

**Das morphologische Artkonzept als
Voraussetzung für die Bestimmbarkeit von
*Ranunculus sect. Batrachium***

Gerhard Wiegler
BTU Cottbus, Ökologie
GEFD-Tagung, Potsdam, 2. November
2019

Inhalt

- Einleitung
- Fragestellungen
- Datengrundlage
- Objektive und gefühlte Probleme
- Einige Befunde
- Artkonzepte
- Schlussfolgerungen

Problemfall *Batrachium*

- *Batrachium* gilt als ‚**bestimmungskritische**‘ Gruppe. Das hat zwei Gründe.
- Es gibt **biologische Mechanismen**, die bei anderen ‚bestimmungskritischen‘ Gruppen (*Rubus*, *Taraxacum*, *Hieracium*, *Pilosella*, *Rosa*, *Crataegus*, *Alchemilla*, *Oenothera*) auch auftreten.
- Es **mangelt an Merkmalen**, da Wasserpflanzen allgemein eine reduzierte Morphologie haben (besonders *Lemna*, aber auch *Potamogeton*, *Callitriche*, *Sparganium*).

Fragestellungen

- Welche biologischen **Mechanismen** bestimmen Fortpflanzung und Verbreitung bei *Batrachium*?
- Welche Probleme ergeben sich daraus für **Taxonomie und Nomenklatur**?
- Welches **Artkonzept** ist angemessen?
- Was folgt daraus für die **Bestimmbarkeit**?
Welches sind die ‚erlaubten‘ Abweichungen vom Typus?

Datengrundlage

- Literaturrecherche zum ***Batrachium*-Account**, Wiegleb et al. (2017); inkl. Genetik und Zytologie.
- Herbar-Recherche für die 22. Auflage des **Rothmaler** sowie die **Bayernflora** (> 9500 Belege revidiert seit 2016, alle größeren Herbarien in Deutschland).
- Herbar-Recherche für ein Buchprojekt zur Wasserpflanzenflora **Nordwest-Europas** (ed. J.C. Schou), sowie für die **Euro+Med** Plantbase (Herbarien LD, KRA, WRSL, MA, MAF).

Geschichte der Beschreibung der europäischen Arten

Amphibische Arten	Batrachiden	Myriophylliden
R. hederaceus 1753	R. aquatilis 1753 R. peltatus 1789	- R. fluitans 1779 R. trichophyllus 1786 R. circinatus 1794
R. tripartitus 1808 R. omiophyllus 1830 R. ololeucos 1844	R. saniculifolius 1824 R. baudotii 1840 R. penicillatus 1863 R. fucoides 1880	R. confervoides 1845 R. rionii 1848 R. sphaerospermus 1856 R. pseudofluitans (1863) R. kauffmannii 1878
	R. schmalhauseni 1977	R. subrigidus 1936 R. pachycaulon 1937 R. vertumnus (1966)

Artenzahlen von *Batrachium*

- Die **α -Taxonomie** für Deutschland war 1863, für Mittel- und Südeuropa um 1880 abgeschlossen, obwohl man noch bis ca. 1930 weitere Arten, Varietäten und Formen beschrieb.
- **Cook (1966)** reduzierte die Zahl der Arten dann um den Faktor 10 und entsorgte fast alle subspezifischen Taxa. Das wird in Sammlungen, Floren und Checklisten nach wie vor nicht wiedergespiegelt.
- Heute umfasst die Sektion nach konventioneller Zählung **30-33 Arten** (Wiegand et al. 2017), davon 23 in Europa und 12 in Deutschland.

Gründe für schwierige Bestimmbarkeit

- **Hybridisierung.** 10-15% der untersuchten Belege passen zu keiner Art und wirken ‚**hybridogen**‘. Die Arten sind in unterschiedlicher Häufigkeit daran beteiligt (Folie 11).
- **Polyploidisierung.** Hat keine definierten Auswirkungen auf den Phänotyp, lässt aber wegen **Restrukturierung des Genoms** phänotypische Auswirkungen erwarten.
- **Phänotypische Plastizität.** Kein Mechanismus, sondern eine notwendige Eigenschaft angesichts der instabilen Umweltbedingungen für alle Wasserpflanzen. Sie führt zu **überlappenden Phänotypen** unterschiedlicher Arten.

Weitere mögliche Gründe

- **Epigenetische Effekte** (wenig erforscht, indirekt ableitbar aus der offenkundigen Instabilität vieler vermeintlicher Hybrid-Populationen, plausibel wegen der in den letzten 200 Jahren mehrfach geänderten Selektionsbedingungen, vor allem in Fließgewässern).
- Fakultative **vegetative Apomixis** und **somatische Mutation** (*Phragmites*-Modell, wenig erforscht).
- **Agamospermie** (nicht bewiesen, nur vermutet, Cook 1966).

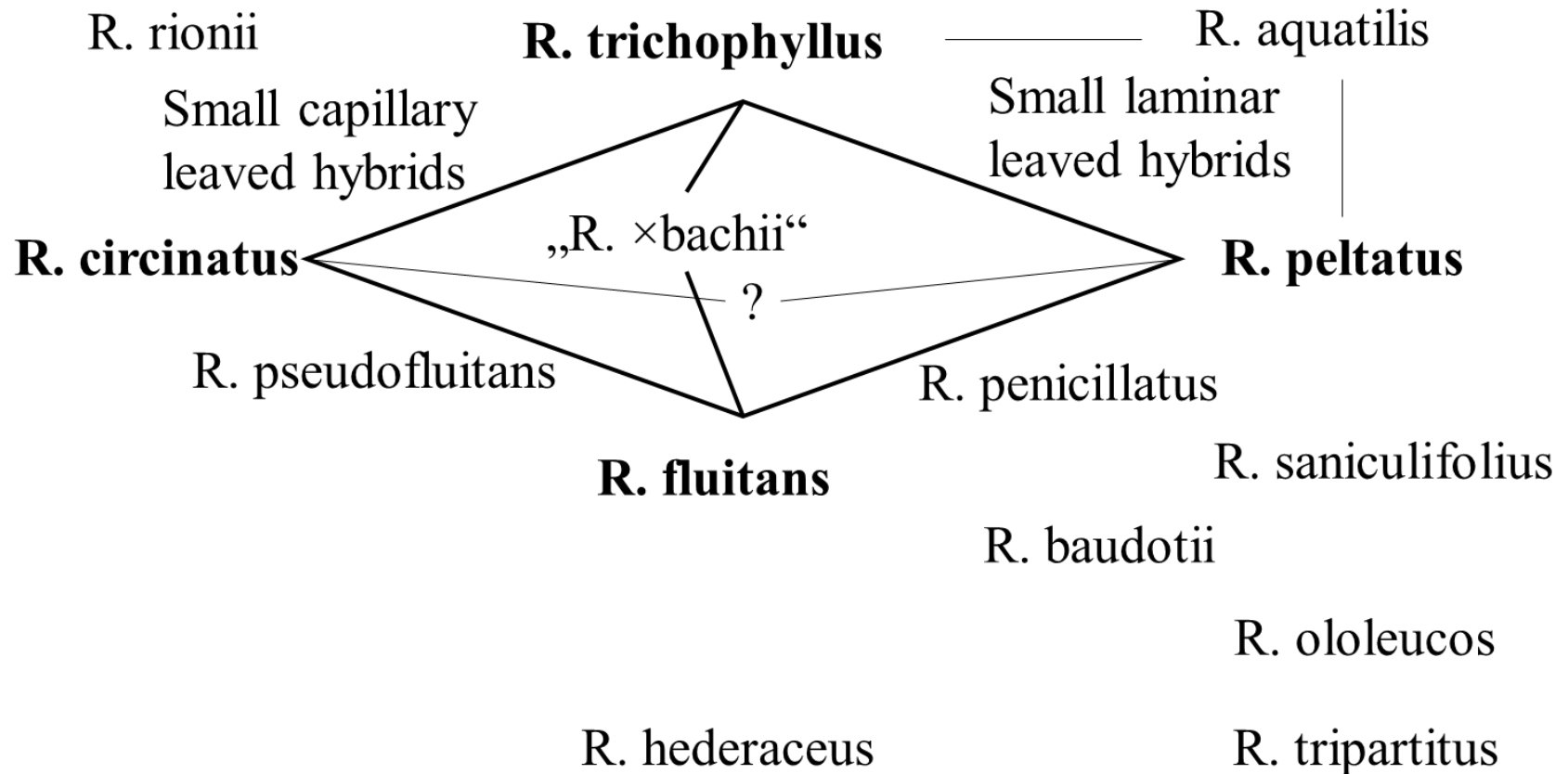
Hybridisierung

Kontakt verschiedener Arten führt zu **wiederholter Bildung** von F1-Hybriden. Diese sind meist intermediär, haben eine eingeschränkte Fertilität und Vitalität. Es gibt **keinen Heterosis-Effekt**.

Drei Folgemöglichkeiten:

- **Rückkreuzung** mit den Eltern geht in Richtung der häufigeren Elternart, es treten Introgressions-Schwärme anstatt von Hybridschwärmen auf.
- Bildung einer **F2-Generation** (morphologisch nicht unterscheidbar von Rückkreuzungen), **Stabilisierung** durch Allopolyploidie oder sterile Linien.
- **Auskreuzung** mit Drittarten (häufiger als bei anderen Wasserpflanzen wie *Potamogeton*).

Morphologische Ähnlichkeit und Hybridisierung



Die vier häufigsten Arten in der Mitte bilden einen **Hybrid-Tetraeder**. Ein zweiter Hybrid-Schwerpunkt ist das Dreieck oben rechts.

Polyploidisierung

- Die meisten Arten haben **eine** bevorzugte Ploidiestufe.
- **Diploide Basisarten** sind ggf. Relikte der Voreiszeit, sie sind weit verbreitet in nicht-vergletscherten Gebieten im Mittelmeergebiet, Zentralasien und Nordamerika.
- In Mittel- und Nordeuropa sowie Ostasien sind **tetra- und hexaploide** Formen sehr häufig.
- **Autopolyploide** sind morphologisch nicht unterscheidbar (Beispiel $2n$ und $3n$ *R. fluitans*).
- **Allopolyploide** sind mit wenigen Ausnahmen hybridisierungsaktiv und morphologisch nicht gut abgegrenzt und ggf. erst in historischer Zeit entstanden..

Plastizität

- *Batrachium*-Arten haben ein ‚**Multi-purpose Genom**‘, das Wachstum bei unterschiedlichen Umweltbedingungen (Fließgeschwindigkeit, Temperatur, Wasserstand) erlaubt.
- Die Entwicklung ist in der Regel **saisonal und heteroblastisch** (Regulation der Blattbildung über ABA/Ethylen-Antagonismus). - Die saisonalen Unterschiede sind im mediterranen Klima größer als im gemäßigten.
- Die Entwicklung wird durch **Störung** (Abriss, Neuaustrieb aus Fragmenten) beeinflusst, durch **Stress** wie Austrocknung (einjähriger Lebenszyklus) aber auch durch **Nicht-Stress** wie warme Winter (Stängel des Vorjahres wird ‚Rhizom‘ des Folgejahres).

Weitere Probleme

- Schwierige **Kultivierbarkeit**, insbesondere der Fließwasserformen. - Das kann teilweise durch phänologische Beobachtungen (1 Jahresgang), Dauerbeobachtungen (10-40 Jahre) sowie räumlich und zeitlich umfassende Herbarstudien (manche Formen wurden über Jahrzehnte wiederholt gesammelt) kompensiert werden.
- Mangelnde internationale **Zusammenarbeit**, Fehlen eines Forums oder einer gemeinsamen Datenbank,
- Nicht zuletzt führt das **Fehlen** von unbestrittenen **Typusbelegen** (Ausnahme: *R. fluitans* Lam., in P) zu großen nomenklatorischen Unsicherheiten.
- Fehlende Übereinkunft über **standardisierte Morphologie** (wie etwa bei *Rubus*).

Fehlbestimmungen

- **Nomenklatorische Fehlbestimmung:**
 - Ablage von allen Belegen mit Schwimmblättern unter Phantasienamen wie *R. aquatilis* agg. oder *R. aquatilis* s.l. (unnötig weites Artkonzept).
 - Verwendung obsoleter Synonyme inkl. Varietäten (Nichtberücksichtigung der Fachliteratur).
- **Optimistische Fehlbestimmung:** Bestimmung von unbestimmbaren Fragmenten oder Landformen.
- **Echte Fehlbestimmungen:** Größenordnung von 30-40%. Führt zu Verzerrung von Verbreitungs- und Häufigkeitsangaben in Floren und Datenbanken.

Fehlbestimmungen in deutschen Herbarien

Art	Häufigkeit	% falsch	Output an	Input von	Saldo
R. peltatus	5	20-30	Diverse	R. aquatilis	+++
R. trichophyllus	4	20	R. aquatilis, R. rionii	R. aquatilis	0
R. circinatus	4	5	Landformen	Diverse	-
R. hederaceus	3	<5	Diverse	Diverse	0
R. fluitans	3	20-30	R. fluitans-Hybride		--
R. baudotii	3	20	-	R. aquatilis, R. peltatus	++
R. aquatilis	3	50-90	R. peltatus, R. trichophyllus u.a.	Diverse	---
R. penicillatus	2	30-50	R. peltatus	R. fluitans	0
R. rionii	2	10	-	R. trichophyllus	++
R. ololeucos	2	20	-	-	0
R. pseudofluitans	1	>50	R. peltatus, R. baudotii, R. aquatilis	R. fluitans	0
R. Saniculifolius	1	-	-	R. peltatus	-
R. tripartitus	0	100	R. baudotii	-	---
R. confervoides	0	100	R. trichophyllus	-	---

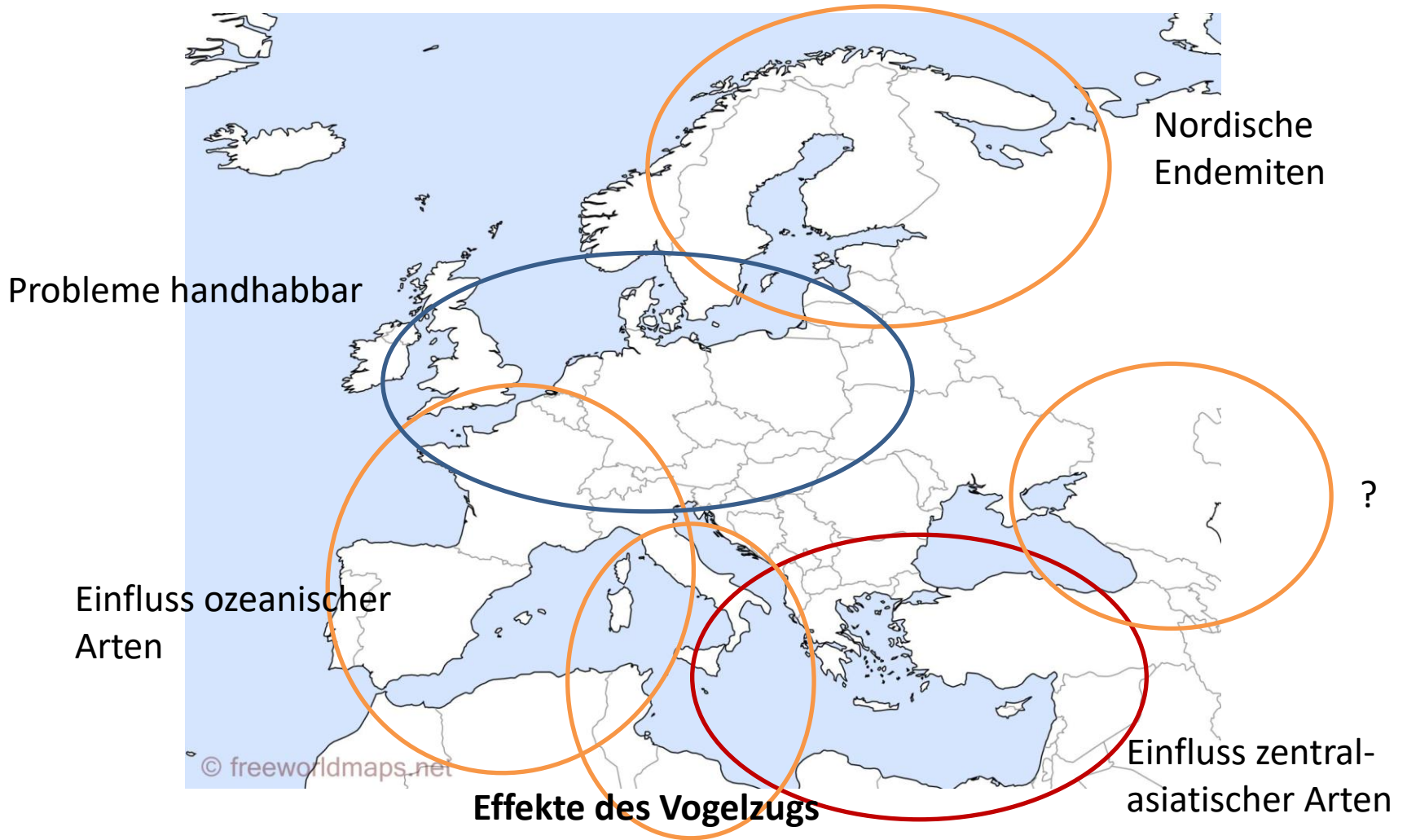
Häufigkeit und Variabilität

Art	Areal	Morphologie	Genetik	Zytologie
R. peltatus	Europa	Sehr variabel	Sehr variabel	2n = 32, aneuploide
R. trichophyllus	Subkosmopol.	Sehr variabel	Sehr variabel	2n = 32
R. circinatus	Europa-Was	Einheitlich	Einheitlich	2n = 16
R. hederaceus	Amphi-atl.	Einheitlich	?	2n = 16
R. fluitans	WZ-Europa	Variabel	Einheitlich	2n = 16, 24
R. baudotii	Europa	Sehr variabel	Einheitlich	2n = 16, 32
R. aquatilis	Europa	Variabel	Variabel	2n = 48
R. penicillatus	Europa	Sehr variabel	Hybridogen, sehr variabel	2n = 32, 40, 48
R. rionii	Europa-Asien	Einheitlich	?	2n = 16
R. ololeucos	W-Europa	Einheitlich	?	2n = 16, 32
R. pseudofluitans	WZ-Europa	Sehr variabel	Hybridogen, variabel	2n = 32, 48
R. saniculifolius	Mediterran	Sehr variabel	?	2n = 16

Genetische Analysen

- Verschiedene europäische Arbeitsgruppen arbeiten daran, bisher wurde nicht umfassendes publiziert.
- Mit **konventionellen Markern** werden Hybride oft nicht erkannt (*R. fluitans*-Hybride mit reinem *R. fluitans*-Genom)
- Der diploide und tetraploide Zytotyp von ***R. baudotii*** haben eine ähnliche genetische Signatur, obwohl der diploide Typ *R. peltatus* ähnelt, der tetraploide jedoch *R. fluitans* (im Brackwasser) bzw. *R. pseudofluitans* (in Ostseezuflüssen).
- In mitteleuropäischen Proben tauchen Genabschnitte auf, die Arten zuzuordnen sind, die nur randlich in Europa vorkommen (*R. mongolicus*, *R. subrigidus*).
- **Sequenzierung ?**

Problemzonen



Artkonzepte

- **Biologisches Artkonzept:** Reproduktive Isolation. - **Nicht anwendbar**, da alle Arten einen gemeinsamen Genpool bilden (**Syngameon**).
- **Phylogenetisches Artkonzept:** Abstammungslinien oder Klades , die sich in der Vergangenheit unabhängig entwickelt haben. - **Nicht anwendbar**, da Netzwerkevolution (**Hybridisierung und Introgression**) die Regel ist. **Polyploidisierung** öffnet neue Fenster für Genaustausch zwischen entfernten Formen.
- **Ökologisches Artkonzept:** Konsistente ökologische Nischen, in denen Phänotypen durch Selektion konserviert werden. - **Nicht anwendbar**, da alle Genotypen in unterschiedlichen Lebensräumen (mit Submers-, Schwimmblatt- und Landformen) überleben. Nachvollziehbar ist nur die Trennung in **Weich- und Hartwasserarten** entsprechend der präferentiellen C-Aufnahme.
- **Phenetisches (Morphologisches) Artkonzept:** Ähnlichkeit zwischen den Angehörigen des Taxon, Unähnlichkeit gegenüber anderen Taxa und letztlich **Erkennbarkeit**. – Das wurde in den meisten bisherigen Bearbeitungen verwendet (Cook 1966, Pizarro 1995, modifiziert in Wiegleb et al. 2017).

Artkonzepte 2

- Mayden (1997, 1999) und De Queiroz (2007) diskutieren diese Konzepte, um daraus ein **'unified species concept'** zu entwickeln, das alle relevanten Aspekte umfasst (Diskussion in Naziri & Linder 2015).
- Aus wissenschaftstheoretischer Sicht bringt es m.E. nichts, den Begriff der **'Art'** durch Begriffe wie **'lineage'** oder **'evolving metapopulation'** zu ersetzen. Das ist nur ein semantisches Spiel.
- Auch Abstammungslinien und Metapopulationen müssen **in morphologischen Begriffen** beschrieben und verschlüsselt werden.
- Also gibt es keine echte Alternative zu einem **'enlightened morphological species concept'** (morphologische Art, angereichert mit Wissen über Kreuzungssystem, Zytologie, Genetik und Verbreitungsgeschichte).
- Hörandl (1998) kam bereits zu **ähnlichen Schlussfolgerungen** in ihrer Diskussion von Maydens (1997) Publikation.

Eine Alternative?

- In einer Arbeit von Prančl et al. (2018) werden sowohl das morphologische Artkonzept als auch deren Vertreter (persönlich) angegriffen.
- Dem wird aber nichts Konstruktives entgegengesetzt. Statt dessen werden die bewährten Artnamen weiter gebraucht und zum Teil ergänzt durch ein falsch verstandenes Konzept der ‚**kryptischen Art**‘.
- Anhand von zytologischen Untersuchungen (vor allem des DNA-Gehaltes) werden ‚kryptische Arten‘ innerhalb von ‚*R. penicillatus*‘ und *R. trichophyllus* beschrieben.
- Diese ‚kryptischen Arten‘ sind jedoch entweder nur ‚**pseudokryptisch**‘ (bei den früher ‚*R. penicillatus*‘ zugerechneten Taxa) oder irrelevant, d.h. sie **korrelieren nicht** mit der offenkundigen morphologischen Variation (etwa bei *R. trichophyllus* im Alpenraum).

Zitate aus Prančl et al. (2018) : ‚On that account, traditional morphologically-based classification of numerous aquatic plant groups is rather **misleading** and unable to reflect the actual evolutionary relationships‘. - ‚Investigation of its (*Batrachium*‘s) species is complicated by morphological reduction and phenotypic plasticity, as well as by the frequent occurrence of polyploidy and hybridization, giving rise to **numerous** intergrading or **morphologically undetectable taxa**‘. - ‚Their simplified morphology combined with high phenotypic plasticity results in species, which although well separated reproductively, geographically or ecologically, may be **indistinguishable morphologically**, i.e. they are **cryptic**.‘

Akzeptable Abweichungen bei *R. peltatus*

- *R. peltatus* ist eine mittelgroße, heterophylle Art mit charakteristischen Schwimmblättern, großen Blüten und birnförmigen Nektarien.
- Neben Formen mit **morphologischen Abweichungen** (kleinere Blüten, längere Tauchblätter, einzelne aberrante Nektarien) können auch solche mit **zytologischen** (ein Chromosom mehr oder weniger, geringfügig niedrigerer DNA-Gehalt) und **genetischen Abweichungen** (2-3 polymorphe Loci, einzelne additive Sequenzen) einbezogen werden.
- Die Art bildet insgesamt eine separate Abstammungslinie, hat eine einheitliche Ploidiestufe und ein geschlossenes Areal, hybridisiert jedoch gerne.
- Eine Aufteilung in kryptische Arten wäre völlig fehl am Platze. Die ‚**kryptische Art**‘ ist ein Wiedergänger der **Formen** des 19. Jahrhunderts.

Mehr Fragen als Schlussfolgerungen

- *R. aquatilis* ist ein **intraspezifischer Hybrid** aus zwei *R. trichophyllus*-Linien, ist aber in seinem Areal deutlich erkennbar. – Sollte er als eigene Art behandelt werden? *R. trichophyllus* verbliebe als **paraphyletisches** Relikt.
- Im vorgestellten Konzept werden erkennbare **hybridogene Arten** wie *R. penicillatus* abgegrenzt. – Die Flora Gallica (2014) geht weiter und führt alle fertilen *Batrachium*-Hybriden als Arten (nach dem Vorbild von ***Oenothera***)
- *R. peltatus* und *R. saniculifolius* unterscheiden sich außer in der Chromosomenzahl konstant nur in **einem Merkmal** (Behaarung des Blütenbodens). – Sollten beide Arten getrennt oder als Subspecies gefasst werden?
- **Diploider und tetraploider** *R. baudotii* unterscheiden sich genetisch kaum, morphologisch aber sehr stark. – Sollten auch hier zwei Arten unterschieden werden?

- Danke für die Aufmerksamkeit.
- Ich danke A.A. Bobrov, R. Hand, J. Pizarro, K. van de Weyer und J. Zalewska-Gańlocz für ausführliche Diskussionen zum Thema.



Wichtige Literatur

- Cook, C.D.K., 1966. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. Mitt. Bot. Staatssamml. München. 6: 47-237.
- Hörandl, E. 1998. Species concepts in agamic complexes: applications in the *Ranunculus auricomus* complex and general concepts. Folia Geobot 33(3): 335-348.
- Pizarro, J., 1995. Contribución al estudio taxonómico de *Ranunculus* L. subgen. *Batrachium* (DC.) A. Gray (Ranunculaceae). Lazaroa. 15: 21-113.
- Prančl, J., Koutecký, P., Travniček, P., Jarolimová, V., Lučanocá, M., Koutecká, E. & Kaplan, Z. 2018: Cytotype variation, cryptic diversity and hybridization in *Ranunculus* sect. *Batrachium* revealed by flow cytometry and chromosome numbers. Preslia 90: 195-223.
- Wiegleb, G. 2018. Die Neubearbeitung der Familie Potamogetonaceae und der Sektion *Batrachium* (*Ranunculus*, Ranunculaceae). Kommentare und Ergänzungen zur 22. Auflage der Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland – Grundband, 2019: Erster Beitrag. Schlechtendalia 35: 47-63.
- Wiegleb, G., Bobrov, A.A., Zalewska-Gałosz, J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae). Phytotaxa 319(1): 1-55.