

2022

VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Early View

Die Buche, ein eurasisches Art-Mosaik

Alles Bastarde

E. D. SCHULZE | G. W. GRIMM

Ein Buchenwald im Iran, aufgenommen im Jahr 2018 nahe der Stadt Amol, Mazandaran-Provinz. Die Stammhöhe beträgt bis zu 50 Meter, der Durchmesser in Brusthöhe bis zu zwei Meter. Bemerkenswert ist der epiphytische Bewuchs von Moosen und Flechten auf der glatten Rinde.

Foto: Mohammad Vatanparast (Universität Kopenhagen).



Seitdem die Buche zum UNESCO-Naturerbe erklärt wurde, hat sie in Deutschland als Laubbaum einen besonderen Stellenwert. Eine genetische Analyse der Evolution der Buchen zeigt, dass die acht Buchenarten, die es global gibt, über die Windbestäubung bis zum Pleistozän eng vernetzt waren, wobei der Pollenflug einen Genaustausch über große Distanz ermöglicht. Damit sind die Buchen eng verflochtene Hybriden. Die ursprünglichste Population von *Fagus sylvatica sensu lato*, ist die iranische Buche, die heute zur osteuropäischen *Fagus orientalis* gehört. Die iranische Buche und nicht die mitteleuropäische Buche ist die eigentliche Genressource im Sinne eines Schutzes der Biodiversität.

Die Vielfalt der Arten (Kasten „Artkonzepte“) wird im Allgemeinen als das Ergebnis einer dichotomen Evolution gesehen: Eine Vorgängerart spaltet sich auf in zwei neue Arten. Das zugrundeliegende Modell ist der phylogenetische Baum (Artbaum), der sich immer weiter verzweigt, der *Tree of Life*. Gerade bei Gattungen mit Windbestäubung stößt dieses Modell an seine Grenzen: Arten entstehen und vergehen im Widerspiel von Genaustausch (Genfluss) und Isolation (Gendrift). Pollen, und somit die väterlichen („paternalen“) Genvarianten, werden in der Atmosphäre transportiert und ermöglichen so weiträumigen genetischen Austausch, insbesondere auch zwischen Arten. Bei der Hybridisierung wird die Eizelle, die Trägerin der mütterlichen („maternalen“) Genvarianten, in der Blüte durch den Pollen einer anderen Art bestäubt. Es bilden sich sogenannte „F1-Hybride“ (Bastarde). Diese Hybride sind entweder infertil (z. B. bei den Hybridlärchen) oder fertil (z. B. bei Eichen, Mais, Platanen). Es können neue Arten (Hybridarten) entstehen [1], in denen beide Elterngenome weitergetragen werden. Genomische Inkompatibilität können Pflanzen durch die sogenannte „Allopolyploidisierung“ überwinden: Die kompletten

Genome der Eltern werden im Hybriden fusioniert und stabilisiert, um normale Zellteilung und geschlechtliche Fortpflanzung zu ermöglichen [2]. Pflanzliche Hybride zeichnen sich oft durch eine gesteigerte Vitalität aus (Heterosis) sowie durch die Fähigkeit, sich mit einer oder beiden Elternarten zu kreuzen (z. B. Bastard- und Orientplatanen). Der Hybrid ersetzt kompetitiv die Mutterart(en), trägt aber deren Genotypen weiter.

Im Prinzip ist zwischenartlicher Genaustausch auch bei Insektenbestäubung möglich, sofern die Elternarten geographisch eng genug beieinander wachsen, d. h. vom selben Bestäuber erreicht werden können. Die Artbildung bei der Gattung *Sorbus* (Mehlbeeren) wäre dafür ein Beispiel [3]. Bei entsprechender Bewirtschaftung kommen mehrere Arten von *Sorbus* im gleichen Bestand vor (z. B. im Niederwald) und dies fördert die Hybridbildung zwischen Arten, die phylogenetisch sehr nahe stehen. Im Falle der Windbestäubung kann es zu geographisch weiträumigem Genaustausch kommen, der sogenannten „Introgression“: Gene einer Art werden an eine andere weitergegeben. Zur Introgression und Hybridisierung gesellen sich die genetische Durchmischung

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 111 erklärt.

ARTKONZEPTE

Artenvielfalt wird typischerweise über die Anzahl der Arten bestimmt, die in einem Gebiet vorkommen. Dabei wird angenommen, dass Arten „natürliche“, stabile und biologisch allgemein definierbare Einheiten darstellen. Dabei wird gerne übersehen, dass Arten nicht gleich Arten sind.

a) Bei Pflanzen wird in der Praxis weitgehend noch das phänotypische Artkonzept Carl von Linnés angewendet: Arten werden an Hand von anatomischen und morphologischen Unterschieden bestimmt (im Bild: Kreise, Sterne mit unterschiedlicher Anzahl von Spitzen, Pentagone).

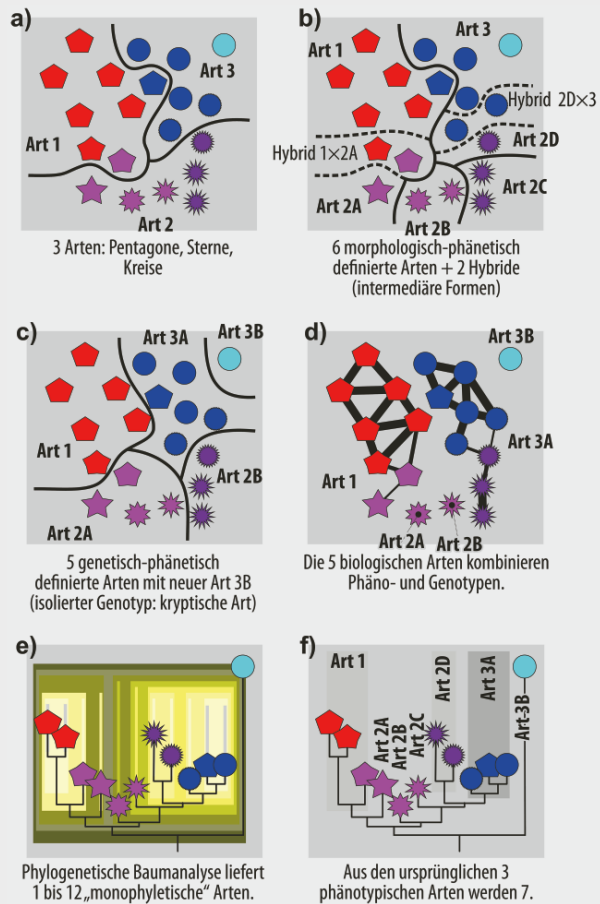
b) Das daran anschließende phänetische Artkonzept definiert Arten basierend auf genereller Ähnlichkeit ohne Berücksichtigung der evolutionären Verwandtschaftsverhältnisse (phylogenetischen Beziehungen), z. B. durch das Erfassen morphometrischer Daten (im Beispiel: Anzahl und Größe der Spitzen).

c) Das phänetische Artkonzept (siehe oben) kommt heute v. a. bei Mikroorganismen in Form der x%-Regel zur Anwendung: Unterscheiden sich Genvarianten (im Bild dargestellt durch Farbtöne) in mehr als z. B. 3%, werden sie als Arten gezählt [17].

d) Daneben gibt es das in der Zoologie beliebte, bei Pflanzen kaum anwendbare, biologische Artkonzept Ernst Mayrs: Eine Art wird über fertile Populationen definiert.

e) Kaum angewendet, aber häufig propagiert wird das kladistische (oder phylogenetische) Artkonzept, das auf den Ideen Willi Hennigs fußt: Arten werden über einen errechneten, gewurzelten phylogenetischen Baum definiert unter der Annahme, dass jeder Teilbaum oder Klade (engl. clade [18]) eine sogenannte „monophyletische“ Gruppe darstellt: eine Gruppe von Populationen, die alle Nachfahren eines einzigen Urahns umfassen.

f) Da das kladistische Artkonzept nur verschachtelte Hierarchien kennt, aber keine Kriterien liefert, ab wann ein Teilbaum als Art zu beschreiben ist, ist es in der Praxis nicht anwendbar. Phylogenetische Bäume dienen daher vorwiegend zur Überprüfung und Verfeinerung schon bestehender phänotypisch-phänetischer oder biologisch-/genotypisch-phänetischer Artkonzepte.



und Rückkreuzungen mit der Elternart. Die rezenten Arten sind Produkte eines ► phylogenetischen Netzwerkes, der sogenannten ► „vernetzten“ (retikulaten) Evolution. Sie bilden keinen Artbaum ab, sondern eine „Artkoralle“. Ein Modell für diese Form der Evolution sind die Buchen der Gattung *Fagus*.

Die rezenten Buchenarten sind genetische ► Mosaik [4], Endprodukte einer Vernetzung verschiedener Linien, deren Ursprünge bis ins frühe Tertiär, dem Paläogen, reichen. Die Rotbuche im weiteren Sinne, *Fagus sylvatica* sensu lato, mit ihrer Unterart *orientalis*, der Orientbuche, ist ein „Konglomerat“ aus zwei bis vier heute geographisch getrennt lebenden Buchenarten, in denen mindestens drei genetische Linien zusammenlaufen. Eine der Linien wird > 6500 km entfernt in der japanischen Schwesternart, der Kerbbuche, *Fagus crenata*, dominant. Die Rotbuchen im engeren Sinne zeigen darüber hinaus Genvarianten nordamerikanischen Ursprungs: Anzeichen für Introgression im Miozän. Die phylogenetische Vielfalt im Genom der europäischen Buche ist vermutlich die Basis für deren Erfolg und deren Dominanz gegenüber anderen Waldbäumen im europäischen Verbreitungsgebiet.

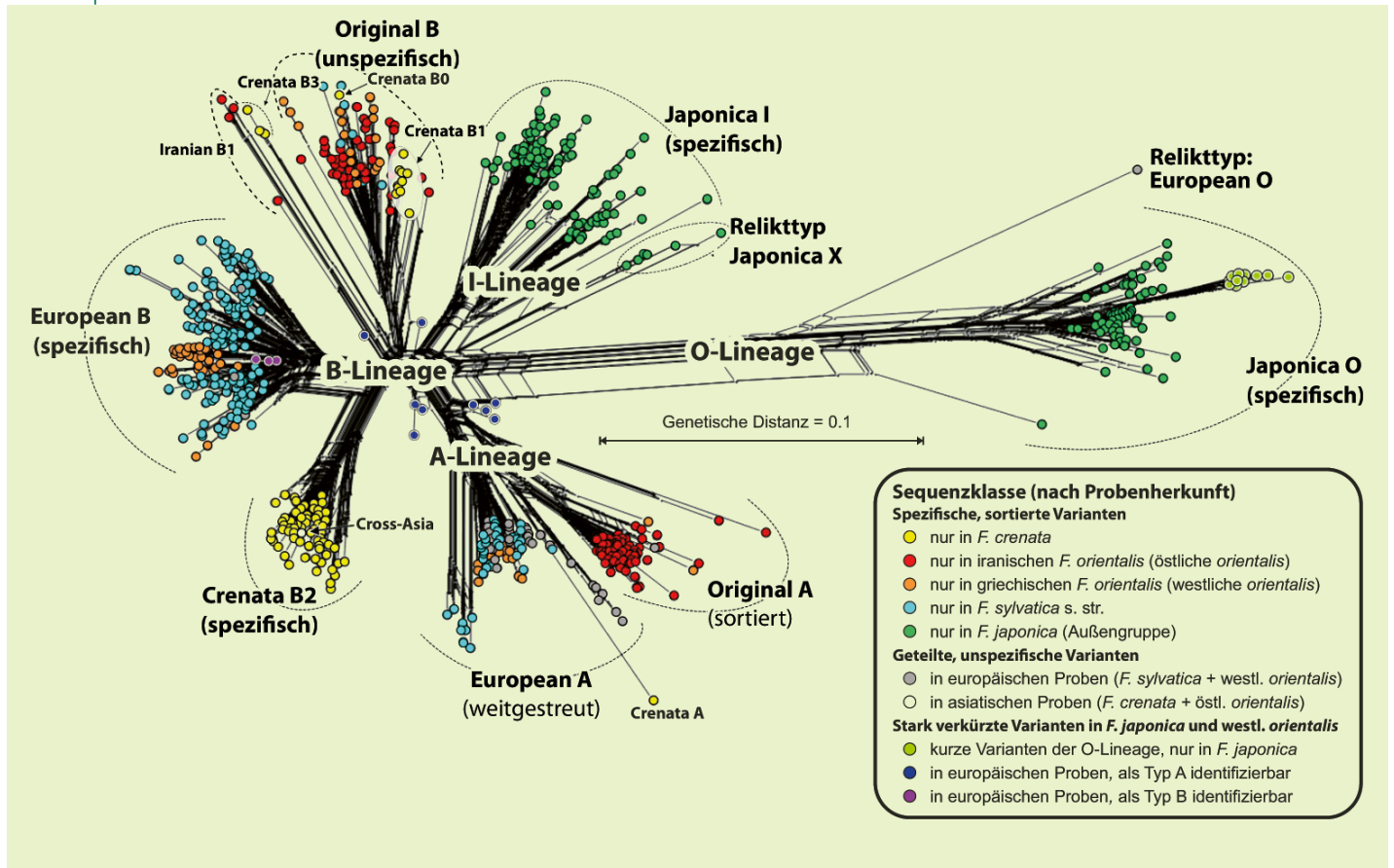
Windbestäubung und Arten

Die Entwicklung einer insektenbestäubten Blüte ist das Hauptmerkmal in der Entwicklung der Blütenpflanzen, der Angiospermen. Dennoch findet sich die Windbestäubung, die in den Gymnospermen bis heute dominiert,

IN KÜRZE

- Als windbestäubende Pflanzengattung ist die Buche ein **Paradebeispiel für die sogenannte „vernetzte“ Evolution**. Arten entstehen und vergehen in einem Wechselspiel von Genaustausch (Genfluss über Pollenflug) und Isolation (Gendrift über die geographisch stationäre Eizelle).
- Dabei spielt Genübertragung (Introgression) zwischen Population und Arten genauso eine wichtige Rolle wie die Artverschmelzung (Hybridbildung, Allopolyploidisierung). **Es entstehen genetisch heterogene Arten**, sogenannte „genetische Mosaik“.
- Im Gegensatz zum polymorphen Kerngenom unterliegen die **mütterlich vererbten Chloroplasten** vor allem der Gendrift. Sie werden nur lokal über Samen weitergegeben und zeigen ausschließlich die geographische Geschichte der Mutterpopulationen und Artkomplexe.
- Die heutigen Buchenarten tragen in bestimmten Chromosomenabschnitten das genetische Erbe von etwa 50 Millionen Jahren (seit dem frühen Tertiär) vernetzter Evolution. **Sie bilden ein Artnetzwerk**, eine „Artkoralle“, und keinen Artbaum.

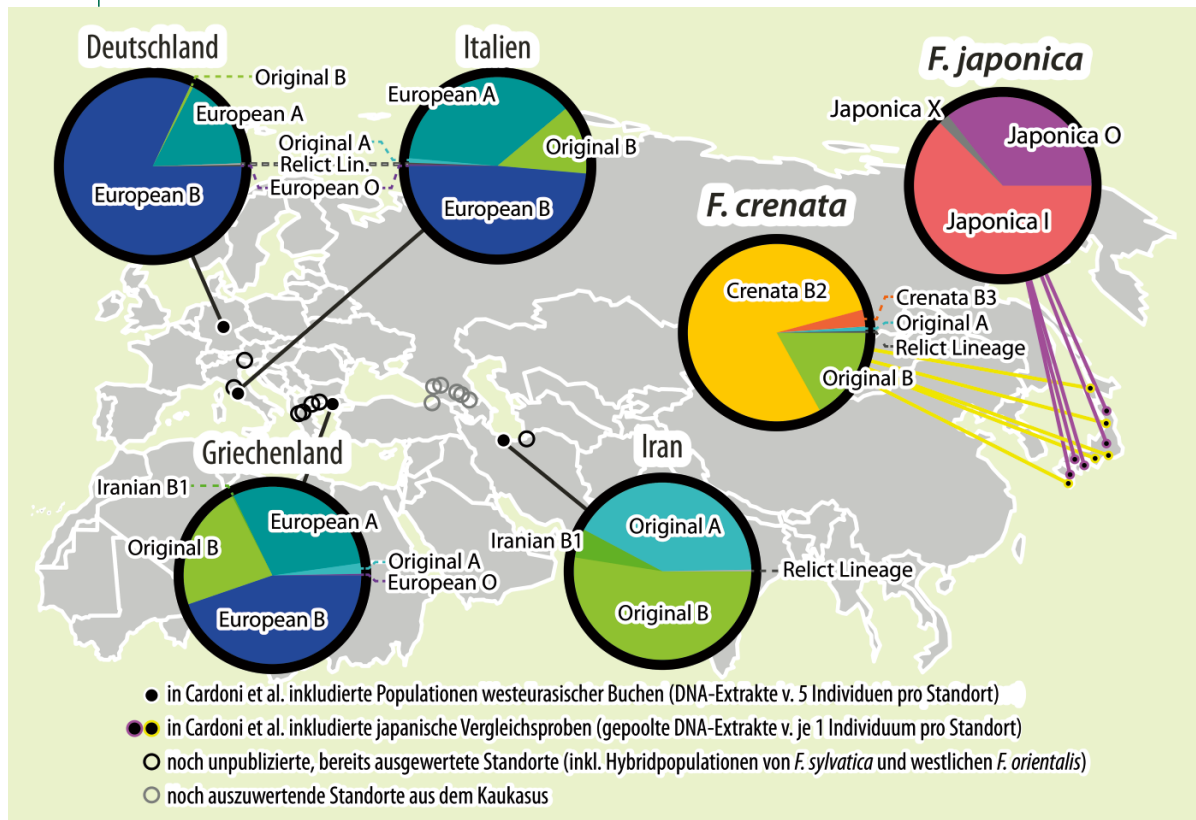
ABB. 1 | ZWEIDIMENSIONALES DISTANZNETZWERK



Die Abbildung zeigt einen sogenannten *neighbour-net splits graph* der gefundenen 686 5S-IGS-Sequenzvarianten mit einer Mindesthäufigkeit von 25, farbkodiert nach Herkunft (beprobten Arten/Lokalitäten) und Spezifität. Grafik nach [4].

auch in einigen Gruppen der Angiospermen wieder. Bekannt sind vor allem die Gräser als eine Linie der Monokotyledonen, die sehr früh im Tertiär wieder zur Windbestäubung wechselte. Innerhalb der „Rosiden“, der Großgruppe der Rosenähnlichen, zu denen sehr viele einheimische Baumgattungen gehören, sind vor allem die Fagales (Buchenverwandten) windbestäubend. Die Buchenverwandten enthalten die weitverbreiteten Gattungen *Juglans* (Walnuss), *Alnus* (Erle), *Betula* (Birke), *Carpinus* (Hainbuche), *Corylus* (Haselnuss), *Quercus* (Eiche) und *Fagus* (Buche). Mit Ausnahme von Birke und Erle haben die Buchenverwandten meist recht große Früchte, die regional über relativ geringe Entfernung vor allem durch Wintervorräte anlegende Häher (Standvögel) und Kleinsäugetiere verbreitet werden. Im Gegensatz dazu ermöglicht die Windbestäubung einen Genaustausch über Pollen, die weiträumig verbreitet werden. Der Pollen verbindet Arten, während die Eizelle das lokale Genom der Mutterart bewahrt. Der Genfluss durch Windbestäubung, die Introgression, ist daher meist asymmetrisch, d. h. Gene wandern von Art A zu Art B, aber nicht von Art B zu Art A. Der Pollenflug, somit die Richtung des Genflusses, wird durch die vorherrschende Windrichtung während der

Blütezeit im Frühjahr vorgegeben. Die weiblichen Blüten sitzen an den Zweigenden und fangen dadurch sehr effektiv die Pollen aus der Hauptluftströmung ein. Damit ist die Größe der Mutterpflanzen ein wichtiger Faktor bei der Anbindung des Pollenfluges an die atmosphärische Strömung. Die europäische Rotbuche (*Fagus sylvatica*), die Orientbuchen (*F. orientalis* s. l.) und ihre japanische Schwesternart, die Kerbbuche (*Fagus crenata*), werden über 40 m hoch. Ihre Pollen werden über mehr als 1000 km getragen [5], wobei selbst bei großer Entfernung ein Teil der Pollen keimfähig bleibt. Die Isolation einer Population, die Artbildung, geschieht unter diesen Bedingungen vor allem durch eine geringe Anbindung an die atmosphärische Zirkulation (windgeschützte Lagen). Ein weiterer Faktor, der zur Artstabilisierung beiträgt, ist die Populationsgröße und die Entfernung zwischen den Populationen. Je näher die Buchenstandorte zueinander stehen, desto höher ist die Homogenisierung zwischen Populationen und Arten (Introgression, Hybridbildung). So finden sich bei einzelnen Individuen der zusammen vorkommenden (sympatrischen) chinesischen Arten *F. longipetiolata* und *F. lucida* Genvarianten, die typisch für die jeweils andere Art sind [4, 6].

ABB. 2 | GENPOOL VON JAPANISCHEN UND WESTEURASISCHEN BUCHEN


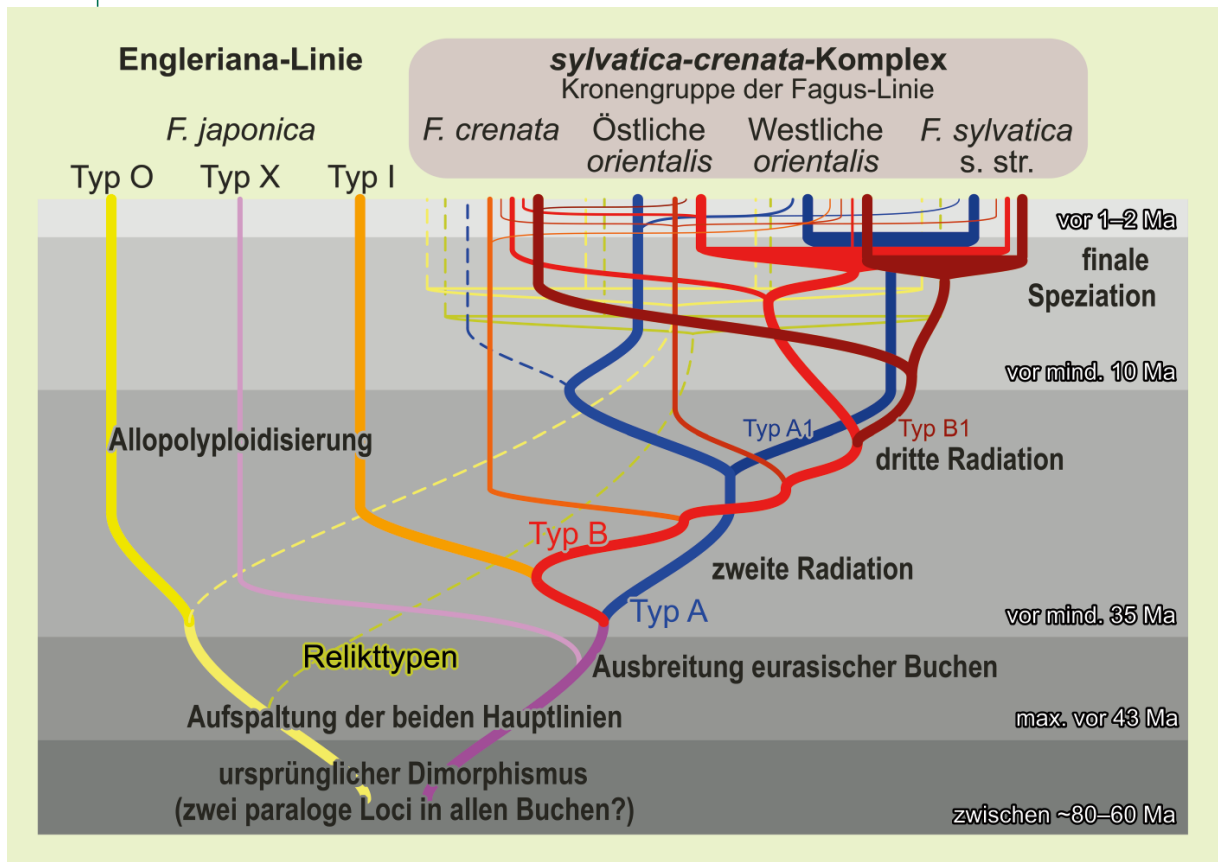
Gezeigt ist die Zusammensetzung des 5S-IGS-Genpools in japanischen und westeurasischen Buchenproben. Die Kuchen-diagramme geben die prozentuale Gesamtzusammensetzung nach phylogenetischen Gruppen (Linien) an. Im Gegensatz zu Abbildung 1 geben die Farben hier die Hauptvarianten, die Lineages und ihre Subtypen an. Inkludiert sind alle von Cardoni et al. [4] gefundenen Varianten mit einer Mindesthäufigkeit von 4; in der Summe 145.643 Sequenz-, Reads, die sich auf 4.693 verschiedene Varianten aufteilen.

Analogien finden sich vor allem bei weitverbreiteten Nacktsamern, den Gymnospermen. Die Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) ist eine Art, von der Pollenflug quer über den Atlantik nachgewiesen wurde und deren Verbreitungsgebiet in Eurasien vom Atlantik bis zum Pazifik reicht. Das Verbreitungsgebiet liegt in der Hauptströmung der globalen Westwinde. Dies hat sicher zur Homogenisierung der Art beigetragen. Ein ähnliches Muster findet man bei der arktischen Zwergbirke (*Betula nana*). In diesem Falle ist die Art eher eine Strauchart, aber sie wächst im Offenland von Mooren und ist daher anders an die atmosphärische Strömung angebunden als die Waldbäume. Außerdem sind Birken nicht nur windbestäubt, sondern auch windverbreitet. Im Gegensatz zu *Pinus* und *Betula* kam es bei den Eichen zu einer Aufteilung in hunderte von Kleinarten [7], insbesondere in Nordamerika, was eventuell mit der allgemein geringeren Baumhöhe als bei der Buche, der Pollenmorphologie, der ökologischen Anpassungsfähigkeit und der eher regionalen Zirkulation in mediterranen Klimaten und niederen Breiten zusammenhängt. Zwischen diesen Extremen stehen die Buchen, die eine sehr geringe Artenzahl aufweisen (8 Arten in klassischen Floren; unter Berücksichtigung genetischer Differenzierung sind es

13–14 Arten). Global verteilt bestehen großen Lücken (Atlantik, Zentralasien, westliches Nordamerika) und dennoch gibt es über große Distanzen hohe morphologische Ähnlichkeiten wie im Fall der europäischen Rotbuche und der japanischen Kerbbuche (> 6.500 km Luftlinie), die sich vor allem durch Blattform und -rand unterscheiden sowie der morphologischen Variabilität der Buchecker [8]. Im Folgenden wollen wir die Entwicklung dieser beiden Arten und der Gattung *Fagus* im eurasischen Raum darstellen und stützen uns dabei vor allem auf die Arbeit von Cardoni et al. [4] und der dort zitierten Literatur.

Die Untersuchungen von Cardoni et al. [4] und Jiang et al. [6] wurden möglich durch moderne Sequenzierungsverfahren für große Probenzahlen, dem sogenannten *next-generation sequencing* oder „NGS“. Cardoni et al. konzentrierten sich auf einen speziellen ▶ Genloкус, der bekannt ist für seine Fähigkeit intragenomische Variabilität zu konservieren: die Spacer der ▶ 5S rDNA (5S-IGS), nicht-kodierende Nukleotidsequenzen zwischen den 5S rRNA-Genen [9]. Jiang et al. „fischten“ aus dem Kerngenom 28 nukleäre Genregionen. Die Auswahl der Gene ist dabei zufällig: Computeralgorithmen filtern aus Tausenden von Gensnipseln mögliche ▶ Homologe, die dann gesammelt

ABB. 3 | EVOLUTION DES NUKLEÄREN GENPOOLS DER EURASISCHEN BUCHEN



Die farbigen Linien geben die jeweiligen evolutionären Gruppen innerhalb der gefundenen 5S-IGS-Sequenzvarianten an. Das Zustandekommen von drei unterschiedlichen, alten Linien mit verschiedenen Herkünften in *Fagus japonica* weist auf frühe Allopolyploidisierung hin. Das komplexe Muster in der *Fagus*-Kronengruppe ist das Resultat von Sortierung, Homogenisierung und primärem und sekundärem Genaustausch. Grafik nach [4].

und verglichen werden. Beide Datensätze zeigen einen hohen Vermischungsgrad und genetische Muster, die nur durch sekundären Kontakt und Genfluss zwischen Arten, d.h. Introgression und Hybridisierung, erklärt werden können.

Ein genetisches Potpourri

Einen Eindruck über die Verwandtschaft und Vernetzung des *sylvatica-crenata*-Komplexes gibt die Netzwerk-Ähnlichkeitsanalyse der gefundenen 5S-IGS-Varianten (Abbildung 1). In dem Genom der 5S-rRNA finden sich unterschiedliche genetische Abstammungslinien (phylogenetische Linie, engl. *lineages*). Die A- und B-Linien stellen die Haupttypen in *F. sylvatica-crenata* dar; I (Innengruppe), O (Außengruppe) und X (unbekannter Ursprung) zeigen die entsprechenden Varianten in der anderen untersuchten japanischen Art, *F. japonica*, einer weit entfernten Verwandten. Dabei bezeichnen die Linien phylogenetische Gruppen von Spacer-Varianten, die sich auf einen bestimmten Grundsequenztyp, dieselbe Ursequenz, zurückführen lassen. Alle untersuchten Arten zeigen eine Vermischung verschiedener Linien (Abbildung 2).

Die beiden japanischen Arten, *F. crenata* und *F. japonica*, gehören zwei unterschiedlichen evolutionären Linien (Untergattungen) an, die schon im späten Eozän, vor mindestens 43 Millionen Jahren (Ma = *Mega-annum*), getrennt waren. Im Netzwerk spiegelt sich dies durch hohe genetische Distanz wider. Die Japanbuche, *F. japonica* aus der informellen Untergattung Engleriana (China, Korea, Japan), ist aber keinesfalls homogen. Eine Linie, die „I-Lineage“ (I = *ingroup* - Innengruppe) ist deutlich ähnlicher dem *sylvatica-crenata*-Komplex als die „O-Lineage“ (O = *outgroup* - Außengruppe). Die dritte Linie, die „X-Lineage“ (X = unbekannt Quelle), führt ein Schattendasein neben den beiden Hauptvarianten (Abbildung 2). Daraus ergibt sich, dass schon der letzte gemeinsame Vorfahr beider Untergattungen, der LCA (engl.: *last common ancestor*) aller heutigen Buchen, das Produkt einer vernetzten Artbildung war (Hybridisierung mit Allopolyploidisierung). Auch *F. crenata* zeigt Reste einer zwischenartlichen Vermischung der Buchen Eurasiens, insbesondere mit den Rotbuchen im weiteren Sinne (*F. sylvatica* s. l.). Unter den europäischen Buchen ist die iranische Buche, die östliche *F. orientalis*, von den europäischen

ABB. 4 | „ARTKORALLE“ DER GATTUNG FAGUS



Kein Artbaum, sondern eine „Artkoralle“ beschreibt die Evolution der Buchen bis hin zu den heutigen Arten. Abk.: FCA = **first common ancestor** („früherster gemeinsamer Vorfahr“); LCA = **last common ancestor** („letzter gemeinsamer Vorfahr“); x = **zwischenartlicher Genfluss/Anastomosen (Introgression bzw. Hybridisierung)**. Grafik nach Data S1, Fig. S21 aus [4].

Buchen, *F. sylvatica* (s. str.) und der griechischen *F. orientalis* klar getrennt. In allen westeurasischen Buchen finden sich Varianten zweier Hauptlinien - „A-Lineage“, „B-Lineage“, allerdings in unterschiedlicher Ausprägung: In den europäischen Buchen dominieren B-Varianten über A-Varianten, während in den iranischen Buchen A- und B-Varianten gleichermaßen vertreten sind. Darüber hinaus nimmt der Anteil an spezifischen B-Varianten innerhalb der europäischen Buchen von Osten (griechische *F. orientalis*) nach Westen (griechische und italienische *F. sylvatica*) und Norden (deutsche *F. sylvatica*) zu (Abbildung 2).

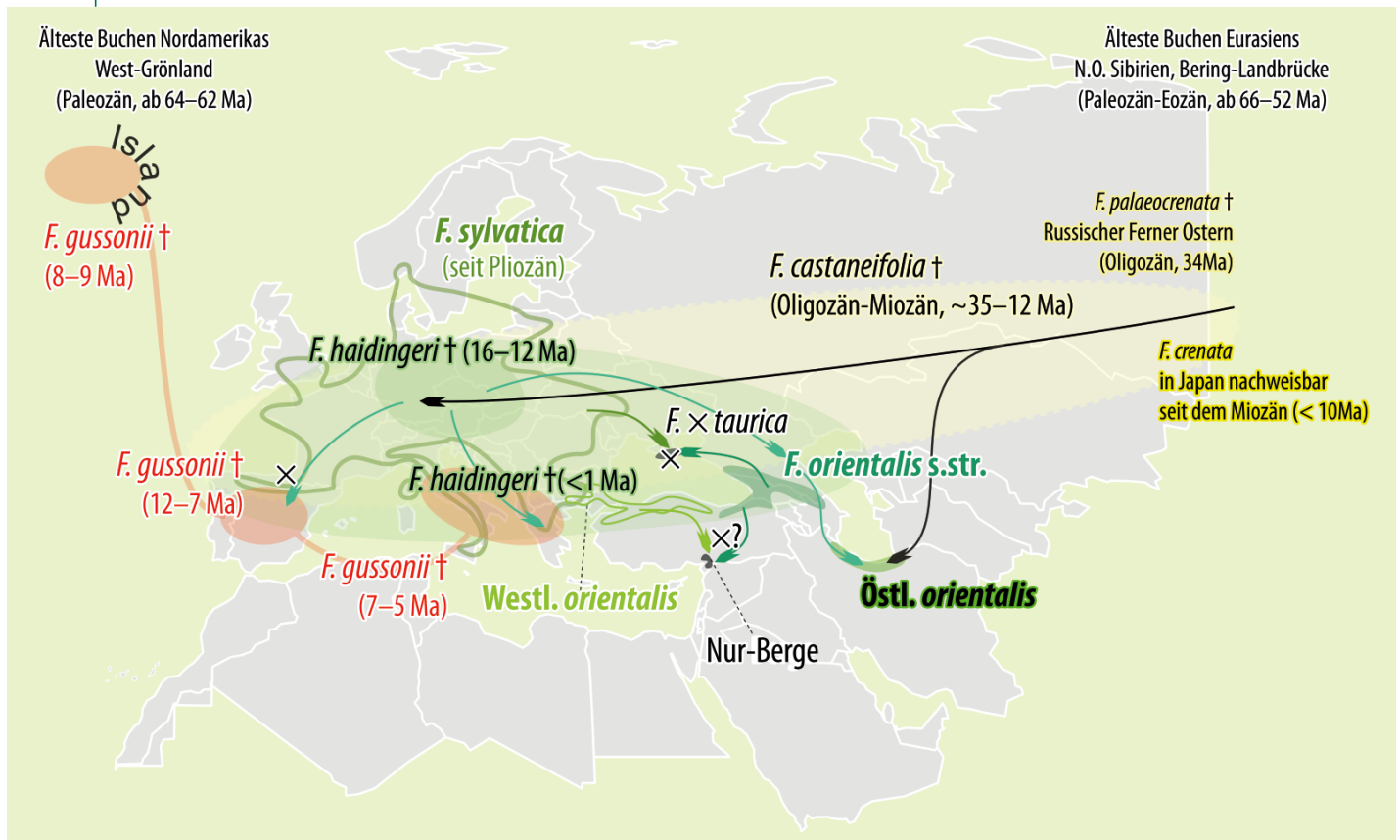
Polymorphe Anfänge

Unter Berücksichtigung anderer Evidenzen wie z. B. der historischen (fossilen) Verbreitung der Vorfahren heutiger Buchen lässt sich die Verteilung der verschiedenen genetischen Linien auf die unterschiedlichen Buchenarten aufzeigen (Abbildung 3). Dabei entspricht die Trennung der A-, B-, I-, O- und X-Linien Phasen, in denen genetische Drift durch Isolation und lokale Anpassung deutlich stärker gewesen sein müssen als der Genaustausch zwischen Popu-

lationen und Schwesterarten. Die Häufung verschiedenster Linien in einer Art bzw. Population kann nur durch eine vernetzte (retikulate) Evolution erklärt werden, in der die Hybridbildung eher die Regel als die Ausnahme ist. Die Vorfahren von *F. japonica* - und damit vermutlich der gesamten Untergattung Engleriana - waren ebenfalls polymorph, d. h. das Produkt hybrider, wahrscheinlich allopolyploider, Artbildung. Die Gendaten deuten an, dass einer der Engleriana-Vorfahren der Fagus-Linie entstammte (I-Lineage-Varianten). Die O-Lineage-artigen Reliktvarianten in allen Proben des *sylvatica-crenata*-Komplexes zeigen, dass es auch zu einem Genfluss zwischen den frühen Vertretern dieser beiden Untergattungen kam. Wenn auch heutzutage geographisch und morphologisch getrennt, haben diese Arten bis in die jüngste Vergangenheit genetisches Material ausgetauscht. Entsprechend schlecht lassen sich diese Arten durch bisher untersuchte Marker trennen (Abbildung 4).

Die Populationen des letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) des *sylvatica-crenata*-Komplexes finden sich vermutlich in *F. castaneifolia* - einer fossilen Art, die im Oligozän über weite Teile Eurasiens verbreitet war (Abbildung 5).

ABB. 5 | VERBREITUNG DER GATTUNG FAGUS



Rezente Verbreitung (nach [11]) der Gattung *Fagus* im westlichen Eurasien im direkten Vergleich zu den Vorläufern der heutigen Buchen [10, 12]. Gelbe bis grüne Farbtöne repräsentieren die evolutionäre Linie der Rotbuchen im weiteren Sinne (*F. sylvatica* s. l.). *Fagus gussonii* ist eine fossile Form, die den östlichsten Ausläufer der Neuweltbuchen (rote Farbe, vgl. Abbildung 4) repräsentiert. Die Krimbuchen, *F. x taurica*, sind möglicherweise hybriden Ursprungs, entstanden durch eiszeitlichen Kontakt zwischen europäischen *F. sylvatica* und den kaukasischen *F. orientalis* s. str. [15].

Bei einer Westostverbreitung von > 6000 km muss schon zur Zeit ihres Aufspaltens eine genetische Differenzierung vorhanden gewesen sein. Im westlichen Eurasien wird *F. castaneifolia* sukzessive durch einen neuen ▶ Phänotyp, *F. haidingeri*, ersetzt (Abbildung 6), zeitgleich zu *F. palaeocrenata* u. a. in Nordostasien [10]. Dies sind die direkten Vorfahren der modernen Arten *F. sylvatica*, westliche *F. orientalis*, östliche *F. orientalis* und *F. crenata*. Über die Nordatlantische Landbrücke (isländisch-mediterrane *F. gussonii*-Fossilien) gelangte neuweltliches Genmaterial in die *F. haidingeri*-Populationen [4]: Im Zuge ihrer Ausbreitung nach Südwesten übernahm *F. haidingeri* Teile der iberischen *F. gussonii*. Deren Reste, repräsentiert durch die isländischen Populationen, starben im Zuge der globalen Abkühlung am Ende des Miozäns (< 8 Ma) aus. Ihr genetisches Erbe überlebte in den direkten Vorfahren der europäischen Buchen. Währenddessen kam es in Ostasien zu Vermischungen zwischen den Vorläufern von *F. crenata* und den kontinental-asiatischen Arten. Auch der ausgeprägte Plastompolymorphismus in den Genomen der beiden heutigen japanischen Arten [11] deutet auf zahlreiche sekundäre Artkontakte in Nordost-

asien hin: Schon im Miozän waren die Buchenarten genetische Mosaik.

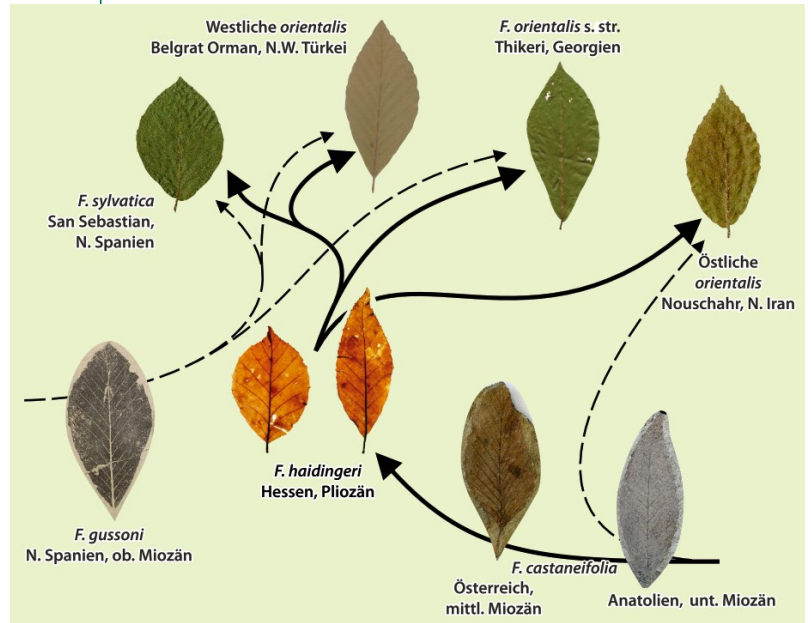
50 Millionen Jahre vernetzte Evolution

Die molekulare Datierung unter Berücksichtigung bekannter Fossilien [12] hat gezeigt, dass sich die Buchen bereits im Eozän, also vor ~ 50–45 Millionen Jahren, in drei Hauptlinien aufgeteilt hatten: die beiden (informellen) Untergattungen Engleriana und *Fagus* sowie die Trennung letzterer in Neuwelt- und Altweltbuchen. Morphologisch erkennbar wird die Untergattung Engleriana vor ca. 35 Millionen Jahren am Ende des Eozäns. Ab dem Oligozän ist Genfluss zwischen beiden Untergattungen unwahrscheinlich. Sie existieren sympatrisch in Nordostasien und lassen sich morphologisch klar trennen. Es gibt bis heute keine Anzeichen für Genaustausch (unter Verwendung spezifischer nuklearer Marker) zwischen Engleriana- und *Fagus*-Arten in China (*F. engleriana* ↔ *F. longipetiolata*, *F. lucida*, *F. pasbanica*) oder Japan (*F. japonica* ↔ *F. crenata*). Der Genfluss zwischen den nordostasiatischen und westeurasischen Populationen des *sylvatica-crenata*-Komplexes kam spätestens vor 15–10 Millionen

Jahren zum Erliegen, als Sibirien im Zuge der weiteren Anhebung der zentralasiatischen Gebirgsketten, insbesondere des Qinghai-Tibet-Plateaus, zu kalt und zu trocken wurde [13]. Die heutige iranische Population ist dabei dem genetischen Kerngebiet des *sylvatica-crenata*-LCAs am nächsten. *Fagus crenata* enthält kaum Reste der A-Linie, welche die iranischen Buchen (östliche *F. orientalis*) noch charakterisiert (Abbildung 2). Hinsichtlich des Bestrebens der Konvention zur Biologischen Vielfalt (CBD), die Artenvielfalt zu erhalten, ist es von Bedeutung zu erkennen, dass sich die iranische *F. orientalis* als das eigentliche europäische Naturerbe im *sylvatica-crenata*-Komplex erweist.

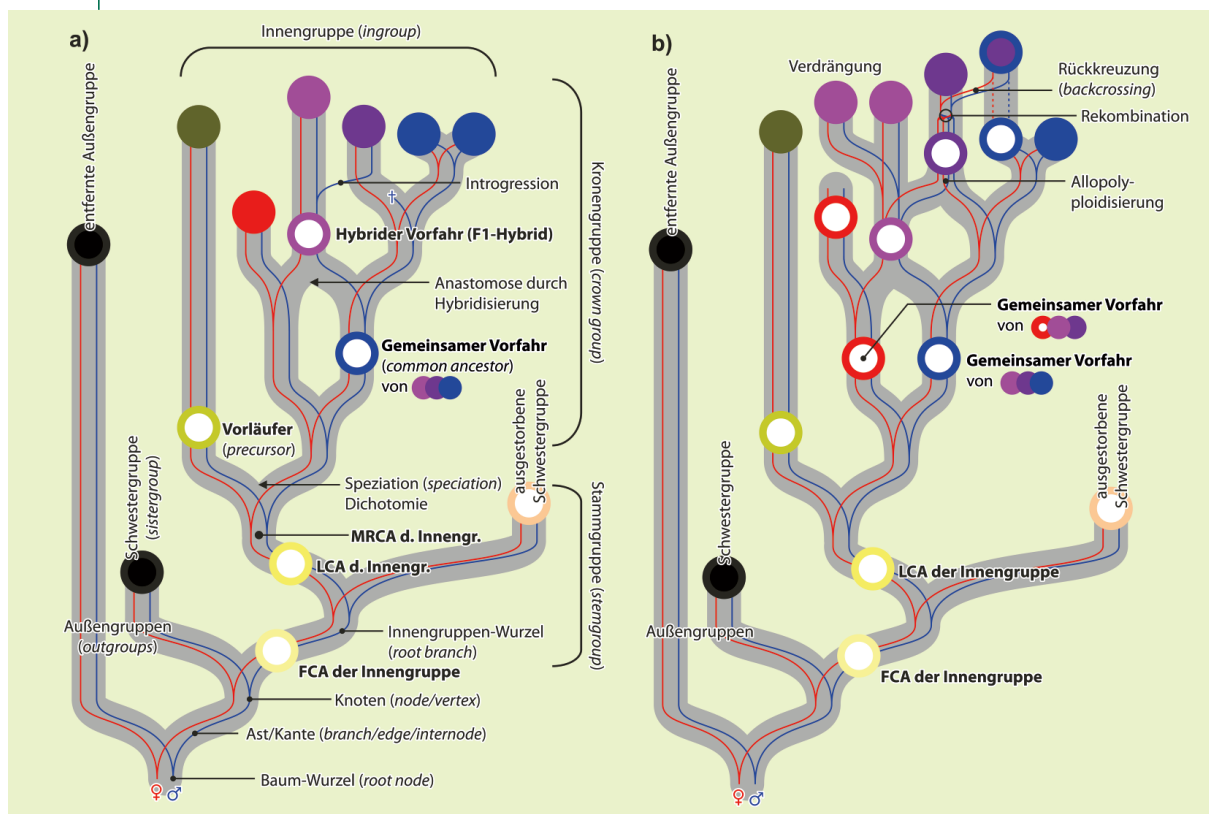
Die Dynamik der im westlichen Verbreitungsraum erfolgten Artbildungen kommt durch unterschiedliche A- und B-Sublinien in den Daten von Cardoni et al. [4], bzw. genetischem Polymorphismus in den Daten von Jiang et al. [6] zum Ausdruck (Abbildung 4). Dabei wurde der Genpool zunehmend fragmentiert: Es entstehen neue B-Typen, die nicht mehr zu den iranischen Populationen durchdringen. Interessant ist in dem Zusammenhang, dass noch im Pliozän bis Anfang des Pleistozäns Europas die morphologisch ursprünglicheren Eltern von *F. sylvatica* fossil gefunden wurden (*F. haidingeri*). Die Vorläuferart(en) treten zeitgleich mit modernen Formen

ABB. 6 EVOLUTION DER BLATTMORPHOLOGIEEN DER WESTEURASISCHEN BUCHEN SEIT DEM OLIGOZÄN



Die Pfeile geben die Abstammungsverhältnisse wieder unter Berücksichtigung der heutigen genetischen Differenzierungsmuster (vgl. Abbildung 5). Blattfotos zur Verfügung gestellt von Thomas Denk (Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm).

ABB. 7 DICHOTOME VERSUS VERNETZTE EVOLUTION



a) Hybridbildung ohne Heterosiseffekt. b) Hybridbildung mit Heterosiseffekten (hybrid vigor): Die Hybriden (lila) verdrängen oder übernehmen die Donorarten (rot, blau). Offene Kreise: ausgestorbene Arten/Organismen (inklusive Vorfahren), geschlossene Kreise: noch heute vorkommende Arten/Organismen.

(*F. sylvatica* sensu stricto) auf, die sie dann aber sukzessive ersetzt haben (Abbildung 5). Die Trennung *F. sylvatica* (s. str.) von der westlichen *F. orientalis* (S. O. Europa, N. W. Türkei) begann vor etwa 1–2 Ma [14].

Blickt man in die Zukunft, dann scheinen angesichts der globalen Erwärmung die Orientbuchen, die *orientalis*-Arten, größere Chancen auch in Mitteleuropa zu haben [16]. Sie könnten *F. sylvatica* kurzfristig ersetzen. Es gibt

GLOSSAR

5S rDNA: Die Gene der 5S rRNA, die 5S rDNA, sind wie die Gene der anderen ribosomalen Untereinheiten (18S, 5,8S und 25S oder 28S rRNA) im Kerngenom als Tandems kodiert; im Fall der Angiospermen und Wirbeltiere sind die (normalerweise identischen) Genkopien jeweils durch einen nicht-kodierenden Spacer getrennt (**5S-IGS** oder **5S-NTS**). Zur Genetik, Phylogenie, Sequenzvariabilität und Funktion der Kern-rDNA und ihrer Spacer siehe [9]. Bei der bisher einzigen untersuchten Buche konnten pro Chromosomensatz zwei paraloge (siehe homolog) 5S-Loci nachgewiesen werden [24].

Allopolyploidisierung: Bei Pflanzen weitverbreitete Form der hybriden Artbildung, bei der die Kerngenome der Mutterarten („Donoren“) fusioniert werden. Allopolyploide Arten (z. B. Tabak) tragen unterschiedliche Genkopien (Polymorphismus) der ursprünglichen Donoren weiter; allerdings können diese durch Genomreorganisation zumindest teilweise wieder verloren gehen (Abbildung 7b).

Art: Hier definiert als eine Gruppe von miteinander verwandten Individuen/Populationen, die durch morphologische und/oder genetische Merkmale charakterisiert ist [21, 22, (siehe auch Kasten „Artbildung“)].

Artstabilisierung: Ein bei Pflanzen häufig komplexer und unvollständiger Prozess, bei dem Genfluss für die Homogenisierung des Genpools einer Art und Gendrift in Kombination mit retikulärer Evolution für deren Heterogenisierung (Mosaik, Polymorphismus) sorgt.

Außengruppe und Innengruppe: In der Abstammungsforschung (Phylogenie) werden vor allem gewurzelte phylogenetische Bäume verwendet. Dabei wird die Wurzel des Innengruppenteilbaums meist durch Hinzunahme von einer (besser: vielen) Außengruppe (\pm verwandte Arten von Schwestergattungen etc.) in die phylogenetische Analyse definiert (siehe auch Abbildung 7).

Clade (engl.): In der phylogenetischen Baumanalyse allgemein die Bezeichnung für einen Teilbaum in einem gewurzelten Baum [18], definiert durch eine Kante (edge; Begriff aus der Graphentheorie) bzw. Ast (branch; Phylogenetik; Abbildung 7). Clades repräsentieren häufig, aber nicht immer, monophyletische (holophyletische) systematische Gruppen (auch: Kladen, engl. clades, in der biologischen Systematik).

dichotome Evolution (engl.: dichotomous evolution): die Aufspaltung einer Mutterart/-linie in zwei Tochterarten/-linien (Abbildung 7); Grundlage der meisten phylogenetischen Analysen (Phylogenetik). Siehe dazu auch vernetzte Evolution.

F1-Hybrid: Erste Generation der Bastardisierung (Hybridisierung) zweier Arten (Abbildung 7a). Bekannte Beispiele sind der Grolar-Bär, fertile F1-Hybride von Eisbär und Grizzly, zweier Bärenarten (Gattung *Ursus*) und das Maultier, F1-Hybride von Pferd und Esel (Gattung *Equus*), die sich nicht fortpflanzen können (infertil sind).

Gen austausch, primär \leftrightarrow sekundär: Neue Sequenzvarianten hochvariabler Genabschnitte werden primär zwischen benachbarten Populationen einer Art ausgetauscht bzw. während des

Aufspaltungsprozesses, der Artentstehung oder Artdivergenz. Kommen verwandte, bereits isolierte Arten durch (Wieder-) Ausbreitung in Kontakt, kann es zu **sekundärem** Genaustausch kommen (Hybridisierung, Introgression).

Gendrift (engl.: gene drift): Im speziellen, populationsgenetischen Sinn: die (zufällige) Änderung der Frequenzen von väterlichen und mütterlichen Genvarianten (Allelen) in Populationen. Im allgemeinen, phylogenetischen Kontext: die (zufällige) Anreicherung einzigartiger genetischer Merkmale innerhalb von Populationen, Arten, Artkomplexen und evolutionären Linien. Häufig eine Folge geographischer Isolation und geringer Populationsgröße.

Genfluss (engl.: gene flow): Genaustausch zwischen Populationen (Inzucht, engl. inbreeding), Arten und evolutionären Linien (Auskreuzung, engl. outbreeding; Introgression, Hybridisierung), z. B. durch Zu- oder Abwanderung von Individuen.

Genlokus (Mz.: **Loci**): Genort, die Position eines Genabschnitts auf einem Chromosom. Liegt ein Gen in verschiedenen Loci vor, spricht man von Paralogen. Abgesehen von wenigen Ausnahmen unterscheiden sich Paraloge in ihrer Funktion. Orthologe sind Gene desselben Lokus und gleicher Funktion (Homologe).

Genotyp: Im allgemeinen Sinn: die Gesamtheit der Gene (Genom) eines Individuums, beziehungsweise die Genome einer Art oder evolutionären Linie; in der Genetik: eine bestimmte Genomvariante, Genkombination.

Heterosis (hybrid vigor): bezeichnet die höhere Vitalität und Produktivität von heterozygoten und hybriden Organismen; verallgemeinert die höhere evolutive Fitness von hybriden Arten (Abbildung 7b), Ökotypen bzw. Populationen (z. B. [25]).

homolog (Gegensatz: **paralog**): In der Phylogenetik Gene, die von einem gemeinsamen Vorfahren (Ur-Gen) abstammen. In der Genetik Bezeichnung für Gene mit gleicher Funktion (vgl. Lokus).

Hybridisierung: In der Evolution Vermischung phylogenetischer Linien durch Kreuzung verschiedener Elternarten; Hybride (F1-Hybrid) bzw. Hybridarten sind häufig durch intermediäre Phänotypen und gemischte (väterliche plus mütterliche Allele) Genotypen (Allopolyploide) charakterisiert (Abbildung 7).

Introgression: Meist asymmetrischer Genfluss von einer Art in eine andere (Abbildung 7); Prozess in der vernetzten Evolution. Wie bei der Hybridisierung kann es zu intermediären Phänotypen und gemischten Genotypen kommen bzw. neuen Kombinationen von Geno- und Phänotypen.

Kladistik: Eine auf Willi Hennig zurückgehende und derzeit dominante philosophische Schule innerhalb der phylogenetischen Systematik, nach der nur solche Taxa valide sind und benannt werden dürfen, die sich auf einen einzigen, **exklusiven** Urahn (engl. inclusive (!) common ancestor) zurückführen lassen: die sogenannten Monophyla bzw. Holophyla (Kasten „Artkonzepte“).

kryptische Artbildung: Arten, die reproduktiv weitgehend isoliert und daher genetisch klar trennbar sind, aber denselben

bereits forstliche Anbauversuche, um den Erfolg der wärmeliebenderen und z. T. trockenresistenteren Orientbuchen zu testen. Käme aber eine neue Eiszeit, würde *F. sylvatica* vermutlich bis auf Reste auf dem (Südost-)

Balkan verschwinden bzw. mit den westlichen *F. orientalis* (wieder) verschmelzen. Als ursprünglichstes Relikt der Art (oder Arten), die einst im Oligozän-Miozän von Zentralasien ausgehend den gesamten Raum der Paratethys und

Phänotypen haben (Bsp. *Fagus hayatae* ↔ *F. pashanica*; *F. engleriana* ↔ *F. multinervis*, *Acer campestre*, *Feldahorn* ↔ *A. orthocampestre*, *kaukasischer Feldahorn*). Davon zu unterscheiden sind **pseudokryptische Arten**: Arten mit ähnlichen oder überlappenden Phänotypen, die an Hand genetischer Daten erkannt wurden (Bsp.: vier Giraffenarten, *F. sylvatica* ↔ westliche ↔ östliche *F. orientalis*).

LCA (engl.: last common ancestor): Wortwörtlich der in der Stammesgeschichte letzte gemeinsame Vorfahr (Stammart), aus der sich alle heutigen Arten einer Verwandtschaftsgruppe (phylogenetische Linie) entwickelt haben bzw. ableiten lassen (siehe auch Abbildung 7). Zeitlich nahe aber nicht gleichzusetzen mit dem **MRC**A (engl. most recent common ancestor), einem hypothetischen Konstrukt der phylogenetischen Baumanalyse. Das Gegenstück zum LCA ist der **FCA** (engl.: first common ancestor, dt. „erste gemeinsame Vorfahr“), der Urahn aller heutigen und ausgestorbener Arten einer Verwandtschaftsgruppe.

Ma (selten: **MA**): Vor allem in der Paläontologie und Stratigraphie verwendete Abkürzung für 1 Million (Mega-) Jahre (lat.: annum). Weitere gebräuchliche Abkürzungen sind **MYA** (auch: **MA**) für engl.: million years ago, vor x Millionen Jahren, im Gegensatz zu *myr/myrs* für engl.: million years, als Angabe für eine Zeitspanne. 1000 Jahre werden entsprechend als **ka** (kilo-annum) abgekürzt.

Monophylum: Auf Ernst Haeckel [26] zurückgehender Begriff für eine Gruppe von Organismen mit einem gemeinsamen Ursprung (engl.: common ancestry), d. h. Angehörige derselben phylogenetischen Linie. Im Gegensatz zu **Polyphylum**: Gruppe ähnlicher Organismen, die verschiedenen evolutionären Linien angehören. Im engeren Sinne (Kladistik) **Holophylum** [27], eine Gruppe von Organismen, die alle Nachfahren eines gemeinsamen Vorfahren umfassen; im Gegensatz zu **Paraphylum**: Gruppe von Organismen, die nur einen Teil der Nachfahren eines gemeinsamen Vorfahren umfassen. Ein clade in einem errechneten, gewurzelten phylogenetischen Baum ist häufig ein notwendiges (Kladistik), aber selten ein ausreichendes Kriterium für Holophylie.

Mosaik (engl.: mosaic, mosaicism): beschreibt in der Genetik und Phylogenetik einen speziellen Zustand des genetischen Polymorphismus, bei dem mehrere Gen- oder Stammeslinien in einem Organismus zusammenlaufen. Genetische Mosaik sind die natürliche Folge retikulater Evolution.

Phänotyp: das physische (anatomisch-morphologische) Erscheinungsbild eines Organismus, bis heute Grundlage der meisten akzeptierten Arten (Kasten „Artkonzepte“). Eine „gute“ Art zeichnet sich durch eine hohe Korrelation (Kohärenz) zwischen Phänotyp(en) und Genotyp(en) aus [21]. Bei Pflanzen ist der Phänotyp z. T. durch den Genotyp bedingt, z. T. durch Standort-/Umweltparameter (Stichwörter: Genexpression, Epigenetik). Lassen sich genetisch klar isolierte Arten phänotypisch nicht trennen, spricht man von kryptischen Arten.

Phylogenetik: Im 19. Jh. entstandene Teildisziplin der Biologie (u. a. Charles Darwin, Albert Gaudry, Franz Hilgendorf), die sich mit der Stammesgeschichte und damit mit der Entstehung und

Historie (Evolution) der Biodiversität befasst. Die Begriffe „Phylogenie“, „mono-“ und „polyphyletisch“ werden Ernst Haeckel zugeschrieben [26]. Häufig fälschlicherweise [18] gleichgesetzt mit der Kladistik, der dominierenden Schule innerhalb der phylogenetisch-biologischen Systematik der 2. Hälfte des 20. Jh. (Willi Hennig, Norman Platnick, Steve Farris).

phylogenetischer Baum: Das Standardmodell der Phylogenetik ist der **Artbaum** (engl.: species tree), bei dem es keine Anastomosen (Artverschmelzungen) oder Vernetzungen (Genfluss zwischen Arten) gibt (dichotome Evolution). Der erste bekannte phylogenetische (Art-)Baum findet sich in der Hilgendorfs Dissertation aus dem Jahr 1863. In derselben Arbeit konzeptualisierte Hilgendorf auch ein erstes phylogenetisches Netzwerk [28]. Der erste numerische (errechnete) phylogenetische Baum wurde 94 Jahre später von Charles Michener und Robert Sokal publiziert [29].

phylogenetische Linie (engl. lineage): In der Phylogenetik ein allgemein verwendeter Begriff für eine evolutionäre Verwandtschaftsgruppe (Arten, Gattungen, etc.; Gene und deren Sequenzvarianten), die sich auf einen gemeinsamen Vorfahren (engl. common ancestor) zurückführen lassen (Monophylum). In der Kladistik synonym mit **Klade** (engl. clade)/Holophylum bzw. eine Untereinheit davon.

phylogenetisches Netzwerk: Jeder phylogenetische Graph (Rekonstruktion), der Anastomosen und Vernetzungen zeigt; eine Verallgemeinerung des phylogenetischen Baums. Einfachste phylogenetische Netzwerke bestehen aus dichotomen Verzweigungen und Anastomosen, z. B. als Folge von Introgression und Hybridisierung (Abbildung 7). Die Metapher für das resultierende **Artnetzwerk** (engl.: species network) ist die **Koralle** (Stichwort: Coral of Life, https://en.wikipedia.org/wiki/Coral_of_Life).

Polymorphismus: In der Genetik der Überbegriff für jede Form genetischer Variation innerhalb eines Genoms, einer Population oder Art (Mosaik). Genetischer Polymorphismus ist die Grundlage für Heterosisseffekte.

sympatrisch: Im selben Gebiet vorkommende, in Kontakt stehende Arten sind sympatrisch. Bei Pflanzen kann Allopolyploidisierung infolge von Hybridisierung zur sympatrischen Artbildung führen genauso wie die zeitliche Verschiebung der Blüte bzw. des Pollenflugs. Demgegenüber steht die **allopatrische** Artbildung durch Gendrift infolge von geographischer und reproduktiver Isolation.

Teilbaum (engl. subtree): Teil eines Baumgraphen (Stichwort: Graphentheorie); in der Phylogenie definiert durch eine Kante (edge, internode) im phylogenetischen Baum. In gewurzelten phylogenetischen Bäumen synonym mit clade; die Innengruppe entspricht dem Teilbaum, der durch die Innengruppen-Wurzel definiert wird (Abbildung 7a).

vernetzte Evolution (engl.: reticulate evolution): inkludiert alle Mechanismen der nicht-dichotomen Artbildungs-/Evolutionenprozesse: Allopolyploidisierung, Hybridisierung, Introgression (Abbildung 7); vernetzte Evolution kann nur durch ein Artnetz-

WIE VIELE BUCHENARTEN GIBT ES WELTWEIT?

Betrachtet man eine Art als eine Gruppe von Populationen, die man als zusammengehörig erkennen und diagnostizieren kann [21], gibt es weltweit nicht nur 8, sondern bis zu 14 Buchenarten. Im Fall der westeurasischen Buchen (*F. sylvatica* i. w. S.) stellen die östlichen Vertreter, die iranische *F. orientalis*, eine eigenständige Art dar, die sich morphologisch und genetisch gut charakterisieren lässt (eine sogenannte „pseudo-kryptische“ Art, siehe ► kryptische Artbildung). Eine weitere Art sind wahrscheinlich die kaukasischen Buchen (*F. orientalis* s. str.), unter Umständen auch die Buchen der Nur-Berge in der Südosttürkei [15, 23]. Die westliche *F. orientalis* (N. O. Griechenland, S. O. Bulgarien, N. W. Türkei) kann sowohl als Unterart von *F. sylvatica* i. e. S. als auch als Schwesterart bezeichnet werden. Die mexikanischen Reliktbuchen, *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, stellen einen ähnlichen Grenzfall dar: Ihre einzigartige Blattmorphologie ist vermutlich durch Umweltfaktoren bedingt. Ihre Kerngenome inkludieren jedoch vor allem ursprüngliche Genvarianten, die in ihrer weitverbreiteten, nicht vom Aussterben bedrohten Schwester *F. grandifolia* (s. str.) verloren gegangen sind [4, 6]. Sollten die Populationen wieder in Kontakt kommen, würden sie höchstwahrscheinlich wieder zu einer homogenen Art werden. *Fagus hayatae* s. l. (inkl. subsp. *pashanica*) und *F. engleriana*-*multinervis* sind hingegen Beispiele für ► kryptische Artbildung: Die jeweils beiden, bisher rein geographisch definierten (Unter-)Arten sind genetisch klar getrennt, aber morphologisch nicht unterscheidbar. Beurteilt man das derzeitige Artkonzept der Buchen, wird ihre Artenvielfalt in Nordamerika vermutlich unterschätzt und im westlichen Eurasien ignoriert (Auftrennung von *F. sylvatica* und die unterschiedlichen Linien von *F. orientalis*), während in Ostasien die Arten biologische Einheiten unterschiedlichster Qualität darstellen. Interessant ist, dass alle bisher untersuchten Buchenarten eine generell höhere innerartliche Diversität zeigen als die meisten anderen Baumarten der temperaten Zone.

Europas besiedelt haben, stellen die iranischen und vermutlich auch die kaukasischen *F. orientalis*-Populationen die eigentliche Genressource dar.

Zusammenfassung

Die Buche (Gattung *Fagus*) ist einer der bekanntesten Laubbäume der nördlichen Hemisphäre. An Hand zahlreicher Fossilien lässt sich ihre Geschichte bis in die späte Kreide (~ 80 Millionen Jahre) zurückverfolgen. Wegen ihrer komplexen Genetik und der relativ wenigen akzeptierten Arten, ist sie von Stammbaumforschern weitgehend unbeachtet geblieben. Dabei ist sie ein Modell für die bei Pflanzen häufig zu beobachtende „vernetzte Evolution“. Arten entstehen und vergehen im Widerspiel von Genfluss und Gendrift. Dabei wird Genmaterial über die Artgrenzen hinweg ausgetauscht. Die heutigen Arten sind das Produkt einer dynamischen Vergangenheit, die von globalen Prozessen (Tektonik, Klimawechsel) beeinflusst wurde. In ihren Kerngenomen und Plastidengenomen tragen die heutigen Buchenarten zahlreiche Hinweise auf frühere zwischenartliche Kontakte (Hybridbildung). In diesem Artikel fassen wir die neusten

Erkenntnisse zur stark vernetzten Evolution der Buchenarten Europas und Asiens zusammen.

Summary

Beech trees – a Eurasian mosaic of species

Beech (genus Fagus) is one of the best-known deciduous trees in the northern hemisphere. On the basis of numerous fossils, its history can be traced back to the Late Cretaceous period (c. 80 million years ago). Possibly because of its complex genetics and only a few accepted species, it has remained largely unnoticed by systematists and phylogeneticists. At the same time however, it is the key model for reticulate evolution, a common phenomenon in plant speciation. Species emerge and disappear (become extinct) due to the interaction of gene flow and gene drift. In the course of this process, genetic material is exchanged between species. Current species are the product of a dynamic past which was influenced by global processes such as tectonics and climate change. As a result, the nuclear and plastid genomes of current beech species carry diverse traces of earlier interspecific contacts (hybridization). They are genetic mosaics reflecting the dynamic history of their genus. This article summarizes the newest insights into the complex, highly reticulate evolution of beech species in Europe and Asia.

Schlagworte

Artbildung, vernetzte Evolution, Windbestäubung

Literatur

- [1] J. Mallet (2008). Hybridization, ecological races, and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 363, 2971–2986.
- [2] R. A. Volkov et al. (2017). Evolutional dynamics of 45S and 5S ribosomal DNA in ancient allohexaploid *Atropa belladonna*. *BMC Plant Biol.* 17, Dok. Nr. 21 [E-Publ.].
- [3] Bundesanstalt für Naturschutz (2018). Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. *Naturschutz Biol. Vielfalt Heft 10, Band 7: 1–778.*
- [4] S. Cardoni et al. (2022). 5S-IGS rDNA in wind-pollinated trees (*Fagus* L.) encapsulates 55 million years of reticulate evolution and hybrid origins of modern species. *The Plant J.* 109: 909–926.
- [5] H. Zwander (1997). Untersuchungen zum Pollenflug in der freien Landschaft. *Carinthia II* 187, 423–445.
- [6] L. Jiang et al. (2021). Phylogeny and biogeography of *Fagus* (Fagaceae) based on 28 nuclear single/low-copy loci. *J. Syst. Evol. DOI:10.1111/jse.12695.*
- [7] A. L. Hipp et al. (2020). Genomic landscape of the global oak phylogeny. *New Phyt.* 226, 1198–1212.
- [8] T. Denk, B. Meller (2001) Systematic significance of the cupule/nut complex in living and fossil *Fagus*. *Int. J. Plant Sci.* 162, 869–897.
- [9] V. Hemleben et al. (2022). Personal perspectives on plant ribosomal RNA genes research: from precursor-rRNA to molecular evolution. *Front. Plant Sci.* 12, Dok. Nr. 3027 [E-Publ.].
- [10] T. Denk and G. W. Grimm (2009). The biogeographic history of beech trees. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 158, 83–100.
- [11] J. R. P. Worth et al. (2021). Chloroplast genome sequencing reveals complex patterns of ancient and recent chloroplast sharing in Japanese *Fagus*. *Präsentation. ResearchGate DOI:10.13140/RG.2.2.10679.24485.*
- [12] S. S. Renner et al. (2016). Species relationships and divergence times in beeches: New insights from the inclusion of 53 young and old fossils in a birth-death clock model. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 371, Dok. Nr. 20150135 [E-Publ.].

- [13] C. R. Scotese, A. J. Boucot, C. Xu (2014). Atlas of Phanerozoic climatic zones (Mollweide Projection), Volumes 1-6. PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS. PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- [14] D. Gömöry et al. (2018). Phylogeny of beech in western Eurasia as inferred by approximate Bayesian computation. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 87, Dok. Nr. 3582 [E-Publ.]
- [15] D. Gömöry, L. Paule (2010). Reticulate evolution patterns in western-Eurasian beeches. *Bot. Helv.* 120, 63–74.
- [16] D. Dagtekin et al. (2020). Past, present and future distributions of Oriental beech (*Fagus orientalis*) under climate change projections. *PLoS ONE* 15, Dok. Nr. e0242280 [E-Publ.].
- [17] E. Stackebrandt, B. M. Goebel (1994). Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 44, 846–849.
- [18] J. Felsenstein (2004). *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.
- [19] T. A. C. Reydon, W. Kunz (2019). Species as natural entities, instrumental units and ranked taxa: new perspectives on the grouping and ranking problems. *Biol. J. Linn. Soc.* 126, 623–636.
- [20] J. Mallet (2010). Why was Darwin's view of species rejected by twentieth century biologists? *Biol. Philos.* 25, 497–527.
- [21] J. Mallet (1995). A species definition for the Modern Synthesis. *Trends Ecol. Evol.* 10, 294–299.
- [22] J. Mallet (2001). The speciation revolution. *J. Evol. Biol.* 14, 887–888.
- [23] T. Denk (1999). The taxonomy of *Fagus* in western Eurasia, 1: *Fagus sylvatica* subsp. *orientalis* (= *F. orientalis*). *Feddes Repert.* 110, 177–200.
- [24] T. Ribeiro et al. (2011). Evolution of rDNA FISH patterns in the Fagaceae. *Tree Genet. Genomes* 7, 1113–1122.
- [25] B. M. Fitzpatrick, H. B. Shaffer (2007). Hybrid vigor between native and introduced salamanders raises new challenges for conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 15793–15798.
- [26] E. Haeckel (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reiner, Berlin.
- [27] P. D. Ashlock (1971). Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.* 20, 63–69.
- [28] D. A. Morrison (2016). Genealogies: pedigrees and phylogenies are reticulating networks not just divergent trees. *Evol. Biol.* 43, 456–473.
- [29] C. D. Michener, R. R. Sokal (1957). A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11, 130–162.

Internetanschriften

- Peter Stevens Angiosperm Phylogeny Website, eine umfassende Sammlung aller Forschung zur Evolution und Phylogenie der Blütenpflanzen (Angiospermen): <https://www.mobot.org/mobot/research/apweb/>
- Baum als graph-theoretisches Konzept: [https://de.wikipedia.org/wiki/Baum_\(Graphentheorie\)](https://de.wikipedia.org/wiki/Baum_(Graphentheorie))
- Christopher Earles The Gymnosperm Database, die Daten- und Wissensbank für Nadelbäume und andere Nacktsamer: <https://www.conifers.org/>
- Global Biodiversity Information Facility sammelt Standortdaten zu allen Pflanzen und Tieren: <https://www.gbif.org/>
- Genealogical World of Phylogenetic Networks, wissenschaftlicher Blog (derzeit inaktiv) initiiert von David Morrison rund um phylogenetische Netzwerke und Methoden inklusive ihrer Geschichte bis hin zu Charles Darwin: <https://phylonetworks.blogspot.com/>
- Tree of Life webpage, der Baum des Lebens basierend auf zahlreichen phylogenetischen (meist kladistischen) Baum-Analysen: <http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>

- Who is Who in Phylogenetic Networks von Phillipe Gambette und Mitarbeitern sammelt Literatur, Forschungsaktivitäten und Computer-Programme rund um das Thema phylogenetische Netzwerke: <https://phylnet.univ-mlv.fr/>
- Sämtliche in diesem Artikel verwendeten Fachbegriffe (siehe Glossar) und erwähnten Arten können auch auf der deutschen und englischen Wikipedia nachgeschlagen werden.
- Daten- und Bildzugang über figshare (wiederverwendbar über Creative Commons Lizenz CC-BY): <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.16803481> und <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.11603547>

Weitere Blogposts

Weiterführende Blogposts mit Schaubildern von G. Grimm (frei verwendbar unter CC-BY Lizenz) und D. Morrison zur Thematik

- The first Darwinian evolutionary tree: <https://phylonetworks.blogspot.com/2013/06/the-first-darwinian-evolutionary-tree.html>
- The challenging and puzzling ordinary beech – a (hi)story <https://researchinpeace.blogspot.com/2018/04/the-challenging-and-puzzling-ordinary.html>
- Cladistics vs Phylogenetics: What's the difference? <https://researchinpeace.blogspot.com/2018/11/cladistics-vs-phylogenetics-whats.html>
- Can we depict the evolution of highly conserved genes, such as the ribosomal RNA genes: <https://phylonetworks.blogspot.com/2019/02/can-we-depict-evolution-of-highly.html>
- A fully resolved, and perfectly misleading, species tree: <https://researchinpeace.blogspot.com/2021/09/a-fully-resolved-and-perfectly.html>
- Monophyletic species: <https://researchinpeace.blogspot.com/2021/12/monophyletic-species.html>

Verfasst von:



Prof. Dr. Dr. h. c. Ernst-Detlef Schulze studierte Forstwissenschaften und Biologie, arbeitete als Professor für Pflanzenökologie an der Uni Bayreuth, bevor er als Gründungsdirektor das Max-Planck-Institut für Biogeochemie in Jena aufbaute.



Guido Grimm studierte Chemie, Geologie und Biologie in Tübingen, wo er 2003 über phylogenetische Genetik in der Paläontologie promovierte. Danach forschte er in Tübingen (DFG-), Stockholm (VR-) und Wien (FWF-finanziert), bis er 2017 mangels langfristiger beruflicher Perspektiven aus der professionellen Wissenschaft ausschied. Homepage: www.palaeogrimm.org

Korrespondenz

Prof. Dr. Dr. h. c. Ernst-Detlef Schulze
Max Planck Institut für Biogeochemie
Postfach 100164
07701 Jena
E-Mail: dschulze@bgc-jena.mpg.de