das die Monokotylen und später die – wie die Coniferen – vermeintlich „noch“ windblütigen Dikotylen.

Natürlich = phylogenetisch?

Die erstaunliche Tatsache, dass sich das natürliche System vor und nach der Entdeckung der Evolution kaum wesentlich unterschieden hat, bedarf einer ausführlicheren Erläuterung. Zunächst ist zu überlegen, was mit dem Begriff „natürliches System“ eigentlich gemeint ist. Das Bestreben, ein natürliches System zu konstruieren, beruht wesentlich auf der Unterscheidung von Ähnlichkeit und Verwandtschaft. „Ähnlichkeit“ bezieht sich meist auf einzelne Organe oder Aspekte der Pflanze. Verwandtschaft hingegen äußert sich am ehesten in Gesamthähnlichkeit, das heißt, sie lässt sich vielleicht erschließen durch die Analyse aller oder möglichst vieler Merkmale. Vordarwinistisch wurde „Verwandtschaft“ natürlich metaphorisch verstanden, so auch etwa bei J. W. v. GOETHE, nämlich als Gestaltverwandtschaft im Sinne des Homologiebegriffs. Erst die Evolutionstheorie hat uns gelehrt, dass diese „Verwandtschaftsbeziehungen“ auf realer, biologischer Verwandtschaft beruhen und daher ohne Anführungszeichen zu verstehen sind. Es kann nicht oft genug betont werden (in manchen modernen Lehrbüchern wird dieser Aspekt oft zu wenig klar gemacht), dass die Erkenntnis der morphologischen Beziehungen, genauer der Homologieverhältnisse, eine Errungenschaft der Vergleichenden Morphologie ist (einer der Forscher auf diesem Gebiet war bekanntlich J. W. v. GOETHE). Das Wissen um diese gestaltlichen Verwandtschaften war eine der Hauptquellen für die Entdeckung der Evolution. Erst nachträglich, im Lichte der Evolutionstheorie, kann und muss Homologie als Entstehungsgleichheit definiert werden.

Gibt es denn – auf der Suche nach dem natürlichen System – eine Alternative zum phylogenetischen System, wenn die Evolution vorausgesetzt ist? Gibt es Schwächen eines

phylogenetischen Systems? Wo liegen sie? Können sie die Gleichung natürliches System = phylogenetisches System in Frage stellen?

Phylogenetik und Phänetik

Das größte Problem ist die Rekonstruktion der Phylogenese. Ein anderer Gesichtspunkt besagt, dass das natürliche System in erster Linie zur Gliederung der rezenten Sippen dient, also nicht die gesamte Evolution darstellen soll, sondern vor allem den heutigen Zeitquerschnitt. Während die Phylogenese ein Formenkontinuum der Stammlinien, einen Stammbaum hervorbringt, dessen Äste keine Unterbrechungen haben, ist das uns geläufige hierarchische System nur möglich aufgrund der vielen Diskontinuitäten, also der Lücken zwischen den Taxa, die im rezenten Zeitquerschnitt durch den Stammbaum, durch das Gewirr der Äste (Stammlinien) infolge des mannigfachen Aussterbens der Zwischenglieder vorhanden sind. Die Erforschung der Phylogenese, also die Phylogenetik, ist ein schwieriges Unterfangen, das mit Hilfe verschiedener Methoden Hypothesen aufstellt, die sich, entsprechend den neu entwickelten Methoden und dem daraus resultierenden Erkenntniszuwachs, ständig ändern. Die sich entsprechend allmählich verändernden „natürlichen“ Systeme basieren gezwungenermaßen alle auf Hypothesen.

Die Phylogenese wird aufgrund der Merkmale der Organismen rekonstruiert, und zwar der Merkmale im weitesten Sinn – damit gemeint sind alle Eigenschaften, nicht nur die strukturellen (morphologischen, anatomischen, embryologischen, cytologischen, mikrostrukturellen), sondern auch phytochemische, genetische, physiologische, ökologische, chorologische (geographische). Das solcherart auf Hypothesen der verschiedenen biologischen Teildisziplinen beruhende System ist niemals perfekt und verändert sich ständig. Ein derartig labiles System ist wenig geeignet, die oben besprochene ursprüngliche und primäre, nämlich „pragmatische“ Forderung des Systems zu erfüllen, das heißt, die Formenfülle durch Ordnung und Benennung zu bewältigen und solcherart als Referenzgrundlage für die gesamte biologische Forschung zu dienen.

Es liegt daher seit jeher nahe, nach einem universalen System zu suchen, das zwar wissenschaftlich (methodisch und nicht willkürlich) ist und gleichzeitig möglichst umfassend alle Eigenschaften der Organismen berücksichtigt und damit auch Vorhersagen im oben erwähnten Sinn ermöglicht, jedoch nicht auf schwankenden, sich ständig ändernden Hypothesen aufgebaut ist. Das Bestreben galt also einer stärkeren Betonung der Empirie anstelle der (phylogenetischen) Theorie. Empirisch gut fassbar sind die Eigenschaften der einzelnen rezenten Organismen, allen voran deren strukturelle Merkmale. Das Ziel ist die Erfassung der Gesamtähnlichkeit. Die Erfassung und Verrechnung all dieser Merkmale erfordert großen rechnerischen Aufwand, den erst die elektronischen Rechenmaschinen ab der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ermöglichten: Die „numerische Systematik“ wurde geboren (SOKAL & SNEATH 1963, SNEATH & SOKAL 1973, GILMOUR 1940, GILMOUR & WALTERS 1963). Die Bezeichnung „numerisch“ bezieht sich auf die Methode, die durch das Messen der Merkmale und deren rechnerische Verarbeitung charakterisiert ist. Das Wesentliche ist jedoch, dass ausschließlich die Merkmale ermittelt und zum Aufbau des Systems verwendet werden und keinerlei Evolutions-Hypothesen, daher lautet die sachlich korrekte Bezeichnung phänetische Systematik oder „Phänetik“ (im Gegensatz zu „Phylogenetik“). Die Merkmale werden sozusagen direkt, als solche berücksichtigt, das heißt ohne den Umweg über phylogenetische Annahmen.

Entscheidend wichtig für die Phänetik ist, dass sämtliche Merkmale verrechnet werden, und zwar werden alle als gleich wichtig bewertet, es gibt keine wichtigeren oder wesentlicheren Merkmale, denn das würde Hypothesen über deren Wert voraussetzen (allerdings ist die Gleichgewichtung eigentlich auch eine Hypothese über den Wert der Merkmale). Von vornherein lässt sich ja nicht entscheiden, welche Merkmale für das Erkennen der verwandtschaftlichen Beziehungen wichtiger und welche weniger wichtig sind. Merkmalsgewichtung kann sehr leicht zu einem *circulus vitiosus* führen (die Merkmalsverteilung soll Ergebnis der Systematik sein, nicht aber Voraussetzung). Außerdem wissen die Systematiker, dass es keine allgemeingültigen Aussagen darüber gibt, welche Merkmale mehr und welche weniger Gewicht haben, denn der Wert, die Aussagekraft der Merkmale ist – jedenfalls innerhalb der Samenpflanzen – in jeder Verwandtschaftsgruppe sehr verschieden. Im Großen und Ganzen lässt sich zwar bekanntlich sehr wohl sagen, dass etwa Wuchshöhe, Blattrand, Blütenfarbe, Blütengröße taxonomisch („systematisch“, d. h. bezüglich des Pflanzensystems) meist weniger gute Verwandtschaftszeiger sind als etwa Laubblattstellung, Blattnervatur, Blütensymmetrie, Bau des Gynözeums und Karyogramm. Angesichts der vielen „Ausnahmen“ fällt es jedoch schwer, diese Erfahrungen in rationaler Weise in die rechnerische Auswertung einfließen zu lassen. Der Wert, das Gewicht der Merkmalsbereiche ist auch bezüglich der Rangstufen bekanntlich so verschieden, dass allgemeine Aussagen höchst problematisch sind. Die Position des Fruchtknotens in der Blüte, in Bezug auf die Blütenachse, ist zwar ein insgesamt eher hochwertiges Merkmal, innerhalb vieler Familien konstant, dennoch gibt es mehrere Familien, innerhalb derer ein Wechsel von ober- zu unterständig vorliegt (z. B. Rosaceen, Ericaceen, Rubiaceen). Umgekehrt sind manche Merkmalsausprägungen, die einander nahe stehen oder durch Übergänge verbunden sind, dennoch für bestimmte Taxa von hohem taxonomischen Wert: So zeigt etwa die neuerdings (im APG-System) weitgefaste Ordnung der *Lamiales* s. lat. (= *Scrophulariales* und *Lamiales* s. str. = „*Tubiflorae*“ des ENGLER'schen Systems ohne *Solanaceae* und *Boraginaceae*) eine deutliche Tendenz zur zygomorphen (monosymmetrischen) Blüte (eine Ausnahme sind die nun zu den *Lamiales* s. lat. gestellten *Oleales*). Die zusammen ebenfalls ziemlich großen Ordnungen *Ericales*, *Gentianales*, *Boraginales* und *Solanales* haben hingegen fast ausschließlich radiärsymmetrische Blüten.

Selbst die Farbe der Blütenkrone, obwohl eigentlich geringwertig, hat, statistisch gesehen, eine makrosystematische Signifikanz, wie schon Wilhelm Troll (TROLL 1928) beobachtete: Bei den freikronblättrigen (dialypetalen) Familien der Dikotylen dominieren (jedenfalls in der extratropischen Flora) Weiß und Gelb, bei den vereintkronblättrigen (sympetalen) hingegen Purpurn und Blau. (Die – W. Troll nicht zugängliche – evolutionsbiologische Erklärung liegt bekanntlich im Bereich der Blütenökologie.)

Andererseits ist es Tatsache, dass die Merkmale im Lauf der Evolution und bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen verschieden große Stabilität und damit von Taxon zu Taxon verschiedenes Gewicht haben.

Der am schwersten wiegende Einwand gegen ein phänetisches System ist jedoch die Überlegung, dass die Definition dessen, was als „Merkmal“ betrachtet wird, grundsätzlich willkürlich sein muss, weil sie vom Betrachter, vom Botaniker abhängt und schwer objektiv biologisch zu fassen ist. Dazu kommt, dass Phylogenese und Evolution ausdrücklich nicht berücksichtigt werden. Denn die Phänetik erfasst ausschließlich Ähnlichkeiten, und zwar jeweils die Gesamtähnlichkeit; das phänetische System erhebt den Anspruch, diese Ähnlichkeiten objektiv zu erfassen. Es trifft bewusst keine Aussagen über Verwandtschaft. Das phänetische System will streng empirisch, unvoreingenom-

men und insofern objektiv sein. Da es alle Merkmale berücksichtigt, erlaubt es Vorhersagen und beansprucht allgemeine Gültigkeit, die Phänetiker verstehen es daher als natürliches System, und dies durchaus mit einer gewissen Berechtigung. Denn es ist insofern ein Gegenstück zu einem künstlichen System, als ein solches meist auf einem einzigen oder auf wenigen willkürlich ausgewählten Merkmalen beruht. In der Mikrosystematik (Rangstufen unterhalb der Gattung) haben sich phänetische Untersuchungen und phänetisch definierte Taxa durchaus bewährt. Auch werden die im Rahmen der Phänetik entwickelten numerischen Methoden zur Feststellung von Ähnlichkeiten in der Systematik bis heute erfolgreich verwendet.

Wir halten fest: Es gibt mindestens drei verschiedene Definitionen des Begriffs „natürlich“ in Bezug auf das Organismensystem: (1) aufgrund objektiv ermittelter phänetischer Gesamtähnlichkeit; (2) auf der Grundlage des Stammbaums (der Deszendenz); (3) unter Berücksichtigung der Evolutionsprozesse und der dabei entstandenen innovativen Ertragschaften.

Kladistik

Dennoch war die Blütezeit der Phänetik relativ kurz. In den 70er-Jahren des vorigen Jahrhunderts wurde eine neue, der Phänetik diametral entgegengesetzte Methodik in der biosystematischen Forschung immer wichtiger, die Kladistik (cladistics). Deren Begründer ist der deutsche Entomologe Wilhelm Hennig. Er schlug eine rationale Methode zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte vor. Seine Darlegungen waren so abstrakt und kompliziert, dass sie in Deutschland von den meisten botanischen und vielen zoologischen Systematikern nicht verstanden und seine Methode nicht akzeptiert worden ist. Auf dem Umweg über die Vereinigten Staaten, wo Hennigs Werk ins Englische übersetzt worden war (HENNIG 1966), fand es bei vielen Systematikern, hauptsächlich Zoologen und bei Evolutionstheoretikern begeisterte Aufnahme, auch wenn vielfach die Folgen für die Taxonomie abgelehnt wurden. Es setzte eine lebhafte Diskussion und Fortentwicklung der HENNIG'schen Ideen und Methoden ein, die Kladistik breitete sich bald auf der ganzen restlichen Welt aus (ein Standardwerk ist etwa WILEY 1981) und kehrte solcherart nach Europa zurück (Information für österreichische Biologielehrer: GREILHUBER 1988, 1989a, b).

Der große Erfolg der kladistischen Methodik liegt darin, dass es sich erstmals um eine rationale Methodik der phylogenetischen Rekonstruktion handelt, anhand der in wissenschaftlicher, nachprüfbarer Weise über Phylogenien diskutiert werden kann. In früheren Zeiten waren alle phylogenetischen Erwägungen mehr oder weniger überzeugende Schätzungen aufgrund mehr oder weniger großer Erfahrung des Autors, beruhten also im Wesentlichen auf Intuition, sodass eine rationale Diskussion grundsätzlich schwierig war.

Das Prinzip ist eigentlich recht einfach, erfordert bloß logisches und konsequentes Denken (früher in der Systematik weniger üblich als intuitives Einfühlen); es hatte weitreichende Folgen. Heute in jedem Lehrbuch der Pflanzensystematik erläutert (z. B. JUDD et al. 2002, JÄGER et al. 2003, STUESSY 2008, KADEREIT 2008a), setzt diese phylogenetische Methode voraus, dass nur das in einem phylogenetischen Zweig (Ast, Stammlinie, Clade) zusammengefasst werden darf, was durch (mindestens) eine Neuerwerbung (apomorphes Merkmal, Apomorphie) charakterisiert ist. Denn nur gemeinsame Neuerwerbungen (Synapomorphien) lassen erkennen, dass es einen Vorfahren gab, der diese erworben und an alle Nachfahren weitergegeben hat. Ältere, von früheren Vorfahren

stammende Merkmale (Plesiomorphien) sind hingegen nicht gruppencharakterisierend. Wichtig ist die Unterscheidung ursprünglicher von abgeleiteten Merkmalen, das heißt, sie müssen bewertet, polarisiert werden. Welche Merkmale relativ ursprünglich (plesiomorph) und welche jeweils neu („abgeleitet“, apomorph) sind, lässt sich meist jedoch aus deren Verteilung in der größeren Verwandtschaft, insbesondere aus der Situation in der nächst verwandten Gruppe (der „Außengruppe“) erschließen (vermuten), genauer: wahrscheinlich gemacht werden. Aus der Merkmalsverteilung der rezenten Taxa (der Spitzen der Äste = Linien) lässt sich ein Stammbaum-Schema ableiten. Zwar sind mit der Polarisierung der Merkmale also sehr wohl gewisse Hypothesen – wie sie die Phänetik streng vermeidet – notwendig (nämlich: was ist die Außengruppe, wie ist sie strukturiert), doch werden solche Prämissen angegeben und können diskutiert und geändert werden. Problematisch sind naturgemäß die Homoplasien, das sind parallel entstandene Merkmale sowie Merkmalsreversionen, die als solche nicht erkannt werden. Hier kommt das Prinzip der Einfachheit („Parsimonie“) zum Tragen, d. h., man bevorzugt jene Gruppierung, die die wenigsten Parallelismen aufweist. Von den Homoplasien unterscheidet man die Konvergenzen, die bei genauer Betrachtung als nicht homologe Merkmale erkannt werden, z. B. die Dornen der Kakteen und die Stacheln der sukkulenten Euphorbien.

Die Kladistik nennt sich „phylogenetische Systematik“, und da sie umfangreiche Berechnungen benötigt, die sich mit elektronischen Rechnern heute zeitsparend durchführen lassen, handelt es sich ebenso um „numerische Systematik“ wie bei der Phänetik. Es werden Gruppen nach Synapomorphien gebildet, und die kürzesten Bäume (Stammbäume, trees), also jene mit den wenigsten Schritten, ausgewählt. Da wie in der Phänetik die Merkmale codiert (verschlüsselt) werden, um sie rechnerisch bewältigbar zu machen, ist auch in der Kladistik bezüglich des Merkmalsbegriffs Subjektivität, d. h. Voreingenommenheit nicht auszuschließen. Es stehen heute jedoch viele verschiedene Rechenverfahren zur Verfügung, sodass „subjektive“ Fehler weitgehend ausgeschlossen werden können. Ein wichtiges Rechenprinzip ist das der oben erwähnten Sparsamkeit (Parsimonie), d. h., dass die jeweils einfachsten Zusammenhänge als die akzeptabelsten gelten. Parsimonie ist im Grunde genommen ein Grundprinzip jeder Wissenschaft: Es besagt, dass, solange nichts anderes nachgewiesen werden kann, die einfachste Erklärung bevorzugt werden muss (schon in der Scholastik: „Ockam's razor“).

Das Ergebnis derartiger kladistischer Berechnungen ist zunächst ein Verzweigungsschema, das Kladogramm, das die Verteilung der Merkmale (Synapomorphien!) in Form eines „Baumes“ zeigt. Schon früh haben kladistisch arbeitende Forscher betont, dass diese Bäume nicht mit realen Stammbäumen (Phylogenien) gleichgesetzt werden dürfen, vielmehr sind sie zunächst bloß abstrakte Schemata über mögliche Merkmalsphylogenien (PLATNICK 1979). Wenn man jedoch den gesamten oder einen reichhaltigen Merkmalsbestand von Taxa für die rechnerische Erstellung von Kladogrammen verwendet, kann man die resultierenden Äste als Monophyla (monophyletische Gruppen, d. s. alle erfassbaren Abkömmlinge eines Vorfahren (Ancestors) interpretieren. Ein Kladogramm ist daher eine phylogenetische Hypothese, weil es die postulierten Monophyla zeigt. Kurze Zeit (bis etwa 1979) hatte man in der Kladistik geglaubt, die Linien des Kladogramms würden phylogenetische Linien darstellen; tatsächlich zeigen sie jedoch nur die Zusammengehörigkeit der terminal stehenden monophyletischen Taxa an. Verschiedene statistische Rechenverfahren ermöglichen auch die Abschätzung, wie wahrscheinlich bzw. wie gesichert die einzelnen Verzweigungen, die verschiedenen Kladogramme sind. In vielen Fällen ergeben sich keine einfachen Gabelungen (Dichotomien), sondern büschelartige

Verzweigungen (Polytomien oder Polychotomien). Ergibt die Analyse mehrere einfachste (kürzeste) Kladogramme, wird ein „Consensus tree“ gebildet, ein Schema, das alle konsistent auftretenden Gruppen darstellt.

Die kladistischen Verfahren zur Errechnung von Kladogrammen haben seit den 80er-Jahren, insbesondere ab etwa 1990, dadurch große Bedeutung bekommen, dass die sehr zahlreichen Daten der molekularphylogenetischen Analyse von DNA und RNA nun maschinell leicht verarbeitet werden können.

Seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhundert bemühen sich die Systematiker um ein natürliches System, und damit haben sie immer ein phylogenetisches gemeint. Es ist daher ein historisches Paradoxon, dass nun, da sich die Kladistik endlich diesem lang ersehnten Ziel nahe wähnt, die traditionellen Systematiker dieses Ei des Kolumbus ablehnen, weil sie merken, dass das, was sie suchen, das „natürliche“ System, gar kein phylogenetisches, sondern ein evolutionäres sein muss.

Die zahlreichen neueren molekularphylogenetischen Studien bedienen sich fast ausschließlich kladistischer Methoden bei der Ermittlung der Verwandtschaftsverhältnisse. Die Umsetzung der vielen heute vorliegenden Ergebnisse solcher Untersuchungen in ein taxonomisches System ergibt nun oft beträchtliche Differenzen gegenüber den mit „klassischer“ Methodik erhobenen Befunden. Dies gilt sowohl für die Makrosystematik (Ordnungen, Klassen und Abteilungen des Systems) wie für die Fassung und gegenseitige Abgrenzung der Gattungen und Familien. Das System der APG (STEVENS 2001–) beruht auf den kladistisch errechneten Daten aus dem Vergleich der Nukleotide (hauptsächlich DNA) im Kern-, Mitochondrien- und Plastiden-Genom.

Im Folgenden versuche ich, den Gründen dieser Diskrepanzen zwischen den klassischen Systemen (etwa MELCHIOR 1964, TAHTADŽJAN 1966, DAHLGREN 1980, CRONQUIST 1981) nachzugehen, aus der reichlichen Literatur darüber kurz zu referieren und Überlegungen bezüglich der Zielsetzung und Leistungsfähigkeit der Biosystematik und Taxonomie zu diskutieren. Freilich darf nicht übersehen werden, dass zwischen den 60er-Jahren und dem Aufkommen der molekularen Methoden in den 90er-Jahren viele Verbesserungen mit den nun „klassischen“ morphologischen, embryologischen, anatomischen, ultrastrukturellen, palynologischen, karyologischen, phytochemischen und isoenzym-genetischen Methoden erreicht worden waren. Es kann nicht oft genug daran erinnert werden: Das System war niemals stabil, es hat sich ständig verändert, die Biosystematik ist eine lebendige Forschungsrichtung!

Gegen die Kladistik wird vielfach eingewendet (z. B. HÖRANDL 2010: 348, dort weitere Literaturverweise), sie gehe von einfachen, d. h. dichotomen Gabelungen (Bifurkationen) aus und berücksichtige nicht die Vielfalt der evolutionären Differenzierungsprozesse, auch nicht das Weiterbestehen unveränderter Stammlinien. Retikulate Stammlinien, wie sie durch Hybridisierung entstehen und in der Evolution der Pflanzen häufiger sind als bei den Tieren, erscheinen im Consensus Tree zunächst als Polytomien, die aber im Nachhinein rechnerisch als Retikulation aufgelöst werden können. – Der grundsätzlich zu beachtende Unterschied zwischen der evolutionären Abwandlung einzelner Merkmale (Merkmals- bzw. Genphylogenie) und der Phylogenie der ganzen Sippen ist freilich kein spezifisch kladistisches Problem.

Ein schwerer wiegender Einwand liegt jedoch woanders. Ein entscheidend wichtiger Grund für die Unzufriedenheit der „alten Phylogenetiker“ mit der Kladistik besteht darin, dass die Kladistik den Begriff Verwandtschaft ernst nimmt und damit hauptsäch-

lich im Sinne von Genealogie versteht: Am nächsten verwandt sind jene Sippen, die mit der jüngsten Stammbaumverzweigung entstanden sind: Schwestertaxa sind die nächsten Verwandten, unabhängig davon, wie verschieden sie voneinander sind (Abb. 1: C und D sind in diesem Schema die – allerdings ungleichen – Schwestern).

Monophyla und Paraphyla

Die Kladistik hat einige wichtige Begriffe streng und exakt definiert, z. B. den Begriff „monophyletisch“. Darunter verstand man vor allem früher „von einem gemeinsamen Vorfahren abstammend“ (so aber auch bei HÖRANDL & STUESSY 2010: 1643). Grundsätzlich genügt diese Definition jedoch nicht, denn sie ist mehrdeutig, weil der betrachtete Abschnitt des Stammbaums meist nicht angegeben wird (komplettes Endstück oder ein herausgeschnittenes Stück ohne Endstück), weswegen dieser Begriff missverständlich verwendet werden kann. Wenn man den Stammbaum weit genug zurückverfolgt, kommt man unweigerlich zu einem gemeinsamen Vorfahren. Eine bessere Definition für monophyletisch im „vorkladistischen Sinn“ wäre „vom jüngsten gemeinsamen Vorfahren abstammend“ (entsprechend den Definitionen von ASHLOCK zufolge HÖRANDL 2007: 1). Monophyletisch im kladistischen Sinn (bei HÖRANDL & STUESSY 2010 mit ASHLOCK 1971 „holophyletisch“ genannt) sind hingegen nur jene Stammeslinien (jenes Ver-

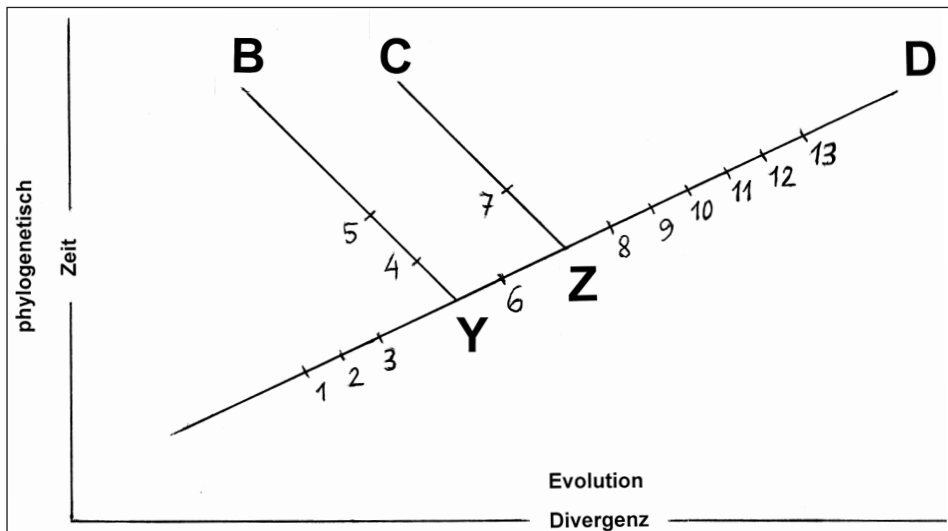


Abb. 1: Schematisches Phylogramm, um Monophylie und Paraphylie zu erklären. Die rezenten Taxa B, C und D sind Monophyla, auch alle zusammen bilden ein Monophylon; auch C und D bilden zusammen ein Monophylon; B und C zusammen sind jedoch ein Paraphylon. Die Merkmale sind nummeriert: 1, 2, 3 sind synapomorph für B-C-D; 6 ist synapomorph für C-D; 4 und 5 sind autapomorph für B; 7 ist autapomorph für C; 8 bis 13 sind autapomorph für D; die Merkmale 1 bis 3 sind plesiomorph jeweils für B, für C und für D. Y und Z sind ausgestorbene Stammsippen. – Fig. 1: Schematic cladogram to explain monophyly and paraphyly. The extant taxa B, C, and D are monophyla, but together also form a monophylum; C and D together form a monophylum as well. The numbers refer to single traits: 1, 2, 3 are synapomorphic for B-C-D; 6 is synapomorphic for C-D; 4 and 5 are autapomorphic for B; 7 is autapomorphic for C; 8 to 13 are autapomorphic for D; the traits 1 to 3 are plesiomorphic for B, for C and for D, each. Y and Z are extinct ancestors.

zweigungssystem) bzw. jenes Taxon, das ausnahmslos alle Abkömmlinge des Vorfahren umfasst.

Die beiden Abb. 1 und 2 demonstrieren jeweils die Unterschiede zwischen kladistischer (phylogenetischer) Sicht einerseits und traditioneller Sicht andererseits. Die Buchstaben A, B, C und D bezeichnen rezente Taxa, Y und Z ausgestorbene Vorfahren. In Abb. 1 sind B-C-D ebenso wie C-D entsprechend der obigen kladistischen Definition monophyletische Taxa (Monophyla). Wenn jedoch bloß ein Teil dieses Stammbaums zusammengefasst wird, in Abb. 1 B-C, und damit nicht alle Abkömmlinge der Stammsippe Y, dann handelt es sich nicht um eine monophyletische, sondern um eine paraphyletische Gruppe (Paraphylon). Natürlich stammen alle Zweige dieses Paraphylons vom selben Vorfahren Y ab und sind daher im Sinn der oben gegebenen alten (vorkladistischen) Definition „monophyletisch“. C-D hingegen ist ein Monophylon, weil in ihm ausnahmslos alle Nachfahren von Z inbegriffen sind.

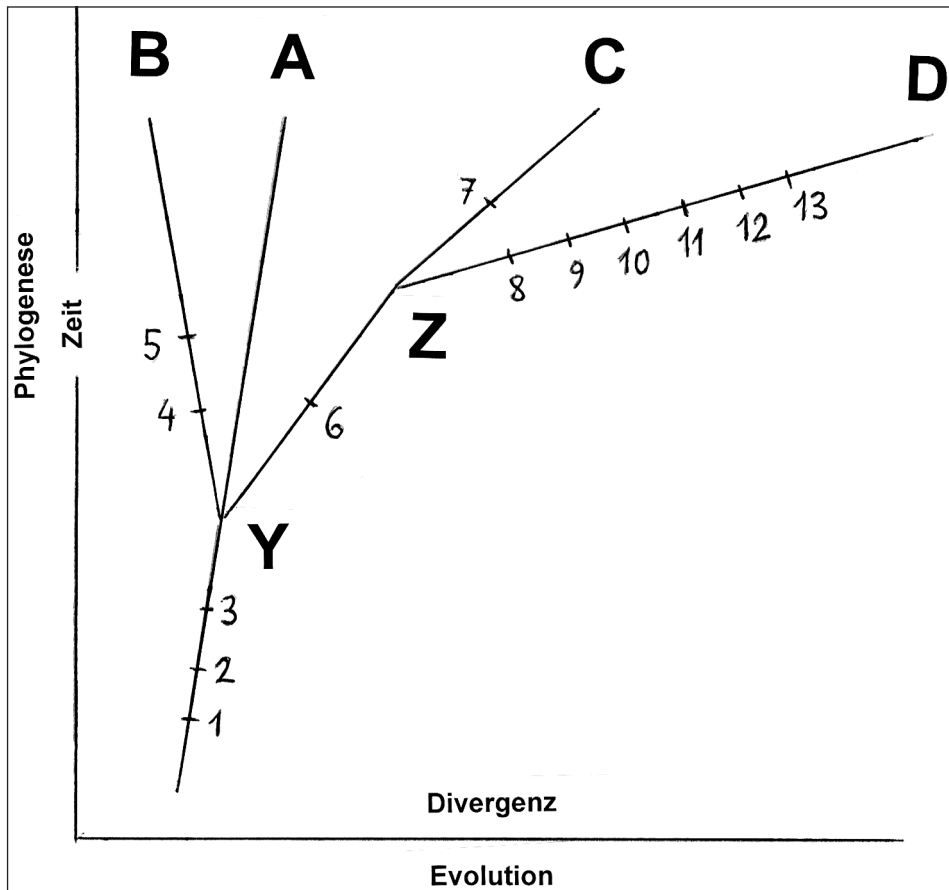


Abb. 2: Hier ist zusätzlich das rezente Taxon A eingezeichnet, das sich von seinem Vorfahren Y, der gleichzeitig Vorfahre von B, C und D ist, nicht unterscheidet (ohne evolutionären Fortschritt!), mit Y also „kontaxisch“ ist. – Fig. 2: The additional extant taxon A does not differ from its ancestor Y (no evolutionary progress!), which simultaneously is ancestor of B, C, and D; therefore, A is “contaxic” with Y.

Sind Paraphyla keine natürlichen Taxa? – Kladistik vs. Kladopatristik

Der entscheidende Punkt liegt nun in der Übertragung solcher Stammbaumschemata (phylogenetisch interpretierter „Kladogramme“) in ein taxonomisches System. Als natürliches System wird nur ein phylogenetisches angesehen, und Phylogenetik orientiert sich konsequenterweise an Stammbäumen. Die Kladistik betrachtet sich als phylogenetische Systematik, deren Grundlage die Kladogramme sind. Im kladistischen System dürfen ausschließlich Monophyla als Taxa bewertet werden, denn die Logik der Stammbaumverzweigungen, die Topologie der Taxa im Stammbaum, die die Verwandtschaftsverhältnisse ausdrückt, ist maßgeblich für die taxonomische Klassifikation. In den Abb. 1 und 2 sind C und D näher miteinander verwandt als B und C, denn C und D stammen unmittelbar vom gemeinsamen Vorfahren Z ab, wohingegen B und C zwei Vorfahren, Y und Z, und zwei (oder viel mehr) Stammbaumgabelungen hinter sich haben.

Nun sind aber B und C einander ähnlicher als C und D, was im Schema durch die Anzahl der sog. Autapomorphien ausgedrückt ist. Die Kladistik bezeichnet damit jene neuen Merkmale, die nur einem Taxon zukommen. Die Merkmale 4 und 5 sind Autapomorphien von B, 7 ist die Autapomorphie von C, und 8 bis 13 sind Autapomorphien von D. Die Merkmale 1 bis 3 sind Synapomorphien des Taxons B-C-D, gleichzeitig (Sym)pleiomorphien für alle Untergruppen, also B, C und C-D. Ein auf Divergenzen (und reziprok dazu auf Gesamtähnlichkeit) beruhendes System muss sehr wohl B-C als ein Taxon betrachten, das dem stärker verschiedenen Taxon D gegenüber steht (Abb. 4). In genealogischer und damit konsequent phylogenetischer Sicht sind die Schwestertaxa C und D miteinander näher verwandt als B und C. Die näher Verwandten, also C und D, werden daher zu einem Taxon zusammengefasst (sie haben 4 Merkmale – 1, 2, 3, 6 – gemeinsam und unterscheiden sich durch 7 Merkmale), was für B und C nicht möglich ist, obwohl sich diese beiden durch weniger Merkmale unterscheiden und daher einander ähnlicher sind (sie haben 3 gemeinsam, 1 bis 3, und unterscheiden sich durch 4, nämlich 4 bis 7).

Das Evolutionstempo der verschiedenen Zweige, d. h. die Zahl der Apomorphien (neuen Merkmale) ist oft sehr verschieden groß, was in Abb. 1 durch die Zahl der Merkmale dargestellt ist: C verfügt über bloß eine einzige Autapomorphie, D hingegen über sechs.

Auch in Abb. 2 bedeutet die Vertikale (Ordinate) die phylogenetische Zeit, die Horizontale (Abszisse) die Divergenz (Verschiedenheit: Anzahl der verschiedenen Merkmale pro Zeiteinheit und pro Taxon). Die fast senkrecht aufwärtsführende Linie (Ast A) hat sich in der Zeit wenig verändert, die Evolution (Veränderung in der Zeit) ist gering; die schrägen, zu B und C führenden Stammlinien haben neue Merkmale hervorgebracht, haben sich etwas stärker oder schwächer verändert, sind also mehr oder weniger stark evoluiert; der fast waagrechte Ast D hingegen hat sich pro Zeiteinheit stark verändert, hat viele neue Merkmale angesammelt, hat sich rascher evolutionär verändert, daher zeigt D eine deutlich höhere Divergenz, d. h. größere Verschiedenheit vom Vorfahren Y und auch gegenüber den Taxa A, B und C. Kladistisch gesehen sind die beiden Stammeslinien C und D jedoch Schwestersippen und insofern phylogenetisch gleichrangig, weil Abkömmlinge desselben Knotens (Aufspaltung beim Vorfahren Z).

Die Schwestersippen C und D sind ungleich, denn D unterscheidet sich von C beträchtlich durch wesentlich mehr Autapomorphien, die auf dem Weg von Z zu D entstanden sind, als C von Z. Dieses wiewohl ungleiche Paar ist ein Monophylon im kladistischen Sinn, deshalb bildet es ein kladistisches Taxon. Hingegen bilden A, B, C zusammen ebenso wie B mit C ein Paraphylon, weil sie nicht alle Abkömmlinge des Knotens Y umfassen.

B und C (Abb. 1) unterscheiden sich voneinander nur geringfügig: in nur vier Merkmalen (4 bis 7), denn von Y nach B sind nur zwei Änderungen (Autapomorphien) entstanden, und auch von Y zu Z und von Z zu C ist die Evolution vergleichsweise langsam (mit nur je einer Änderung) vor sich gegangen. Deshalb sind B und C einander relativ ähnlich, jedenfalls viel ähnlicher als C und D. In einem phänetischen System bilden A, B und C daher ein Taxon, das sich vom Taxon D deutlich unterscheidet. C und D aber bilden zusammen kein phänetisches Taxon, sondern nur D steht als Taxon auf gleicher Stufe wie A-B-C. Damit wird der Unterschied zwischen kladistischer und nicht-kladistischer (phänetischer, hier zugleich evolutionärer) Klassifikation ersichtlich: Abb. 3 zeigt kladistische, Abb. 4 nicht-kladistische (traditionelle) Gruppierung, also Taxonomie.

Eine sehr wichtige Überlegung betrifft die Bewertung der Plesiomorphien: das Beibehalten von Merkmalen der Vorfahren kann kein Taxon charakterisieren: Die Gymnospermie etwa darf nicht als gruppenbestimmendes Merkmal angesehen werden, das ein Taxon konstituiert, denn keinen Fruchtknoten haben auch alle Farnpflanzen usw. Sie ist daher kein Gegenstück zur Angiospermie, bei der es sich um eine Apomorphie, ein neu erworbenes Merkmal handelt. Ebenso: die Pteridophyten haben gemeinsam das Fehlen von Blüten.

Dieses einfache Schema dient als ganz allgemeines Modell für Phylogenie und Evolution der Organismensippen, es ist für sehr viele Fälle anwendbar. In einem konsequent kladistischen Kladogramm wird die Genealogie (Abstammungslinien, Verzweigungsschema) dargestellt, nicht aber die Divergenz (qualitative Merkmale) adäquat abgebildet (die Apomorphien müssten zusätzlich gezielt angegeben werden).

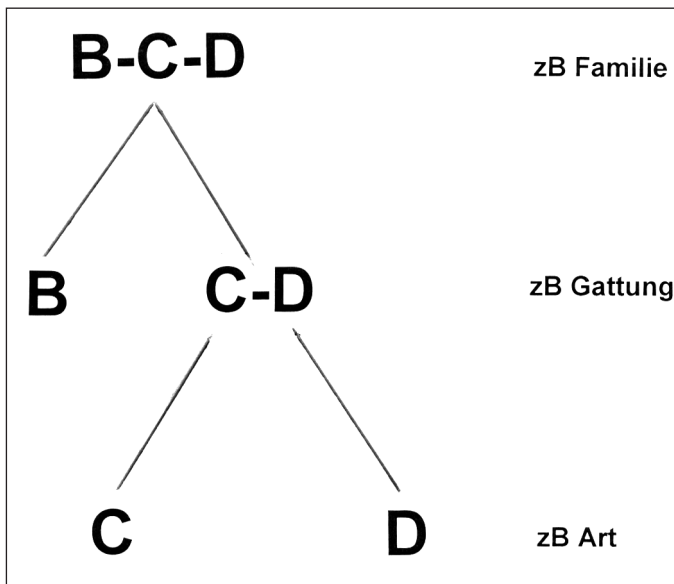


Abb. 3: Kladistische Taxonomie des Phylogramms Abb. 1. Die Familie B-C-D besteht aus den beiden Gattungen B und C-D; die Gattung C-D umfasst die Arten C und D. – (Nach FISCHER 2008a: 34 und FISCHER 2008b: 290, verändert.) – Fig. 3: Cladistic taxonomy of the cladogram in Fig. 1. The family B-C-D consists of the genera B and C-D; the genus C-D includes species C and D. – (After FISCHER 2008a: 34 and FISCHER 2008b: 290, modified.)

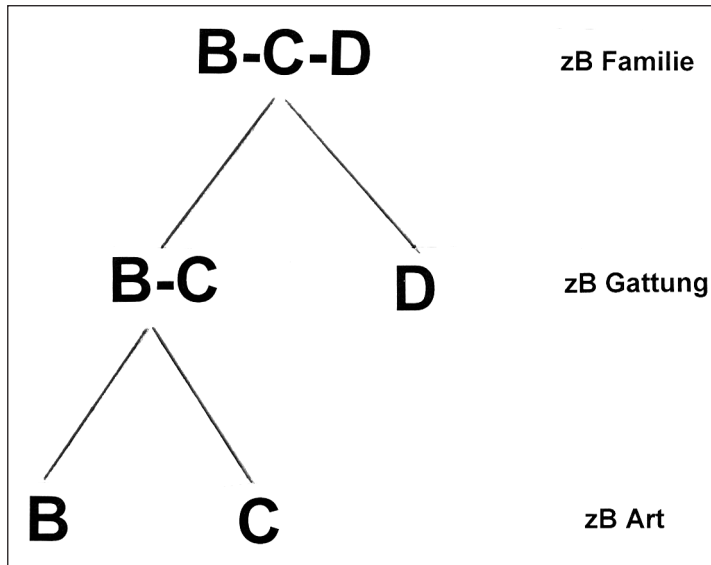


Abb. 4: Phänetische Taxonomie des Phylogramms Abb. 1. Die Familie B-C-D besteht aus den beiden Gattungen B-C und D; die Gattung B-C umfasst die Arten B und C. – (Nach FISCHER 2008a: 34 und FISCHER 2008b: 290, verändert.) – Fig. 4: Phenetic taxonomy of the cladogram in Fig. 1. The family B-C-D consists of the genera B-C and D; the genus B-C includes species B and C. – (After FISCHER 2008a: 34 and FISCHER 2008b: 290, modified.)

Es kommt nun darauf an, ob die Taxonomie (gemeint ist das „natürliche“ biologische System) bloß die Abstammungslinien, die Stammbäume, somit im Wesentlichen die Genealogie der einzelnen Taxa darstellen will oder ob nicht vielmehr versucht werden soll, ein Abbild der Evolution im Ganzen zu zeichnen. Denn es versteht sich von selbst, dass sich das Evolutionsgeschehen, die Vielfalt der Evolutionsprozesse und die dementsprechend komplexen Stammbäume in einem mehrdimensionalen Raum abspielen: Nicht nur Zeit und Raum, sondern Evolutionsgeschwindigkeit und viele verschiedene andere, meist taxon-spezifische Faktoren bestimmen die Abläufe der Evolution und die Entstehung der Sippen. Ein evolutionäres und damit stärker biologisch orientiertes System müsste gegenüber dem traditionellen und gegenüber einem kladistischen eine mehrdimensionale Ordnung abbilden. Da dies innerhalb eines einzigen Systems kaum möglich ist, müssten mindestens zwei parallele System gemeinsam als „natürlich“ angesehen werden: etwa ein kladistisches neben einem phänetisch-evolutionären.

Evolution ist primär Entstehung von innovativen Strukturen und Eigenschaften, also Divergenz, das heißt die Herausbildung neuer Merkmale im Zusammenhang mit der Bewältigung der Umweltfaktoren. Phylogenetik hingegen ist im Wesentlichen Genealogie, sie konzentriert sich nicht auf die qualitativen Neuerungen, blickt gleichsam nicht vorwärts, sondern ist nach hinten gerichtet, zu den Vorfahren, auf die Genealogie konzentriert. Sie untersucht in erster Linie die Zusammenhänge mit den Stammsippen, sie fragt nach Plesiomorphien und Synapomorphien. Die Qualität der Apomorphien bleibt dabei unterbewertet. Unter „Qualität“ verstehe ich die evolutionsbiologisch relevanten Merkmale, also mehr als bloße Divergenz (Anzahl an Apomorphien). Evolution in diesem engeren Sinn (als Gegensatz zu Genealogie) ist die Herausbildung ökologisch relevanter

Merkmale, also solcher, die die jeweilige neue Umwelt bewältigen, etwa Adaptationen an Anforderungen des Habitats und/oder an einen (neuen) Bestäuber etc.

Im Schema der Abb. 1 lassen sich B mit den Capparaceen, C mit den Cleomaceen und D mit den Brassicaceen exemplifizieren. Die Capparaceen und die Cleomaceen bilden zusammen die traditionelle Familie der Capparaceen s. lat. (*Capparaceae* subfam. *Capparoideae* und subfam. *Cleomoideae*: MELCHIOR 1964). Im APG-System sind die beiden Unterfamilien zu Familien aufgewertet und damit gleichrangig mit den Brassicaceen. Der subfamiliäre Rang im ENGLER'schen System (MELCHIOR 1964) beruht darauf, dass diese beiden Taxa viele gemeinsame Merkmale haben, miteinander mehr Ähnlichkeiten haben als mit den Kreuzblütlern. Phylogenetisch-kladistisch sind alle drei Taxa zusammengefasst monophyletisch (ließen sich zu einer Großfamilie *Brassicaceae* s. latiss. zusammenfassen), Capparoiden und Cleomoiden zusammen sind jedoch ein Paraphylum, weil Cleomoiden und Brassicaceen miteinander näher verwandt sind als Cleomoiden und Capparoiden. Bei Berücksichtigung der Divergenz ergibt sich jedoch die traditionelle Gruppierung des ENGLER'schen Systems. In einem evolutionären System findet über die Quantität der Merkmale (der Apomorphien) hinaus auch deren evolutionäre Potenz Berücksichtigung: Die innovativen Merkmale der Cruciferen haben ihnen ermöglicht, neue Lebensräume zu erobern, die Familie ist durch eine starke evolutionäre Radiation gekennzeichnet.

Es lag daher nahe, diese beiden einander entgegengesetzten Gesichtspunkte, nämlich Deszendenz und Divergenz, zu kombinieren. Dies versuchen etwa STUESSY (1997) und STUESSY & KÖNIG (2008) sowie HÖRANDL & STUESSY (2010), indem sie mit rechnerischen Verfahren die Dimension der Divergenz in die Topologie der Stammbäume integrieren (vgl. Abb. 6).

Eine häufig erhobene Kritik an der Kladistik besagt, dass grundsätzlich bei der evolutionären Entstehung einer neuen Sippe deren Stammsippe (die unmittelbaren Vorfahren) zu einem Paraphylum wird und damit aus einem akzeptierten Taxon ein Nicht-Taxon entsteht. HÖRANDL & STUESSY (2010: 1643, 1644) sprechen in diesem Zusammenhang von Knospung („budding“) und meinen daher in der Folge, Paraphylie sei ein natürliches Übergangsstadium in der Evolution der Sippen, ebenso wie die kladistische Monophylie (die sie „Holophylie“ nennen): Bevor sich die Cruciferen entwickelten, waren die Capparaceen eine monophyletische und daher akzeptable Familie (relativ altertümlich, großteils holzig und tropisch). Nachdem sich aus den Cleomoiden (halbstrauchig bis krautig, Früchte „bereits“ schotenartig) durch stark divergente Evolution die sehr erfolgreichen Cruciferen (jung, überwiegend krautig, temperat, sehr adaptiv mit Radiation in verschiedensten Lebensräumen) entwickelt hatten, wurden die Capparaceen s. lat. zu einem Paraphylum, das daher im System nicht als Taxon aufscheinen darf. Meines Erachtens handelt es sich um ein logisches Scheinproblem, denn bei Hinzufügung eines neuen Elements ändern sich naturgemäß die Relationen, und das Organismensystem besteht aus Relationen. (Die Geburt eines Kindes verwandelt eine Frau in eine Mutter, ein Mann wird zum Vater, aus dem Vater wird ein Großvater usw., obwohl alle ihre Identität behalten.)

Clades und Grades – evolutionäre Systematik

Die aktuelle Diskussion über die Bewertung paraphyletischer Taxa entspricht weitgehend dem sehr alten Konflikt um die Unterscheidung zwischen Ähnlichkeit (Gesamtähnlichkeit) und Verwandtschaft (Genealogie). Dies ist eine grundlegende Dialektik der biologischen Systematik überhaupt, die, wie einleitend angedeutet, sogar älter ist als die

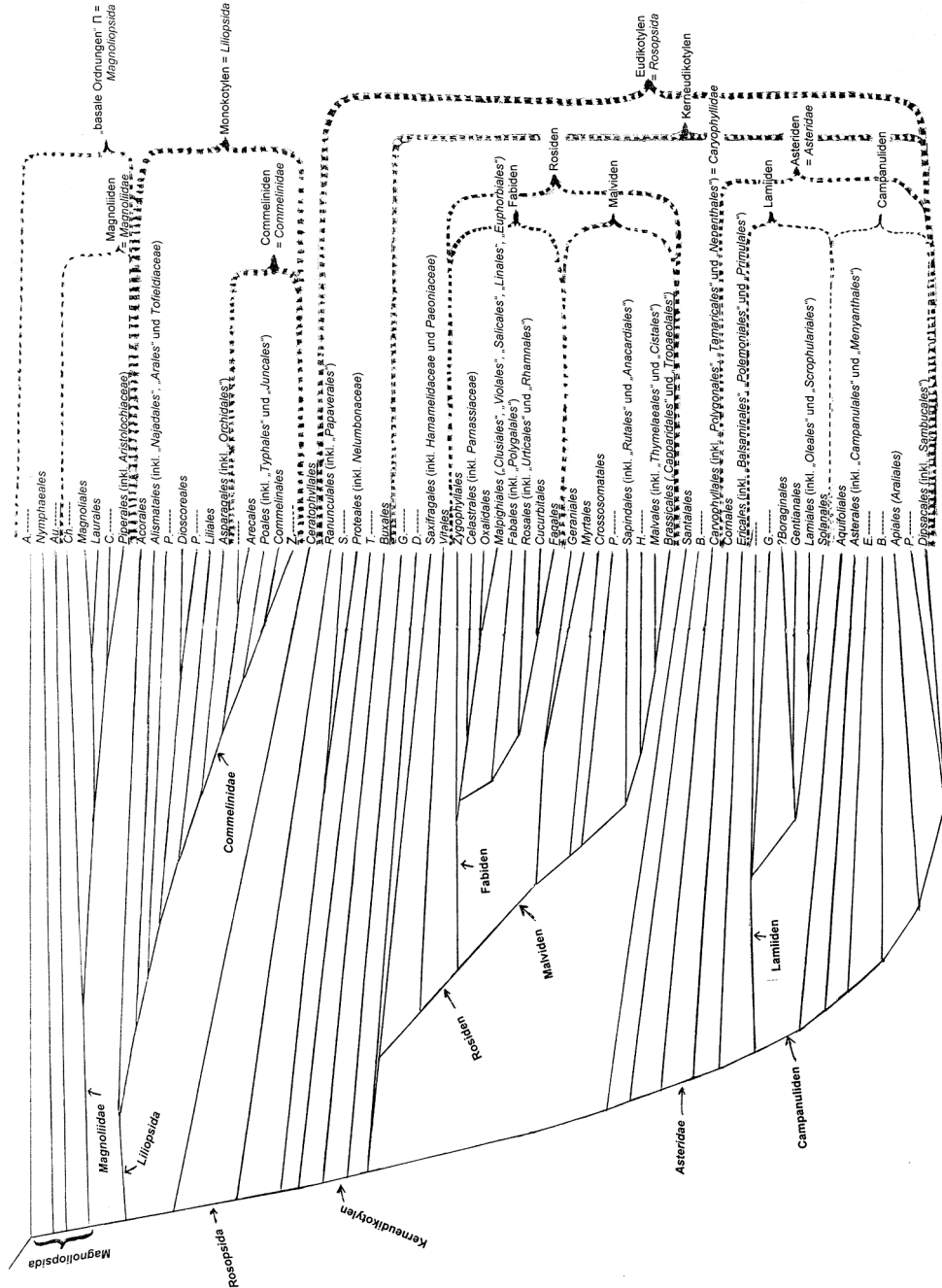
Evolutionstheorie. Spätestens seit der Forderung, dass dem System der Organismen die Evolutionstheorie zugrunde liegen muss, ist es die Hauptaufgabe jedes Biosystematikers und Taxonomen, die naheliegenden „bloßen“ Ähnlichkeiten auszublenden und die Verwandtschaftsverhältnisse herausarbeiten. Das wird ermöglicht vor allem durch die Unterscheidung der Homologien von Analogien, durch die „Entlarvung“ von Konvergenzen usw. Solches Studium führt zu immer größerer Entfernung vom äußerlichen Anschein, weil die verwandtschaftlichen Zusammenhänge meist eher in „inneren“ Merkmalen verborgen sind: von der Embryologie über den anatomischen Feinbau, physiologische und chemische Eigentümlichkeiten sowie die Cytologie und Karyologie bis schließlich zur Molekularstruktur des Genoms. Die „Brauchbarkeit“ des Systems für der Evolutionsforschung Fernerstehende nimmt damit ab!

Die Tätigkeit des Biosystematikers lässt sich prägnant (und zugespitzt) so formulieren: Er entdeckt, dass das, was gleich und ähnlich ist, verschiedene Taxa sind; und was aber verschieden ist, erklärt er als zum selben Taxon gehörend.

Wo es nicht gelingt, die „wesentlichen“ Merkmale, also die Marker für Verwandtschaft herauszuschälen, muss sich die Taxonomie ersatzweise und provisorisch mit einem phänetischen System begnügen, das mehr oder weniger künstlich und formalistisch operiert, nämlich an einzelnen Organen oder Eigenschaften hängt, um zumindest den pragmatischen Anforderungen an das System gerecht zu werden. Die historische Entwicklung der Taxonomie lässt die allmähliche Annäherung an das Ziel eines auf realen, phylogenetischen Verwandtschaften begründeten Systems erkennen, das üblicherweise mit dem „natürlichen System“ gleichgesetzt wird, aber gleichsam immer abstrakter wird und sich von den vordergründigen Eigenschaften der Sippen entfernt.

Dabei erweist sich allerdings in vielen Fällen, dass „bloß“ phänetische Zusammenhänge für ein natürliches System keineswegs irrelevant sind, sondern ganz im Gegenteil Wesentliches über die Evolution aussagen. Die Gruppierung der einzelligen Algen nach ihrer Morphologie wurde zwar mit den Techniken der chemischen Analyse und der Ultrastrukturforschung bald als nicht phylogenetisch begründbar und als für ein phylogenetisches System untauglich entdeckt, dennoch ist evident, dass es sich bei den morphologischen Typen amöboid, monadal, kapsal, kokkal, trichal, siphonal, siphonokladal, plektenchymatisch usw. um Organisationsstufen handelt, die evolutionsbiologisch von größtem Interesse sind – es handelt sich bei dieser Klassifikation also sehr wohl um ein „natürliches“ System, insofern es sich an biologischen, ja: evolutionären Gegebenheiten orientiert. Entsprechendes gilt für andere Gliederungen nach biologisch relevanten Kriterien, wie etwa für das Raunkiaer'sche System der Lebensformen. Solche Klassifikationen oder Systeme haben mit einem phylogenetischen System zweifellos nichts gemein, sind jedoch weder künstlich noch willkürlich, auch nicht vorrangig formalistisch und subjektiv, sondern widerspiegeln biologische Wirklichkeiten. Für derartige Gruppen, die keine Abstammungsgemeinschaften darstellen, werden die Ausdrücke Organisationstyp, Organisationsniveau, Organisationsstufe oder Entwicklungsstufe verwendet (siehe z. B. EHRENDORFER 1998b: 819, JÄGER et al. 2003: 227, KADEREIT 2008a: 621, 623). Auch die heterotrophen Abteilungen der *Heterokontobionta* („Teil I des sechsten Subregnums“) und die autotrophen Abteilungen der *Heterokontobionta* („Teil II des sechsten Subregnums“) sind solche Organisationstypen, die das lineare hierarchische „natürliche“ (phylogenetische) System ganz schön in Unordnung bringen (KADEREIT 2008a: 619–620). Im Englischen gibt es dafür den griffigen Terminus „grade“, der im klaren Gegensatz zu „clade“ für die monophyletische Verwandtschaftsgruppe (Abstammungsgemeinschaft) steht. Denn Clades

(Stammlinien) sind die Abschnitte im Stammbaum, die Stammbaumäste samt deren Verzweigungen. Diese Ausdrücke sind zufolge WAGENITZ (2003: 66, 226) vom Evolutionstheoretiker Julian S. Huxley 1957 geprägt worden.



So manche Paraphyla lassen sich als „grades“ auffassen, die ein bestimmtes Organisationsniveau repräsentieren. Die Flagellaten (monadalen Algen), die Pteridophyten, die Gymnospermen, die „basalen Ordnungen der Angiospermen“ sind in dieser Sicht ebenso „grades“ wie etwa die traditionellen *Santalaceae* s. str. (d. i. ohne die *Viscaceae*), die traditionellen *Primulaceae* (s. lat., aber nicht s. latiss., d. h. im mittleren Sinn), die *Apo-cynaceae* s. str., die *Caesalpinioideae* s. lat., die *Sapindaceae* s. str., die *Capparaceae* s. lat. (im obigen Beispiel). Dies sind zwar in vielerlei Hinsicht recht verschiedenartige Gruppen, weisen jedoch in evolutionsbiologischer Sicht durchaus gewisse Gemeinsamkeiten auf. Sie sind entweder durch Plesiomorphien verbunden oder aber durch Konvergenz entstanden, sie haben bezüglich gewisser biologisch (meist ökologisch) relevanter Eigenschaften oft ein bestimmtes evolutionäres Adaptationsniveau erreicht oder beibehalten. Ein weiteres und illustratives Beispiel eines paraphyletischen Organisationsniveaus sind die im APG-System so genannten „Basalen Ordnungen“ der Angiospermen (Abb. 5): *Amborellales*, *Nymphaeales*, *Austrobaileyales* (*Illiciales*) und die monophyletischen „Magnoliiden“, die alle zusammen ein Paraphylum bilden, bei EHRENDORFER (1998a: 748–751) jedoch die erste Klasse – *Magnoliopsida* – innerhalb der Angiospermen, und auch KADEREIT (2008 : 844, 847), der sie, konsequent dem APG folgend, nicht als Taxon betrachten darf, betont die „zahlreichen Gemeinsamkeiten“. So wichtig es ist, solche Gruppen von monophyletischen zu unterscheiden, so sinnvoll ist es, in einem natürlichen System derartige evolutionäre Gemeinsamkeiten nicht zu ignorieren. Bei den hier erwähnten Beispielen handelt es sich zum Teil um Abstammungsgruppen, die im Sinne von HÖRANDL & STUESSY (2010) als „monophyletisch“ (im „alten Sinn“) anzusehen sind, also um phylogenetisch benachbarte, hauptsächlich durch Plesiomorphien miteinander verbundene Gruppen (*Capparaceae* s. lat., *Primulaceae*), zum anderen aber um Konvergenzen, die sich allerdings immer nur auf einen bestimmten Organbereich beziehen. Vom einen zum anderen gibt es wohl alle Zwischenstufen (wobei sich übrigens auch zeigt, dass sich Paraphylie und Polyphylie bloß graduell unterscheiden). Ausdrückliche Hinweise auf solche Organisationsniveaus („Grades“) innerhalb eines evolutionären Systems könnten eine aussagekräftige Ergänzung zum immer „abstrakter“ werdenden streng phylogenetischen System sein.

- ← Abb. 5: Vereinfachtes Phylogramm der Angiospermen nach APG III von den Ordnungen aufwärts. Kleine Ordnungen und solche, die keine mitteleuropäischen Familien enthalten, sind nicht benannt. Die Ordnungen sind sehr verschieden groß (die *Acorales* umfassen 2 Arten, die *Asterales* 26 000!) Die Taxa in Klammern sind solche aus FISCHER & al. 2008; die Ordnungen unter Anführungszeichen sind von APG nicht akzeptiert. Die Monokotylen (= *Liliopsida*), Eudikotylen (= *Rosopsida*), Magnoliiden (= *Magnoliidae*), Commeliniden (= *Commelinidae*), Kerneudikotylen, Rosiden, Asteriden (= *Asteridae*), Fabiden, Malviden, Lamiiden und Campanuliden sind Monophyla. Π = Paraphylon. Die kursiv geschriebenen Klassen und Unterklassen sind gleichbedeutende Taxa im System EHRENDORFER (1998). (Dieses Schema steht eigentlich auf dem Kopf, weil üblicherweise die ursprünglicheren Taxa unten und die abgeleiteten oben dargestellt werden.) – Verändert nach STEVENS 2001–: Vs. 11 (2011). – Fig. 5: Simplified phylogram of the angiosperms according to APG III from the orders upwards. Only big orders and those important for Central Europe are named. The orders vary considerably in size (*Acorales* include 2 species, *Asterales* 26 000!). Taxa in brackets are those in FISCHER & al. 2008; orders between quotation marks are not accepted by APG. The monocots, eudicots, magnoliids, commelinids, core eudicots, rosids, asterids, fabids, malvids, lamiids and campanulids are monophyla. Π = Paraphylon. Classes and subclasses in italics are congruent to taxa sensu EHRENDORFER (1998). (This graph is top down, contrary to convention, with ancestors and old lines at the base.) – Modified after STEVENS 2001–: version 11 (2011).

Um diese Überlegung an einem extremen Beispiel zu illustrieren: Die Achsensukkulenz, verbunden mit Blattlosigkeit, Rippenbildung und Dornenbildung und dazugehörigen ökophysiologischen Gemeinsamkeiten und Ähnlichkeiten, die gewisse Euphorbien mit gewissen Cactaceen verbinden, sind Schulbeispiele für Konvergenz ohne jede phylogenetische Grundlage. In einer allgemeinbiologischen und betont funktionellen, ökologischen und unhistorischen Sicht bilden sie eine durch viele Gemeinsamkeiten ausgezeichnete Organismengruppe (z. B. auch in der Physiologie: CAM-Photosynthesestoffwechsellyp), deren Glieder sich hauptsächlich in einer einzigen Hinsicht unterscheiden, nämlich durch die phylogenetische Herkunft, die jedoch für diese rezenten Organismen in ihrem aktuellen Biotop eigentlich belanglos ist. Es ist hauptsächlich unsere neuzeitliche historische Denkweise, die uns dazu verführt, die Entstehungsgeschichte überzubewerten: Der Ursprung, die Herkunft erscheint uns wichtiger als das Resultat.

Diese Überlegung, man könnte sie auch ein Gedankenexperiment nennen, soll darauf aufmerksam machen, dass man die streng und konsequent phylogenetische Sichtweise als eine recht einseitige auffassen kann und dass es keineswegs selbstverständlich ist, ein streng phylogenetisches System als das einzig natürliche zu betrachten. Letzteres ist nur dann möglich, wenn man die Phylogenie, die zweifellos realen Keimbahnzusammenhänge zwischen allen Organismen und damit die Geschichte der Organismen im geologischen Maßstab als die „einzige Realität“, d. h. als einzig objektivierbares Kriterium für die Klassifizierung der Organismen ansieht. (Damit kommt man zur philosophischen Frage, warum wir – jedenfalls seit DARWIN – gleichsam die Geschichte höher einschätzen als die übrige Realität – ich neige zur Ansicht, dass hierfür Denktraditionen seit der späteren Neuzeit maßgeblich sind, was allerdings in anderem Zusammenhang zu erörtern wäre.)

Kann das System gleichzeitig phylogenetisch, evolutionär und pragmatisch sein?

Selbstverständlich gibt es etliche Bemühungen um eine Methode und ein System, das Phylogenie und Divergenz, also Deszendenz und Evolution gleichermaßen berücksichtigt und in ein einziges System integriert. Solche Systeme werden „evolutionär“ (wohl seit Ernst Mayr, siehe z. B. BRUMMIT 2008) oder „phyletisch“ genannt (STUESSY 2009). Die Divergenzen innerhalb eines kladistischen Baums zu messen und in der Taxonomie zu berücksichtigen, versucht die „Patristik“⁴⁾ oder (besser) Patrokladistik (STUESSY 1987, STUESSY & KÖNIG 2008). Die Abb. 6 veranschaulicht die Dimensionen der Phylogenie: die zeitliche, phänetische, kladistische (Abspaltung, Verzweigung) und patristische (Divergenz). Es ist jedoch grundsätzlich problematisch, zwei einander entgegengesetzte, einander widersprechende Gesichtspunkte auf einen Nenner zu bringen, sodass zwei verschiedene Kriterien im selben System maßgeblich für die Errichtung der Taxa sind. Ein „synthetisch-evolutionäres“ System, das alle Methoden und Prinzipien gleichermaßen verwendet und integriert, wie es EHRENDORFER (1998b: 514–515) anstrebt, ist aus methodischen Gründen ein wohl unrealisierbarer Wunschtraum.

Es erhebt sich also die Idee, zwei oder mehr gleichberechtigte natürliche Systeme zuzulassen, etwa ein phylogenetisches neben einem evolutionären, was allerdings z. B. HÖRANDL & STUESSY (2010: 1650) ablehnen, weil sie ein einziges System mit einem Maximum an Information anstreben.

⁴⁾ Das ist eigentlich (in der christlichen Theologie) die Lehre von den Kirchenvätern!

Eine pragmatische Möglichkeit, die beiden einander widersprechenden Systemprinzipien in einem einzigen System zu vereinen, könnte sein, die paraphyletischen Taxa zwar zu akzeptieren, sie aber deutlich als solche ausdrücklich zu markieren (so ähnlich wie auch agamospermische Kleinarten von den sexuellen, „normalen“ Arten durch Kennzeichnung abgehoben werden sollten). Schließlich waren ja auch alle bisherigen Systeme immer eine bunte Mischung aus mehr oder weniger gut phylogenetisch erforschten Taxa und solchen, wo man sich mit einem mehr oder weniger guten phänetischen System zufrieden geben musste, nicht selten – mangels plausibler phylogenetischer Hypothesen – sogar mit einem künstlichen System aufgrund eines einzigen zur schematischen Klassifizierung verwendeten Merkmals. Aufgrund welcher Daten und mit welcher Methodik und nach welchen Prinzipien („Philosophie“) das System der einzelnen Taxa erstellt worden ist, wurde meist nicht oder nur schlecht sichtbar gemacht. Diese „Philosophie“ könnte bei jedem Taxon etwa in Form eines Symbols angegeben werden. In der österreichischen Exkursionsflora werden in der Systemübersicht die paraphyletischen Familien probeweise mit einem großen griechischen Pi (Π) markiert (FISCHER 2008: 166–176). Das ließe sich wohl verfeinern und eröffnete auch die Möglichkeit, in geeigneten Fällen zwei Systeme nebeneinander anzuführen. Bei den hochrangigen Taxa ist Vergleichbares in vielen Büchern ohnehin üblich, Begriffe wie Algen, Pilze, Gymnospermen⁵⁾, Amentiferen und Dikotyle werden verwendet, obwohl es sich um keine Taxa eines phylogenetischen Systems

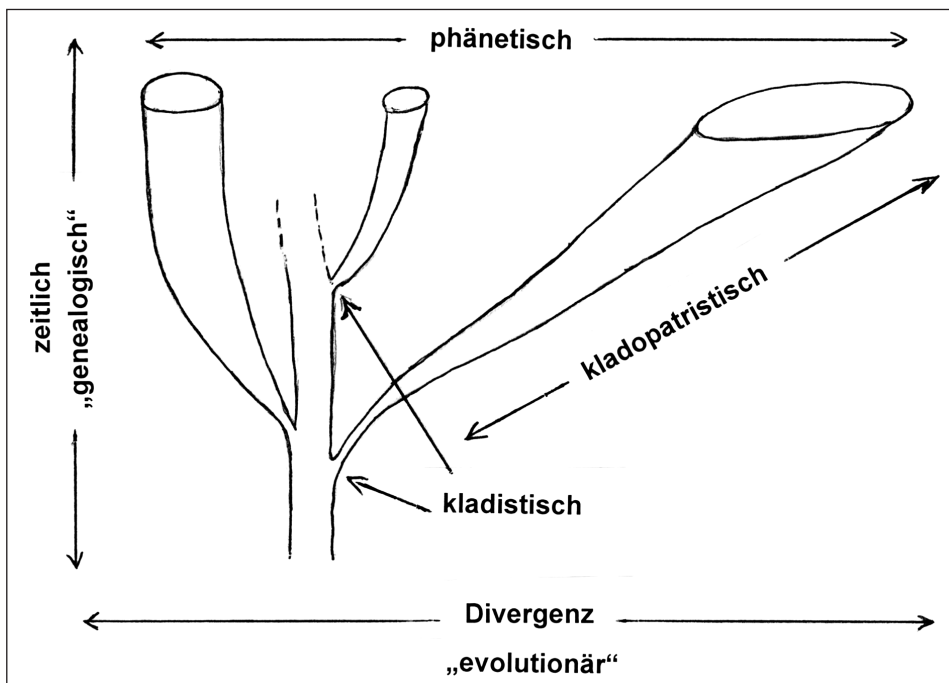


Abb. 6: Das Schema verdeutlicht die zeitliche, phänetische (Merkmale), kladistische (Verzweigung) und kladopatristische (Divergenz) Dimension der Phylogenese (nach STUESSY 2009: 117, geändert). – Fig. 6: The diagram illustrates chronical, phenetic (traits), cladistic (branching) and cladopatristic (divergence) dimension of phylogenesis (after STUESSY 2009: 117, modified).

⁵⁾ Neuere molekularphylogenetische Befunde (KADEREIT 2008b: 833) neigen allerdings dazu, dass die rezenten Gymnospermen tatsächlich monophyletisch sind.

handelt. Ebenso könnte man das Paraphylum *Liliales + Asparagales* „Liliiflorae“ nennen, um damit eine Gruppe umschreiben, die weitgehend mit den „alten“ *Liliaceae* (s. latiss.) deckungsgleich ist. Das Motiv für die Bildung solcher „Grades“ (nicht-phylogenetischer Gruppen) sollte aber immer erkennbar sein oder angegeben werden.

Selbstverständlich wird ja auch niemand daran gehindert, die Reptilien als solche zu bezeichnen, obwohl Schildkröten, Schlangen, Echsen, Saurier usw. zusammen kein Monophylum sind und daher kein monophyletisch definiertes Taxon bilden. Dass dieses gewiss eindrucksvolle Schulbeispiel für die Divergenz zwischen Phylogenie und Evolution immer wieder auch als Argument gegen die Kladistik angeführt wird (sogar von HÖRANDL & STUESSY 2010), zeigt mir, dass das Wesentliche der Problemlage und die Argumentationsweise der Kladistik offenbar weithin unverstanden ist. Denn es kann nicht oft genug betont werden, dass selbstverständlich nichts gegen Begriffe für Organisationstypen spricht, für phänetische Organismengruppen – auch Formtaxa genannt –, die neben den Taxa im phylogenetischen System verwendet werden dürfen. Diskutabel ist bloß, welche Rolle sie in einem „natürlich“ sein wollenden System spielen (siehe weiter oben).

Im folgenden Abschnitt werden einige Beispiele aus dem APG-System (vgl. Abb. 5) erwähnt, um zu zeigen, wie vielfältig die Situation im Lichte des Gegensatzes kladistisch-molekularphylogenetisch vs. phänetisch-evolutionär sein kann, auch abgesehen vom unterschiedlichen Erforschungsgrad. Wenn hier phänetisch und evolutionär zusammengefasst werden, bedeutet dies keineswegs, dass beides dasselbe ist. Es wird damit bloß angedeutet, dass in einem evolutionären System strukturelle, morphologische, funktionelle (z. B. adaptive) Merkmale neben den Daten aus Basensequenzen der DNA gleichfalls eine wichtige Rolle spielen. Kladistische Methoden können natürlich auch bei der Verarbeitung phänotypischer Daten herangezogen werden. Ob und inwieweit DNA-Daten zusammen mit phänetischen zur Berechnung von Phylogrammen verwendet werden dürfen, ist freilich zu Recht umstritten.

Ein wissenschaftliches System soll verschiedenen Anforderungen genügen, die im Rahmen wissenschaftlicher Methodik eigentlich selbstverständlich sind: So soll es möglichst viel Information enthalten und es soll methodisch seriös, d. h. nachvollziehbar sein. Nicht selten werden jedoch auch weitere Ansprüche gestellt, vor allem wird immer wieder „Praktikabilität“ gefordert. Dies ist verständlich angesichts der eingangs erörterten sehr verschiedenen Aufgaben des „natürlichen“ Systems: Es soll nicht nur Synthese und Krönung unseres Wissens über die Pflanzensippen und ihre gegenseitigen Beziehungen sein, sondern auch als Referenzsystem für die gesamte übrige theoretische und angewandte Botanik, Biologie usw. dienen. Dies sind jedoch Aufgaben, die eindeutig jenseits der wissenschaftlichen Hauptaufgabe, die Natur abzubilden, liegen und daher prinzipiell unvereinbar. Die Forderung nach praktischer Anwendbarkeit kann nur alle anderen Gesichtspunkte relativieren, stören und zerstören und als Flucht aus der Thematik angesichts von Problemen dienen. Es verwundert daher, dass HÖRANDL & STUESSY (2010: 1650) diese „anthropozentrischen Aspekte“ als wesentlich für ein Pflanzensystem ansehen. Dass ein wissenschaftliches, an Evolution und/oder Phylogenie orientiertes System für manche Benutzer unpraktisch oder unbequem erscheint, kann doch kein Gesichtspunkt für die ohnehin sehr diffizile Diskussion über Prinzipien und Methodik eines wissenschaftlichen Systems sein! Sollte es tatsächlich möglich sein, ein Organismensystem zu konstruieren, das sowohl der Phylogenese wie den evolutionären Prozessen und Neuerungen gleichermaßen Rechnung trägt, wird es gewiss dennoch unmöglich sein, dass ein solches, höchsten theoretischen, evolutionsbiologischen Ansprüchen genügendes System gleichermaßen auch den Bedürfnissen der Floristen, Vegetationsökologen, Pharmazeu-

ten, Land- und Forstwirte, Gärtner, Naturschützer und Liebhaberbotaniker genügt, die begreiflicherweise ein übersichtliches, möglichst theoriefreies, leicht nachvollziehbares System benötigen. Dass sich ein Taxon werbetechnisch schlecht vermarkten lässt, kann kein Kriterium für dessen wissenschaftlichen Wert sein (obwohl HÖRANDL & STUESSY 2010: 1647 erstaunlicherweise solche Argumente für ihr berechtigtes Plädoyer gegen eine einseitig kladistische Systematik zugunsten einer biologischeren Sicht benützen).

Als Grundlage für die Anfertigung von Bestimmungsschlüsseln eignen sich verständlicherweise die Taxa eines phänetischen Systems am besten, weil nur diese durch den Besitz maximal vieler gemeinsamer Merkmale definiert sind – im Unterschied zu solchen eines evolutionären oder gar phylogenetischen Systems (siehe dazu FISCHER & WILLNER 2010). Auch dies sei hier wegen nicht selten anzutreffender Missverständnisse festgehalten. Denn ein gutes Pflanzenbestimmungsbuch muss selbstverständlich von den leicht beobachtbaren, makroskopischen oder höchstens Lupen-Merkmalen ausgehen und darf keinesfalls phylogenetische Erkenntnisse voraussetzen. Die Taxa eines wissenschaftlichen Systems dürfen sich jedoch nicht nach den Erfordernissen von Bestimmungsschlüsseln richten, vielmehr kann es selbstverständlich nur umgekehrt sein (es gilt das über die inakzeptable Rolle der Praktikabilität Gesagte). Der Konflikt zwischen den „primitiven“ populären Bestimmungsbüchern, die die Blütenfarbe als erstes Gruppierungskriterium verwenden, und den botanisch anspruchsvolleren offenbart dieses grundsätzliche Problem. Ein seriöses Allzwecksystem gibt es wohl nicht und es wird künftig noch weniger möglich sein als heute. Die hier teilweise skizzierte aktuelle Diskussion um die Methodik der Systematik, die die verschiedenen Dimensionen der Evolution und der Biodiversität sichtbar macht, soll verdeutlichen, dass es ein System, das zugleich allen theoretischen Gesichtspunkten und auch noch den verschiedenen pragmatischen genügt, nicht geben kann.

Die Klage über den Verlust vertrauter und liebgewordener Taxa oder gar nur über das Verschwinden von deren Namen taucht ebenfalls immer wieder in Diskussionen über das Pflanzensystem und dessen Änderungen auf. Sosehr Derartiges subjektiv nachzufühlen ist, merke ich darin bei nüchtern-wissenschaftlicher Betrachtung einen eigenartigen „Nominalismus“ (pointiert ausgedrückt: „Namensfetischismus“; vgl. FISCHER 2011), unter dem nicht nur taxonomische Laien, sondern erstaunlicherweise sogar professionelle Biosystematiker zu leiden scheinen: Wie kann denn der Name wichtiger sein als der Begriff (das Taxon)? Ist es zu rechtfertigen, dass eine Art, eine Gattung, eine Familie deshalb aufrechterhalten wird, weil das für bestimmte nationalistische, naturschutzfachliche, tourismuspolitische, kommerzielle Zwecke günstig ist? Auch bestimmungsschlüsseltechnische Bequemlichkeit ist kein Argument. Sollte die Umgrenzung der Pflanzentaxa nicht ausschließlich wissenschaftlichen Gesichtspunkten unterworfen sein?

Molekulare Phylogenetik und das „molekulare System“ der APG

Als CHASE et al. (1993) den ersten, großangelegten molekulargenetischen Vergleich eines Plastiden-Gens quer durch das ganze System der Samenpflanzen vorlegten, brach damit das Zeitalter der molekularphylogenetischen Großsystematik an. Die damals sichtbar gewordenen Übereinstimmungen mit und die Unterschiede gegenüber den vorher gängigen Systemen wie z. B. MELCHIOR (1964), TAHTADŽJAN (1966), DAHLGREN (1980) und CRONQUIST (1981) haben sich in der sehr stürmischen weiteren Entwicklung dieser neuen Disziplin (es wurde bald auch das Kerngenom analysiert) im Großen und Ganzen nur wenig verändert. Das neue, molekularphylogenetische System erwies sich damit als im Grunde

stabil und vertrauenswürdig, sodass heute niemand mehr daran zweifelt, dass es sich um wesentliche Fortschritte in der Kenntnis der Phylogenie der Höheren Pflanzen handelt (einen Überblick über die wichtigsten Änderungen bringt FISCHER 2006).

Die folgenden Beispiele sollen veranschaulichen, wie vielfältig die Gründe für die Änderungen sind und vor allem offenbar auch die Beziehungen zwischen Phänetik, Evolutionsniveau und Phylogenie. Anhand der Systematik hauptsächlich der Ordnungen und Familien werden auch Probleme aufgezeigt, die sich aus der konsequenten Anwendung der kladistisch-phylogenetischen Methodik für die Fortentwicklung des Pflanzensystems ergeben. Die jeweils aktuelle Version von APG III zeigt die Online-Website von STEVENS (2001–). Die folgenden Beispiele dienen nicht zuletzt dazu, den mit der Taxonomie nicht Vertrauten die Arbeitsweise dieser Disziplin vor Augen zu führen, um den leider sehr häufigen Fehleinschätzungen entgegenzuwirken. („Wir bitten Sie sehr um Entschuldigung: Auf den Etiketten [im Botanischen Garten] ist uns ein peinlicher Fehler unterlaufen: Statt fälschlich ‚*Asclepiadaceae*‘ müssen Sie richtig ‚*Apocynaceae*‘ lesen!“ – Nicht erfunden, sondern selbst erlebt!) Wer kein Dinosaurier sein will, schreibt von STEVENS im Internet ab! (Verständnis für Biosystematik erübrigt sich!) Natürlich handelt es sich hier um keinen Fehler, sondern bloß um eine höchstens theoretisch interessante Änderung der Rangstufe von Familie zu Unterfamilie.

Wir werfen im Folgenden einen Blick auf APG III: Abb. 5 ist eine knappe, übersichtliche Darstellung (eine ähnliche, inzwischen leicht veraltete Darstellung findet sich z. B. auch bei KADEREIT 2008b: 845). Die eigentümliche „kaskadenförmige“ („laddering“) Gliederung der molekularphylogenetischen Systeme ist eine Folge der kladistischen Methodik und war weder zu erwarten noch ist sie auf der morphologischen Ebene nachzuvollziehen (sie ließe sich zusammen mit der Kladistik hinterfragen). Alle Ordnungen sind natürlich monophyletisch im strengen (kladistischen Sinn), ebenso die elf höheren (verschiedenen hohen) Taxa, die bloß informell bezeichnet werden. Die oberste formelle Rangstufe ist die Ordnung, die jedoch fast durchwegs deutlich weiter gefasst ist als in den meisten früheren Systemen.

Unter den 8 „basalen“ Ordnungen der Angiospermen können die ersten drei nicht zusammengefasst werden, weil sie als Gruppe paraphyletisch (allerdings auch morphologisch stark unterschiedlich) sind, die fünf weiteren bilden zusammen die vermutlich monophyletischen Magnoliiden. Diesen stehen „schwesterlich“ alle übrigen Angiospermen gegenüber, unter denen die gesamten (monophyletischen) Monokotylen (bestehend aus 11 Ordnungen und einer *incertae sedis* [„unplaced“]) die kleinere Schwestergruppe aller restlichen sind, die Eudikotylen genannt werden. Bloß die kleinen, nur zwei Arten umfassenden *Ceratophyllales* – bekanntlich aberrante, wurzellose Unterwasserpflanzen – sind isoliert und lassen sich schwer einordnen, sind vielleicht die Schwestersippe der Eudikotylen. Die Eudikotylen umfassen 5 „basale“ Ordnungen der Nicht-Kerneudikotylen, die zusammengefasst ebenfalls ein Paraphylum sind, die übrigen sind die Kerneudikotylen. Innerhalb dieser wiederholt sich das Muster mit basalen Ordnungen, die „hintereinander“ stehen und daher nicht zusammengefasst werden können: Untergliederung in 4 „basale“ Ordnungen, die zusammen ein Paraphylum bilden, und die 16 Ordnungen der Rosiden, ferner 3 weitere, miteinander nicht zu vereinigende zwischen Rosiden und Asteriden sowie die 18 Ordnungen der Asteriden. Die Rosiden bestehen aus den beiden Monophyla Fabiden und Malviden mit je 8 Ordnungen. Innerhalb der Asteriden gibt es wieder 2 „basale“ und 6 Ordnungen der Lamiiden sowie 7 der Campanuliden. Außerdem gibt es innerhalb der Eudikotylen 2 Ordnungen *incertae sedis*.

Um Missverständnisse zu vermeiden, sei hier eine kurze Bemerkung über APG und die Angiosperm Phylogeny Website (STEVENS 2001–) den weiteren Überlegungen vorangestellt. Dieses langfristige Unternehmen, die gesamte Fülle und Diversität der Blütenpflanzen einer grundsätzlichen Revision bezüglich ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zu unterziehen, indem alle Daten aus den vorliegenden und sich ständig mehrenden molekularphylogenetischen Analysen für den Aufbau eines kladistischen Systems verwendet werden, verdient größte Beachtung und Wertschätzung. Dieses APG-System beruht ausschließlich auf den „molekularen“ Daten, die, nach kladistischen Prinzipien bearbeitet, hypothetische Kladogramme liefern, auf denen methodisch konsequent das System aufgebaut wird. STEVENS gibt jedoch zu jedem Taxon nicht nur umfangreiche Synonymie an, sondern vor allem möglichst umfassend bisher bekannte morphologische, anatomische, embryologische, palynologische, cytologische und chemische Merkmale (die sich freilich großteils als unvollständig und schlecht vergleichbar erweisen). Dabei werden die Diskrepanzen zu „klassischen“ und phänetischen Systemen zwar nicht verschwiegen, allerdings auch nicht genauer diskutiert. Eingestandenermaßen ist das aktuell vorliegende System noch recht unvollständig, enthält viele Fragezeichen und verschiedenste provisorische Hypothesen. STEVENS (2001–) diskutiert Prinzipien, Methoden und Rechenverfahren, wobei letztere für die Ergebnisse eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen. Dieses APG-System ist zweifellos einerseits eine imponierende Leistung, andererseits ist es wissenschaftlich, bezüglich der Evolutionsbiologie überaus bemerkenswert. Desweiteren ist es ein aktuelles System, das der Biosystematik zu Recht weltweite Aufmerksamkeit, ja Popularität beschert. Ich betone dies, um hinzuzufügen: Und gerade deshalb wird es heute auch vielfach gewaltig überschätzt. Es ist nämlich keineswegs das richtige, natürliche, einzig „gültige“ System, wie es von der Biosystematik Fernerstehenden gesehen wird. Es handelt sich vielmehr um ein theoretisches Experiment, noch voller Lücken und Fragezeichen. So sehen das übrigens auch dessen Autoren (im Unterschied zu den naiven Anbetern, die sich über Aufgaben, Ziele und Methoden der Biosystematik überhaupt im Unklaren befinden). Die große Synthese dieses „molekularen“ Systems mit einem auch die Phänetik („Morphologie“, strukturelle Merkmale) und die Innovationen des Evolutionsgeschehens berücksichtigenden natürlichen Systems steht noch aus – falls sie je möglich sein sollte.

(1) Etliche bereits mit „klassischen“ Methoden ermittelte neuere (etwa seit MELCHIOR 1964) Umstellungen im System werden bestätigt, zum Beispiel: *Cactaceae* unter den *Caryophyllales* (vorher isoliert), *Papaveraceae* unter den *Ranunculales* (und nicht in derselben Ordnung wie die Cruciferen), *Liliaceae* s. lat. als Familie unhaltbar, weil überaus polyphyletisch, *Acorus* keine Aracee (siehe unter 2). „Molekular“ erhärtet wird auch, dass die Dikotylen paraphyletisch sind (im Gegensatz zu den monophyletischen Monokotylen). Dass die Unterklassen der Dikotylen, insbesondere die *Hamamelididae*, *Dilleniidae* und *Rosidae* (CRONQUIST 1981; EHRENDORFER in vier „STRASBURGER“-Auflagen: 1971–1991) jedoch nicht bestätigt wurden, war zwar eine gewisse Überraschung, deren künstlicher Charakter ist aber (zumindest im Nachhinein) plausibel.

Des weiteren gibt es nun (2) auf der Ebene der Ordnungen und Familien Fälle, bei denen frühere Unsicherheiten der Zuordnung „molekular“ entschieden worden sind; andere (3) mit einer neuen, aber evolutionär und auch strukturell-phänetisch mehr oder weniger plausiblen Klassifikation, und wieder andere (4), wo die neue Taxonomie deshalb problematisch erscheint, weil sich (bis heute) keine Unterstützung in anderen Merkmalsbereichen finden lässt. (Und dazwischen natürlich, wie in der Biologie üblich, alle Zwischenstadien, „Übergänge“.) Auch dazu jeweils einige wenige Beispiele.

Hier sei allerdings nochmals betont, dass auch das APG-III-System selbstverständlich in ständiger Weiterentwicklung begriffen ist (die Website STEVENS 2001– wird jährlich aktualisiert). Es ist zu erwarten, dass etliche Unklarheiten beseitigt und insbesondere die letzten noch verbliebenen „nicht platzierten“ Taxa (in der klassischen Systematiker-Sprache heißt das „incertae sedis“) demnächst einen Platz im System zugewiesen erhalten. So wird sich die jetzt noch unklare Position der Boraginaceen wohl künftig festigen.

Zu (2): Dass *Sambucus* keine Caprifoliacee ist, ist schon länger bekannt, auch dass sie Beziehungen zu *Adoxa* erkennen lässt. Im APG-System umfassen die Adoxaceen *Viburnum*, *Adoxa* und *Sambucus*. – *Loranthaceae* und *Viscaceae* sind verschiedene Familien, wobei APG III letztere mit den *Santalaceae* vereinigt. – Dass *Acorus* bloß konvergente Ähnlichkeit (in der Infloreszenz!) mit den Araceen verbindet, wurde schon früher vermutet, insbesondere auch, dass er mit *Typha* verwandt sein könnte (CRONQUIST 1981: 1099, 1150). Die Nukleotide haben nun seine gänzlich aberrante Position enthüllt: Er repräsentiert die phylogenetisch älteste Ordnung innerhalb der Monokotylen, die zudem nur eine monogenerische Familie umfasst und aus nur zwei Arten besteht. Was offensichtlich nicht in Widerspruch steht mit seinen zweifellos abgeleiteten Merkmalen (Infloreszenz, Blüte!).

Zu (3): Dass die Asclepiadaceen nur die drei stärker abgeleiteten Gruppen (Triben) innerhalb der Apocynaceen i. w. S. darstellen, ist plausibel: Die beiden Triben der traditionellen Apocynaceen sind das etwas homogenere, ursprünglichere Paraphylum (entsprechen B und C im Schema Abb. 1), alle fünf Triben sind als gleichrangig anzusehen.

Um die *Vaccinioideae* und *Arbutoideae* weiterhin bei den *Ericaceae* zu belassen, ist es notwendig, unter anderem auch die *Empetraceae* (die sich als Teil der *Ericoideae* erwiesen haben) und die krautigen *Pyroloideae* sowie die wohl aus ihnen hervorgegangenen mykotropen *Monotropeoideae* in diese Familie einzuschließen; andernfalls müsste man die beiden zuerst genannten Unterfamilien und einige weitere zu Familien aufwerten, um jeweils Monophyla zu erzielen. Eine solche Situation tritt sehr oft auf: Die bisherigen Taxa sind entweder zu „splitten“ (aufzuspalten) oder sie sind mit anderen gleichrangigen zu „lumpen“ (zu vereinigen), damit jeweils im kladistischen Sinn monophyletische Taxa zustande kommen.

Ähnlich bei den Primulaceen, die in der traditionellen Umgrenzung nicht aufrechterhalten werden, weil aus den tropischen *Primulales* auf zweierlei Wegen Krautig-Temperate entstanden sind: Die einen stehen den holzig-tropischen Myrsinaceen nahe, die anderen sind dazu ein Paralleltaxon. Entweder sind alle (samt den Myrsinaceen) als Primulaceen i. w. S. zu fassen oder die krautigen Myrsinaceen, die bisher Teil der Primulaceen waren, sind den bisherigen Myrsinaceen i. e. S. anzugliedern (so in KADEREIT 2008b und FISCHER et al. 2008). In der ersteren Version sind die Primulaceen i. e. S. die Unterfamilie *Primuloideae*, und die Myrsinaceen die *Myrsinoideae*. Die beiden Fälle sind biosystematisch gleichwertig, unterscheiden sich bloß taxonomisch bezüglich der Rangstufe. Anscheinend nicht ganz geklärt ist die Frage, wie weit sich diese beiden Sippen morphologisch unterscheiden. Ein Myrsinaceen-Merkmal sind übrigens die braunen Punkte auf den Laubblättern (STEVENS 2001–), die tatsächlich bei *Anagallis* und *Lysimachia punctata* und *L. nemorum* zu sehen sind (kleine Pünktchen – große Systematik!).

Die enge Verwandtschaft und taxonomische Zugehörigkeit der ehemaligen *Scrophulariaceae-Pedicularieae* zu den *Orobanchaceae* s. str. ist sowohl morphologisch (Blüten!) wie ernährungsphysiologisch (Parasitismus) gut nachzuvollziehen. Umgekehrt waren die morphologisch heterogenen traditionellen *Scrophulariaceae* s. lat. immer schon eine un-

glaubwürdige Einheit, was bloß in der Didaktik mit dem Beispiel für merkmalsphylogenetische absteigende Progression im Andrözeum überdeckt worden war.

Sapindaceae: Das Kladogramm scheint noch etwas zu schwanken; von der alten Gliederung (der Unterordnung *Sapindineae* in MELCHIOR 1964) weicht es bei STEVENS (2001–) beträchtlich ab. Wenn man *Xanthoceras* einschließen will, dann müssen nach kladistischen Prinzipien auch *Acer* und *Aesculus* zu dieser Familie gehören. Bei etwas engerem Familienkonzept müsste man zwei Familien unterscheiden: *Xanthoceraceae* und *Sapindaceae* s. lat. (einschließlich *Acer* und *Aesculus*); bei noch engerem vier Familien: *Xanthoceraceae*, *Aceraceae* (= *Hippocastanaceae*), *Dodonaeaceae*, *Sapindaceae* s. str.; will man die morphologisch divergenten kleinen Familien *Aceraceae* und *Hippocastanaceae* trennen, sind es fünf.

Zu (4): *Nelumbo* ist weder eine Nymphaeacee noch ist sie zu den *Nymphaeales* zu stellen, vielmehr gehört sie zu den *Proteales*. *Nelumbo* ist also mit den Nymphaeaceen nicht einmal auf Ordnungsebene verwandt; es handelt sich eigentlich nur scheinbar um eine Konvergenz, vorgetäuscht durch die ähnliche Lebensweise. Sie steht jetzt in derselben Ordnung wie die Platanaceen. Eine Herausforderung für die Morphologen! *Nelumbo* und *Platanus* haben gewiss wenig gemeinsam, sind beide Endglieder sehr alter Linien und können beide als Lebende Fossilien betrachtet werden (STEVENS 2001–). Falls die molekularen Daten verlässlich sind, handelt es sich um eine sehr frühe divergente evolutionäre Entwicklung und die nur ferne Verwandtschaft wird durch das Aussterben der zahlreichen Bindeglieder verschleiert.

Ein ähnlicher Fall sind die *Cannabaceae* sensu APG. Die molekularphylogenetisch begründete Vereinigung der *Celtidaceae* mit den *Cannabaceae* verwundert angesichts der großen morphologischen Unterschiede; Gemeinsamkeiten zu finden, ist nicht leicht (STEVENS 2001–). Die Position beider Familien innerhalb der (ehemaligen) *Urticales* bleibt insofern unangetastet, als diese zwar als Taxon nicht ausgeschieden werden, aber einen distinkten Clade innerhalb der völlig neu umschriebenen *Rosales* bilden. Wenn man jedoch bedenkt, dass *Celtis* – mächtige Bäume! – bis vor Kurzem bei den *Ulmaceae* war und MELCHIOR (1964) die Moraceen so weit fasst, dass sie sowohl *Cannabis* wie *Cecropia* (laut APG in die *Urticaceae* eingeschlossen) umfassen, werden die Änderungen, die APG bietet, recht deutlich: das Auseinanderklaffen von Phylogenie und Morphologie – ich sage: von Abstammung und Evolution.

So plausibel die Übertragung der *Pedicularieae* zu den Orobanchaceen ist (siehe oben unter 3), nicht alle übrigen Änderungen im Zuge der „molekularen“ Neugliederung der *Scrophulariales* sind ähnlich überzeugend. Vielmehr sind die von APG sehr weit gefassten *Lamiales* (s. latiss.) noch recht unzureichend erforscht; sie lassen vielfach auch mangelhafte bis mangelnde Übereinstimmungen mit strukturellen Merkmalen erkennen – sind also im hier behandelten Zusammenhang mit der Diskussion über das Auseinanderklaffen zwischen Phylogenie und Evolution bemerkenswert. So wurden noch bei CRONQUIST (1981) die Plantaginaceen traditionellerweise als einzige Familie einer eigenen Ordnung betrachtet; TAHTADŽJAN (1966) allerdings stellt sie schon zu den *Scrophulariales*, und Cronquists *Scrophulariales* umfassen zwar auch die Oleaceen, nicht jedoch die *Phrymaceae*, geschweige denn *Callitriche* und *Hippuris*; und die Lamiaceen mit den Verbenaceen wurden bisher meist als eigene Ordnung (*Lamiales* s. str.) klassifiziert. Die molekularphylogenetisch ermittelte Zusammengehörigkeit der *Antirrhineae*, *Digitalideae*, *Veroniceae* und *Gratiolateae* (um die Triben mit uns vertrauten Gattungen zu nennen) mit den traditionellen Plantaginaceen lässt sich morphologisch nachvollziehen, weil jene

Triben ja auch bisher in einer Familie vereint waren und mit den Plantaginaceen i. e. S. abgesehen von der vereinfachten anemogamen Blüte einiges gemeinsam haben. Ebenso plausibel ist es, dass die *Scrophularieae* (*S.* und *Verbascum*) hier nicht dazugehören (sie bilden allerdings mit morphologisch recht aberranten Gattungen wie *Limosella* und *Buddleja* die „neuen“ Scrophulariaceen s. str.). Schwieriger morphologisch zu parallelisieren ist, dass *Mimulus* zu den Phrymaceen gehört (*Phryma* ist bei CRONQUIST eine Verbenacee) und *Lindernia* eine eigene Familie bildet. Dass die Globulariaceen mit den Plantaginaceen vereinigt werden, ist wenig überraschend, umso mehr aber die Einbeziehung der im Zusammenhang mit ihrer Lebensweise höchst abgeleiteten Gattungen *Hippuris* und *Callitriche*, die beide monogenerische Familien bildeten und deren Position bisher rätselhaft war und die früher ganz verschieden behandelt worden waren: MELCHIOR (1964) ordnet *Hippuris* den *Myrtales* zu, *Callitriche* immerhin den *Tubiflorae* in der Unterordnung *Verbenineae*. CRONQUIST (1981) widmete beiden Gattungen zusammen mit einer dritten Wasserpflanzengattung⁶⁾, alle drei als monogenerische Familien, die gemeinsame Ordnung *Callitrichales*, die er zwischen den *Lamiales* und den *Plantaginales* platzierte.

Die evolutionäre Situation ist prinzipiell klar: Vorausgesetzt, dass die phylogenetische Zusammengehörigkeit erwiesen ist, handelt es sich zum einen Teil um gewaltige Progressionen und ausgestorbene Zwischenglieder, wodurch die gemeinsame Abstammung morphologisch verschleiert wird, zum anderen Teil um Plesiomorphien oder Konvergenzen, die für die Ähnlichkeit etwa im Blütenbereich verantwortlich sind. Die Plantaginaceen s. str. unterscheiden sich von den entomophilen Antirrhineen etc. fast nur durch die Windblütigkeit. CRONQUIST (1981: 937) wundert sich darüber, sieht keinen Grund dafür, dass sie von Insekten- zu Windblütigkeit übergewechselt haben und billigt ihnen gerade deshalb keine größere verwandtschaftliche Nähe zu den Scrophulariaceen zu – eine bemerkenswerte Überlegung! Wasserpflanzen zeichnen sich ganz allgemein durch starke Abwandlungen aus, wobei die Bindeglieder meist verschwunden sind, sodass es durchwegs schwierig bis sehr schwierig ist, sie anhand struktureller Merkmale phylogenetisch richtig einzureihen. Wie auch bei anderen morphologisch stark aberranten Taxa, so etwa manchen Parasiten, ist die Genomanalyse anscheinend tatsächlich die einzige Möglichkeit, die phylogenetische Position zu bestimmen. Was aber bedeutet das für die Taxonomie, für ein natürliches System? Dürfen diese eindrucksvollen evolutionären Änderungen im System keinen Ausdruck finden? Ist das Resultat weniger wichtig, weniger interessant als die Genese?

Umgekehrt ist die Situation im Falle etwa von *Linaria* (Plantaginaceen), *Mimulus* (Phrymaceen) und *Lindernia* (Linderniaceen): Obwohl nicht näher verwandt, sondern durch APG (STEVENS 2001–) in drei einander ziemlich fern stehenden Familien klassifiziert, ähneln nicht nur die Blüten einander. Warum wurden sie in den „vormolekularen“ Systemen in dieselbe Familie gestellt? Die Beschreibungen der drei „neuen“ Familien⁷⁾ bei STEVENS (2001) lassen weder klare Verschiedenheiten zwischen diesen Familien noch Synapomorphien erkennen. Die Systematiker sind nun durch APG aufgefordert, darnach zu suchen. Auch die Gattungen *Lamium* (Lamiaceen), *Mimulus* (Phrymaceen) und *Melampyrum* (Orobanchaceen) – obwohl im Blütenbau recht ähnlich – stehen einander verwandtschaftlich nicht sehr nahe, sie gehörten z. T. auch bisher verschiedenen Familien an. Noch viel weniger nahe verwandt sind diese drei jedoch sowohl einerseits mit *Linaria* wie andererseits mit *Pinguicula* – der Ähnlichkeit

⁶⁾ Diese *Hydrostachys/Hydrostachyaceae* ist zufolge APG nun bei den *Cornales* gelandet!

⁷⁾ Nominell neu sind tatsächlich bestenfalls die Linderniaceen; die anderen haben „bloß“ ihren Umfang stark verändert.

der Blüten zum Trotz. Die bisher als einander nächst verwandt betrachteten Familien Verbenaceen und Lamiaceen (deren gegenseitige Grenze nun verschoben wurde) sind laut APG nur noch recht entfernt miteinander verwandt. Plantaginaceen, Scrophulariaceen, Linderniaceen, Phrymaceen und Orobanchaceen dürfen nicht zu einem superfamiliären Taxon zusammengefasst werden, weil sie zusammen ein Paraphylum bilden. *Paulownia*, die bisher als zwischen den Scrophulariaceen und den Bignoniaceen stehend angesehen wurde, gehört weder der einen noch der anderen „neuen“ Familie an, auch nicht den Plantaginaceen, sondern gehört zu jenem Clade, der die Lamiaceen, *Mimulus* und die Orobanchaceen umfasst. Im Vergleich mit den bisherigen Systemen bleibt somit fast kein Stein auf dem anderen, vielmehr ist offenkundig, dass alle – hauptsächlich morphologischen – Gemeinsamkeiten dieser Taxa keine Verwandtschaftszeiger sind. In welchem Zusammenhang die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen mit den Merkmalsbildern stehen, ist vorläufig unklar und bleibt weiterer Forschung überlassen, was auch und noch viel mehr für die Wege der Evolution, für die beteiligten Evolutionsprozesse gilt.

Ein phylogenetisches System bewertet ausschließlich oder in sehr hohem Maß die Phylogenie und damit die Vergangenheit der Taxa, vernachlässigt hingegen deren aktuelle Existenz und also gleichsam die Ergebnisse der Evolutionsprozesse. Sippen, die sich von ihren Vorfahren aufgrund divergenter Evolution stark entfernt haben, werden mit diesen Vorfahren in dasselbe Taxon gestellt, was mitunter zu drastischen Divergenzen gegenüber traditionellen, morphologisch orientierten Systemen führt. Dies gilt nicht nur für aberrante Wasserpflanzen wie die oben angesprochenen Wassersterne, die mit Fingerhut, Löwenmaul und Wulfenie dieselbe Familie teilen, sondern beispielsweise auch für unsere monospezifische Ericaceengattung *Loiseleuria*, eine standortsökologisch extreme, zirkumpolar verbreitete Alpenpflanze. Weil sie phylogenetisch mit der nordamerikanischen Sträuchergattung *Kalmia* verbunden ist, wird sie im kladistisch orientierten System dieser zugeordnet (JÄGER 2011: 624; nicht jedoch FISCHER et al. 2008: 674), womit aus unserer Gämsheide die Niederliegende Lorbeerrose wird⁸⁾.

Analoges gilt für die auf den Robinsoninseln endemische, monospezifische Familie *Lactoridaceae*⁹⁾, die sich von ihren mutmaßlichen Vorfahren, den Aristolochiaceen, phänetisch (kladopatristisch) so weit entfernt hat, dass sie nach taxonomisch kompetentem Urteil (STUESSY & KÖNIG 2008: 600, Fig. 9) den Rang einer Familie verdient. Nach kladistischem Befund ist *Lactoris* die Schwestersippe der *Aristolochioideae*; die *Lactoridaceae* machen daher die Aristolochiaceen zu einem zweigliedrigen Paraphylum (um dies zu vermeiden, kann man natürlich die *Aristolochioideae* und die *Asaroideae* in den Familienrang erheben). Für die Taxonomie (Wahl der Rangstufe) sollte grundsätzlich eine wissenschaftliche Erkenntnis (im Beispiel die patristische Divergenz) maßgeblich sein, nicht aber die Argumentation, dass die höhere Rangstufe besser geeignet ist, das drohende Aussterben zu verhindern, weil die Gefährdung einer Familie naturschutzpolitisch schwerer wiegt als die einer „bloß“ aberranten Gattung (wie HÖRANDL & STUESSY 2010: 1647 meinen).

Noch viele Unklarheiten und offene Fragen gibt es bei den *Liliales* und *Asparagales*. Dennoch kommt es offenbar auch hier allmählich zu einer gewissen Konsolidierung. Vergleicht man die *Liliales* („*Liliiflorae*“) bei MELCHIOR (1964) mit denen bei CRONQUIST

⁸⁾ Diese deutsche Umbenennung ist natürlich nicht ganz ernst gemeint. Prinzipien für die deutschen Büchernamen diskutiert FISCHER (2001b, 2002, 2005).

⁹⁾ Bei TAHTADŽIAN (1997) monotypische Überordnung *Lactoridanae*! – Bei CRONQUIST (1981) innerhalb der *Magnoliales*, wohingegen die Aristolochiaceen die einzige Familie der *Aristolochiales* sind.

(1981), sind die Unterschiede gering, in beiden Systemen werden zum Beispiel die *Liliaceae* traditionell sehr weit gefasst, beide weisen zwar auf die große Diversität innerhalb dieser Familie hin, können aber über keinen Konsens einer verbesserten Neufassung berichten. Den ersten Durchbruch Richtung Erfassung der tatsächlichen verwandtschaftlichen Zusammenhänge bringen DAHLGREN et al. (1985), und zwar noch aufgrund morphologischer, anatomischer und phytochemischer Befunde. Weitergeführt wurden diese Studien von zahlreichen Forschern mit molekularphylogenetischen Methoden, die ihre Ergebnisse 1998 in einem Symposium („Monocots II“) in Sydney präsentierten und die WILSON & MORRISON (2000) publizierten. Die Diskrepanzen zwischen Phylogenie und Morphologie wurden damit noch größer; und APG III bringt naturgemäß weitere Änderungen. Übereinstimmung besteht, dass die ehemaligen Liliaceen keinerlei Verwandtschaftsgruppe darstellen, sondern so verschiedene Taxa vereinigen, dass sie sich heute auf mehrere Ordnungen (!) verteilen, die meisten gehören nun entweder den *Liliales* oder den *Asparagales* an.

Einige Beispiele für die gewaltigen Divergenzen innerhalb der in APG neu, nämlich phylogenetisch gefassten Familien: Zu den Amaryllidaceen i. w. S. gehören *Allium* und *Galanthus*; zu den weitgefassten Asparagaceen (8 Unterfamilien) gehören „äußerlich“¹⁰⁾ so verschiedene Gattungen wie *Scilla*, *Agave*, *Anthericum*, *Asparagus*, *Ruscus* und *Convallaria*. Die Colchicaceen (6 Triben) umfassen z. B. so Verschiedenes wie *Uvularia* und *Colchicum*, und die Melanthiaceen sind nicht weniger vielfältig, zu ihnen gehören *Veratrum* und *Paris*. Die ersten beiden Familien gehören den *Asparagales* an, die beiden anderen den *Liliales*. Konvergenzen spielen offenbar eine große Rolle: *Streptopus*, kürzlich noch eine Colchicacee, aktuell eine Liliacee, ähnelt *Polygonatum*, die beiden gehören aber verschiedenen Ordnungen an! Bedenkt man, dass sie alle einmal „Liliaceen“ waren – weil sie dieselbe Blütenformel (Blütengrundriss) haben –, ist der Fortschritt der phylogenetischen Erkenntnisse beträchtlich. Dieses System muss auf die direkte Darstellung evolutionärer Errungenschaften verzichten. Dass es auch keinesfalls „praktikabel“ ist, ist zwar evident, aber nicht maßgeblich, weil ein wissenschaftliches System grundsätzlich nicht „praktikabel“ sein muss oder kann.

Dass die stark abgeleiteten und im Zusammenhang mit der Anpassung ans Leben im Wasser extrem reduzierten Lemnaceen von araceen-ähnlichen Vorfahren abstammen, ist längst unbestritten, was mit der gemeinsamen Ordnung *Arales* ausgedrückt worden ist. Die *Lemnoideae* (= *Lemnaceae*) sind eine frühe Abzweigung von jenem Clade, der zur (monophyletischen) Hauptmasse der Araceen führt. Die Erhebung der Lemnaceen zur Familie würde die bisherigen Araceen zu einem Paraphylum machen; um dies zu vermeiden, müssten die sehr kleinen *Gymnostachydoideae* und *Orontioideae* ebenfalls zu Familien aufgewertet werden. Die Degradierung der Ordnung zur Familie, obzwar formal eigentlich belanglos, macht diese sehr heterogen – was ihre evolutionäre Potenz hervorhebt –, aber die dahinter stehende Überschätzung der stammesgeschichtlichen Herkunft ist evident: Evolution und Divergenz werden ihr gegenüber als für das System relativ unwichtig eingeschätzt. (Die von „typischen Araceen“ sehr abweichende afrikanische *Zamioculcas* – heute als Modepflanze in jeder Blumenhandlung zu bewundern – verdiente wahrscheinlich Familienrang, wäre da nicht eine seltsam intermediäre Gattung ...)

¹⁰⁾ Die phylogenetischen Gemeinsamkeiten wären gewissermaßen als „innere“ oder „innerliche“ Merkmale zu sehen.

Die phylogenetisch und weit gefassten APG-Familien und Ordnungen demonstrieren evolutionäre und morphologische Diversität

Ein gewichtiges Argument der Phylogenetiker besagt, dass Evolutionsforschung nur auf der Grundlage einer korrekten Phylogenie betrieben werden kann. Das ist sicherlich richtig, impliziert aber die Unmöglichkeit sowohl eines phänetischen wie auch eines phylogenetischen Systems, das gleichzeitig evolutionär ist.

Das APG-System fasst die Familien und ebenso die Ordnungen durchwegs sehr weit (diese APG-Ordnungen entsprechen weitgehend den Überordnungen in den Systemen EHRENDORFER 1998a und FISCHER et al. 2008: 170–176; vgl. Abb. 5). Das ist nicht nur eine Folge der Bemühung, sie monophyletisch zu „machen“, sondern hat wohl auch – sehr anerkennenswerte – praktische Gründe, etwa den, der Inflation der Rangstufen entgegenzuwirken (damit wird übrigens ein gängiger Vorwurf gegenüber der Kladistik ad absurdum geführt). Abgesehen vom Bemühen um Monophylie ist der Umfang der Rangstufen ein formal-taxonomisches Problem, das theoretisch belanglos ist. Ich möchte hier bloß zwei Überlegungen anschließen, die eine eher für, die andere eher gegen APG sprechend.

Viele APG-Familien (und noch mehr natürlich die Ordnungen) sind äußerst heterogen, sie lassen sich kaum durch exklusive gemeinsame Merkmale umschreiben. Aus traditioneller Sicht unter dem Blickwinkel der „praktischen“ Verwendbarkeit des Systems erscheint dies als Schwachpunkt, als Nachteil. Abgesehen davon, dass, wie schon erörtert, Praktikabilität kein Maßstab für ein theoretisches System sein kann, widerspiegelt diese Situation selbstverständlich die – grundsätzlich überwiegend divergente und innovative – Evolution. Niederrangige Taxa sind daher meist homogener als höherrangige; künstliche naturgemäß homogener als phylogenetische. Auch schon im alten ENGLER'schen System sind die Ordnungen (auch bei MELCHIOR 1964 heißen sie bezeichnenderweise Reihen) meist recht heterogen, weil überwiegend weniger durch gemeinsamen Merkmalsbesitz als durch Progressionen (Transformationsreihen von Merkmalen) gekennzeichnet. Unter den traditionellen Familien hingegen gibt es nur wenige, die sich hauptsächlich durch Progressionen und kaum durch den Besitz gemeinsamer Merkmale charakterisieren lassen: Eine solche Ausnahme und damit ein Lehrbuchbeispiel sind die überaus heterogenen, aber eindeutig verwandtschaftlich einheitlichen Ranunculaceen. Wären innerhalb der Ranunculaceen einige (verbindende) Gattungen ausgestorben und nur Endglieder wie etwa *Aconitum* und *Clematis* übrig geblieben, dann wäre es anhand der strukturellen Merkmale sehr schwierig, den verwandtschaftlichen Zusammenhang zu erkennen. Diese beiden Gattungen wären sicherlich nicht in dieselbe Familie gestellt worden. Erst die Molekularphylogenetik hätte die Verwandtschaft aufgedeckt. – Die großen, bewusst phylogenetisch gefassten (das heißt als Monophyla definierten) Familien des APG-Systems sind nun fast alle bezüglich des Merkmalsbestands sehr heterogen und noch mehr natürlich dessen Ordnungen.

Bei den APG-*Caryophyllales* (s. lat.) fällt auf, dass die gleichnamige Ordnung bisheriger Systeme, die bekanntlich durch viele Gemeinsamkeiten sehr gut charakterisiert ist, nicht nur viel kleiner ist, sondern auch ein Monophylum bildet, das informell als „Core Caryophyllales“ bezeichnet wird. Dieses gute alte Kernstück würde den Rang eines Taxons verdienen, fällt aber leider der „Rangstufenparsimonie“ der APG zum Opfer. Die „neuen“, erweiterten *Caryophyllales* umfassen neben den (ehemaligen) *Polygonales* und (größtenteils) den *Nepenthales* (allerdings ohne Sarraceniaceen, die zu den *Ericales* abgewandert sind, bei denen die Carnivorie also konvergent entstanden ist!) jedoch auch einige andere Familien, die zusammen ein Paraphylum bilden, weswegen man sie den

Kern-*Caryophyllales* nicht gegenüberstellen kann. Eine ähnlich überdehnte Ausweitung aufgrund der Phylogenie findet sich bei den „neuen“ Salicaceen, die nun nicht mehr eine kleine, homogene, distinkte Familie sind, sondern durch Einbeziehung der überwiegend tropischen Stammsippen – das sind die *Flacourtiaceae*, eine Familie mit 55 Gattungen und mehr als tausend Arten. Bei MELCHIOR (1964) und CRONQUIST (1981) sind die Salicaceen die einzige Familie der *Salicales*, obwohl auch schon TAHTADZJAN und CRONQUIST aufgrund etlicher anatomischer, morphologischer und chemischer Gemeinsamkeiten die Flacourtiaceen als diejenige Familie vermuten, die der Stammsippe der rezent so isolierten Weidengewächse nahesteht. Das kuriose Merkmal der „salicoiden“ Blattrandzähne und das Salicin usw. machen diesen phylogenetischen Zusammenhang durchaus plausibel. Aber reicht das aus, die Errungenschaften der abgeleiteten, hochspezialisierten Salicaceen i. e. S. im System zu verschweigen?

Das folgende und letzte Beispiel soll zeigen, dass die Situation auf der Rangstufe der Gattung im Wesentlichen dieselbe ist wie in den höheren Rängen des Systems: Die Großgliederung der umfangreichen Gattung *Veronica* erfolgte nach wenigen Merkmalen: Position der Infloreszenzen und Lebensform. Dass daraus keine sehr natürliche Taxonomie resultiert, erwies sich spätestens, als sich zeigte, dass Chromosomenzahl, Feinbau der Samen, sekundäre Inhaltsstoffe, Struktur der Pollenkörner mit dieser Gruppierung nicht übereinstimmen. Die molekulargenetische Analyse bestätigte den Zeigerwert dieser Merkmalsbereiche und relativierte die taxonomische Bedeutung von Lebensform und Infloreszenzstellung. Die „molekularen“ Befunde ergaben, dass *Veronica* in der traditionellen Fassung (Umgrenzung) nicht monophyletisch ist. Um den Anforderungen der kladistisch-phylogenetischen Taxonomie zu genügen, muss die Gattung entweder bis zu monophyletischen Gruppen zerteilt werden („splitting“) oder sie muss um einige angrenzende Gattungen (meist Segregatgattungen) soweit vergrößert werden, bis ein Monophylum zustande kommt (ALBACH et al. 2004). Beide Lösungen sind theoretisch gleichwertig, in einem solchen Fall darf die Praktikabilität entscheiden. Die Vergrößerung der Gattung erfordert nämlich weniger nomenklatorische Umkombinationen als die Zerstückelung. Dazu kommt, dass etliche benachbarte Gattungen bereits in früheren Systemen Teil von *Veronica* waren und deren Arten schon einen prioritätsberechtigten *Veronica*-Namen erhalten haben (z. B. die große neuseeländische Gattung *Hebe*, die noch heute gärtnerisch und im Blumenhandel deutsch „Strauch-Veronika“ heißt).

Die neun monophyletischen Einheiten innerhalb der traditionellen *Veronica* (d. h. im Sinne von z. B. HARTL 1966, WALTERS & WEBB 1972 und ADLER et al. 1994) könnte man auch als Gattungen fassen. Sie erhalten nun den Rang von Untergattungen, wobei allerdings die meisten schon in früheren Systemen infragenerische Taxa waren, was zeigt, dass die alten Systeme auf dem Niveau der Sektionen ohnehin recht natürlich und phylogenetisch richtig waren, wenn auch nicht alle. Hier zeigt sich wieder, dass manche „molekular“ ermittelten Clades gut morphologisch charakterisierbar sind, bei anderen hingegen eine solche Kongruenz mangelhaft oder schwer zu erkennen ist oder sogar weitgehend fehlt. Wie im Bereich der Großsystematik gilt es hier zu erforschen, ob es nicht doch strukturelle oder phytochemische oder ökophysiologische Merkmale gibt, die mit den genetischen parallel gehen. In vielen Fällen finden sich nach sorgfältigen Analysen dann doch gewisse Übereinstimmungen wie etwa die oben erwähnten berühmten Blattrandzähne der Salicaceen i. w. S.

Freilich ist hier ein methodologischer Einwand fällig: Ist es statthaft, im Falle von Nichtübereinstimmung so lange zu suchen, bis sich dann doch irgendwelche Übereinstimmungen finden, während in den anderen Fällen, wo die Übereinstimmungen offenkundig

sind, nicht das gleiche Ausmaß an Sorgfalt und Genauigkeit aufgewendet werden muss? Müsste die Intensität der Analyse nicht überall gleich sein, um ein objektives Bild zu bekommen? Würde der gleiche Aufwand an Analysegenauigkeit bei den „offenkundigen“ Fällen nicht auch Widersprüche aufdecken, die die positiven Befunde in den „schwierigen“ Fällen relativieren? Abgesehen von diesem methodischen Problem sind jedoch Gesetzmäßigkeiten des Evolutionsgeschehens zu vermuten, die bewirken, dass sich bei manchen Taxa die Phylogenese in der Morphologie widerspiegelt, bei anderen aber weniger oder gar nicht.

Dank

Meinen KollegInnen Elvira HÖRANDL, Hans GREILHUBER und Dirk ALBACH sowie nicht zuletzt meinem Lehrer Friedrich EHRENDORFER bin ich für anregende Diskussionen dankbar. Hans und Dirk sowie Tod F. STUESSY verdanke ich zudem wichtige Anregungen zu Verbesserungen. Elise SPETA und meiner Frau Gerlinde danke ich für die Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- ADLER W., OSWALD K. & FISCHER R., 1994: Exkursionsflora von Österreich. [1. Aufl.]. Stuttgart & Wien: E. Ulmer.
- ALBACH D. C., MARTÍNEZ-ORTEGA M. M., FISCHER M. A. & CHASE M. W., 2004: A new classification of the tribe *Veroniceae* – problems and a possible solution. *Taxon* 53, 429–452.
- APG = Angiosperm Phylogeny Group, 2009: An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linnean Soc.* 161, 105–121.
- ASHLOCK P. D., 1971: Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.* 20, 63–69.
- BRIGGS D. & WALTERS S. M., 1997: *Plant variation and evolution*. 3rd edn. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- BRUMMIT R. K., 2002: How to chop up a tree. *Taxon* 51, 31–41.
- BRUMMIT R. K., 2006: Am I a bony fish? *Taxon* 55, 2–3.
- BRUMMIT R. K., 2008: Evolution in taxonomic perspective. *Taxon* 57, 1049–1050.
- CHASE M. W., SOLTIS D. E., OLMSTEAD R. G., MORGAN D., LES D. H., MISHLER B. D., DUVAL M. R., PRICE R., HILLS H. G., QUI Y., KRON K. A., RETTIG J. H., CONTI E., PALMER J. D., MANHART J. R., SYTSMAN K. J., MICHAELS H. J., KRESS W. J., KAROL K. G., CLARK W. D., HEDREN M., GAUT B. S., JANSEN R. K., KIM K., WIMPEE C. F., SMITH J. F., FURNIER G. R., STRAUSS S. H., XIANG Q., PLUNKETT G. M., SOLTIS P. S., SWENSEN S. M., WILLIAMS S. E., GADEK P. A., QUINN C. J., EGUIARTE L. E., GOLENBERG E., LEARN G. H. JR., GRAHAM S., BARRETT S. C. H., DAYANANDAN S. & ALBERT V. A., 1993: Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80, 528–580.
- CRONQUIST A., 1981: *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.
- CULLEN J., 2011: Preface to the second edition. In: CULLEN J., KNEES S. G. & CUBEY H. S. (Ed.): *The European Garden Flora. Flowering Plants. A manual for the identification of plants cultivated in Europe, both out-of-doors and under glass*: pp. xi–xii. 5 Bände. Cambridge (UK): Cambridge University Press.

- DAHLGREN R. M. T., 1980: A revised system of classification of the angiosperms. *J. Linn. Soc., Bot.* 80, 91–124.
- DAHLGREN R. M. T., CLIFFORD H. T. & YEO P. F., 1985: *The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution, and Taxonomy.* Berlin & New York: Springer.
- EHRENDORFER F., 1998a: Siebzehnte Abteilung: *Spermatophyta*, Samenpflanzen. In: SITTE P., ZIEGLER H., EHRENDORFER F. & BRESINSKY A.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.* (Begr.: E. STRASBURGER): pp. 685–816. Stuttgart etc.: G. Fischer.
- EHRENDORFER F., 1998b: Rückblick auf die Stammesgeschichte der Organismen. In: SITTE P., ZIEGLER H., EHRENDORFER F. & BRESINSKY A.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.* (Begr.: E. STRASBURGER): pp. 817–819. Stuttgart etc.: G. Fischer.
- FISCHER M. A., 1987: Neuere Überlegungen über die Prinzipien der biologischen Systematik und Phylogenetik. *Wissenschaftl. Nachrichten (Wien)* 75, 6–10.
- FISCHER M. A., 2000: Brauch und Missbrauch der nomenklatorischen Autorennamen. *Florae Austr. Novit.* 6, 9–46.
- FISCHER M. A., 2001a: Nachtrag zum Thema nomenklatorische Autoren. *Neilreichia* 1, 233–235.
- FISCHER M. A., 2001b: Wozu deutsche Pflanzennamen? *Neilreichia* 1, 181–232.
- FISCHER M. A., 2002: Zur Typologie und Geschichte deutscher botanischer Gattungsnamen mit einem Anhang über deutsche infraspezifische Namen. *Stapfia* 80, 125–200.
- FISCHER M. A., 2005: Sollen Pflanzen und Tiere auch deutsche wissenschaftliche Namen tragen? In: ZABEL H. (Ed.): *Deutsch als Wissenschaftssprache:* pp. 24–86. Paderborn: IFB.
- FISCHER M. A., 2006: [Besprechung des Systematik-Lehrbuchs von JUDD et al., 2. Aufl., 2002]. *Neilreichia* 4, 250–260.
- FISCHER M. A., 2008a: Verwandtschaft, Ordnung und Benennung der Pflanzensippen. In: FISCHER M. A., OSWALD K. & ADLER W. (Ed.): *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol:* pp. 33–58. 3. Aufl., Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- FISCHER M. A., 2008b: Korrekturen zur 3. Aufl. (2008) der *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol.* *Neilreichia* 5, 89–296.
- FISCHER M. A., 2010a: Systematik, Taxonomie und Nomenklatur. Eine allgemeine Einführung. In: NOVAK N.: *Heimische Orchideen in Wort und Bild;* pp. 6–14. 2. Aufl. Graz: L. Stocker. (113 pp., 283 Farbfotos).
- FISCHER M. A., 2010b: Do plant identification keys enable identification? *Phytologia Balcanica (Sofia)* 16 (2): 175–185.
- FISCHER M. A., 2011: Namensänderungen – Taxonomie – Nomenklatur. *Neilreichia* 6, 401–412.
- FISCHER M. A., OSWALD K. & ADLER W., 2008: *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol.* 3. Aufl. Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- FISCHER M. A. & WILLNER W., 2010 („2009“): Aktuelles über das Projekt „Flora von Österreich“: Prinzipien, Methodologie und Wiki-Internet-Flora. Ansprüche wissenschaftlichen Florenschreibens. *Sauteria* 18, 101–186.
- FRITSCH K., 1922: *Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete.* (3. Aufl.) Wien u. Leipzig: Gerold.
- GILMOUR J. S. L., 1940: Taxonomy and philosophy. In: HUXLEY J. (Ed.): *The new systematics:* pp. 461–474. Oxford (UK): Oxford University Press.
- GILMOUR J. S. L. & WALTERS S. M., 1963: Philosophy and classification. *Vistas in Botany* 4, 1–22.
- GREILHUBER J., 1988: Kladistik – der Weg zu einem logisch aufgebauten System der Organismen. *Wissenschaftl. Nachrichten (Wien)* 76, 8–11.

- GREILHUBER J., 1989a: Kladistik – die wirklich phylogenetische Systematik. *Wiss. Nachr. (Wien)* 79, 7–10.
- GREILHUBER J., 1989b: Kladistik und die Grundsatzfrage nach Sinn und Zweck taxonomischen Gruppierens in der Biologie. *Wiss. Nachr. (Wien)* 80, 12–17.
- HARTL D. (1965–1974): *Scrophulariaceae*. In: HARTL D. & WAGENITZ G.: *Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mittel-Europa* (2. Aufl.) VI/1, 1–469. München: C. Hanser.
- HENNIG W., 1966: *Phylogenetic systematics*. Transl. DAVIS D. D. & ZANGERL R., Urbana: University of Illinois Press.
- HÖRANDL E., 2006: Paraphyletic versus monophyletic taxa – evolutionary versus cladistic classification. *Taxon* 55 (3), 564–570.
- HÖRANDL E., 2007: Neglecting evolution is bad taxonomy. *Taxon* 56 (1), 1–5.
- HÖRANDL E., 2010: Beyond cladistics: Extending evolutionary classifications into deeper time levels. *Taxon* 59 (2), 345–350.
- HÖRANDL E. & STUESSY T. F., 2010: Paraphyletic groups as natural units of biological classification. A review. *Taxon* 59 (6), 1641–1653.
- JÄGER E. (Ed.; Begr.: W. ROTHMALER), 2011: *Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband*. 20., neu bearb. u. erw. Aufl. Heidelberg: Spektrum.
- JÄGER E. J., NEUMANN St. & OHMANN E., 2003: *Botanik*. 5. Aufl. Heidelberg & Berlin: Spektrum.
- JUDD W. S., CAMPBELL C. S., KELLOG E. A. & STEVENS P. F., DONOGHUE M. J., 2002: *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. (2. Aufl.) – Sunderland (Mass., USA): Sinauer Associates, Inc. (1. Aufl. 1999.) [Besprechung in *Neilreichia* 4, 250–260.]
- KADEREIT J. W., 2008a: Methoden der Systematik. In: BRESINSKY A., KÖRNER Ch., KADEREIT J. W., NEUHAUS G. & SONNEWALD U.: *Lehrbuch der Botanik* (Begr.: E. STRASBURGER): pp. 609–625. Heidelberg: Spektrum.
- KADEREIT J. W., 2008b: Vierte [korrekt wäre: dreizehnte] Unterabteilung: *Spermatophytina*, Samenpflanzen. In: BRESINSKY A., KÖRNER Ch., KADEREIT J. W., NEUHAUS G. & SONNEWALD U.: *Lehrbuch der Botanik* (Begr.: E. STRASBURGER): pp. 799–923. Heidelberg: Spektrum.
- MELCHIOR H. (Ed.), 1964: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde 2, Angiospermen. Berlin-Nikolassee: Gebr. Borntraeger.
- PLATNICK N. I., 1979: Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 28, 537–546.
- SOKAL P. H. & SNEATH R. R., 1963: *Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco: Freeman.
- SNEATH R. R. & SOKAL P. H. 1973: *Numerical Taxonomy*. San Francisco: Freeman.
- STEVENS P. F., 2001–onwards (Version 11 vom 11.5.2011): *Angiosperm Phylogeny Website*. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- STUESSY T. F., 1987: Explicit approaches for evolutionary classification. *Syst. Bot.* 12, 251–262.
- STUESSY T. F., 1997: Classification: More than just branching patterns of evolution. *Aliso* 15, 113–124.
- STUESSY T. F., 2009: *Plant Taxonomy. The Systematic Evaluation of Comparative Data*. 2nd edn. xxiv + 539 pp. New York: Columbia University Press.
- STUESSY T. F. & KÖNIG Ch., 2008: Patrocladistic classification. *Taxon* 57, 594–601.
- TAHTADŽJAN A. L., 1966: *Sistema i filogenija evetkovyh rastenij*. Moskva & Leningrad: Nauka.
- TROLL W., 1928: *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. Berlin.

- WAGENTZ G., 2003: Wörterbuch der Botanik. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang. Heidelberg & Berlin: Spektrum.
- WALTERS S. M. & WEBB D. A., 1972: *Veronica* L. In: TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGESS N. A., MOORE D. M., VALENTINE D. H., WALTERS S. M. & WEBB D. A. (Ed.): *Flora Europaea* 3, 242–251. Cambridge (U. K.): Cambridge University Press.
- WILEY E. O., 1981; *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: Wiley.
- WILSON K. L. & MORRISON D. A. (Ed.), 2000: *Monocots. Systematics and Evolution*. Collingwood (Australia): CSIRO. (738 pp.)

Eingelangt: 2011 12 01

Anschrift:

Univ.-Prof. Dr. Manfred A. FISCHER, Department Botanische Systematik und Evolutionsforschung, Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Austria.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: [148_149](#)

Autor(en)/Author(s): Fischer Manfred Adalbert

Artikel/Article: [Was ist das natürliche System? Überlegungen zum Begriff des biologischen Systems im Zeitalter der Molekularphylogenetik. 323-362](#)