

Ähnlichkeit und Verwandtschaft: Zu Ordnungs- und Entwicklungskonzepten der Botanik

RUDOLF KÖTTER

Zusammenfassung: Zunächst wird die jüngere Geschichte der Systematik und Taxonomie im Überblick dargestellt, wobei methodologischen Aspekten besondere Beachtung geschenkt wird. Darüber hinaus soll verständlich gemacht werden, welchen Beitrag molekularbiologische Ansätze zu einer modernen Taxonomie und Systematik liefern. Daran anschließend werden die Konsequenzen kritisch diskutiert, die aus den verschiedenen theoretischen Ansätzen für die Arbeit des praktischen Botanikers zu ziehen sind.

Abstract: First, an overview of the recent history of systematics and taxonomy is presented, paying particular attention to methodological aspects. In addition, some contributions of molecular biology to modern taxonomy and systematics will be explained. This is followed by a critical discussion of the consequences that can be drawn from the various theoretical approaches for the work of the practical botanist.

1. Einleitung

Die Flut an Umgруппierungen und Namensänderungen, die sich in den letzten Jahrzehnten über die botanische Systematik ergossen hat, macht auch professionellen Botanikern zu schaffen. Auslöser dieser Flut sind zum einen formale, d. h. nomenklatorische Revisionen, die sich aus dem „Internationalen Code der botanischen Nomenklatur“ ergeben. Nicht zuletzt die leichte Online-Zugänglichkeit vieler großer Herbarien hat dazu geführt, dass so mancher vertraute Name als ungültig bewertet werden musste. Von derartigen Namensänderungen bleibt aber die Klassifikation des zugrundeliegenden Taxons unberührt. Diese wiederum ist insbesondere dadurch betroffen, dass sich in den letzten Jahrzehnten durch molekularbiologische Verfahren neue Wege zur systematischen Einordnung und damit zur umfänglichen Umgruppierung von Arten und Familien eröffnet haben. Und dann kommt noch ein Drittes hinzu. Bis in die achtziger Jahre des letzten Jahrhunderts haben unter dem Schlagwort „natürlicher versus artifizieller Artbegriff“ die Systematiker unter den Biologen intensiv um eine Begrifflichkeit gerungen, die nicht nur für sich genommen methodologischen Ansprüchen genügt, sondern darüber hinaus auch anschlussfähig zu anderen Teildisziplinen der Biologie ist. Diese Anstrengung um begriffliche Strenge hat in den letzten Jahren deutlich nachgelassen. So findet man in einem jüngst erschienenen Lehrbuch die resignierende Feststellung: „In den letzten Jahrzehnten haben Biologen derart gegensätzlich über die Definition des Artbegriffs diskutiert, dass allein diese Tatsache den Verdacht weckte, es gäbe in der Natur keine Gruppe, die als „Art“ in realistischer Weise von der Umgebung abgegrenzt werden kann. In der Praxis sind Biologen heutzutage jedoch dazu übereingekommen, den Artbegriff in Bezug auf evolutionär entstandene Einheiten (evolutionary lineages), die sich durch Differenzialmerkmale unterscheiden, zu verwenden und die allgemeingültige Begriffssfindung den Philosophen zu überlassen.“ (GEMEINHOLZER 2019: 14) Es spricht grundsätzlich nichts

dagegen, Aufgaben arbeitsteilig zu bewältigen. Allerdings muss man dann auch bereit sein, die Vorschläge, die sich daraus ergeben, zu übernehmen. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr drängt sich oft der Eindruck auf, dass Unterschiede gemacht werden, weil man sie machen kann und nicht, weil man sie (aus methodologischen Gründen) machen muss. Es ist verständlich, dass die Entlastung von Begründungspflichten in terminologischen Fragen begrüßt wird, schenkt sie doch Zeit, um sich der empirischen Arbeit in Labor und Feld zuzuwenden. Auf der anderen Seite stehen selbst die Verfasser von Regionalfloren vor der Aufgabe, die Begrifflichkeit bei taxonomischen Unterscheidungen zumindest konsistent zu halten, wollen sie nicht den Mindestanspruch auf Wissenschaftlichkeit aufgeben. Denn werden Begriffe wie „Art“, „Unterart“, „Varietät“ etc. von Fall zu Fall unterschiedlich verwendet, wird dadurch keine Ordnung, sondern nur Verwirrung geschaffen. Dieses Problem hat schon vor Jahren Götz Heinrich Loos in Vorbereitung einer „Flora des mittleren Westfalen“ erkannt (Loos 1997).

Im Folgenden werde ich der jüngeren Geschichte der Systematik und Taxonomie nachgehen und dabei besonderen Wert auf methodologische Gesichtspunkte legen. Anschließend sollen die Konsequenzen diskutiert werden, die aus den verschiedenen theoretischen Ansätzen für die Arbeit des praktischen Botanikers zu ziehen sind, was dazu beitragen soll, der Flut an Neubestimmungen mit mehr Verständnis und Gelassenheit zu begegnen.¹ Die Beispiele zur Illustration der theoretischen Fragen sind meist aus dem Umkreis der Orchideen-Gattungen gewählt, zum einen, weil der Verfasser mit diesen am ehesten vertraut ist, zum anderen, weil gerade die Taxonomie und Systematik der Orchideen in besonderen Maße umstritten ist.

2 . Systematik und Taxonomie: Klassifikationsschemata als logische Grundlagen der Taxonomie

Die Bezeichnungen „Biologische Systematik“ und „Taxonomie“ werden gelegentlich als gleichbedeutend behandelt (so z. B. Ax 1988: 3, WAGENITZ 2008: 324). Bei näherem Hinsehen erweist sich dies als unglücklich, da mit den Begriffen verschiedene wissenschaftliche Perspektiven verbunden sind, unter denen man die Organismen ins Auge fasst. Während es primäre Aufgabe der biologischen Systematik (Biosystematik) ist, die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den zu „Sippen“ zusammengefassten Organismen aufzuklären, hat die Taxonomie die primäre Aufgabe, „Sippen“ nach einem einheitlichen Ordnungsschema zu klassifizieren. Kurz gesagt: Biosystematiker stellen als Lösung ihrer Aufgabe einen Stammbaum vor, Taxonomen einen Bestimmungsschlüssel. Allerdings lassen sich diese beiden Aufgaben nicht unabhängig voneinander bearbeiten, da im Idealfall die taxonomische Ordnung den systematisch geklärten Verwandtschaftsbeziehungen folgen sollte, wobei das Wörtchen „sollte“ darauf hinweist, dass man es hier mit einer großen wissenschaftlichen Herausforderung zu tun hat.²

1 Als Ergänzung und Vertiefung FISCHER 2012, 2013.

2 Diesen Aspekt betont ENGHOFF (2009), der sich dafür ausspricht, auf den Terminus „Systematik“ ganz zu verzichten und nur noch von Taxonomie im weiteren bzw. engeren Sinn zu sprechen: Taxonomie im engeren Sinn klassifiziert, aber nur unter Berücksichtigung verwandtschaftlicher, evolutionär bedingter Beziehungen der Lebewesen und umfasst so Beschreibung, Benennung und Vergleichung (S. 443).

Wenden wir uns zunächst der Taxonomie zu. Jede taxonomische Ordnung beruht auf drei Säulen: (1) Einem Klassifikationsschema, (2) inhaltlichen Unterscheidungskriterien und (3) einer Nomenklatur. Ordnung schafft immer, Objekte nach bestimmten Merkmalen in Klassen zusammenzufassen, wobei diese Merkmale entweder mit einstelligen Prädikaten bezeichnet werden können (z. B. „Blatt ist gefiedert“) oder aber auch mit mehrstelligen Prädikaten („z. B. (Blatt, Blattunterseite) ist behaart“: „behaart“ verknüpft immer Objekt und Ort, wenn man den Ort weglässt, meint man genaugenommen „überall“). Alle Individuen, die über die ausgewählten Merkmale verfügen, bilden dann eine Klasse, für die man einen eigenen Namen wählen kann. Eine wichtige Klasse für die Biologie ist die „Art“ („Spezies“), die genau auf diese Weise erzeugt wird. Hat man einmal Objekte unter einer „Art“ zusammengeführt, kann man im Anschluss daran Aussagen über die Art machen. Dabei spricht man genau genommen über alle individuellen Objekte, soweit sie eben über die Merkmale verfügen, die die Art definieren. Oder anders ausgedrückt: Bei einer Aussage über eine Art werden die individuellen Elemente der Art als ununterscheidbar hinsichtlich der Klassenmerkmale angesehen. Sagt man z. B.: „Diese Pflanze da im Fels (Kennzeichnung) ist ein Exemplar der Art „*Cardaminopsis petraea*“, dann spricht man über ein konkretes Objekt, sagt man dagegen: „*Cardaminopsis petraea* ist ein Glazialrelikt mit Standorten in den Dolomitkiefernwäldern der nördlichen Fränkischen Schweiz“, spricht man über unbestimmt viele Pflanzen, die eben ihren Merkmalen gemäß zur Art „*Cardaminopsis petraea*“ gehören und sagt man schließlich: „Der Name „*Arabis petraea*“ ist gemäß der Nomenklaturregeln illegitim und muss durch „*Cardaminopsis petraea*“ ersetzt werden“ spricht man nur über die Namen, nicht über die Pflanzen.³

Neben der „Art“ soll an dieser Stelle noch die „Sippe“ als Beispiel für eine Klassenbildung in der Botanik erwähnt werden. Das Besondere bei der „Sippe“ ist, dass sich die Merkmale, die für ihre Bestimmung erforderlich sind, nicht in ein taxonomisches Schema einfügen müssen, was es ermöglicht, über Pflanzengruppen zu sprechen, bevor ihr taxonomischer Status festgelegt ist. D. h. wenn man in diesem Sinne etwa von den „*Papaver*-Sippen der Ostalpen“ spricht, so muss dabei noch nicht entschieden sein, ob sich die Pflanzen dieser Sippe in Arten, Unterarten oder Varietäten gliedern lassen.⁴

Den Vorgang der Klassenbildung nennt man in der Logik „Abstraktion“ und den Namen für eine so gebildete Klasse bezeichnet man als „Abstraktor“. Entgegen einer landläufigen Meinung kommt man also zu Abstrakta nicht dadurch, dass man von etwas „absieht“ (die Zahl der Merkmale, die nicht in Betracht gezogen werden sollen, wäre ja auch immer unbestimmt groß), sondern indem man etwas hervorhebt. Wenn man dem logischen Gang der Begriffsbildung folgt, wird klar, dass es die Art nicht als empirisches Objekt neben den Individuen geben kann. Arten sind nicht in dem Sinne „wirklich“, in

³ Zu den manchmal etwas vertrackten Regeln der botanischen Nomenklatur vgl. FISCHER 2013: 356ff.

⁴ Wenn FISCHER (2012: 327) schreibt: „Unter Sippen werden Verwandtschaftseinheiten jeden Ranges verstanden, ihre vom Forscher unabhängige Existenz wird vorausgesetzt.“, so ist das missverständlich. Unabhängig vom Forscher sind die objektiven Merkmale, ausgewählt zur Definition einer Sippe müssen sie aber schon vom Forscher selbst werden, denn die Natur nimmt dem Forscher die Arbeit der Abstraktion nicht ab.

dem etwa ihre Elemente, also die individuellen Pflanzen, „wirklich“ sind, sie können sich nicht verhalten, sich nicht entwickeln, auch nicht entstehen und nicht verschwinden. Wenn man häufig so redet, dann meint man damit genau genommen immer nur, dass die Individuen, die zu der Art gehören, sich in bestimmter Weise verhalten, entwickeln oder ausgestorben sind. Etwas überspitzt ausgedrückt: Die Individuen stehen im Feld, die Arten nur auf dem Papier.

Will man einen Bereich von Individuen in mehrere Arten einteilen, verlangt es der Ordnungsgedanke, dass jede Art über *mindestens ein Merkmal* verfügt, das exklusiv ist und in keiner anderen Artbestimmung auftaucht. Der Ordnungsgedanke verlangt übrigens auch, dass Merkmale, die zur Artbestimmung nichts beitragen („kann ein bestimmtes Merkmal haben, aber auch nicht haben“) nicht in die Liste der artrelevanten Merkmale aufgenommen werden dürfen.⁵ D. h. damit ein Merkmal überhaupt „klassifikationstauglich“ ist, muss es eindeutig zu- oder abgesprochen werden können. Wie in so vielen Bereichen der Wissenschaften war es auch hier Aristoteles (384–322), der gezeigt hat, wie man diese Dichotomie zum Grundstein aller systematischen Klassifikation machen kann. Er selbst und vor allem sein Schüler Theophrast (371–287) haben darüber hinaus auch umfängliche empirische Untersuchungen zur zoologischen und botanischen Taxonomie durchgeführt, so stammt der erste Entwurf zur Taxonomie des Tierreiches von Aristoteles. Aristoteles und Theophrast orientierten sich übrigens an „objektiven“ im Sinne von „objekteigenen“ Merkmalen, während der bis ins Mittelalter einflussreiche Dioskurides⁶ (etwa 40–90) eine subjektive, an der Heilwirkung der Pflanzen orientierte Einordnung verfolgte. Das Verfahren der Klassifikation lässt sich übrigens fortsetzen: man kann auf gleiche Weise auch Arten zu neuen Klassen, den Gattungen zusammenfassen, diese zu Familien usw.

Aber selbst wenn man die Logik des Klassifizierens verstanden hat, hat man damit noch lange keine „guten“ Merkmalskandidaten für eine ordentliche und das heißt zumindest konsistente und wenigstens partiell vollständige Taxonomie gefunden. So waren die taxonomischen Entwürfe der Antike und des Mittelalters in der Nachfolge Dioskurides häufig praktisch motiviert und orientierten sich an dem Nutzen, den Tiere und Pflanzen für den Menschen in Landwirtschaft, Fischerei oder vor allem Medizin hatten, wobei sich mit dem Wandel der Interessen der Menschen und ihrer technischen Möglichkeiten auch der systematische Zugriff auf die Natur änderte. Mit der Entdeckung neuer Kontinente während der Renaissancezeit nahm diese methodologische Schwäche eine verhängnisvolle Entwicklung. In großem Umfang kamen jetzt Pflanzen nach Europa, die hier nicht heimisch waren. Sie wurden in botanischen Gärten kultiviert, die jetzt nicht mehr die Funktion eines medizinischen Kräutergarten hatten, sondern als reine Schaugärten dienten, wobei jeder Betreuer eines solchen Gartens „seine“ Pflanzen darin nach einem eigens entworfenen Schema ordnete.

Nicht zuletzt deshalb verfestigte sich im 17. Jh. unter diesen Erfahrungen die Suche nach einer „natürlichen“ Ordnung, d. h. nach einer Ordnung, die nicht den Umgang des

5 Das ist das „Parsimonie-Prinzip“ („Ockham's razor“) der traditionellen Systematik, wo es sich eigentlich als eine harmlose Konsequenz des Ordnungsgedankens darstellt.

Menschen mit der Natur widerspiegelt, sondern die den Lebewesen eigen ist, weil sie ihnen nach damaligem Verständnis von Gott gestiftet wurde. Für die an der Schwelle zur Wissenschaft stehenden Biologie hieß die leitende Frage also: Was sind die ursprünglich von Gott eingesetzten Arten und an welchen objekteigenen Merkmalen kann man sie erkennen? Dieser Frage wollte man nun auf wissenschaftliche Art nachgehen. Dazu mussten die alten naturkundlichen Entwürfe von subjektiven Elementen bereinigt werden und das dann verbleibende botanische und zoologische „Rohmaterial“ durch eine neue, durch allgemein anerkannte methodologische Prinzipien bestimmte Taxonomie neu geordnet werden.

3. Erste Schritte zur wissenschaftlichen Taxonomie: John Ray

Der erste in diesem Sinne „wissenschaftliche“ Taxonom war der Engländer John Ray (1627–1705). John Ray bereiste mit seinem Gönner Francis Willughby weite Teile Europas und fasste die Ergebnisse der Studienreise in einem dreibändigen Werk „Historia generalis plantarum“ (erschienen zwischen 1686 und 1704) zusammen. Von den dort beschriebenen 18 500 Pflanzenarten haben bis heute etwa 6 000 als botanisch anerkannte Arten Bestand; Bestand hat auch z. B. die von ihm als Erstem erkannte Einteilung der Pflanzen in Einkeimblättrige und Zweikeimblättrige, die heute noch der Klassenbildung in Monocotyledonae und Dicotyledonae zugrunde liegt. Das ist zwar beeindruckend, aber noch wichtiger für die botanische Taxonomie auf dem Wege zu einer wissenschaftlichen Disziplin sind seine methodologischen Überlegungen geworden. So hat er in seinem bedeutenden Werk „Methodus plantarum emenda et aucta“ aus dem Jahre 1701 Regeln für das Beobachten der Pflanzen festgelegt („Regulae in Methodo Plantarum instituenda observandae“, RAY 1701, S. 34ff), z. B. dass als „gute“ Merkmale nur solche aufgenommen werden dürfen, die distinkt (vorhanden/nicht vorhanden) sind und nicht relational (etwa „größer als“, Regel 2) und die im Feld ohne größere Mühe festgestellt werden können (Regel 3). Außerdem soll gelten, dass nur so viele Merkmale in der Pflanzendiagnose aufgenommen werden, wie zu einer eindeutigen Bestimmung erforderlich sind (Parsimonie-Prinzip, Regel 6) und einmal vergebene Namen nach Möglichkeit beizubehalten sind (Regel 1), genauso wie Einordnungen, die von fast allen Botanikern anerkannt sind (Regel 4). Daneben hat Ray in diesem Werk zum ersten Mal in der Geschichte der Pflanzenkunde einen Bestimmungsschlüssel angegeben, d. h. ein schrittweises Verfahren, nach dem die zur Bestimmung relevanten Merkmale abgefragt werden müssen, um eine Entscheidung über die Zugehörigkeit einer Pflanze zu einer Gattung bzw. Art treffen zu können.

Seine größte Leistung bestand aber wohl in seiner fast revolutionär zu nennenden Bestimmung des Artbegriffs. Vor ihm (und auch noch längere Zeit nach ihm) wurde eine Art lediglich in dem oben skizzierten formalen Sinne aufgefasst als eine Gruppe von Individuen, die in bestimmten Merkmalen und Merkmalsausprägungen übereinstimmen, also rein formal. Ray schärfe diese formale Charakterisierung in inhaltlicher Hinsicht und verfocht einen Generationen übergreifenden Artbegriff: die Art ist nicht nur in räumlicher Hinsicht bestimmt, sondern auch in zeitlicher. In seinem Werk: „Historia

generalis plantarum“ legt er fest, dass Pflanzen, die vom gleichen Samen abstammen und sich durch Aussaat weiter fortpflanzen, der Art nach übereinstimmen müssen (RAY 1693, S. 40). Das wiederum bedeutet, dass als Art-Merkmal nur solche Merkmale herangezogen werden dürfen, die über die Generationen hinweg unverändert sind. Geschlechtsspezifische oder standortspezifische Unterschiede scheiden damit als relevante Merkmale aus, ebenso zufällige Merkmale wie Größe, Zahl der Blätter, Farbschattierungen usw. (S. 40f). Damit wurden zum ersten Male Pflanzen nicht nur nach Ähnlichkeit, sondern auch nach Verwandtschaft zusammengefasst, womit der erste Schritt von der (formalen) Taxonomie zur Systematik getan war.

4. Carl v. Linné begründet die moderne Taxonomie

Trotz aller Verdienste von John Ray, lässt man die moderne biologische Taxonomie bekanntlich mit Carl v. Linné (1707–1778) beginnen und dies mit Recht: er hat die binäre Nomenklatur eingeführt, nach der jede Pflanze oder jedes Tier nach Gattung und Art bestimmt wird und diese Nomenklatur konsequent bei seinen Bestimmungen durchgehalten, so dass viele davon bis heute Bestand haben, da man grundsätzlich bei dem Linnéschen System geblieben ist. Sodann hat er das Gliederungsschema für die Taxonomie entworfen (Abteilung, Klasse, Ordnung, Familie, Tribus, Gattung, Art) und in diesem Zusammenhang die „Art“ als die zentrale wie elementare Einheit etabliert. Darin unterschied er sich fundamental von seinen Vorfahren, die in der Tradition von Aristoteles vom Allgemeinsten ausgingen und sich dann „nach unten“ zu den engeren systematischen Kategorien wie Gattung oder Art vorarbeiteten. Linné begann mit Art bzw. Gattung und suchte in diesen Gruppen nach gemeinsamen Merkmalen, die es erlauben sollten, allgemeinere Einheiten wie Familie, Ordnung usw. zu bilden. Schließlich hat er überzeugende und praktikable Regeln zur Beschreibung von Pflanzen geliefert, die Klassifikation und Vergleich ermöglichen. Ähnlich wie bei John Ray ruhte auch bei Linné die wissenschaftliche Arbeit auf einem festen naturphilosophischen bzw. naturtheologischen Fundament:

„Alle Arten haben als den Ursprung ihres Stammes in erster Linie die wahrhafte Hand des allmächtigen Schöpfers; denn als der Erschaffer der Natur die Arten schuf, legte er in seine Geschöpfe das ewiggültige Gesetz der Fortpflanzung und Vermehrung innerhalb der Grenzen ihrer eigenen Arten. Er hat ihnen sogar in manchen Fällen die Fähigkeit verliehen, mit ihrer äußeren Erscheinungsform zu spielen, doch ohne zuzulassen, dass sie von einer Art in eine andere übergehen. So gibt es heute zweierlei Unterschiede zwischen den Pflanzen: Der eine ist ein echter Unterschied, nämlich die aus der allwissenden Hand des Allmächtigen entstandene Mannigfaltigkeit, der andere aber ist eine Variation der äußeren Hülle, entsprungen einer Laune der Natur. ... [I]ch unterscheide die echten Arten des allmächtigen Schöpfers von den abnormen Varietäten des Gärtners; den ersten messe ich wegen ihres Schöpfers höchste Bedeutung bei, die letzteren lehne ich wegen ihrer Schöpfer ab. Die ersten bestehen noch, wie sie seit dem Anfang der Welt überdauert haben, die letzteren aber können sich, da sie Ungeheuerlichkeiten sind, nur eines kurzen Lebens rühmen.“ (LINNÉ 1737, § 271; übers. v. Verf.)

In dieser Stelle kommt in konzentrierter Weise sowohl Programm wie Problematik der Linnéschen Systematik zum Ausdruck: (1) Arten werden als über die Zeit stabil angenommen, Veränderungen und Entwicklungen können sich nur in den Grenzen der Art vollziehen.⁶ (2) Die Zugehörigkeit zu einer Art lässt sich an Merkmalen festmachen, die als über die Zeit gleichbleibend angenommen werden. (3) Diese Merkmale gelten als natürlich insoweit sie etwas zu tun haben mit der wesentlichen Aufgabe der Geschöpfe, nämlich sich fortzupflanzen und zu vermehren.

Im Lichte dieser Grundannahmen war es für Linné plausibel, dass sich die wesentlichen Merkmale, die zur Bestimmung eines Taxons herangezogen werden sollen, um den Fortpflanzungsapparat der Pflanzen gruppieren müssen und deshalb stellten sich als entscheidende Fragen für eine systematische Ordnung: Verfügen Pflanzengruppen über spezifische Geschlechtsorgane? wie sind diese organisiert? wie sind sie gebaut?

Linné ging diese Fragen auf eine sehr direkte Weise an. D. h. er teilte die Pflanzen zunächst ein in solche, die Blüten besitzen und solche, die blütenlos sind. Dann nahm er sich bei den Blütenpflanzen den Merkmalskomplex vor, der für die Fortpflanzung entscheidend ist, nämlich Griffel und Staubgefäß, und suchte bei diesen nach Merkmalen, die gewisse klassifikatorische Unterscheidungen zuließen. Dabei erkannte er, dass die Blütenpflanzen zwar alle einen Griffel haben, die Stellung der Staubgefäß jedoch uneinheitlich ist. Bei manchen Pflanzen sind die Staubgefäß mit dem Griffel verwachsen, bei anderen sind sie vom Griffel getrennt. Letztere wiederum weisen eine unterschiedliche, jedoch gruppenspezifische Zahl von Staubgefäß auf. Diese Zahl machte er sich dann für seine Systematik zunutze („*systema sexualis*“).

Das System funktioniert durchaus, selbst neue Arten können eingepasst werden. Es führt allerdings zu manchmal etwas widersinnigen Ergebnissen, etwa wenn die Schlehe (*Prunus*) mit 20 Staubgefäß und der Weißdorn (*Crataegus*) mit 10 Staubgefäß auf 2 verschiedene Klassen verteilt werden müssen, obwohl sie nach unseren Vorstellungen alle zu den Rosengewächsen gehören, also in eine Familie. Linné war sich bewusst, dass die Einteilung in Arten, Gattungen etc. insoweit „künstlich“ ist, als sie vom Menschen ausgedacht wurde. Aber idealerweise sollte die logische Ordnung mit der natürlichen Ordnung zusammenfallen (LINNÉ 1751, § 162). Dies kann gelingen, wenn man die „richtigen“ Merkmale zur Klassifikation ausgewählt hat. Mit jedem neuen Fund, jeder neuen Entdeckung muss das bestehende System auf den Prüfstand gestellt und neu überdacht werden (a. a. O., § 77). D. h. Linné war keineswegs in einer erstarrten Systematik gefangen, vielmehr hat er der Botanik den Weg zu einer durch methodologische Prinzipien geleiteten Forschung geebnet.

5. Taxonomie und klassische Morphologie

In diesem Sinne wurde die Linnésche Taxonomie entscheidend durch die Fortschritte in der Morphologie fortentwickelt. Die Morphologen versuchten in die Vielfalt der Erscheinungen Ordnung zu bringen, indem sie die Merkmale der Tiere und Pflanzen nur unter

6 Diese Überzeugung ist übrigens auch heute noch in religiösen Kreisen, etwa bei Evangelikalen (Kreationisten) oder Mitgliedern der orthodoxen Kirche weit verbreitet.

den Aspekten von Form, Lage und Funktion betrachteten und diese Betrachtungsweise in einem abstrakten Bauplan zum Ausdruck brachten: Lebewesen wurden als Konkretisierungen von Bauplänen verstanden.

Die ersten Baupläne wurden von französischen Biologen erstellt, zu nennen sind insbesondere Georges Cuvier (1769–1832), Jean Baptiste de Lamarck (1744–1829) und Geoffroy de Saint-Hilaire (1772–1844). Auf St. Hilaire geht auch die für die weitere Geschichte der Morphologie und der Taxonomie wie der Systematik wichtige begriffliche Unterscheidung von homologen und analogen Merkmalen zurück. Als „homolog“ werden Merkmale bei unterschiedlichen Tieren bzw. Pflanzen bezeichnetet, wenn sie in deren Bauplan nach Form und Lage die gleiche Stellung einnehmen, d. h. die als „homolog“ bezeichneten Merkmale oder Organe sind unterschiedliche Realisationen des gleichen Bauplans. Homologe Merkmale müssen also nicht die gleichen biologischen Funktionen erfüllen; Blätter und Dornen haben ähnliche Funktionen, aber die Dornen sind umgebildete Organe, also insbesondere zu Blättern oder Sprossachsen homolog, während die Stacheln Teile von Sprossachsen oder Blattspitzen sind. Als „analog“ bezeichnet man Merkmale, die zwar funktionsgleich sind, jedoch im Bauplan ihrer Träger verschiedene Stellungen einnehmen. So verfügen *Lathyrus vernus* und *Vanilla planifolia* beide über Ranken, diese haben sich aber bei ersterer aus Blättern, bei letzterer aus Luftwurzeln entwickelt.

Der Bezug auf Baupläne sicherte der Systematik nun zunächst ein großes Maß an Objektivität, da die Feststellung von Homologien und Analogien nicht nur auf dem Augenschein beruht, sondern durch umfängliche zellbiologische, physiologische und entwicklungsbiologische Untersuchungen gesichert werden kann. Dennoch hat man mit Schwierigkeiten zu kämpfen, die aus der Abstraktheit der Baupläne herrühren. Für eine Taxonomie, die sich wesentlich auf die Blütenmorphologie stützt, ergibt sich zunächst das Problem, dass die ausschließliche Orientierung am Bau des Sexualsystems nicht „tief“ genug reicht: Es bleibt viel übrig, was offensichtlich verschieden aussieht, blütenmorphologisch aber ununterscheidbar ist. Dies führt schließlich zu einem weiteren Problem, das der Taxonomie bis auf den heutigen Tag erhalten geblieben ist: Dem Spannungsverhältnis zwischen einer theoretisch mehr oder weniger überzeugenden, in jedem Fall aber abstrakten Ordnungsidee und der an der Bestimmungspraxis orientierten Vorstellung, dass jede Ordnung auch ihren sinnfälligen, anschaulichen Ausdruck finden muss: Was als ähnlich gilt, sollte auch ähnlich aussehen.

Dieses Spannungsverhältnis machte auch Linné und seinen Nachfolgern zu schaffen, und man ging deshalb dazu über, zur Bestimmung von Arten neben den wesentlichen, sogenannten Primär-Merkmalen weitere, sekundäre Merkmale heran zu ziehen. Damit war der weiteren Entwicklung die Richtung vorgegeben. Bis heute greift man zu Bestimmungszwecken nicht nur auf die Morphologie funktionaler Merkmale von Blättern, Früchten, Wurzeln usw. zurück, sondern zieht häufig auch solche Merkmale heran, mit denen sich keine Funktionen verbinden lassen, die also nur durch ihre optische Auffälligkeit imponieren. Neben den morphologischen Merkmalen erhielten im Laufe der Zeit auch Ergebnisse aus den sich entwickelnden anderen biologischen Teildis-

ziplinen wie z. B. Entwicklungsbiologie, Physiologie, Zytologie, Ökologie usw. immer größere systematische Bedeutung. Damit wurde zugleich die bis heute aktuelle Frage nach der Gewichtung der Merkmalsgruppen aufgeworfen: welcher Art müssen die Unterschiede in den sekundären Merkmalen sein, um einen Unterschied in der Art markieren zu können? Gibt es bezüglich der Bereiche, aus denen die Merkmalsgruppen stammen eine Hierarchie, haben z. B. Angaben zur Chromosomenzahl größeres Gewicht als Beschreibungen der Blattmorphologie? Bei diesen Gewichtungsfragen spielen übrigens auch „Moden“, die sich aus dem Gang der Forschung ergeben, eine gewisse Rolle. Eine Zeit lang maß man chemotaxonomischen Untersuchungen besondere Bedeutung zu (vgl. FROHNE & JENSEN 1998, schöne Beispiele bei RAST 1969 oder BREINER 1989), dann galten Aussagen zu Chromosomenzahl und -gestalt als besonders aussagekräftig (vgl. z. B. TICHY & DEL PRETE 2001), heute haben vor allem Ergebnisse aus der Genetik Gewicht.

Diese Probleme verschärfen sich dramatisch, wenn funktionslosen Merkmalen und deren Ausprägungen eine entscheidende Rolle zugewiesen wird. In der Auseinandersetzung mit der Forderung, nur solche Merkmale zu berücksichtigen, die eine biologische Funktion haben, schreiben Götz und Reinhard, zwei Botaniker, die sich besonders um die Systematik heimischer Orchideen bemüht haben:

„Die ‚traditionelle Systematik‘ hat sich nie an solche Anforderungen [= Merkmale müssen Funktionsträger sein, Anm. d. Verf.] gehalten – und sie kann es wohl auch nicht, wie die folgenden Beispiele zeigen: Die biologische Bedeutung der Perigonfarbe oder der Art und der Ausdehnung der Lippenzeichnung bei *Ophrys*-Arten (=Ragwurz), Anzahl der Laubblätter, Blattfleckung, Blattstellung, (Brakteenkonsistenz,) Hohlheit des Stängels z. B. bei *Dactylorhiza*-Arten (=Knabenkraut) sind nie hinterfragt, geschweige denn befriedigend erklärt worden – gerade solche Eigenschaften ohne offensichtliche biologische Bedeutsamkeit tauchen aber in den dichotomen Schlüsseln oder Differentialdiagnosen regelmäßig als wichtige Unterscheidungsmerkmale auf.“ (GÖLZ & REINHARD 1997: 623)

Wenn man aber davon ausgeht, dass Form und Funktion von Organen sich allein schon aus physikalischen und physiologischen Gründen nicht völlig unabhängig voneinander entwickeln können, kann man aus evolutionstheoretischer Sicht verstehen, dass die funktionstragenden Merkmale der Pflanzen auch in ihrer Form eine gewisse Konstanz aufweisen müssen, da zu große Abweichungen sich leicht als Missbildungen erweisen könnten. Anders bei Merkmalen, die keine oder jedenfalls keine wichtige Funktion für die Pflanze erfüllen (wir werden diesem Gedanken später wieder begegnen). Hier ist Vielfalt möglich und wirklich ohne dass zugleich die Lebensfähigkeit bedroht wäre, wobei Vielfalt noch lange nicht Chaos bedeuten muss, denn das, was unter bestimmten Umweltbedingungen als funktionsloses Merkmal in Erscheinung tritt, kann unter anderen Bedingungen sehr wohl Funktionen übernehmen. Wenn man sich als Taxonom an solchen für die Pflanze bedeutungslosen und deshalb stark variierenden Merkmalen orientiert, muss man allerdings mit unangenehmen Konsequenzen für die Taxonomie rechnen.

Einige dieser Probleme versuchte man durch die sich zu Beginn des letzten Jahrhunderts entwickelnde Biometrie zu entschärfen. Sie sollte die Präzisierung bloß qualitativer Eindrücke durch den Einsatz statistischer Verfahren ermöglichen. Als (Sub-)Disziplin trat die Biometrie mit dem Erscheinen der Zeitschrift „Biometrika“ im Jahre 1901 ins Licht der Öffentlichkeit. Gleich in den ersten Heften löste der deutsche Botaniker F. Ludwig eine größere Kontroverse aus. Ludwig führte biometrische Untersuchungen an den Blütenorganen von Gänseblümchen und Scharbockskraut durch und kam nach der Auswertung seiner Statistik zu dem Ergebnis, dass diese Arten in lokalen Rassen auftreten, die sich durch ein bestimmtes Verteilungsbild in den Merkmalsausprägungen auszeichnen (LUDWIG 1901). Andere Forscher haben ähnliche Untersuchungen vorgelegt und in der Diskussion dieser Arbeiten hat man sich auf ein paar methodologische Regeln geeinigt, denen solche biometrischen Untersuchungen gehorchen sollten (Autorenkollektiv I, II 1902): (1) Alle in einer Untersuchung aufgenommene Pflanzen müssen sich im gleichen Entwicklungsstadium befinden, (2) die Verteilung der Merkmalsausprägungen darf sich im Lauf der Blühperiode nicht ändern (Früh-/Spätblüher müssen gleiches Ergebnis aufweisen) und (3) das Verteilungsergebnis muss erhalten bleiben, wenn die Stichprobe deutlich vergrößert wird. Nur wenn diese Bedingungen eingehalten sind, darf man z. B. lokale Verteilungsunterschiede überhaupt zum Anlass nehmen, um das Vorliegen einer Subspecies zu diskutieren.

Diese Regeln verweisen auf einen ganz allgemeinen methodologischen Grundsatz: Wenn man eine Stichprobe zieht und die daraus gewonnenen Daten interpretieren will, dann muss man eine Vorstellung über die Grundgesamtheit haben und zwar sowohl in Hinblick auf die möglichen Merkmale und Merkmalsausprägungen, als auch auf den Umfang der Grundgesamtheit. D.h. die Interpretation biometrischer Daten ist in einem korrekten Sinne nur dann möglich, wenn man davon ausgehen darf, dass das Material aus einer „ordentlichen“ Stichprobe stammt. Nun ist ein Biotop keine Urne und die Pflanzen sind keine schwarzen oder weißen Kugeln. Als Grundgesamtheit, die man unter einer „Art“ subsumieren möchte, kann deshalb auch nicht einfach die Menge von Pflanzen mit einem bestimmten Erscheinungsbild auf einer bestimmten Fläche zu einer bestimmten Zeit angesehen werden. Da das Erscheinungsbild einer Pflanze von vielen Faktoren abhängt, z. B. von der Niederschlagsmenge im Winter oder Frühjahr, von der Qualität des Bodens, von der Meereshöhe, der Luftfeuchtigkeit u. ä. mehr, muss man dem statistischen Konstrukt „Grundgesamtheit“ in unserem Zusammenhang sowohl eine räumliche wie eine zeitliche Dimension verleihen. D.h. zur Grundgesamtheit gehören Individuen aus guten und schlechten, trockenen und feuchten Jahren und von Standorten verschiedener geographischen Lage und unterschiedlicher Bodenqualität. Entsprechend muss auch eine Stichprobe angelegt sein, damit ihre Ergebnisse als verlässliche Schätzung für die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Grundgesamtheit gewertet werden können.

Technisch gesprochen heißt das, dass zwei Populationen nur dann verschiedenen taxonomischen Einheiten zugeordnet werden dürfen, wenn ihre biometrischen Werte bei geeignetem statistischen Verfahren (Multivarianz-Analyse) in strikt getrennten Bereichen liegen und dieses Trennungsverhältnis erhalten bleibt, wenn die ursprünglichen

Stichproben durch das Einarbeiten weiteren Datenmaterials aus anderen Jahren und von anderen Standorten erweitert werden.

Welche Merkmale für eine Abgrenzung der Arten taugen, lässt sich allerdings allein mit Statistik nicht begründen, hier sind inhaltliche Argumente ausschlaggebend. Insbesondere benötigt man Kenntnisse über die genetischen Anlagen der Pflanzen und die Umstände, unter denen sie sich zeigen. Solche Kenntnisse kann man sich wenigstens auf zwei Wegen verschaffen. (1) Man sammelt Samen aus einer bestimmten Population, zieht aus diesen unter standardisierten Bedingungen eine Tochtergeneration sowie deren Folgegeneration hoch oder (2) man stellt aus einzelnen Pflanzen eine Reihe von Klonen her und setzt diese unterschiedlichen Umweltbedingungen aus.

Auf diese Weise bekommt man unter kontrollierten Bedingungen einen Überblick über die morphologische Variationsbreite einer Art. Den ersten Weg hat bekanntlich Gregor Mendel (1822–1884) eingeschlagen; er führte ihn zur Aufstellung seiner Vererbungsregeln. Der zweite Weg wurde zwar auch schon zu Zeiten Mendels beschritten, z. B. von Carl Wilhelm v. Nägeli (1817–1891) oder Anton Kerner v. Marilaun (1831–1898), am bekanntesten wurden aber die Kultivierungsversuche, die in den vierziger und fünfziger Jahren des 20. Jh. von Jens Clausen und Kollegen in Kalifornien durchgeführt wurden (CLAUSEN et al. 1940, 1948). Diese Forschergruppe brachte klonierte Pflanzen, u. a. Schafgarbe (*Achillea millefolia*), in unterschiedlichen Höhen aus: in Stanford (30 m), Mather (1450 m) und Timberline (3050 m). Im Ergebnis konnte man an den verschiedenen Standorten so unterschiedliche Wuchsformen beobachten, dass man hätte meinen können, es mit verschiedenen Arten zu tun zu haben, hätte man nicht um die genetische Identität der Pflanzen gewusst. Dies zeigt, dass der Vorschlag, eine Pflanzengruppe aus einem Taxon auszugliedern und einer neuen Art oder Unterart zuzuordnen, mit biometrischen Daten aus Feldversuchen nur dann begründet werden kann, wenn man weiß, über welche genetische Variabilität das Material verfügt und wie der Genotyp auf unterschiedliche ökologische Bedingungen reagiert. Statistik kann bei der Verwerfung oder Absicherung einer systematischen Hypothese wesentliche Hilfe leisten, sie kann aber eine solche Hypothese selbst nicht erzeugen.

Das gerade vorgestellte Art-Konzept ist das sog. morphologische Art-Konzept, welches in praktischen Kontexten immer noch als herrschend angesehen werden kann und in den meisten Beiträgen zu Fragen der Feldbotanik beileibe nicht nur von Dilettanten benutzt wird (zur Einführung STÜTZEL 1998). Das hat auch nachvollziehbare Gründe: (1) Dieses Konzept ist ausgesprochen praktisch, d.h. man kann es ohne großen Aufwand im Feld einsetzen, (2) es ermöglicht die Aufschließung der älteren Literatur und Auseinandersetzung mit ihr und schließlich (3) es lässt auch Laien teilhaben am Geschäft der Feldbotanik.

6. Evolutionstheoretisch geprägte Art-Konzeptionen

Der große Nachteil des morphologischen Artbegriffs liegt allerdings darin, dass man mit ihm nur schwer Anschluss bekommt zum fundamentalen Konzept der modernen Biologie, nämlich zur Evolution. Bei Ray und Linné hat man schon den Gedanken gefunden,

dass die Mitglieder einer Art zugleich eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden müssen, allerdings galten Arten von Gott gestiftet und ihre Zahl von Anfang an als festgesetzt. Mit Charles Darwin wurde dieses Paradigma abgelöst, das Art-Konzept musste jetzt einer Theorie folgen, nach der sich Fortpflanzungsgemeinschaften im Laufe der Zeit trennen und sich in verschiedenste Formen evolutiv entwickeln können. Es hat aber fast 100 Jahre gedauert, bis man die Konzepte der Evolutionstheorie für die Systematik fruchtbar machen konnte. Geschehen ist dies durch den biologischen Artbegriff und vor allem durch den phylogenetischen Artbegriff.⁷

6.1. Der biologische Artbegriff

Den biologischen Art-Begriff hat Ernst Mayr (1904–2005) vor etwa 80 Jahren entwickelt (vgl. insbesondere MAYR 1942). Danach werden unter einer Art Gruppen von sich untereinander kreuzenden natürlichen Populationen zusammengefasst, die von anderen derartigen Populationen durch Kreuzungsbarrieren abgetrennt sind. Dieser Art-Begriff wurde in der Zoologie entwickelt und erwies sich dort auch als durchaus brauchbar, seine Anwendung in der Botanik macht allerdings große Schwierigkeiten, weil es bei Pflanzen zum einen Fortpflanzung ohne Befruchtung beziehungsweise Fremdbefruchtung gibt, zum anderen Kreuzungsbarrieren unvollständig und oft nur schwer feststellbar sind. Ersteres ist z. B. bei *Rubus*, *Hieracium*, *Taraxacum* und manchen Orchideen-Gattungen relativ weit verbreitet. Andere Arten, etwa aus der Gattung *Ophrys*, sind auf bestimmte Bestäuber angewiesen, jedoch nicht strikt an diese gebunden, so dass es immer wieder zur Hybridbildung kommen kann. Und wenn diese Hybriden fruchtbar sind, dann kommt der Systematiker in die eingangs schon geschilderten Schwierigkeiten. Vor Jahren hat Hans Sundermann (1924–2002) einen Vorschlag gemacht, den biologischen Art-Begriff für die Systematik der Pflanzen nutzbar zu machen. Sein Definitionsvorschlag lautete:

„Zu einer Art gehören alle Individuen, die unter natürlichen Verhältnissen fruchtbar Nachkommen miteinander erzeugen können (reelle oder potentielle Fortpflanzungsgemeinschaft). Sie besitzen einen gemeinsamen Genpool, dessen Allele in verschiedenen (geographisch oder ökologisch differenzierten) Teilstämmen in der Regel mit unterschiedlicher Häufigkeit auftreten. Sie sind von anderen Populationen sexualbiologisch oder (und) genetisch isoliert und bilden mit nahe verwandten Arten keine Mischpopulationen. Zwischen einzelnen Teilstämmen einer Art kann Intersterilität auftreten.“
(SUNDERMANN 1975: 622)

Nach diesem Vorschlag würde man generell mit wenig Arten auskommen müssen, da Arten ja nur dort anzunehmen sind, wo keine Hybridbildung stattfindet.⁸ Feinere taxonomische Unterscheidungen müssten auf der Ebene Unterart oder Varietät getroffen werden. Entscheidend spricht gegen diesen Vorschlag aber, dass auch er nicht einer ungeschlechtlichen Vermehrungsstrategie von Pflanzen gerecht wird. Hier kann man ja nicht von „Genpool“ sprechen, da es keinen horizontalen, sondern nur einen vertikalen

⁷ Wer sich tiefer in die moderne Taxonomie und Systematik vorarbeiten möchte, dem seien WÄGELE 2001, WIESEMÜLLER 2002, GEMEINHOLZER 2018 oder STRASBURGER 2014, Kap. 23 empfohlen.

⁸ Zur Problematik der Hybridbildung für die Systematik vgl. den Übersichtsaufsatz von ABBOTT et al. 2013.

Genfluss gibt. Konsequent müsste man also die uniparentalen Pflanzen als eigene systematische Gruppe behandeln (sog. „Agamospecies“), was natürlich dem Gedanken eines einheitlichen Ordnungsschemas entgegensteht.

Darüber hinaus bleibt ein generelles Problem: Wenn man von der – umgangssprachlich ausgedrückt – Entstehung „neuer Arten“ sprechen will, muss man annehmen, dass sich irgendwann eine Population, die ursprünglich einer Art zugerechnet werden kann, in zwei Subpopulationen getrennt hat, deren Mitglieder keine oder nur noch sporadische Kontakte miteinander über ihre jeweilige Gruppengrenzen hinaus haben. Das kann externe Gründe haben, z. B. geographische, oder aber auch interne, wie etwa verschiedene Blühperioden oder Anpassungen an verschiedene Bestäuber. Es kann dann sein, dass „prinzipiell“ die Mitglieder aus unterschiedlichen Subpopulationen untereinander fortpflanzungsfähig bleiben, wenngleich es nur selten die Gelegenheit gibt. Aber im Laufe der Zeit entwickeln sich die zwei Subpopulationen so weit von einander weg, dass schließlich auch die „prinzipielle“ Fortpflanzungsfähigkeit ausgeschlossen ist. Spätestens dann kann man die beiden ursprünglichen Subpopulationen als neue Arten klassifizieren. Aber schon vorher auf dem langen Weg der Trennung, der von „.... pflanzen sich faktisch nur selten fort“ bis zu „.... können sich nicht mehr fortpflanzen“ verläuft, kann in anatomischer, morphologischer und physiologischer Hinsicht viel geschehen, was eine klassifikatorische Unterscheidung in zwei Arten rechtfertigen könnte.⁹ Mit den genannten Schwierigkeiten kommt der phylogenetische Art-Begriff besser zurecht. Auf ihn soll abschließend näher eingegangen werden.

6.2. Der phylogenetische Art-Begriff

Wie wir gesehen haben war für Ray und Linné der Gedanke leitend, dass in den Populationsfolgen vom Anfang der Schöpfung bis heute immer die Merkmale erhalten geblieben sind, die es ermöglichen, sie als „Art“ zusammenzufassen. Nach Darwin wurde eine neue Idee leitend: Eine Population, die unter einer „Art“ subsumiert werden kann, entwickelt sich im Laufe der Zeit auseinander zu Populationen, die unter den gleichen methodologischen Gesichtspunkten zwei verschiedenen Arten zuzurechnen sind. Dieser Vorgang der Diversifizierung in der Zeit wird durch Elemente der Evolutionstheorie wie insbesondere „Mutation“, „Selektion“ und „Anpassung“ verstehbar. Auf einen kurzen naturphilosophischen Nenner gebracht: Am Beginn des Lebens stand eine Lebensform, aus der sich im Laufe der Zeit die heute vorfindliche Vielfalt des Lebens entwickelt hat. Dieser Gedanke lieferte auch die Konstruktionsidee der phylogenetischen Taxonomie, die jetzt nicht nur auf Ähnlichkeiten beruht, sondern auch stammesgeschichtliche

9 In jüngerer Zeit hat sich hier ein interessantes Ergebnis abgezeichnet: Wenn man passende Abschnitte auf einem ITS-Strang der rRNA (dazu später) vergleicht und dabei keine (größeren) Unterschiede feststellt, darf man davon ausgehen, dass sich deren Träger prinzipiell fortpflanzen können; stellt man aber im Vergleich mindestens einen so genannten „komplementären Basen Austausch“ (compensatory base change CBS, liegt z. B. vor, wenn das Basenpaar Guanin/Cytosin durch das Basenpaar Adenin/Uracil ersetzt wird) fest, dann korreliert dieses Ereignis mit hoher Wahrscheinlichkeit mit dem Unvermögen zur Fortpflanzung (MÜLLER, 2007, COLEMAN 2009). Diese Beobachtung könnte als zusätzlicher (!) Marker für die Entscheidung angenommen werden, dass zwei Populationen verschiedenen Arten angehören.

Verwandtschaften widerspiegeln soll und damit zugleich Systematik ist. Man versucht die rezenten Lebewesen so zu gruppieren, dass die dabei benutzten Merkmale auf naturgeschichtliche Gemeinsamkeiten, aber auch Trennungen verweisen. Oder etwas anders ausgedrückt: Aus dem Heute wird versucht, ein mögliches Gestern und Vorgestern zu rekonstruieren.

Systematisch umgesetzt hat diesen Gedanken der deutsche Zoologe Willi Hennig (1913–1976) (HENNIG 1950, 1982).¹⁰ Er ging davon aus, dass eine neue Art nur durch Abspaltung von einer Stammart entstehen kann, d. h. die Mitglieder der neuen Art haben Merkmale mit den Mitgliedern der Stammart gemeinsam (primitive oder plesiomorphe Merkmale), sie müssen aber wenigstens ein neues, evolutionär erworbene Merkmal besitzen (abgeleitetes oder apomorphes Merkmal). Mit dem Auftreten der neuen Art verändert sich die Stellung der Stammart in systematischer Hinsicht: alte und abgeleitete Art stehen jetzt als sogenannte Schwesternarten auf gleicher Stufe.

In der phylogenetischen Systematik werden eine Stammart und alle die aus ihr hervorgegangenen Arten zu einer Gruppe, der so genannten monophyletischen Gruppe oder Klade zusammengefasst (von „Klade“ leitet sich auch die Bezeichnung „Kladistik“ für diese Art der Systematik ab). Und in diesem Sinn müssen die höheren Ordnungsstufen der Systematik immer zum Ausdruck bringen, dass die darunter gefassten Taxa einen gemeinsamen Vorfahren haben. Man kann dann sagen, dass Mitglieder zweier Arten untereinander in einem näheren Verwandtschaftsverhältnis stehen als zu Mitgliedern einer dritten Art, wenn bei ihnen der Weg zu dem gemeinsamen Vorfahren kürzer ist als zwischen ihnen und den Mitgliedern der dritten Art. Hier wird also die beim morphologischen wie beim biologischen Artbegriff verwendete Relation „a verwandt mit b“ ersetzt durch die Relation „a enger mit b verwandt als mit c“, womit der Begriff „Verwandtschaft“ mit Bezug auf Arten eine wohldefinierte theoretische Bedeutung erhält.

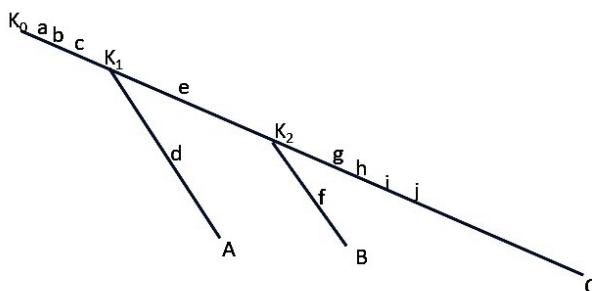


Abbildung 1

10 Die phylogenetische Systematik ist eine etwas spröde Theorie, zur Einführung etwa LANGANKE 2003, FISCHER 2013, HAESLER & LIEBERS 2015; in HENNIG 1975, 1984 diskutiert der Autor kritische Einwände gegen die phylogenetische Systematik.

tung bekommt.¹¹ Auch der Homologiebegriff wird im Rahmen der Phylogenetik neu definiert: Es geht nicht mehr allein um Form und Lage eines Merkmals, entscheidend ist jetzt seine Herkunft: Homolog sind Merkmale, deren Übereinstimmungen auf Abstammung beruhen.

Nehmen wir als Beispiel den Fall aus Abb. 1. Es seien A, B, C Arten und a, ..., j Merkmale, K0, K1, K2 sind Knoten und die Linien werden „Pfade“ genannt. Die Merkmale a, b, c sind für die Gruppe A, B, C (syn)apomorph (da sie ja für die ganze Gruppe apomorph sind). Betrachtet man nur A, dann sind für A die Merkmale a, b, c plesiomorph und d ist (aut)apomorph; Merkmal e ist (syn)plesiomorph für B, C; f ist (aut)apomorph für B; g, h, i, j sind (aut)apomorph für C. Es gibt nun zwei Möglichkeiten, eine monophyletische Gruppe (hier: eine Gattung) zu bilden: Entweder man lässt A, B, C im Artrang und fasst diese zur Gattung {A, B, C} zusammen oder man fasst B und C zur Art (B, C) mit den Unterarten B, C zusammen und bildet eine Gattung {A, (B, C)}. In der „traditionellen“ Taxonomie wäre es vielleicht naheliegend, die Arten A und B wegen der geringen Merkmalsdifferenzen zu einer Art (A, B) mit den Unterarten A, B zusammenzufassen und eine Gattung {(A, B), C} zu bilden. Das wäre aber nach den Regeln der phylogenetischen Systematik nicht zulässig, da bei dieser Gruppierung das Merkmal e für die Art C plesiomorph wäre, nicht aber für die Art (A, B). Eine solche unzulässige Ordnung wird paraphyletisch genannt. „Unzulässig“ muss nun nicht zugleich „unsinnig“ heißen. Es kann gute, auch evolutionsgeschichtlich abgestützte Gründe dafür geben, einmal nicht dem Diktat der Abstammung bei der Ordnung von Arten und Gattungen zu folgen, dazu aber später. Zurzeit akzeptiert jedenfalls die überwiegende Zahl der Botaniker (und generell der Biologen) den phylogenetischen Ansatz und in Folge dieser Entwicklung versucht man traditionelle Ordnungen, die als paraphyletisch anzusehen sind, aufzulösen und in monophyletische Ordnungsbeziehungen zu überführen. Dies ist einer der Hauptgründe für Umordnungen und den diesen folgenden Umbenennungen, denen man in letzter Zeit begegnet.

Nun konnte man bei der Evolutionsgeschichte nicht zusehen und deshalb ist nicht von vorne herein klar, was als Stammart und was jeweils als abgeleitete Schwesternart anzusehen ist. Die Stammarten kennt man nicht, man muss sie rekonstruieren, indem man Merkmalsgruppen von Repräsentanten potentiell unterschiedlicher Arten vergleicht. Dies ist aus mehreren Gründen ein schwieriges Unternehmen.

Zunächst hat man mit dem schon bekannten Problem zu kämpfen, was überhaupt als ein „gutes“ Merkmal anzusehen ist; anschließend muss geklärt werden, mit welchem Gewicht die „guten“ Merkmale in die Arbestimmung eingehen sollen. Bei der letzten Entscheidung geht man so vor, dass man die zur Bestimmung anstehenden Gruppen vergleicht mit einer Gruppe, zu der offensichtlich nur eine entferntere Verwandtschaft besteht. Merkmale, die nun allen diesen Gruppen gemeinsam sind, werden, wie oben schon erwähnt, als „primitive“ (plesiomorphe) Merkmale bezeichnet, Merkmale, die nur in den zur Einordnung anstehenden Gruppen vorkommen als „abgeleitete“ (apomorphe)

11 Beim morphologischen wie beim biologischen Artbegriff ist, wenn man die Ordnungshierarchie nur genügend weit hochsteigt, letztlich alles mit allem „irgendwie“ verwandt.

Merkmale; nur letztere dürfen dann zur systematischen Einordnung herangezogen werden. Ein Beispiel: Ist der Rettich näher mit der Möhre oder mit dem Kohl verwandt? Die Entscheidung, dass Rettich und Kohl als näher verwandt anzusehen sind, wird damit begründet, dass beide im Gegensatz zur Möhre Senfglycoside enthalten.

Diese Entscheidungsprozesse sind in der Regel sehr schwierig, insbesondere dann, wenn man es mit großen Datenmengen und daraus folgend mit einer großen Menge an Kombinationsmöglichkeiten zu tun hat. Aus der Menge der möglichen Entwicklungspfade wird der Strang als der zum tatsächlichen Abstammungsverlauf am wahrscheinlichsten passend ausgewählt, der z. B. mit den wenigsten Verzweigungen auskommt oder dessen Pfadsumme die wenigsten Merkmale enthält. Ohne die Entwicklung spezieller Computerprogramme könnte man hier nicht vorankommen. In den letzten Jahren hat sich nun immer mehr durchgesetzt, die phylogenetische Systematik weniger auf morphologischen als vielmehr auf molekularbiologischen, insbesondere genetischen Merkmalen aufzubauen. Dies will ich abschließend noch etwas näher erläutern.¹²

6.3. Phylogenetik und Molekularbiologie

Bei der Molekularen Phylogenetik macht man sich zunutze, dass grundlegende Stoffwechselfunktionen in verschiedenen Lebewesen durch ähnliche, aber nicht unbedingt identische Proteine erfüllt werden können. Die Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung bzw. im molekularen Aufbau nutzt man dann zur Verwandtschaftsbestimmung. Z. B. kommt das Enzym Cytochrom c bei allen sauerstoffatmenden Lebewesen vor, unterscheidet sich aber nach Länge der Aminosäurenkette bzw. nach deren Anordnung. Ähnliches kann man auch beim Hämoglobin feststellen. Wir haben also auf der Ebene der Proteine gemeinsame wie abgeleitete Merkmale. Man kann jetzt auch noch eine Ebene tiefer gehen und die Gene untersuchen, die für die Produktion der Proteine zuständig sind und hier nach Unterschieden in der Anordnung der Basenpaare auf den Genabschnitten suchen. In jedem Fall gilt: Je mehr Unterschiede, desto entfernter die Verwandtschaft und desto weiter in der Vergangenheit der letzte gemeinsame Vorfahre.¹³

Allerdings sind sowohl bei den Proteinen wie bei den Genen der Variationsbreite deutliche Grenzen gesetzt. Deshalb sind die auf solchen Analysen begründeten Verwandtschaftsbeziehungen relativ weit, reichen lediglich bis auf die Ebene der Familien, gelegentlich Gattungen.¹⁴ Für feinere Unterscheidungen muss man sich z. B. auf die nicht-codierenden Abschnitte zwischen den Genen konzentrieren.

12 Zurzeit ist für Pflanzen das AGP IV-System aktuell, Angiosperm Phylogeny Group 2016, vgl. auch COLE et al. 2016 und STEVENS 2017. Eine leichtverständliche Übersicht zur Molekularen Phylogenetik mit vielen Beispielen findet sich z. B. bei FISCHER 2012, 2013 und die technischen Details werden allgemeinverständlich dargestellt bei HAESELER & LIEBERS 2015, eine didaktisch geschickte Darstellung findet sich insbesondere bei DOSING et al. 2007.

13 So hat z. B. eine phylogenetische Analyse der Cytochrom b- und Cytochrom c-Oxidase I-Gene ergeben, dass die Mitochondrien höchstwahrscheinlich von den Rickettsiaceae abstammen und der gemeinsame Vorfahre von Mitochondrien und Rickettsiaceae vor mehr als 1500 Millionen Jahre lebte, vgl. ANDERSSON 1998.

14 Diesem Problem sind wir oben schon auf der Makroebene bei der Forderung begegnet, dass Merkmale zur Artbestimmung immer Funktionsträger sein sollen.

Die genetischen Bauvorschriften für Proteine werden auf der DNA abgelesen und zum Produktionsort für die Eiweißsynthese, den Ribosomen, transportiert. Ein wesentlicher Bestandteil der Ribosomen ist eine Ablesevorrichtung, die so genannte ribosomale RNA (rRNA) welche bei der Umsetzung der ankommenden Produktionsanweisungen behilflich ist (sie hat also enzymatische Funktion). Diese rRNA wird selbst wieder nach Anweisung bestimmter Gene auf der Kern-DNA, die als nrDNA zusammengefasst werden, aufgebaut. Da es nun viele Ribosomen in der Zelle gibt, werden die für ihren Bau einschlägigen Gene entsprechend oft in Anspruch genommen, und damit es zu keinen Engpässen kommt, liegen diese Gene in zahlreichen Kopien vor, die gleichzeitig abgearbeitet werden können. D.h. diese DNA-Sequenzen sind relativ einfach zu bestimmen und zu isolieren.

Eine solche nrDNA-Sequenz besteht nun aus codierenden Abschnitten, die den Bau der rRNA bestimmen und aus nichtcodierenden Abschnitten (sog. ITS), welche zwischen den codierenden Abschnitten liegen und gleichsam wie Abstandshalter fungieren. Da die Ribosomen bei allen Lebewesen recht ähnlich aufgebaut sind, sind auch die codierenden Abschnitte auf der nrDNA in ähnlicher Weise vorzufinden. Treten bei diesen einmal Mutationen auf, so werden sie sofort repariert oder erweisen sich als tödlich. Bei den nichtcodierenden Abschnitten ist das anders, hier können sich über die Zeit hinweg Punktmutationen anhäufen, ohne großen Schaden anzurichten.¹⁵ Für die phylogenetische Systematik ist nun wichtig, dass die ITS-Regionen von ähnlicher Länge sind, d. h. die Zahl der Basenpaare nicht stark variiert. Man kann deshalb sowohl die codierenden Abschnitte selbst als auch die Länge der nicht codierenden Abschnitte als primitive Merkmale betrachten und vermuten, dass die artspezifischen Unterschiede (also die abgeleiteten Merkmale) auf den nicht codierenden Bereichen liegen müssen. Dabei geht man von der Vorstellung aus, dass Pflanzengruppen, die genetisch eng mit einander verwandt sind, ein ähnliches Mutationsmuster auf den ITS-Regionen aufweisen, da sie auf eine lange gemeinsame Entwicklungsgeschichte zurücksehen können. Je weiter entfernt sich Pflanzengruppen stehen, desto länger ist der je eigene entwicklungs geschichtliche Weg und umso größer müssen die Unterschiede in den Mutationsmustern auf den ITS-Abschnitten sein. Auf diese Weise hat man z. B. versucht, die Beziehungen zwischen Orchideen-Gattungen und -Arten neu zu systematisieren, vgl. BATEMAN et al. 1997; BATEMAN 2001. Bei einem alternativen Verfahren nutzt man den Umstand, dass die Chloroplasten der Pflanzen eine eigene DNA besitzen und die Chloroplasten in der Regel nur mütterlicherseits vererbt werden, was den Vorteil hat, dass Rekombinationen ausgeschlossen sind.¹⁶ Welche Abschnitte der cpDNA am besten geeignet sind, ist übrigens noch nicht endgültig geklärt, vgl. BORSCH et al. 2003. Die eine zeitlang heftig beworbene

15 Bei dem in Ann. 9 erwähnten Verfahren werden nur ITS-Abschnitte auf der rRNA direkt miteinander verglichen.

16 Eine phylogenetische Analyse (DEVEY et al. 2008), die sich komplementär auf Auswertungen der Kern-DNA wie der Chloroplasten-DNA stützt, hat z. B. gezeigt, dass sich innerhalb der Gattung *Ophrys* etwa 10 genetisch unterscheidbare Untergattungen ausmachen lassen und etliche bislang als eigenständig angesehene Arten auf Hybridisierung zurückzuführen sind, was die Verfasser zu dem Schluss kommen lässt, dass die Gattung *Ophrys* auf Art-Ebene deutlich „over-divided“ ist (hier werden in den Bestimmungsbüchern idR weit über 100 Arten angegeben).

Idee, eine eindeutige taxonomische Bestimmung aller Organismen allein auf dem Weg des automatischen Vergleichs kleiner Abschnitte der Kern-DNA oder der Mitochondrien- bzw. Chloroplasten-DNA zu erreichen (sog. „DNA-barcoding“), hat man inzwischen angesichts der überaus komplexen Anforderungen weitgehend wieder aufgegeben.¹⁷ In der Regel werden molekulare Merkmale mit morphologischen Merkmalen kombiniert, man spricht dann von einer „integrativen Taxonomie“, NAGEL 2006, BYERS 2017.

7. Diskussion

(1) Wie wir gesehen haben, ist es ein Irrtum zu glauben, dass Pflanzen, die genetisch eng verwandt sind, sich auch morphologisch ähnlich sein müssen. Gene codieren Eiweiße und damit eben noch keine Merkmale im morphologischen Sinne. Außerdem drängt sich in den letzten Jahren immer mehr der Eindruck auf, dass neben der Genetik auch die Epigenetik eine entscheidende Rolle bei der Ausprägung von makroskopischen Merkmalen spielt. Epigenetische Muster bestimmen, wann welche Gene in den Zellen aktiv sind und wann sie wieder abgeschaltet werden. Wie man weiß, ergeben sich manche dieser Muster als Reaktionen auf Signale aus der Umwelt und ermöglichen so, dass sich Pflanzen effektiv an Umweltveränderungen anpassen können. Die großen morphologischen Unterschiede, die man bei den Experimenten von Clausen et al. gesehen hat, lassen sich wohl auf unterschiedliche epigenetische Reaktionen zurückführen, vermutlich auch die Anpassung von *Ophrys*-pflanzen an Bestäuber in ihrer Umgebung durch die Bildung passender Duftbouquets als Lockstoffe. Interessant ist nun, dass solche epigenetischen Veränderungen gerade bei Pflanzen stabil an Folgegenerationen weitergegeben werden können. Dies kann dazu führen, dass Pflanzen, die sich nach ihrer genetischen Ausstattung kaum unterscheiden und die deshalb aus genetischer Sicht der gleichen Art zugeschlagen werden müssten, im Zeitverlauf stabile morphologische Unterschiede aufweisen, welche die Anpassung an unterschiedliche ökologische Verhältnisse erlauben, was nach den Kriterien einer traditionellen morphologischen Systematik die Zuordnung zu unterschiedlichen Arten rechtfertigen würde. Solche über hunderte von Generationen stabilen epigenetischen Muster, die den Pflanzen ökologische Anpassungen ermöglichen, haben z. B. PAUN et al. 2010 bei der Gattung *Dactylorhiza* gefunden. Mit anderen Worten: Sippen können sich durch unterschiedliche epigenetisch bedingte Anpassungen aus einem ursprünglich einheitlichen Populationsverbund lösen; und obwohl sie genetisch gesehen noch einer Art zuzurechnen sind, wurden dadurch Bedingungen geschaffen für Entwicklungen, die letztlich zu neuen Arten führen können. Welche Konsequenzen dies allerdings für die Taxonomie hat, d.h. ob man Befunde aus der Epigenetik der Pflanzen als Argument für eine taxonomische Einordnung auf Art-Rang verwenden soll oder nicht, bleibt nach wie vor offen. Schon vor Jahren hat Sundermann versucht, diesem Phänomen durch die Einführung des Begriffs „Präspezies“ Rechnung zu tragen:

„Zu einer Präspezies (morphologische oder ökologische Rasse) gehören diejenigen Individuenverbände mit großem Populationsumfang, die sich durch einheitliche morphologische oder (und) ökologische Kriterien von anderen Teilpopulationen der gleichen Art

17 vgl. NAGEL 2006, der sehr übersichtlich Vor- und Nachteile dieser Idee darstellt: 399 ff.

unterscheiden, die aber weder sexualbiologisch, noch genetisch, noch geographisch von diesen vollständig isoliert sind.“ (SUNDERMANN, 1975: 624)

Obwohl treffend, hat sich dieser Begriff bislang aber nicht durchsetzen können.¹⁸

(2) Von allen taxonomischen Konzepten kommt das phylogenetische der Idee, eine enge Beziehung zwischen evolutionsbedingter Verwandtschaft und morphologischen, anatomischen und ökologischen Ähnlichkeiten herzustellen, am nächsten. Allerdings können Entscheidungen zur taxonomischen Einordnung angesichts der Fülle an Merkmalen immer nur mit Wahrscheinlichkeit getroffen werden, wobei nicht ausgeschlossen werden kann, dass ein Wahrscheinlichkeitswert bei einer Vergrößerung des Datenmaterials erhalten bleibt. Deshalb sind auch in Zukunft Umordnungen und diesen folgend Umbenennungen als Ergebnisse botanischer Forschung zu erwarten. Die Hoffnung, dass molekulärbiologische Verfahren bei der Frage von Artzugehörigkeiten das letzte Wort haben könnten, hat sich als trügerisch erwiesen. Die genetischen Analysen reichen in der Regel nicht tief genug, um hier immer Entscheidung in der gewünschten Eindeutigkeit zu erreichen. So bleibt es bei einer integrativen Taxonomie, bei der neben genetischen auch weiterhin morphologische (und andere) Merkmale eine Rolle spielen werden.

(3) Dies bedeutet aber auch, dass man die Vorstellung, ein auf jeder Stufe „natürliches“ Ordnungssystem erreichen zu können, aufgeben sollte. Das Gegensatzpaar „natürlich“ vs. „künstlich“ hat im Grunde genommen keine heuristische Orientierungsfunktion und sollte durch „wissenschaftlich begründet“ vs. „willkürlich“ ersetzt werden. Denn wie mehrfach gezeigt wurde, zwingt „die Natur“ nicht zu einer bestimmten Abstraktion, wohl aber liefert sie objektivierbare Merkmale, welche vom Wissenschaftler mit Argumenten aus Genetik, Evolutionstheorie, Anatomie, Ökologie usw. als für die Einordnung relevant ausgewiesen werden müssen. Wenn man auf apomiktische Gattungen oder auf kritische Orchideen-Gattungen wie *Ophrys*, *Epipactis*, *Nigritella* blickt, dann muss man kritisch festhalten, dass hier Entscheidungen über den Art-Rang häufig an Merkmalen festgemacht werden, deren besondere Bedeutung (etwa in Abgrenzung zur Varietät) nicht in ausreichender Tiefe dargelegt wird. Ein Ordnungssystem, bei dem Unterscheidungen getroffen werden, weil man sie „irgendwie“ treffen kann, läuft aber dem Grundgedanken wissenschaftlicher Systematik zuwider. Aus rein methodologischen Überlegungen wäre hier mehr Zurückhaltung bei der Erfindung neuer Arten geboten.

(4) Auch wenn sie dem praktisch arbeitenden Botaniker manchmal Beschwerden verursachen – man wird mit Umbenennungen als Konsequenz des wissenschaftlichen Fortschritts in der Botanik leben müssen. Aber: Alle Autoren von Florenwerken könnten den vielen praktisch arbeitenden Botanikern das Leben erleichtern, wenn sie konsequent den Ratschlag von Manfred Fischer beherzigen würden:

„Unabhängig von der Legitimität ist die Verwendung eines solchen (= neuen, d. Verf.) Namens ohne jedes Synonym ... in hohem Maße publikumsfeindlich und widerspricht der Aufgabe der Pflanzennamen und damit der Funktion der Nomenklatur (und auch Taxonomie). ... Lieber ein alter Name, den jeder versteht, als ein ganz „moderner“ auf

18 In jüngster Zeit hat Bateman mit „microspecies“ eine ähnliche Begriffsbildung versucht, vgl. BATEMAN & RUDALL 2023.

dem letzten Stand der Forschung, den noch fast niemand kennt! ... Namen sind nicht Selbstzweck, sondern dienen der Kommunikation über die Taxa!“ (FISCHER 2013: 358)

8. Literatur

- ABBOTT, R. et al. (2013): Hybridization and speciation. – In: J. Evol. Biol. **26**: 229–246.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (2016): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. – In: Bot. J. Linnean Soc. **181**: 1-20.
- AUTORENKOLLEKTIV (1902): Cooperative Investigations on Plants I, II. – In: Biometrika **2**: 56-100 bzw. 145-164.
- Ax, P. (1988): Systematik in der Biologie. – Stuttgart.
- BATEMAN, R. M. (2001): Evolution and Classification of European Orchids: insights from molecular and morphological characters. – In: Jour. Eur. Orch. **33**: 33-119.
- BATEMAN, R. M., A. M. PRIDGEON & M. W. CHASE (1997): Phylogenetics of Subtribe Orchidinae/Oncidioidae/Oncidaceae based on molecular ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Oncidium* sensu stricto. – In: Lindleyana **12**: 113 - 141.
- BATEMAN, R. M. & P. J. RUDALL (2006): Evolutionary and Morphometric Implications of Morphological Variation Among Flowers Within an Inflorescence. – In: Annals of Botany **98**: 975–993.
- BATEMAN, R. M. & P. J. RUDALL (2023): Morphological Continua Make Poor Species; Genus-Wide Morphometric Survey of the European Bee Orchids (*Ophrys* L.). – In: Biology **12**. Unter: <https://doi.org/10.3390/biology12010136> (aufger. 16. 01. 2024)
- BORSCH, T. et al. (2003): Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. – In: J. Evol. Biol. **16**: 558-576.
- BREINER, R. (1999): Farbstoff und Farbe - ihre taxonomische Relevanz bei den Orchidaceae. – In: Jour. Eur. Orch., S. 423-440.
- BYERS, K. J. et al. (2017): Molecular mechanisms of adaption and speciation: why do we need an integrative approach? – In: Molecular Ecology **26**: 277-290.
- CLAUSEN, J. & D. D. KECK & W. M. HIERSEY (1940): Experimental Studies on the Nature of Species I: Effect of Varied Environments on Western North American Plants. – In: Carnegie Institutions of Washington Publications No 520. Washington.
- CLAUSEN, J., D. D. KECK & W. M. HIERSEY (1948): Experimental Studies on the Nature of Species III: Environmental Responses of Climatic Races of *Achillea*. – In: Carnegie Institutions of Washington Publications No **581**. Washington.
- COLE, T. C. H. & H. H. HILGER (2016): Angiosperm Phylogeny Poster – Flowering Plant Systematics. – PeerJ Preprints 4:e2320v1. Unter: <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2320v1> (aufger. 23. 02. 2024)
- COLEMAN, A. W. (2009): Is there a molecular key to the level of “biological species” in eukaryotes? – In: Molecular Phylogenetics and Evolution **50**: 197-203.

- DEVEY, D. S., R. M. BATEMAN, M. F. FAY & J. A. HAWKINGS (2008): Friends or Relatives? Phylogenetics and Species Delimitation in the Controversial Orchid Genus *Ophrys* (2008). – In: Annals of Botany **101**: 385-402.
- DOSSING, D., V. LIEBSCHER, H. WAGNER & S. WALCHER: Evolution, Bäume und Algorithmen (2007). – In: Der mathematische und naturwissenschaftliche Unterricht **60**: 68-75.
- ENGHOF, H. (2009): What is taxonomy? – An overview with myriapodological examples. – In: Soil Organisms **81**: 441-451.
- FISCHER, M. A. (2012): Was ist das natürliche System? Überlegungen zum Begriff des biologischen Systems im Zeitalter der Molekularphylogenetik. – In: Verh. Zool. Bot. Ges. Österreichs **148/49**: 323-362.
- FISCHER, M. A. (2013): Kladistisch-molekulare Pflanzensystematik – ein Schreckgespenst nicht nur für den Hobby-Botaniker. – In: Carinthia II **123**: 349-428.
- FROHNE, D. & U. JENSEN (1998): Systematik des Pflanzenreichs: Unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale und pflanzlicher Drogen. – 5. Aufl., Stuttgart.
- GEMEINHOLZER, B. (2018): Systematik der Pflanzen kompakt. – Berlin/Heidelberg.
- GÖLZ, P. & H. R. REINHARD (1997): Über die Gattung *Dactylorhiza* – Neue Erkenntnisse und neue Fragen. – In: Jour. Eur. Orch. **29**: 585-640.
- HAESELER, A. v. & D. LIEBERS (2015): Molekulare Evolution. – Frankfurt/M.
- HENNIG, W. E. H. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin.
- HENNIG, W. E. H. (1975): Cladistic analysis or cladistic classification? A reply to Ernst Mayr. – In: Systematic Zoology **24**: 244-256.
- HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. – Berlin (überarb. Fassung von HENNIG 1950)
- HENNIG, W. (1984): Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung. – Berlin.
- KUNZ, W. (2002): Was ist eine Art? In der Praxis bewährt aber unscharf definiert. – In: Biologie in unserer Zeit **32**: 10-19.
- LANGANKE, M. (2003): Wege der Evolutionsgeschichtsschreibung. Wissenschaftstheoretische Untersuchungen zu den Methoden der Phylogenetischen Systematik und der konstruktionsmorphologischen Anagenetik. – Berlin (= Jb. f. Gesch. u. Theorie d. Biologie, Suppl.-Bd. 2/2003)
- LINNAEUS, C. (1737): Critica Botanica. – Leyden. (<https://downloads.digitale-sammlungen.de/BOOKS/download.pl?id=bsb11437458>, aufger. 04.02.2024)
- LINNAEUS, C. (1751): Philosophia Botanica. – Stockholm. (<https://downloads.digitale-sammlungen.de/BOOKS/download.pl?id=bsb10302320>, aufger. 04.02.2024)
- Loos, G. H. (1997): Definitionsvorschläge für den Artbegriff und infraspezifische Einheiten aus der Sicht eines regionalen Florenprojektes. Ein Grundsatz- und Diskussionsbeitrag. – In: Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **31**: 247-266

- LUDWIG, F. (1901): Variationsstatistische Probleme und Materialien. – In: Biometrika **1**: 11-29.
- MÜLLER, T. et al. (2007): Distinguishing species. – In: RNA **13**: 1469-1472.
- NAGEL, P. (2006): PhyloCode und DNA Barcoding – Taxonomische Regeln und Techniken im Wandel? – In: Beiträge zur Entomologie **56**: 387-403.
- PAUN, O. et al. (2010): Stable Epigenetic Effects Impact Adaption in Allopolyploid Orchids (*Dactylorhiza*: Orchidaceae). – In: Molecular Biology and Evolution **27**: 2465-2473.
- RAII, Ioannis (= Ray, John) (1693): Historia Plantanum Generalis. – Tome 1. London. (unter: <https://bibdigital.rjb.csic.es/records/item/12672-redirection>, aufger. 04. 02. 2024)
- RAJI, Ioannis (= Ray, John) (1703): Methodus Plantarum Emendata et Aucta. – London. (unter: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/186871#page/1/mode/1up>, aufger.: 04. 02. 2024)
- RAST, D. (1969): Chemotaxonomie der Pflanzen: gestern, heute, morgen. – In: Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Ges. in Zürich **114**: 97-111.
- RUDALL, P. J. & R. M. BATEMAN (2003): Evolutionary change in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata. – In: TRENDS in Plant Science **8**: 76-82.
- STRASBURGER, E. et al. (2014): Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. – 37. Aufl., Berlin/Heidelberg.
- STÜTZEL, T. (1998): Morphologie und Systematik der Pflanzen. – Skript Bochum. (unter: <https://www.ruhr-uni-bochum.de/biodivpfl./pdfs/skript.pdf>, aufger. 16. 01. 2024)
- STEVENS, P. F. (2017): Angiosperm Phylogeny Website. – Version 14, July 2017. (unter: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>, aufger. 16. 01. 2024)
- SUNDERMANN, H. (1975): Zum Problem der Definition taxonomischer Kategorien (Spezies, Subspezies, Praespezies, Varietät): Dargestellt am Beispiel des Sippenkomplexes *Ophrys Fuciflora* (Crantz) Moench – *Ophrys Scopulax* cav. – In: Taxon **24**: 615- 27.
- TICHY, H. & C. DEL PRETE (2001): Chromosome Numbers in European Orchids: interpreting Data. – In: Jour. Eur. Orch. **33**: 217-234.
- WÄGELE, J.-W. (2001): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. – 2. Aufl., München.
- WAGENITZ, G. (2008): Wörterbuch der Botanik. – 2. Aufl., Göttingen.
- WIESEMÜLLER, B., H. ROTHE & W. HENKE (2002): Phylogenetische Systematik. Eine Einführung. – Berlin.

Anschrift des Verfassers

Dr. Rudolf Kötter, Schwalbenweg 15, 91056 Erlangen; rudolf.koetter@fau.de