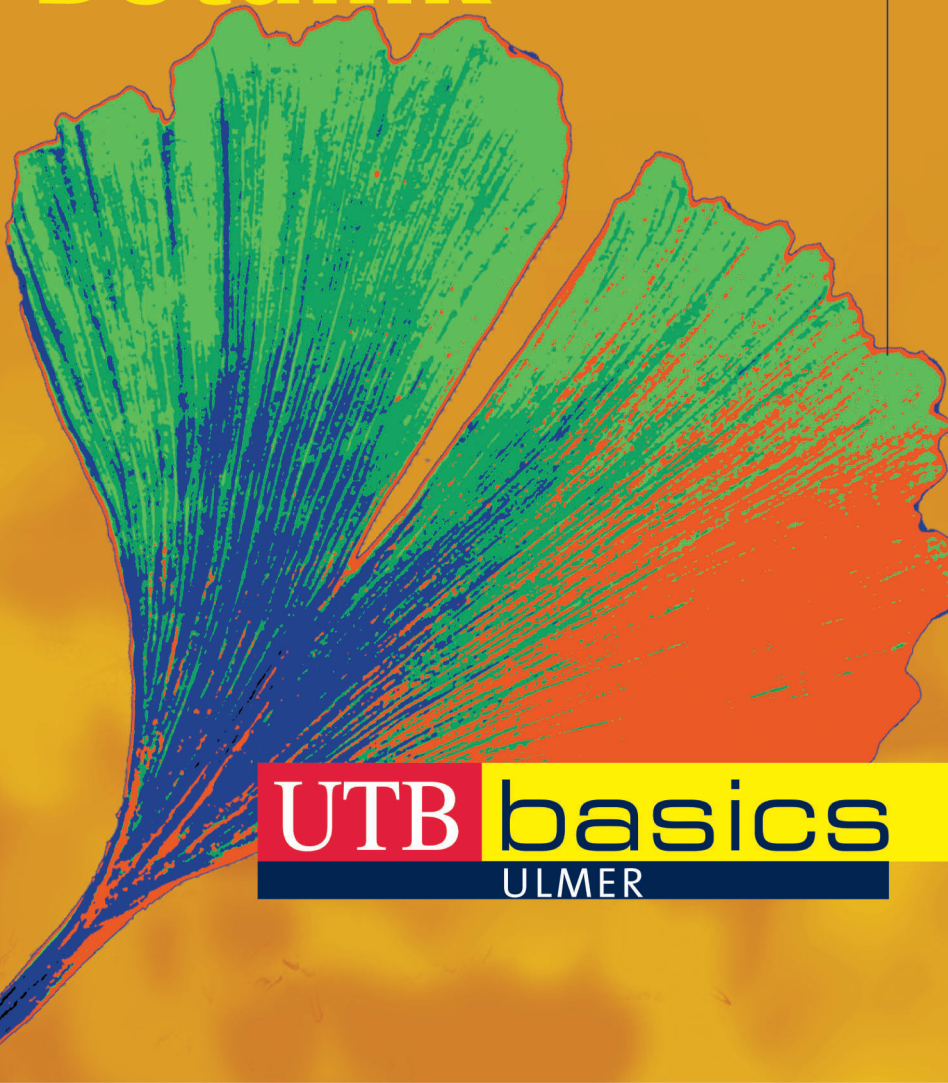


DIETER HESS

Systematische Botanik



UTB basics
ULMER



Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Beltz Verlag Weinheim · Basel
Böhlau Verlag Köln · Weimar · Wien
Wilhelm Fink Verlag München
A. Francke Verlag Tübingen und Basel
Haupt Verlag Bern · Stuttgart · Wien
Lucius & Lucius Verlagsgesellschaft Stuttgart
Mohr Siebeck Tübingen
C. F. Müller Verlag Heidelberg
Ernst Reinhardt Verlag München und Basel
Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich
Eugen Ulmer Verlag Stuttgart
UVK Verlagsgesellschaft Konstanz
Vandenhoeck & Ruprecht Göttingen
Verlag Barbara Budrich Opladen · Bloomfield Hills
Verlag Recht und Wirtschaft Frankfurt am Main
VS Verlag für Sozialwissenschaften Wiesbaden
WUV Facultas Wien

DIETER HESS

Systematische Botanik

166 Abbildungen
4 Tabellen

UTB basics

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

Inhaltsverzeichnis

	Vorwort	6
1	Grundlagen und Grundfragen von Systematik und Phylogenie	8
1.1	Definition der Systematik	8
1.2	Carl von Linné, der erste Systematiker	9
1.3	Künstliche und natürliche Systeme	12
1.4	Systematische Kategorien und Nomenklatur	15
1.5	Übersicht über das System der Pflanzen	16
2	Sexuelle Fortpflanzung und Generationswechsel	25
2.1	Sexuelle Fortpflanzung und Rekombination	25
2.2	Formen der Syngamie	26
2.3	Generationswechsel	27
3	Übersicht über das System der Pilze und Pflanzen	30
3.1	Oomycetes	30
3.2	Ascomycetes	32
3.3	Basidiomycetes	34
3.4	Phaeophyceae	36
3.5	Ulvophyceae	40
3.6	Chlorophyceae	42
3.7	Bryophyta	44
3.8	Pteridophyta	47
3.9	Spermatophyta	54
3.10	Evolutionstrend zu Diplonten	67
3.11	Hypothesen zur Evolution der Pflanzen	69

4	Kriterien und Methoden in der Systematik	73
4.1	Vergleichende Phytochemie	73
4.2	Strukturelle Systematik: Blüten	83
4.3	Strukturelle Systematik: Früchte	97
5	Systematik der Angiospermen	104
5.1	Phylogenetisch-systematischer Überblick	104
5.2	Magnoliopsida	108
5.2.1	Nymphaeaceae (Seerosengewächse)	109
5.2.2	Magnoliaceae (Magnoliengewächse)	111
5.3	Liliopsida (Monokotyledonen)	113
5.3.1	Liliaceae s.l. (Liliengewächse im weiteren Sinn)	114
5.3.2	Iridaceae (Schwertliliengewächse)	119
5.3.3	Amoryllidaceae (Narzissengewächse)	122
5.3.4	Orchidaceae (Orchideengewächse)	124
5.3.5	Poaceae (Gramineae, Süßgräser)	129
5.4	Rosopsida (»Eudikotyle«)	135
5.4.1	Ranunculaceae (Hahnenfußgewächse)	136
5.4.2	Papaveraceae (Mohngewächse)	140
5.4.3	Caryophyllaceae (Nelkengewächse)	143
5.4.4	Euphorbiaceae (Wolfsmilchgewächse)	147
5.4.5	Fabaceae (Papilionaceae, Schmetterlingsblütler)	151
5.4.6	Rosaceae (Rosengewächse)	156
5.4.7	Fagaceae (Buchengewächse)	160
5.4.8	Brassicaceae (Cruciferae, Kreuzblütler)	164
5.4.9	Malvaceae (Malvengewächse)	167
5.4.10	Primulaceae (Primelgewächse)	171
5.4.11	Ericaceae (Heidekrautgewächse)	174
5.4.12	Gentianaceae (Enziangewächse)	177
5.4.13	Lamiaceae (Labiatae, Lippenblütler)	180
5.4.14	Scrophulariaceae (Rachenblütler)	184
5.4.15	Solanaceae (Nachtschattengewächse)	189
5.4.16	Boraginaceae (Raublattgewächse)	196
5.4.17	Apiaceae (Umbelliferae, Doldengewächse)	200
5.4.18	Campanulaceae (Glockenblumengewächse)	203
5.4.19	Asteraceae (Compositae, Asterngewächse)	206
	Literatur (mit Bildquellen) / Zitatquellen	214
	Glossar	219
	Sachregister	227

Vorwort

Kenntnisse in Systematischer Botanik waren für die Menschheit seit den ersten Sammlern unabdingbar, wenn auch nicht unter der anspruchsvollen heutigen Bezeichnung. Dennoch dürfte nicht jeder Botaniker, ob

Studierender oder Lehrender, der gleichen Auffassung sein wie CRONQUIST (1968). Bedauerlicherweise wird die Systematische Botanik gelegentlich als leicht »verstaubt« und nicht mehr zeitgemäß angesehen. Das ist oft bei denjenigen der Fall, die sich mit ihr

höchstens ansatzweise befasst haben. Doch wer sich mit ihr etwas vertraut gemacht hat, erkennt, dass es sich um eine überaus lebendige Disziplin handelt, die von der Thematik und der dabei jeweils eingesetzten Methodik her eine enorme Spannweite aufweist, von der DNA-Analytik über die Pflanze in ihrem Lebensraum bis zu mikroskopischen Details.

Ausstrahlungen der Systematischen Botanik reichen beispielsweise in die Pharmakologie und damit Medizin, ebenso wie in die Kunst- und Kulturgeschichte, die Mythologie eingeschlossen. Man kann von der Systematischen Botanik zu diesen Gebieten, aber von ihnen auch zur Systematischen Botanik gelangen.

Dieses Buch versucht, dem Anfänger die Systematische Botanik in ihrer ganzen, eben nur angedeuteten Breite näher zu bringen, ohne ihn dabei durch Vollständigkeit vor allem in der Terminologie zu überfordern. Eine Schwierigkeit bringen die Neugliederungen mit sich, die derzeit nicht nur, aber auch auf der Grundlage molekularer Daten vorgenommen werden. Die Zerschlagung der bisherigen Scrophulariaceae z.B. ließe sich auch dem Anfänger noch ohne allzu große Gedächtnisarbeit vermitteln; die Verteilung der Liliaceae auf rund 30 Familien dagegen ist dem Neuling kaum zumutbar. Hinzu kommt, dass die Studierenden mit den Pflanzenarten auch über eigene Bestimmungsarbeit vertraut werden sollten. Keines der gängigen Bestimmungsbücher berücksichtigt aber bisher Veränderungen in der Systematik, wie sie eben beispielhaft genannt wurden. In solchen Fällen blieb es in diesem Buch zwar bei der bisherigen Einteilung mit dem Zusatz »s.l.«, etwa bei den Scrophulariaceae s.l. oder den Liliaceae s.l., doch wurden die Neuerungen bei der

Die Systematik ist nicht nur die Basis der Biologie, sondern auch ihre Krönung.

CRONQUIST 1968

Besprechung der Familien im Abschnitt »Klassifikation« behandelt. Entsprechendes gilt auch für übergeordnete Taxa, z.B. für die Einordnung der bisherigen Abteilung Spermatophyta als Unterabteilung Spermatophytina in die Abteilung Streptophyta (KADEREIT 2002).

Auch die »niederen« Pflanzen werden in diesem Buch wenigstens einführend behandelt, doch liegt der Schwerpunkt bei den Angiospermen und hier vor allem bei einheimischen Familien. Damit wird der Situation des Anfängers entsprochen. In den Familien werden wichtigere Gattungen oder Arten nicht nur aufgezählt, sondern eigene Abschnitte orientieren auch über ihre Bestäubung, Ausbreitung, Inhaltsstoffe und Nutzung. Das kann im Abschnitt »Nutzung« allerdings nur stichwortartig erfolgen. Die betreffenden Daten sollen weniger puren Lernstoff vermitteln als vielmehr in die Fülle unserer Pflanzenwelt einführen.

Boxen bringen Vertiefungen, leiten in einigen Fällen aber auch zu benachbarten Fachgebieten wie der Pharmakologie oder Landwirtschaft oder zu weiter entfernten Disziplinen wie der Kulturgeschichte über. Sie geben so Anregungen, sich mit Systematischer Botanik auch unter ganz anderen Gesichtspunkten zu befassen. Eine Ausweitung gerade solcher Aspekte war in diesem einführenden Text leider nicht möglich.

Dem Verlag Eugen Ulmer, vor allem Frau Dr. Nadja Kneissler in der Programmleitung, Frau Antje Springorum im Lektorat sowie Herrn Otmar Schwerdt in der Herstellung danke ich für die wie gewohnt gute Zusammenarbeit. Das Gleiche gilt für Frau Sabine Seifert bei der Ausführung der Abbildungen.

Ein besonderes Anliegen des Autors wäre es, auch den einen oder anderen, angehenden oder etablierten »molekularen« Botaniker zu der Einsicht kommen zu lassen, dass es außer *Arabidopsis* noch weitere Pflanzenarten gibt, mit denen zu befassen sich lohnt oder denen draußen in der Natur zu begegnen ganz einfach »nur« Freude macht!

Stuttgart-Hohenheim, im Juli 2005

Dieter Heß

1 | Grundlagen und Grundfragen von Systematik und Phylogenie

Inhalt

Klärung der Grundbegriffe, Überblicke über System und Phylogenie der Pflanzen, Endosymbionten-Hypothese

Zunächst werden Grundbegriffe wie Systematik oder Taxonomie geklärt. Vom Wirken Linnés ausgehend werden die binäre Nomenklatur sowie künstliche und natürliche Systeme eingeführt.

Bei natürlichen Systemen wird die phylogenetische Systematik (Kladistik) genauer besprochen.

Nach den verschiedenen Artbegriffen werden die Rangstufen des Systems und ihre Nomenklatur behandelt. Überblicke über das neuere System und über eine mögliche Phylogenie folgen. Dabei werden auch schon zentrale Fragestellungen der Phylogenie wie die Endosymbionten-Hypothese diskutiert.

1.1 | Definition der Systematik

Ein Teilgebiet der Systematik ist die **Taxonomie**. Sie befasst sich mit der Klassifikation der Organismen und gliedert sie in Ordnungsgruppen, die man unabhängig von ihrer Rangstufe im System immer **Taxa** (Sing.

Taxon) nennt (→ Seite 17, Tab. 1.2). In die Definition ist der phylogenetische Aspekt eingegangen. Das entspricht der Auffassung der meisten heutigen Systematiker. Doch werden Systematik und Taxonomie auch gleichgesetzt und die Phylogenie damit ausgeschlossen.

Hier muss im gegebenen Zusammenhang noch eine Abgrenzung vorgenommen werden. Wir werden zwar Merkmalsbildungen und Verwandtschaftsverhältnisse auf allen

Ebenen behandeln, aber nicht auf ihre Ursachen eingehen. Man kann zum Beispiel Gleichheiten und Verschiedenheiten in DNA-Sequenzen als systematisches Kriterium erwähnen, ohne deswegen ihre Entstehung zu diskutieren. Das ist Aufgabe der Evolutionsforschung.

Definition

Bei der Systematik handelt es sich um ein Fachgebiet der Biologie, in dem die Mannigfaltigkeit der Lebewesen (Biodiversität) erfasst und geordnet wird. Die dabei erhaltenen Taxa werden in ein hierarchisches System eingegliedert, das den Verwandtschaftsverhältnissen und damit der Phylogenie entspricht.

Carl von Linné (1707–1778), der erste Systematiker

1.2

Schon in jungen Jahren machte Linné, den man später den ersten Systematiker genannt hat, durch seine »Lappländische Reise« auf sich aufmerksam. Ein derartiges Unternehmen war damals mit großen Schwierigkeiten und Strapazen verbunden. Seitdem war das Moosglöckchen (*Linnaea borealis*, Abb. 1.1) seine Lieblingspflanze, ohne die er sich nie darstellen ließ (Abb. 1.2).

Wie andere war auch Linné mit Erfolg Botaniker und Mediziner zugleich. Während eines dreijährigen Aufenthaltes in den Niederlanden hatte er in Medizin promoviert. Noch von dort aus erschien auch sein erstes Hauptwerk *Systema naturae* (1735, Das System der Natur; mit seiner Klassifikation der Mineralien, Pflanzen und Tiere). Erst später, nach seiner 1738 erfolgten Rückkehr nach Schweden wurde sein zweites Hauptwerk publiziert: *Spezies plantarum* (1753, Die Arten der Pflanzen. Erfassung aller seinerzeit bekannten Pflanzen).

Stellen wir seine wichtigsten Leistungen zusammen:

- ▶ Linné schaffte Ordnung in einem Wust von Varietäten, deren Grenzen zu Arten unscharf waren. Er definierte den Begriff Varietät und ordnete die Varietäten den Arten strikt unter, ohne allerdings eine generell brauchbare Definition der Art zu geben. Er verwendete die später so genannte *morphologische Art* (→ Seite 16).
- ▶ Auch wenn Linné keine scharfe Definition der Art aufgestellt hatte, gab er doch *Art- und Gattungsdiagnosen*: Arten und Gattungen wurden an Hand bestimmter Merkmale eindeutig beschrieben.
- ▶ Linné führte die **binäre Nomenklatur** aus Gattungs- und Artnamen ein. Bisher hatte man die Arten durch lange lateinische Phrasen umschrieben, die leicht vergessen oder falsch weiter gegeben werden konnten. Linné



Abb. 1.1

Linnaea borealis (Moosglöckchen), die Lieblingsblume Linnés (Hess 2001).



Abb. 1.2

Carl von Linné, der sich stets mit seiner Lieblingsblume *Linnaea borealis* abbilden ließ. Hier trägt er sie im Knopfloch (ILLIES 1969).

setzte hinter den Gattungsnamen ein knappes, wissenschaftliches Kennwort, zum Beispiel hinter den **Gattungsnamen** *Lactuca* den **Artnamen** *sativa*. Damit war der Grüne Salat als *Lactuca sativa* festgelegt. Ansätze in dieser Richtung hatte es schon zuvor gegeben, doch sie waren viel zu umständlich oder wurden nicht weiter verfolgt. Linné gebührt der Ruhm, unsere nach wie vor benützte Nomenklatur geschaffen zu haben.

Hinter den Artnamen setzt man in abgekürzter Form den Namen desjenigen, der die Art erstmals beschrieben hat. Oft wird man »L.« für Linnaeus finden, also *Lactuca sativa* L. Im täglichen Gebrauch lässt man das Kürzel oft weg.

Linné war mit Recht selbstbewusst, aber auch selbstironisch. Bei der Namensgebung hatte er offensichtlich seine Freude und teilte mit der Benennung humorvoll Lob und Tadel aus. Das zeigen auch seine Namensklärungen. Sie dürften allerdings nicht jeden Kollegen erfreut haben:

Hernandia ist ein amerikanischer Baum mit schönerem Laub als irgend ein anderer, aber mit wenig sehenswerten Blüten. Nach einem Botaniker benannt, der außerordentlich viel Glück hatte und hoch bezahlt wurde, weil er in amerikanischer Naturgeschichte forschte: Hätten nur die Früchte seiner Arbeit seinen Ausgaben entsprochen!

Linnaea (Abb. 1.1) erhielt ihre Namensbestimmung durch den berühmten Gronovius und ist eine Pflanze in Lappland, niedrig an Wuchs, unbedeutend, unansehnlich, nur kurze Zeit blühend. Die Pflanze ist nach Linnaeus benannt, der ihr gleicht.

- Linné brachte mit seinem *Systema naturae* (1735) und den *Species plantarum* (1753) Ordnung in die Fülle der Pflanzenwelt. Im Verbund mit den eben erwähnten weiteren Neuerungen schuf er ein **Sexualsystem**: Vor allem nach Zahl, Gruppierung und Verwachsung der Staubblätter rich-

Abb. 1.3



Ausschnitt aus der Gliederung von Linnés Sexualsystem (1. Auflage 1935) in 24 Klassen, bebildert von seinem Freund Georg Ehret. Der vor allem in England tätige deutschstämmige Ehret war einer der besten Pflanzen-Illustratoren seiner Zeit. **N** 13. Kl. Polyandria: mehr als 20 am Boden inserierte Staubblätter; **O** 14. Kl. Didynamia: zwei der vier Staubblätter kürzer als die übrigen; **P** 15. Kl. Tetradynamia: zwei der sechs Staubblätter kürzer als die übrigen; **Q** 16. Kl. Monodelphia: Filamente zu einem Säulchen verwachsen (nach Linné aus BLUNT 2001).

tete Linné 24 Klassen ein. Auch die Fruchtknoten wurden einbezogen, allerdings nur in zweiter Linie. Die ersten 23 Klassen hatten klar erkennbare Fortpflanzungsorgane und bildeten deshalb die Phanerogamia (gr. phaneros = sichtbar; gr. gamein = heiraten), also die Blütenpflanzen (Abb. 1.3). Bei der 24. Klasse waren die Sexualorgane schwer oder nicht fassbar, deshalb nannte er sie Cryptogamia (gr. kryptos = verborgen). Linnés System war künstlich, aber es war praktikabel und hatte deshalb Erfolg. Es wurde begeistert aufgenommen und noch bis in das 20. Jahrhundert hinein benutzt, obwohl Linné selbst der Auffassung war, es sei unvollständig, und über Verbesserungen nachgrübelte.

- Linné und die *Sexualität der Pflanzen*. Für Linné stand es fest, dass es eine Sexualität der Pflanzen gibt. Schon dieser Auffassung wegen wurde er europaweit angefeindet. Schlimmer noch war es, wenn acht, neun, zehn, zwölf oder gar mehr Männer in demselben Bett mit einer Frau gefunden werden, wie das bei wechselnden Zahlen von Staubblättern und einem Fruchtknoten in der Blüte unbestreitbar der Fall ist! Sogar GOETHE, bei dessen Liebesleben man eigentlich mehr Toleranz hätte erwarten sollen, war der Auffassung, die Behandlung des Sexualsystems Linnés im Schulunterricht könne bei keuschen jungen Menschen zu Peinlichkeiten führen.

- Linné und die *Metamorphose des Blattes*: Mit dem nebenstehenden Zitat wird Goethes Metamorphose des Blattes vorweg genommen.

- Linné und die *Konstanz der Arten*: Linnés Zitat zeigt, wovon der jüngere Linné überzeugt war. Doch er änderte seine Meinung: 1764 schrieb er an einen Freund: *Man darf voraussetzen, dass Gott eins gemacht hat, bevor er zwei machte, zwei, bevor er vier machte. Dass er zuerst simplicia (Einfaches) machte und dann composita (Komplizierteres), dass er erst eine species (Art) aus jedem genus (Gattung) machte, dass er hinterher differente genera mischte, damit daraus neue species entstünden...* Von einer Konstanz der Arten ist hier keine Rede mehr. Was Linné schildert, ist Evolution, eine Evolution allerdings, die von Gott gelenkt wird. Doch nun auch noch Gott als Herrn über die Evolution durch einen Mechanismus zu ersetzen, hätte man von einem Menschen seiner Zeit nicht erwarten können. Linné war jedenfalls nicht der unbelehrbare Starrkopf, als der er manchmal hingestellt wird, sondern er bewies bei aller Leistung und neben der Fürsorge für seine Familie, Studenten und Schüler auch eine Weitsicht, die ihn als Mensch und Wissenschaftler zu einem unserer Größten machen.

***Principium florum et foliorum idem est.* LINNÉ.**

»Blüten und Blättern liegt das gleiche Prinzip zugrunde.«

***Species sunt tot quot creavit ab initio infinitum ens.* LINNÉ.**

»So viele Arten gibt es, wie sie Gott am Anfang geschaffen hat.«

1.3 | Künstliche und natürliche Systeme

Beide unterscheiden sich in der Zielsetzung und in der Anzahl und Bewertung der Merkmale, die der jeweiligen Zielsetzung entsprechend verwendet werden.

1.3.1 | Künstliche Systeme

Künstliche Systeme verwenden nur **eines oder wenige Merkmale als Ordnungsprinzip**. JOSEPH PILLON DE TOURNEFORT zum Beispiel hatte 1694 ein künstliches System aufgestellt, in dem mehrere Merkmale verwendet wurden. Es leitet von der Zahl der Merkmale her gesehen zu den natürlichen Systemen über. Doch er musste schon deshalb scheitern, weil die erste Gliederung nach Kräutern und Halbsträuchern einerseits und Bäumen und Sträuchern andererseits erfolgte. Denn in ein- und derselben Familie, zum Beispiel den Fabaceae (→ [Seite 151](#)) können sich sowohl Kräuter wie Hölzer finden. Linné dagegen reüssierte mit seinem ebenfalls künstlichen System, bis leistungsfähige natürliche Systeme geschaffen waren.

1.3.2 | Natürliche Systeme

Zielsetzung ist es heute, **ein auf Verwandtschaftsverhältnissen basierendes und insofern natürliches System zu schaffen**. Die Chance dazu steigt mit der Zahl der berücksichtigten Merkmale, die allerdings auch bewertet werden müssen.

Das erste natürliche System der Pflanzen – damals noch ohne phylogenetische Ambitionen – stammt aus dem Jahr 1789 von ANTOINE LAURENT DE JUSSIEU. Die Grundeinteilung erfolgte in Acotyledones (Keimblattlose: Algen, Pilze, Moose und Farne), Dicotyledones (Zweikeimblättrige) und Monocotyledones (Einkeimblättrige). Dann wurde zunächst nach der Stellung der Staubblätter und der Krone gegliedert. Was die Zahl der Merkmale angeht, scheinen die Unterschiede zu TOURNEFORT nicht gravierend zu sein. Aber DE JUSSIEU war in der Wahl der Merkmale glücklicher. Zwei- und Einkeimblättrige spielen bis heute ihre Rolle in der Systematik der Pflanzen. Von solchen Anfängen an wurde und wird das System weiter vervollkommen. Unter den heute dabei praktizierten Verfahrensweisen nimmt die phylogenetische Systematik in Form der Kladistik mit Abstand den ersten Platz ein. Nur sie kann in dieser kurzen Einführung berücksichtigt werden.

Phylogenetische Systematik (Kladistik). Die Arbeitsrichtung geht auf W. HENNIG (1950) zurück. Um eine phylogenetische Systematik handelt es

sich deshalb, weil ihre Zielsetzung eine Systematik auf der Basis von phylogenetisch bedingten Verwandtschaftsverhältnissen ist. Den Namen Kladistik hat sie daher, dass sie zur Aufstellung von Stammbäumen aus phylogenetischen Entwicklungszweigen (gr. *klados* = Zweig, **Kladus**) führt, zu deshalb so genannten **Kladogrammen**. Die Grundeinheit bei der Konstruktion der Kladen und damit auch der Kladogramme ist, wenn irgend möglich, die **monophyletische Gruppe**, die gleich definiert werden wird.

Die berücksichtigten Merkmale werden zur Aufdeckung von Verwandtschaftsverhältnissen nach strengen Regeln bewertet. Zunächst bildet man Gruppen mit gemeinsamen Merkmalen. Solche Ähnlichkeiten in der Merkmalsbildung können aber auf ganz verschiedene Ursachen zurückgehen (Abb. 1.4).

Einmal muss es sich um **homologe Merkmale** handeln. Dann spielt der phylogenetische Status solcher homologer Merkmale (»**abgeleitet**« oder »**ursprünglich**«) die entscheidende Rolle. Dabei sind die Begriffe »ursprünglich« und »abgeleitet« relativ. Denn ein bestimmtes Merkmal kann auf einem gegebenen Evolutionsniveau »abgeleitet« sein und auf dem nachfolgenden Evolutionsniveau als »ursprünglich« bewertet werden. Man muss also die Kategorien berücksichtigen, in denen gewertet wird. Mehrere »ursprüngliche« und »abgeleitete« Merkmale der Spermatophyten finden sich in Tab. 3.1 (→ Seite 62).

Doch weiter in der Terminologie der Kladistik:

Homologe abgeleitete Merkmale nennt man **apomorph** und ihr Auftreten **Apomorphie**. Findet sich das gleiche apomorphe Merkmal in von einer gemeinsamen Stammart abgeleiteten Gruppen, spricht man von **Synapomorphie**.

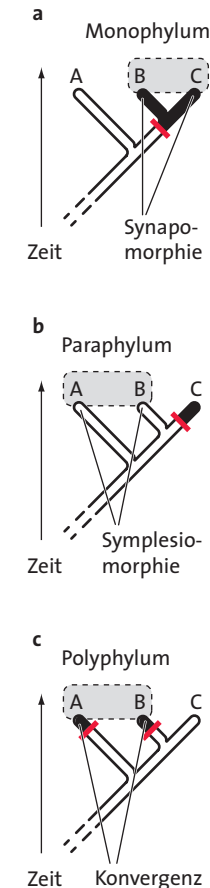


Abb. 1.4

Kladogramme mit Ähnlichkeiten auf Basis unterschiedlicher phylogenetischer Abläufe. In allen drei Kladogrammen: schwarz: abgeleiteter Merkmalszustand; weiß: ursprünglicher Merkmalszustand; rote Balken: Evolutionsschritte.

a) Monophylum (monophyletische Gruppe): Die Taxa B und C stimmen über Synapomorphie in einem abgeleiteten Merkmal (schwarz) auf Basis eines Evolutionsschrittes überein, B und C gehen auf die gleiche unmittelbare Stammart an der Verzweigungsstelle zurück;

b) Paraphylum (paraphyletische Gruppe): Die Taxa A und B stimmen über Symplesiomorphie in einem ursprünglichen Merkmal (weiß) überein. Das Taxon C mit einem abgeleiteten Merkmal (schwarz) entstand ebenfalls über ein Evolutionereignis, gehört aber nicht zum Paraphylum.

c) Polyphylum (polyphyletische Gruppe): Die Taxa A und B stimmen über Konvergenz in einem abgeleiteten Merkmal (schwarz) überein, und zwar auf Basis von zwei unabhängigen Evolutionsschritten (stark verändert nach WIESENMÜLLER et al. 2003).

Homologe ursprüngliche Merkmale nennt man **plesiomorph** und ihr Auftreten **Plesiomorphie**. Tritt in mehreren Teilgruppen das gleiche plesiomorphe Merkmal auf, spricht man von **Symplesiomorphie**.

Definition

Monophyletische Gruppe (Monophylum): taxonomische Gruppe, die alle Nachkommen einer gegebenen Stammart umfasst.

Zentral wichtig bei der Aufstellung eines Kladogramms sind die apomorphen Merkmale. Denn über Synapomorphie entsteht die **monophyletische Gruppe (Monophylum)**. Sie wird als taxonomische Gruppe definiert, die **alle** Nachkommen einer Stammart einschließt

(Abb. 1.4). Damit handelt es sich um eine geschlossene Verwandtschaftsgruppe, den Baustein der Kladogramme.

Im Kladogramm legt man auch die relativen Zeiten fest, zu denen sich die jeweiligen Apomorphien mit nachfolgender dichotomer Verzweigung ausbildeten. Wenn man weiß, wie viele Schritte zu einer bestimmten Merkmalsänderung führen, und wenn die Mutationsrate bekannt ist, kann man gegebenenfalls auch die absoluten Zeiten abschätzen.

Die Apomorphien müssen in bestimmten Arten entstanden sein. Doch anders als in den gewohnten Stammbäumen bleiben sie in Kladogrammen hypothetisch. *Exakte* Angabe zur Stammart, in der sich die jeweilige Apomorphie bildete, werden nicht gemacht.

Doch Ähnlichkeiten können auch andere Ursache als die gewünschten Synapomorphien haben. Hier müssen paraphyletische Gruppen und Konvergenzerscheinungen berücksichtigt werden (Abb. 1.4). Eine **paraphyletische Gruppe (Paraphylum)** bildet sich über Symplesiomorphie. Zu ihr gehören einige, aber *nicht alle* der Gruppen, die auf einen unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren zurückgehen. Der ursprüngliche Zustand bleibt über einige Verzweigungen hinweg erhalten, erst später tritt eine Veränderung ein. Eine **polyphyletische Gruppe (Polyphylum)** geht auf Konvergenzen zurück. Das den Teilgruppen gemeinsame Merkmal entsteht also über *mehre getrennte Evolutionsschritte*.

In der »reinen« Kladistik wird nur mit monophyletischen Gruppen gearbeitet. Diese müssen also von para- und polyphyletischen Gruppen unterschieden werden. Dazu stehen Methoden wie der Schwestergruppenvergleich zur Verfügung, die hier nicht besprochen werden können.

Bei der Aufstellung von Kladogrammen auf Basis monophyletischer Gruppen können sich mehrere Möglichkeiten ergeben. Dann wählt man diejenige Variante, die mit der geringsten Zahl an Merkmalsänderungen, d. h. Evolutionsschritten auskommt. Man folgt also dem **Prinzip der sparsamsten Erklärung** (Parsimonieprinzip, maximum parsimony).

Systematische Kategorien und Nomenklatur

1.4

Definitionsgemäß sollen die Lebewesen in ein hierarchisches System eingeordnet werden. Damit stellt sich die Frage nach dem Aufbau dieses Systems und nach der Nomenklatur, also der Benennung seiner Rangstufen.

Der Artbegriff

1.4.1

Die Art ist die Grundeinheit des Systems. Sie ist schwer zufrieden stellend zu definieren. Das lässt sich schon daran erkennen, dass sich in der Literatur bis heute die verschiedensten Definitionen nebeneinander gehalten haben. Die drei wichtigsten dieser Artbegriffe seien genannt:

Rangstufen in der Taxonomie der Pflanzen und ihre Nomenklatur.

Tab. 1.1

Die Spermatophyta werden als Abteilung geführt (siehe Tab. 1.2).

Rangstufe		Abkürzung	Endung	Beispiel
deutsch	lateinisch			
Reich	regnum			Eukarya
Unterreich	subregnum		-bionta	Chlorobionta
Abteilung (Stamm)	divisio (phylum)		-phyta	Spermatophyta
Unterabteilung	subphylum		-phytina	Spermatophytina (Angiosperme)
			-mycotina (bei Pilzen)	
Klasse	classis		-opsida (oder -atae)	Rosopsidae
			-mycetes (bei Pilzen)	
			-phyceae (bei Algen)	
Unterklasse	subclassis		-idae	Asteridae
Überordnung	superordo		-anae	Asteranae
Ordnung	ordo		-ales	Asterales
Familie	familia	fam.	-aceae	Asteraceae
Unterfamilie	subfamilia	sfam.	-oideae	Cichorioideae
Tribus	tribus	trib.		Lactuceae
Gattung	genus	gen.		Lactuca
Untergattung	subgenus	sgen.		
Sektion	sectio	sect.		
Serie	series	ser.		
Aggregat (Sammelart)	aggregatum	agg.		
Art	species	spec., sp.		Lactuca sativa
Unterart	subspecies	sspec., ssp., subsp.		
Varietät	varietas	var.		Lactuca sativa var. capitata
Form	forma	f.		

- ▶ **Biologische Art:** Eine Art ist eine Gruppe sich untereinander kreuzender oder unter einander kreuzungsfähiger Populationen, die von anderen solchen Gruppen durch Fortpflanzungs-Schranken isoliert ist.
- ▶ **Evolutionäre Art:** Eine Art ist eine einzelne Linie von Vorfahren-Nachkommen-Populationen, die ihre Identität gegenüber anderen solchen Linien wahrt und ihre eigenen evolutionären Tendenzen und ihr eigenes historisches Schicksal hat.
- ▶ **Morphologische Art:** Eine Art ist eine Gruppe von Organismen, die in ihrer Morphologie wesentliche Übereinstimmungen zeigen.

Am häufigsten wird der biologische Artbegriff benutzt, demzufolge die Art eine Fortpflanzungs-Gemeinschaft ist, die durch Kreuzungsbarrieren von anderen Fortpflanzungsgemeinschaften getrennt wird. Auch bei dem auf den ersten Blick komplizierten evolutionären Artbegriff spielen letztlich Kreuzungsbarrieren eine ausschlaggebende Rolle. Durch diesen Bezug auf die Fortpflanzung ergeben sich für den Taxonomen Schwierigkeiten. Denn besonders im Freiland hat er im Zweifelsfall kaum die Möglichkeit, einen Kreuzungsversuch durchzuführen. Er bevorzugt deshalb pragmatisch wie schon Linné den wenig präzisen morphologischen (oder taxonomischen) Artbegriff.

1.4.2 | Rangstufen in der Taxonomie der Pflanzen und ihre Nomenklatur

Tab. 1.1 orientiert über die Rangstufen und ihre Benennung.

1.5 | Übersicht über das System der Pflanzen

Mit Kenntnis der Rangstufen und ihrer Nomenklatur wollen wir uns einen Überblick über das System der Pflanzen verschaffen. Dabei sollen die möglichen phylogenetischen Bezüge berücksichtigt werden

1.5.1 | System der Fungi und Plantae

Die Pilze (Fungi) stehen den Tieren auch nach molekularen Daten besonders nahe (s. Abb. 1.6). Sicherlich haben sie wie Pflanzenzellen eine feste Wand, doch sie besteht bei der Hauptgruppe der Pilze nicht aus Cellulose, sondern wie bei den Arthropoden aus Chitin. Wenn man sie in ein übergeordnetes System einbezieht, sollte dieses System eigentlich dasjenige der Tiere (Animalia) sein. Doch unsere Kollegen in der Zoologie zeigen wenig Neigung, die Pilze in »ihr« System einzuordnen. Traditionsgemäß werden sie deshalb meistens von den Botanikern als

Übersicht über das System der Fungi und Plantae.

Tab. 1.2

Taxon	Charakteristika	Organisationstypen
Subregnum Heterokontobionta	heterokonte Begeißelung	Pilze
Abt. Oomycota Kl. Oomycetes (→ Seite 30)	Cellulosepilze, „Algenpilze“ einzige Klasse	
Subregnum Mycobionta	Chitinpilze	
Abt. Eumycota Kl. Zygomycetes Kl. Ascomycetes (→ Seite 32) Kl. Basidiomycetes (→ Seite 34) Anhang: Lichenes	einzige Abteilung Jochpilze Schlauchpilze Ständerpilze Flechten: Symbiose	
Subregnum Glaucobionta	ursprüngliche Algen	Algen
Abt. Glaucophyta	einzige Abteilung	
Subregnum Rhodobionta	Rotalgen s.l.	
Abt. Rhodophyta	Rotalgen	
Abt. Heterokontophyta Kl. Phaeophyceae (→ Seite 36)	heterokonte Begeißelung Braunalgen	Archegoniaten
Subregnum Chlorobionta	Viridiplantae	
Abt. Chlorophyta Kl. Ulvophyceae (→ Seite 40) Kl. Chlorophyceae (→ Seite 42)	„Grünalgen“ 1. Teil	
Abt. Streptophyta	»Grünalgen« 2. Teil	
Abt. Bryophyta Kl. Marchantiopsida (→ Seite 44) Kl. Bryopsida (→ Seite 44) Kl. Anthocerotopsida (→ Seite 44)	Moose Lebermoose Laubmoose Hornmoose	Embryophyten
Abt. Pteridophyta Kl. Psilophytopsida (→ Seite 47) Kl. Psilotopsida (→ Seite 47) Kl. Lycopodiopsida (→ Seite 47) Kl. Equisetopsida (→ Seite 50) Kl. Pteridopsida (→ Seite 51)	Farnpflanzen Urfarne, † Gabelblattgewächse Bärlappe Schachtelhalme Farne	
Abt. Spermatophyta Kl. Cycadopsida (→ Seite 57) Kl. Ginkgopsida (→ Seite 57) Kl. Coniferopsida (→ Seite 58) Kl. Gnetopsida (→ Seite 58)	Samenpflanzen, Gymnospermae, Nacktsamer Palmfarne Ginkgogewächse Nadelhölzer Ephedra, Gnetum, Welwitschia	
U. Abt. Spermatophytina Kl. Magnoliopsida (→ Seite 108) Kl. Liliopsida (→ Seite 113) Kl. Rosopsida (→ Seite 135)	Angiospermae, Bedecktsamer, Blütenpflanzen 1. Gruppe Dikotyledonen zweikeimblättrig Monokotyledonen einkeimblättrig Eudikotyledonen 2. Gruppe Dikotyledonen zweikeimblättrig	

Übersicht über das System der Fungi und Plantae, weitgehend nach KADEREIT (2002), doch ohne die hier nicht behandelten Akaryonten (Bacteria und Archaea) und die beiden ersten Unterreiche der Eukaryonten, die den Organisationstyp »Schleimpilze« umfassen. Die Tabelle beginnt mit dem Subregnum Heterokontobionta, von dem die Oomycetes im Text behandelt werden. Die bei KADEREIT (2002) als Unterabteilungen der Streptophyta aufgefassten Bryophytina, Pteridophyta und Spermatophytina werden traditionell als eigene Abteilungen Bryophyta, Pteridophyta und Spermatophyta ausgewiesen. Alle im Text ausführlicher behandelten Abteilungen und Klassen sind aufgeführt, dazu Seitenangaben. Charakteristika finden sich als Stichworte. Auch Organisationstypen sind angegeben. Die »Viridiplantae« (Grüne Pflanzen) sind hellblau unterlegt.

Subregnum *Mycobionta* in Kombination mit den Pflanzen (Plantae) besprochen.

Neuerungen im System:

- ▶ Die »**Grünalgen**« als geschlossenes Taxon gibt es nicht mehr. Sie werden auf zwei verschiedene Abteilungen verteilt. Ein erster Teil findet sich unter den Chlorophyta, ein zweiter Teil bei den Streptophyta.
- ▶ Die **Streptophyta** s.l. bilden nicht nur aufgrund von DNA-Ähnlichkeiten eine Einheit, sondern sind unter anderem auch durch die Ausbildung eines *Phragmoplasten* bei der mitotischen Zellteilung miteinander verbunden. Es wurde vorgeschlagen, aus bisherigen Abteilungen Unterabteilungen zu machen, um alle Taxa mit entsprechenden Merkmalen den Streptophyta neuer Art zuordnen zu können. Diese Unterabteilungen wären die Streptophytina, Bryophytina, Pteridophytina und Spermatophytina. In diesem Text blieb es jedoch wie vielfach sonst bei den Abteilungen **Streptophyta** s.s., **Bryophyta**, **Pteridophyta** und **Spermatophyta**. Damit bilden die Spermatophyta nach wie vor eine eigene Abteilung.
- ▶ Die frühere Gliederung der Unterabteilung Spermatophytina = Angiospermen in Monokotyledonen und Dikotyledonen entfällt. Denn die **Dikotyledonen wurden in zwei Klassen gegliedert, die Magnoliopsida und die Rosopsida**. Sie haben zwar manches gemeinsam, nicht zuletzt die beiden Keimblätter, aber vieles andere nicht (→ Seite 108, 135). Die Monokotyledonen bilden als **Liliopsida** die dritte Klasse.
- ▶ Die Begriffe *Grünalgen* oder *Dikotyledonen* haben nach wie vor ihren Ordnungswert, der zudem als Bezeichnung leicht »eingeht«. Nur können sie nicht mehr als verbindliche Taxa gelten. Entsprechendes gilt für eine Reihe weiterer Termini wie *Archegoniaten*, *Embryophyten*, *Kormophyten*, *Tracheophyten* und möglicherweise (→ Seite 71) auch für *Gymnospermen*. Sie alle geben jeweils bestimmte Organisationsformen an. Man nennt sie deshalb **Organisationstypen**.

1.5.2 | Kardinalfragen der Phylogenie

Im Folgenden soll kurz dargestellt werden, welche Fragen sich aus der wissenschaftlichen Auseinandersetzung mit der Phylogenie ergeben haben und weiter ergeben.

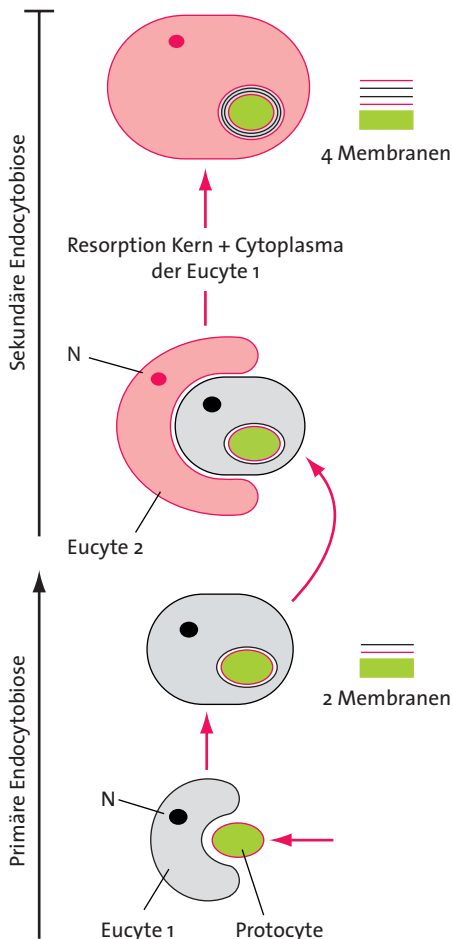
1.5.2.1 | Entscheidende Stadien der Evolution

Im Ablauf der Phylogenese finden sich mehrere entscheidend wichtige Stadien: die Bildung der Zellkerne (1), die Entstehung der wichtigsten Organellen, der Mitochondrien (2) und der Chloroplasten (3), der Übergang zum Landleben (4) und das Auftreten der Angiospermen (5). Wir gehen an dieser Stelle auf die Entwicklungsschritte 1 und 2 bis 3 (Abb.

1.5) ein. Die folgenden Schritte werden behandelt, wenn sie auf unserem Gang durch das System, das ja auch Rückschlüsse auf die Phylogenie erlaubt, fällig werden (4 auf Seite 48, 5 auf Seite 71).

- **Die Bildung des Zellkerns:** Auf welchem Weg das genetische Material in einem von einer Doppelmembran umgebenen Zellkern organisiert wurde, ist noch weitgehend unklar. Immerhin gibt es insofern wenigstens einen Bezug zu Membransystemen, als bei den Bakterien das übertrieben als »Chromosom« bezeichnete ringförmige Hauptgenom an der Membran aufgehängt ist. Doch damit ist jedoch noch nicht erklärt, wie ausgerechnet die Doppelmembran in der bekannten, als ER (Endoplas-

Abb. 1.5



Primäre und sekundäre Endocytiose (Endosymbionten-Hypothese). *Primäre Endocytiose:* Eine chloroplastenfreie Eucyte 1 (N Zellkern) nimmt eine Protocyte, und zwar ein Photosynthesebakterium, aller Wahrscheinlichkeit nach ein Cyanobakterium (»Blualge«), über Phagocytose auf. Die Protocyte bleibt erhalten und wird zum Endosymbionten. Es kommt zur »Gendrift« aus der Protocyte in den Zellkern. Die Protocyte wird zu einer Plastide mit Doppelmembran. Diese ursprüngliche Situation findet sich bei den Chlorobionta, Rhodobionta und Glaucobionta (s. Abb. 1.6). *Sekundäre Endocytiose:* Eine chloroplastenfreie Eucyte 2 (N Zellkern) nimmt eine Eucyte auf, die über primäre Endocytiose bereits einen Chloroplasten führt. Von dieser werden Zellkern und Cytoplasma über Zwischenstufen, die auch noch Reste des Zellkerns enthalten können, abgebaut. Erhalten bleibt eine Plastide mit Vierfachmembran. Diese Situation findet sich bei den Heterokontophyta.

matisches Reticulum) ins Cytoplasma hineinreichenden Organisationsform hätte zustande kommen können.

- ▶ **Die Entstehung von Mitochondrien und Chloroplasten:** die *Endosymbionten-Hypothese* (Abb. 1.5). Nach der **Endosymbionten-Hypothese** sollen sowohl Mitochondrien als auch Chloroplasten in Form von **Protocyten** (einzellige Akaryonten) von **Eucyten** (einzellige Eukaryonten) aufgenommen und (nach vorübergehender Existenz als Symbionten im Zellinneren, daher *Endosymbionten*) als Organellen integriert worden sein.
- ▶ **Rezente Endosymbiosen von Einzellern (*Endocytobiosen*):** Protocyten finden sich mehrfach als Endosymbionten (*Endocytobionten*) in Zellen von Eukaryonten. Das gilt vor allem für tierische, aber auch pflanzliche Eukaryonten, bei diesen zum Beispiel für das Cyanobakterium *Nostoc*. Es bildet Zellfäden aus und finden sich als Endosymbiont, der möglicherweise Luftstickstoff binden kann, in Zellen der Angiosperme *Gunnera*. Ein bekannteres Beispiel ist die *Wurzelknöllchen-Symbiose*, bei der Bakterien der Gattungen *Rhizobium* und *Bradyrhizobium* vorübergehend endosymbiontisch in Zellen von Leguminosen leben. Allerdings erfolgt hier die Aufnahme der Bakterien nicht über Phagocytose.
- ▶ **Aufnahme über Phagocytose:** Eine Aufnahme von Fremdmaterial in die Zelle über Invagination der Zellmembran nennt man *Endocytose*. Handelt es sich dabei um feste Partikel, liegt eine *Phagocytose* vor. Die phagozytierten Partikel können abgebaut werden (jedoch nicht bei der Endosymbiose). Falls die aufnehmende Eucyte heterotroph ist, kann sie von Endosymbionten profitieren, wenn diese als Energielieferanten erhalten bleiben. Im Fall zukünftiger Mitochondrien sind dies Protocyten mit der Fähigkeit zur biologischer Oxidation, und im Fall zukünftiger Chloroplasten Protocyten mit der Fähigkeit zur Photosynthese. Die aufgenommenen Protocyten werden von der Außenmembran der aufnehmenden Zelle umhüllt. Sie sind also von einer Doppelmembran umgeben, innen von der eigenen Membran und darüber von der Membran der aufnehmenden Eucyte (Abb. 1.5). Rezente **Endocytobiosen**, die so entstanden sein könnten, sind bei Tieren häufig, finden sich aber auch zum Beispiel bei Pilzen.

Soweit die **primäre Endocytobiose**. Bei Chloroplasten kennt man noch eine **sekundäre Endocytobiose**: Eine Eucyte, die bereits eine Photosynthese-Protocyte als Plastide inkorporiert hatte, wird selbst von einer Eucyte phagocytisiert und bis auf ihre Plastide degradiert. Der sekundäre Endosymbiont wird dann von vier Membranen umgeben (von außen nach innen): der Zellmembran der aufnehmenden Eucyte, seiner eigenen Zellmembran und der Doppelmembran seines primären Endosymbionten (Abb. 1.6).

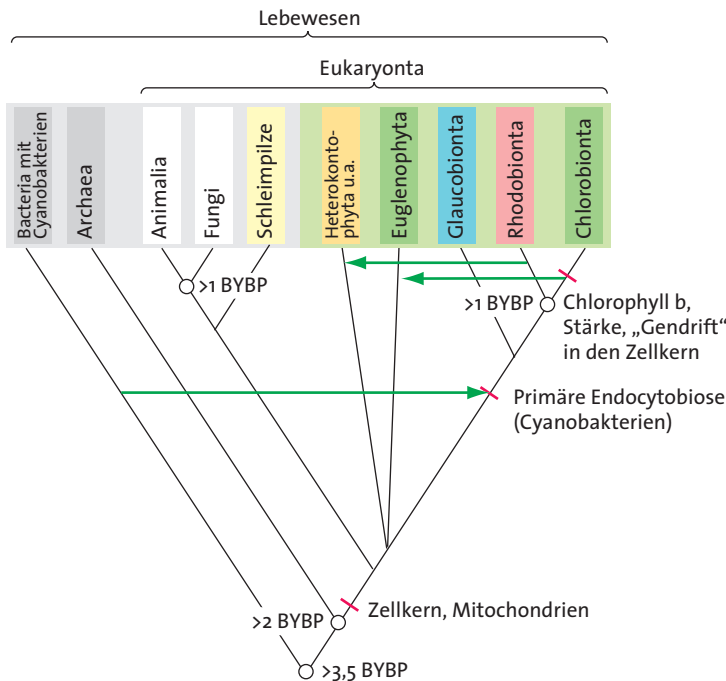
Grundzüge der Phylogenie

1.5.2.2

Die derzeit verfügbaren Daten gestatten es, eine vorläufige Phylogenie zu rekonstruieren (Abb. 1.6):

- Aus Vorformen hatten sich vom Hauptweg der Stammesgeschichte aus zunächst kernlose Formen (*Procaryonta*) entwickelt. Dabei handelt es sich um das **Reich der Bacteria** (mit den früheren »Blualgen«, den Cyanobakterien) und das **Reich der Archaea**. Sie ähneln in ihrer Gestalt den Bakterien, führen aber in ihren Zellwänden nicht die für Bakterien typische Mureinsäure. Viele Archaea sind an eine extreme Umwelt angepasst, wie zum Beispiel an einen hohen Salzgehalt oder an hohe Temperaturen.

Abb. 1.6



Kladogramm einer vorläufigen Phylogenie. Einige kleinere und teilweise in ihrer Einordnung fragliche Taxa wurden nicht berücksichtigt. Zum Organisationstyp der *Heterokontophyta* (mit den *Phaeophyceae*) mit seinen zwei verschiedenen Geißeln (→ Seite 36) werden oft auch die ebenfalls heterokonten *Oomycetes* (→ Seite 30) gestellt. Bei den Schleimpilzen handelt es sich um einen Organisationstyp, der die *Acrosiobionta* und die *Myxobionta* umfasst. Die *Animalia* und andere zoologische Bereiche blieben weiß ausgespart. Der Bereich der *Plantae* wurde hellgrün unterlegt. Rote Balken: Evolutionseignisse. Waagrecht grüner Pfeil von links nach rechts: primäre Endocytobiose; waagrecht grüne Pfeile von rechts nach links: sekundäre Endocytobiosen. BYBP = Billion Years Before Present. Sonstige Erklärung siehe Text (stark verändert nach JUDD et al. 2000).

Nach Abzweigung der *Prokarya* führt die Entwicklung zu kernhaltigen Formen, den *Eukarya* (*Eukaryonta*). Innerhalb der *Eukarya* entwickelten sich über kernhaltige Einzeller (Protista) kernhaltige vielzellige Organismen.

- ▶ Einzellige *Eukarya* (Eucyten) erwerben über Endocytobiose von Bakterien Mitochondrien. Die Art der aufgenommenen Bakterien ist umstritten. Danach führt eine Abzweigung zum **Reich der Animalia**, der Tiere. Von diesem Weg führen Seitenzweige zum Organisationstyp der Schleimpilze und zum **Reich der Fungi**, den Pilzen (Mycobionta).
- ▶ Auf dem weiteren Weg kommt es zunächst zum Abzweig der *Heterokontophyta* mit den Phaeophyceae (Braunalgen) sowie der *Euglenophyta*.
- ▶ Ein wichtiger Schritt ist dann die primäre Endocytobiose. Vermutlich aus endosymbiontischen Cyanobakterien entstehen Chloroplasten. Im

Box 1.1

Belege für die Endosymbionten-Hypothese

Die Existenz von rezenten Endocytobiosen und Phagocytosen bildet eine Grundlage für die Annahme, entsprechende Vorgänge könnten auch in der Stammesgeschichte stattgefunden haben. Entscheidend für die Bestätigung der Hypothese ist, ob diese Vorgänge auch zur Entstehung von Organellen geführt haben. Dafür gibt es Belege, die mit geringfügigen Unterschieden für Mitochondrien ebenso wie für Chloroplasten gelten. Die meisten von ihnen sollen wenigstens erwähnt werden:

- ▶ Die bei einer primären Endocytobiose zu fordernde **Doppelmembran** ist vorhanden.
- ▶ Die bei einer sekundären Endocytobiose zu fordernde **vierfache Membran** ist vorhanden.
- ▶ Die **Zusammensetzung der Doppelmembran** entspricht der mutmaßlichen Herkunft. Die innere Membran gleicht den Zellmembranen von Bakterien. Sie führt den bakteriellen Membranbaustein **Cardiolipin**, ein Phospholipid; umgekehrt fehlen ihr Sterole wie Cholesterol, typische Membranbausteine der Eukaryonten. Die äußere Membran entspricht einer Eukaryonten-Membran: Sie enthält **Sterole**, aber kein Cardiolipin.
- ▶ Die **DNA der Organellen** ist nicht wie bei Eukaryonten linear in Chromosomen organisiert, sondern wird wie bei Bakterien in Form von DNA-Ringen an der inneren Membran aufgehängt.
- ▶ Die **Replikation der Organellen** und mit ihnen ihrer DNA ist autonom, d. h. vom Geschehen im Bereich des Zellkerns unabhängig.

kleinen Abzweig *Glaucobionta* lassen sich die ehemaligen Cyanobakterien noch besonders gut erkennen. Man hielt sie zunächst auch für endosymbiontische Cyanobakterien und nannte sie »Cyanellen«. Der nächste Abzweig sind die *Rhodobionta* (Rotalgen). Dann führt die Evolution zu den *Chlorobionta* (Viridophyta), den grünen Pflanzen.

- Über sekundäre Endozytobiose erhalten die beiden früh abgezweigten Gruppen Chloroplasten. Sie stammen von den Taxa, die Chloroplasten über primäre Endocytobiose erworben hatten. Die Endosymbionten sind bei den Euglenophyta Grünalgen oder deren Vorstufen, bei den Heterokontophyta *Rhodobionta*. Damit wären die wichtigsten Taxa entstanden, die man als **Reich der Plantae** (Pflanzen) zusammenfasst.

- Die bei der Transkription gebildete mRNA besitzt keine »Kappe« (bestimmte RNA-Sequenz) am einen und keine **Poly-A-Sequenz** am anderen Ende und gleicht damit bakterieller mRNA. Diejenige der Eukaryonten verfügt über die »Kappe« und mit Ausnahme der mRNA für Histone über die Poly-A-Sequenz.
- Die **Ribosomen** von Mitochondrien, Chloroplasten und Bakterien zeigen mit rund 70 S etwa den gleichen Sedimentationskoeffizienten (**70S-Ribosomen**; S = Svedbergeinheit, die unter definierten Bedingungen über die Sedimentationsgeschwindigkeit in der Ultrazentrifuge ermittelt wird. Bei rundlichen Partikeln ist sie der Masse proportional). Sie gleichen sich auch in ihrem Aufbau aus Proteinen und ribosomalen RNAs (rRNAs). Bestimmte rRNAs sind aufgrund ihrer wegen geringer Mutationshäufigkeit »hoch konservierten« Struktur besonders zur Beweisführung für phylogenetische Beziehungen über große evolutionäre Entfernungen hinweg geeignet, wie sie hier zur Diskussion stehen. Vor allem die 16S-rRNA wurde in dieser Hinsicht eingehend untersucht. Auch sie weist bei beiden Organellen und Bakterien weitgehende Übereinstimmungen auf. Im Gegensatz dazu finden sich im Cytoplasma der Eukaryonten **80S-Ribosomen** mit anderen Proteinen und rRNAs.
- Die **Translation** beginnt wie bei Bakterien mit Formylmethionyl-tRNA. Bei den 80S-Ribosomen im Cytoplasma von Eukaryonten beginnt sie mit Methionyl-tRNA.