

Vélemény, vita

TAXONÓMIA ÉS SZISZTEMATIKA – FOGALMAK, FORRÁSOK, FOLYAMATOK

TAXONOMY AND SYSTEMATICS: CONCEPTS, SOURCES, PROCESSES

Varga Zoltán

professor emeritus, a biológiai tudomány doktora
Debreceni Egyetem Természettudományi Kar, Evolúciós Állattani Tanszék
varga.zoltan@science.unideb.hu

ÖSSZEFOGLALÁS

Az egyedfözlötti rendszerekkel foglalkozó biológiai tudományterületeken az új, főképpen a molekuláris módszerek megjelenésével a korábban leíró-regisztráló (idiografikus) kutatások egyre inkább a hipotézisvizsgáló, prediktív (nomothetikus) tudomány irányába mozdultak el. Így van ez a taxonómia és szisztematika vonatkozásában is. Bár az evolúciós paradigma a múlt század derekától általánossá vált, a bioszisztematika ún. „darwini” forradalma csak fáziskéséssel jött létre: a morfológiai alapú jellegelmezés hennigi fogalomrendszerére alapozott filogenetikai módszer – módosulásokkal – meghatározóvá vált a molekuláris alapú rendszerezésben is. Ezáltal a taxonómiában is egyre általánosabbá vált a filogenetikai-hipotetikus kérdésfeltevés, és a taxonómiai fogalmak filogenetikai értelmű használata. Mindez a taxonómia és szisztematika szemléleti és módszertani közeledéséhez vezetett, olyannyira, hogy a taxonómia egyre inkább a szisztematika praktikus részévé, „nyelvévé” vált, a céljaikban és módszereikben fennálló különbségek ellenére. A biodiverzitás rohamos csökkenése miatt a taxonómiai és szisztematikai kutatások egyre sürgetőbbé váltak. Feladataik megoldásához nélkülözhetetlenek a nemzeti természettudományi gyűjtemények, anyagaik a biodiverzitási adatok felbecsülhetetlen forrásai. Ennek tulajdonítható, hogy Európa legtöbb országában ezek a nemzeti gyűjtemények egyben biodiverzitás-kutató központokká váltak. Sajnos, ebből a szempontból a Magyar Természettudományi Múzeum helyzete a legkevésbé sem kielégítő.

ABSTRACT

Due to the appearance of new, mostly molecular methods, the formerly descriptive, registering (idiographic) branches of supra-individual biology became increasingly hypothesis-testing, predictive (nomothetic). Such changes also have proceeded in the relation of the taxonomy and systematics. Despite the general acceptance of the evolutionary thinking from about the middle of the last century, the „Darwinian” revolution of the systematic biology have only proceeded with some time-lag. Although the Hennigian conceptual categories were originally elaborated

on morphological characters, they were also introduced – *mutatis mutandis* – into the molecular phylogenetics. These changes resulted in the advancing of the taxonomy and systematics. The taxonomy became more and more the practice, the „language” of the systematics, independently of the differences in their aims and methods. Considering the rapid decrease of the biodiversity the tasks of taxonomy and systematics are pressing. To these, the natural history collections provide inestimable record of biodiversity. Thus, several major European national collections are increasingly functioning as research centres of biodiversity. Concerning this the situation of the Hungarian Natural History Museum is rather insufficient.

Kulcsszavak: taxonómia, szisztematika, filogenetikus, biodiverzitás, populáció, idiografikus, nomothetikus, diverzitás

Keywords: taxonomy, systematics, phylogenetic, biodiversity, population, idiographic, nomothetic, diversity

BEVEZETÉS

Napjainkban, amikor mindenfelől a biológiai sokféleség olyan mértékű csökkenéséről kapjuk a jelzéseket, amely a nagy földtörténeti kipusztulásokhoz hasonlítható, ám összemérhetetlenül rövidebb idő alatt zajlik, sürgősen át kell gondolnunk, milyen eszközeink vannak annak feltárására és megértésére, talán a megmentésére is, valójában mi is ez az „*eltűnő sokféleség*” (vö. Juhász-Nagy, 1993). Thomas Kuhn (2000) szerint a természettudományokban paradigmaváltások zajlanak. Ezeket nagy felfedezésekhez köthetjük, ahogy ez például a fizika történetében világosan kirajzolódik, és ahogy – sejtetően – ma éppen ilyenek a küszöbén állunk. Az előbbiekből következik, hogy azokban a tudományokban is mély változások zajlanak, amelyek a biológiai sokféleség különböző szintjeinek a feltárásával foglalkoznak. Ám itt már nem az ismeretek bővülésével együtt járó specializációról van szó, hanem arról, hogy az új módszerek és szemléletmódok megjelenésével korábban távolinak tűnő kutatási területek kapcsolódnak össze. Vegyük példának a biológiai sokféleség földrajzi vetületével foglalkozó tudományt, az életföldrajzot, a *biogeográfiát*. Ezt korábban leíró-rendszerező, Juhász-Nagy Pál (a kantianus német filozófus, Wilhelm Windelbandtól kölcsönzött) szóhasználatával *idiografikus* tudománynak tekintették, amelynek a feladata hierarchikus felépítésű regionális rendszerek (flóra- és faunabirodalmak és alárendelt egységeik) létrehozása volt. Míg nem a századforduló előtti években megérkeztek a molekuláris módszerekkel dolgozó evolúciógenetikusok, akik feltárták, hogy a különböző fajok populációinak tér-idő dinamikájának hátterében milyen evolúciós változások, akár fajképződési folyamatok zajlanak. Mivel ezeknek a folyamatoknak a földtörténeti múlt és a jelen éghajlatváltozásaival való kapcsolatát is megértették, világossá vált, hogy nemcsak a múltbeli folyamatok közös min-

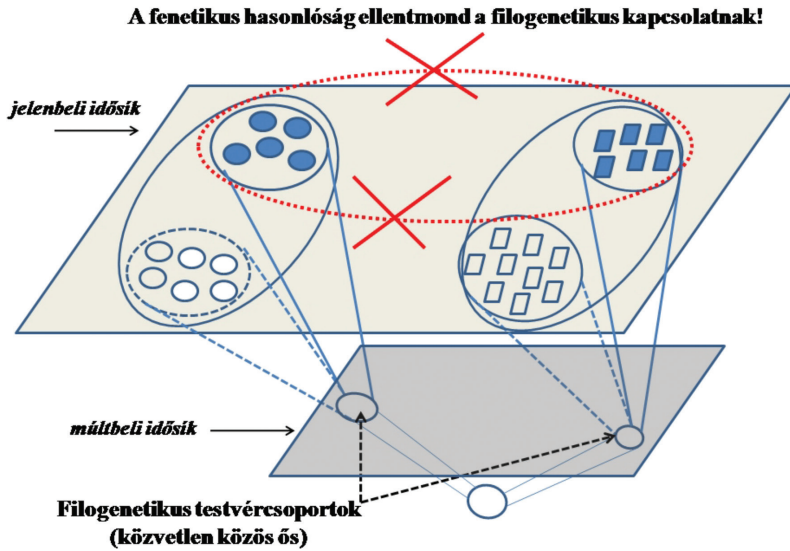
tázatait érthetjük meg, hanem a klímamodellekkel együtt a fajok elterjedésének változásait is megjósolhatjuk. Tehát tudományunk oknyomozóvá, egyúttal *prediktív*vé, az előbbi terminológiát folytatva *nomothetikussá* („törvényalkotóvá”) vált, ahogy ezt egy rendes természettudománytól el is várhatjuk.

BIOSZISZTEMATIKA: EVOLÚCIÓS SZEMLÉLET, FILOGENETIKUS MÓDSZER

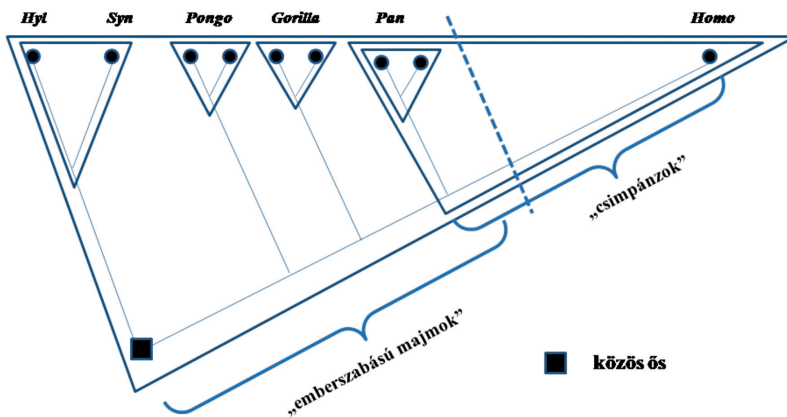
Miért lenne ez másként az élőlények sokféleségét leíró, megnevező, rendszerező és értelmező tudományban, a *bioszisztematikában*? A linnéi korszak paradigmája még az *esszenciális* jellegek alapján jellemzett és elkülönített (*diagnosis!*) fajok állandósága volt, ennek arisztotelészi logikáját örököltük meg a fajleírás és -megnevezés szabályrendszerében (lásd: *genus proximum* és *differentia specifica*). Jórészt annak köszönhetően, hogy még ma is szinte áttekinthetetlenül nagy az ismeretlen, illetve tudományosan leíratlan fajok száma, ez az egyszerű nevezék-tani apparátus a szemléletmód gyökeres változása és a kutatási módszerek rohamos fejlődése ellenére megmaradt: továbbra is „*Homo sapiens*” vagyunk, a barna medve pedig *Ursus arctos* (vagyis medve-medve latin-görögül). A helyzetet bonyolítja azonban az, hogy az evolúciós paradigma általánossá válása önmagában még nem tette nyilvánvalóvá, hogyan történjék a következő folyamat: a leírt fajok rendszerezése – a *szisztematizálás*, bár ennek első lépése az arisztotelészi logikából következően adott volt: az adott fajt egyben valamelyik *genusba* (nemzetségbe) is be kellett sorolni, és így tovább. Amivel egyúttal azt is állítottuk, pontosabban *feltételeztük*, hogy a szóban forgó faj mely további fajokkal hozható közelebbi – itt még ne mondjunk többet! – rokonságba. Nem nehéz belátni, hogy itt kapcsolódik be a folyamatba az *evolúciós szemlélet* és a *filogenetikus módszer*.

Nyilván indokolnom kell, miért így különböztetem meg ezeket. Az első körülmény az időbeli sorrend: a fentiek *nem egyszerre* és *nem együtt* jelennek meg. Először a *New Systematics* (Huxley, 1940) bontott zászlót, amely szemléletet adott, a *populációs szemléletet*. Eszerint a fajok meghatározott kritériumok alapján összetartozó („specifikált”) *populációk*, és amelyek adott kritériumok szerint el is különülnek más fajoktól mint populációktól. Ebből viszont az is következik, hogy mivel az elkülönülés *folyamat*, az így szétváló csoportokra létrehozott és megnevezett egységek, a *taxonok*, *dinamikus folyamatok* adott időbeli keresztmetszetben létező stádiumainak *statikus keretekben* való rögzítését jelentik (*1. ábra*). Látható tehát, hogy bár szemléletünk *evolúciós* és rendszerezésünk *hierarchikus*, eddig mindez leképezhető két dimenzióban. Ekkor az evolúciós szemléletben még együttesen érvényesül az ősköztől való leszármazás gondolata, és a tőlük való eltérések létrejöttének felismerése, a fosszilis leletek, illetve a ma élő fajok sajátosságai alapján. Evidenciává válik, hogy az embernek és az emberszabású majmoknak közös őseik voltak, de ezzel együtt él az a felfogás is, hogy az egyik,

bizonyos fajokat összefoglaló kategória az *emberszabású majmok*, és ettől elkülönül, mint önálló faji egység, az *ember*. És ez mindaddig nem is okoz problémát, amíg a folyamat időbeli dimenzióját nem kezdjük el vizsgálni.



1. ábra. A fajok dinamikus folyamatok adott időbeli keresztmetszetben létező stádiumai



Hasonlóság szerint: [(1 + 2) + (3 + 4) + (5 + 6) + (7 + 8)] + 9

Eredet szerint: {(1 + 2) + (3 + 4) + (5 + 6) + [(7 + 8) + 9]}

2. ábra. Beágyazottan hierarchikus monofiletikus csoportok a hominoid filogenetikai ág (kládusz) fejlődéstörténetében

Ehhez pedig nélkülözhetetlen a folyamat harmadik, *időbeli dimenziójának* a feltárásához szükséges módszer. Ennek az algoritmusa a *filogenetika* fogalomrendszeréből következik, ahogy ezt a korábbi egyszerű ábrán szemléltethetjük (2. ábra). Döntésünk eltérő lesz aszerint, bár mindkét esetben feltételezzük a (valamikor) közös ősből való leszármazást, hogy a két lehetőség közül melyiket választjuk: a *változás mértékét* tekintjük mérvadónak, vagy pedig a filogenetikai szétválások időrendjét, a *közvetlen közös őstől* való leszármazást. Előbbi esetben a két csimpánzfaj a gorillákkal (két faj), orangutánokkal (három faj) és a gibbonokkal (tizenkilenc faj) együtt „emberszabású majom”, ha viszont a közvetlen közös őst vesszük alapul, akkor (a kihalt fajokat nem számítva) a legközelebbi rokonaink a csimpánz(ok). Filogenetikai értelemben tehát az ember a „harmadik csimpánz” (Diamond, 2002). A többlépcsős leszármazási viszonyokat legegyszerűbben decimális számozással fejezhetjük ki (*kládusz* = filogenetikai ág):

- | | | | |
|----------|-----------------------------|--------------|-------------------------|
| 1. | Hominoidea | | |
| 1.1. | Hylobatidae | 1.2.2. | Homininae |
| 1.1.1. | <i>Hylobates</i> kládusz | 1.2.2.1. | <i>Gorilla</i> |
| 1.1.1.1. | <i>Hoolock</i> (2 faj) | 1.2.2.1.1. | <i>Gorilla gorilla</i> |
| 1.1.1.2. | <i>Hylobates</i> (9 faj) | 1.2.2.1.2. | <i>Gorilla beringei</i> |
| 1.1.2. | <i>Synphalangus</i> kládusz | 1.2.2.2. | <i>Homo</i> |
| 1.1.2.1. | <i>Synphalangus</i> (1 faj) | 1.2.2.2.1. | <i>Pan</i> kládusz |
| 1.1.2.2. | <i>Nomascus</i> (7 faj) | 1.2.2.2.1.1. | <i>Pan satyrus</i> |
| 1.2. | Hominidae | 1.2.2.2.1.2. | <i>Pan paniscus</i> |
| 1.2.1. | Ponginae | 1.2.2.2.2. | <i>Homo</i> kládusz |
| 1.2.1.1. | <i>Pongo abelii</i> | 1.2.2.2.2.1. | <i>Homo sapiens</i> |
| 1.2.1.2. | <i>Pongo pygmaeus</i> | | |
| 1.2.1.3. | <i>Pongo tapanuliensis</i> | | |

Teljesen hasonló a helyzet a „hüllők” és a madarak vonatkozásában. A fosszilis bizonyítékok alapján egyértelmű, hogy a madarak a két lábon járó, tollas, fészekrakó, ún. *theropod* (a madarakhoz hasonlóan négyujjú hátsó lábú) dinoszauruszok leszármazottai. A madarak bármennyire is változatosak, és számos csoportra (hagyományosan: rendekre és családokra) tagolódnak, filogenetikai értelemben a *theropod* dinoszauruszokba „beágyazottak”. Lényegében megdőlt tehát a megszokott „hüllők-madarak” megkülönböztetés. Más szóval a *theropod* dinoszauruszok nagy filogenetikai ága, *kládusza* a madarak nélkül „csonka” (*parafiletikus*), és csak a madarakkal együtt válik filogenetikailag teljessé (*holofiletikussá*). A különbség csupán az, hogy míg a hominid főemlősök fenti filogenetikai tagolódását a morfológiai (csonttani!) jellegek mellett a kromoszomális és molekuláris (a teljes, lásd: *Homo*, vagy csaknem teljes genomra kiterjedő) bizonyítékok is támogatják, addig a *theropod* dinoszauruszok esetében ez utóbbi jellegek nem állnak rendelkezésünkre, így fejlődéstörténetüket a recens anyag mellett a fosszilis, főleg csonttani leletekre alapozva rekonstruálhatjuk.

TAXONÓMIA ÉS SZISZTEMATIKA

Ezek után jogos a kérdés: mi köze mindennek a taxonómia és a szisztematika viszonyához? Nem is kevés! A *New Systematics* időszakában, a múlt század 40-es éveitől, a leíró-megnevező-rendszerező taxonómia mögött már jelen volt az evolúciós háttér, de eleinte még egyértelmű fogalomrendszer és módszer nélkül. Ezáltal a kodifikált eszközrendszerű taxonómia valóban elég élesen elkülönült a szisztematikától, hiszen a szisztematika, egyrészt az axiomatizált, „megismételhető” metodika nélkül, másrészt a molekuláris „kemény” bizonyítékok híján továbbra is erősen hipotetikus maradt. Mivel emiatt a legkülönbözőbb részterületekről gyűjtött tényekre mint „az evolúció bizonyítékaira” támaszkodhatott, ahogy ezt sok tankönyvben ma is látjuk, ezért egyrészt induktív alapon általánosító volt, másrészt pedig eléggé „parttalanak” is bizonyult, ahogy az ún. „evolúciós szisztematika” több vezető alakjának gyakran idézett megnyilvánulásából leszűrhetjük (például a szisztematika mint a biológia „fókuszpontja”, vö. Huxley, 1940; illetve Simpson, 1961: „Systematics is the science that deals with the organization, history, and evolution of life”).

Mivel a taxonómia újabb módszereinek (például: molekuláris genetikai módszerek, pásztázó elektronmikroszkópia, geometriai morfometria) egyre általánosabbá válása az egyes taxonok fejlődéstörténetének pontosabb feltárását tette lehetővé, ezért a taxonómiai vizsgálatokban is egyre általánosabbá vált a filogenetikai-hipotetikus kérdésfeltevés, sőt a taxonómiai fogalmak (például faj- és fajfeletti kategóriák) filogenetikai értelmű használata is. Gyakran beszélnek például molekuláris taxonómiáról, amikor egy-egy *standardizált molekuláris jelleg* (például a bárkód, a COI mitokondriális gén adott szakasza) mint *diagnosztikus bélyeg* szerepel. Ami csak akkor válik naiv tévedéssé, amikor a bárkód-nukleotidszekvencia alapján szerkesztett hasonlósági fát egyúttal törzsfának is tekintik. Mi sem természetesebb, mint hogy – a Hennig és követői által – a jellegek elemzésére kidolgozott filogenetikai fogalomrendszernek, illetve a molekuláris filogenetika erre alapozott fogalomrendszerének (például *ortológ* és *paralóg* gének) az általános használata viszont a szisztematika fogalmát is pontosabban körülhatároltá tette.

Ettől persze a szisztematika mint kutatási terület nem vált *azonossá* a taxonómiával, hanem egyre inkább *a taxonómia vált a szisztematika részévé*, ahogy ezt Michael J. Novacek (1998) megfogalmazta: „A taxonómia az élőlények leírásának és megnevezésének a gyakorlata és olyan osztályozása, amely a rokonsági viszonyokat tükrözi. *Ez a szisztematika nyelve*; a szisztematika része, nem a szisztematika egésze”. A szisztematika pedig, ahogy már a 90-es években megállapították (De Queiroz, 1998), szinte „darwini” forradalmon ment keresztül. Azzal, hogy a genom egyre nagyobb szakaszai, s nemcsak a mitokondriális genom, hanem egyre teljesebben a nukleáris gének is ismertté válnak, egyre megbízhatóbban

válik megrajzolhatóvá az „élet fája”, és a törzsfajlódás kutatását egyre erősödő bioinformatikai háttér is segíti.

Ebből a tendenciából adódnak kedvező és kedvezőtlen fejlemények egyaránt. A taxonómiát és a szisztematikát nyilvánvalóan megkülönböztetik egymástól az eltérő célok és a jelentősen eltérő módszerek is. A taxonómia alapfeladata a fajok minél pontosabb diagnosztizálása, leírása és a nevezéktani szabályok szerinti megnevezése. Ennek lehetőleg *revíziós munka* keretében, a már leírt fajok lehető teljességének ismeretében kell történnie, a „spanyolviasz”-taxonok újraleírásának és a szinonim nevek létrehozásának elkerülése érdekében. Ehhez pedig a taxonómusnak részletekbe menően ismernie kell a vizsgált élőlénycsoportot, ismernie kell a jelentős gyűjtemények anyagát, ezek közül is kiemelten azokat, amelyek az általa vizsgált csoport fajainak elsődleges típuspéldányait, „etalonjait” őrzik. Az alapos fajismeret mellett korszerű módszertani felkészültséggel is rendelkeznie kell. Ezért is van az, hogy egy kompetens taxonómus kiképzése rendszerint jóval meghaladja egy PhD vagy posztdoktori ösztöndíj időkeretét.

Némileg más a helyzet a szisztematikai munka esetében, amelynek az alapvető célja az adott élőlénycsoport fejlődéstörténeti viszonyainak tisztázása és filogenetikus rendszerének létrehozása. Bár az lenne az alapvető kíváncsi, hogy aki filogenetikus szisztematikai munkát végez, a széles alapozású evolúciobiológiai tudása mellett tisztában legyen legalábbis az általa intenzíven vizsgált élőlénycsoport taxonómiájával is. Ez garantálhatja ugyanis azt, hogy az egyre duzzadó molekuláris adatbázisokba taxonómiailag helyesen diagnosztizált fajok adatai kerüljenek. Ez azonban – csoportja válogatja – nem mindig van így, hiszen a ma már zömmel molekuláris adatokkal és számítógépes programokkal dolgozó filogenetikusok nem szükségképp rendelkeznek egyúttal taxonómiai tapasztalati ismeretekkel is (Wägele, 2005). Ezért is volna szükséges, hogy a taxonómiai-szisztematikai munka is egyre inkább csapatmunkává váljék, és ezáltal a taxonómia eszköztára hatékonyabban szolgálja a modern filogenetikai-szisztematikai kutatásokat, *feleslegessé téve a taxonómia és szisztematika éles megkülönböztetésével kapcsolatos korábbi, zömmel formális vitákat.*

ZÁRÓ GONDOLATOK

A biológiai sokféleség rohamos csökkenése nem új keletű felismerés. Legfeljebb az a vita tárgya, hogy mikor kezdődött. Nagyobb figyelem viszont inkább csak újabban terelődött rá azáltal, hogy az „iparosodott” mezőgazdaságú országokból egyre inkább eltűnnek a vetőmag-, a méz- és gyümölcstermelés számára nélkülözhetetlen virágmegporzó, az ún. ökoszisztéma-szolgáltatásokat végző rovarok (Potts et al., 2010; Hallmann et al., 2017). Önkéntelenül eszünkbe juthat a filozófus Karl Poppernek (1972!) az evolúciós ismeretelmélet kapcsán megfogalmazott

intelme: „Az a filozófia legnagyobb botránya, hogy míg körülöttünk a természet – és nemcsak az – tönkremegy, a filozófusok továbbra is arról beszélnek – hol értelmesen, hol kevésbé –, hogy ez a világ egyáltalán létezik-e.”

A taxonómiai-szisztematikai kutatómunka jelenleg egyre inkább múzeumi tevékenységgé válik, és kiszorul a felsőoktatási intézményekből, holott az egyre rohamosabban „eltűnő” biodiverzitás feltárása és megvédése megfelelően képzett tudományos kutatói utánpótlást igényel. Ennek a feladatnak a fontossága különösen azóta került a nemzetközi figyelem középpontjába, mióta a tudományos gyűjteményekben őrzött anyagokon végzett molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján rájöttek arra, hogy ezek a természettudományos (botanikai, zoológiai és őslénytani) gyűjtemények milyen hatalmas és pótolhatatlan értéket jelentenek az egyre sürgősebbé váló kutatások számára (lásd Novacek–Goldberg, 2013; Holmes et al., 2016). Kitűnt, hogy a különböző időszakokban gyűjtött és megőrzött anyagokon végzett morfológiai és molekuláris vizsgálatok a különböző fajok népségeiben végbement fenotipikus és genotipikus változások feltárásával mintegy „ablakot nyitnak” az evolúciós változásokra. Ezek a kutatások, amelyek gyakran mára már kihalt népségek egyedein folynak, nemcsak azért különösen jelentősek, mert olyan folyamatokat tesznek megismerhetőkké, ahol „nem voltunk jelen”, hanem azért is, mert jelezhetik, sőt előre is jelzik bizonyos fajok népségeinek sebezhetőségét, kipusztulástól veszélyeztetettségét, ezáltal közvetlenül is szolgálhatnak gyakorlati védelmi programokat.

Ha körülnézünk Európában, azt látjuk, hogy az idézett felismeréseknek már sokféle vannak tudománytámogatási és -szervezési következményei is. Ma már egyben *biodiverzitás-kutató központ* is a Museum of Natural History, London, a Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, a Naturhistorisches Museum, Berlin, a Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main (logója: *the World of Biodiversity*), a leideni Naturalis, és ezzel együtt vagy nagy kutatóintézetekhez (Frankfurt) vagy kutatóegyetemekhez (például: Stockholm, Berlin, Bonn, München, Leiden stb.) tartoznak. Ezekhez képest a hazai helyzet kirívóan mostoha, de ez egy következő írás tárgya lehet.

IRODALOM

- De Queiroz, K. (1988): Systematics and the Darwinian Revolution. *Philosophy of Science*, 55, 238–259.
- Diamond, J. (2002): *A harmadik csimpánz felemelkedése és bukása*. Budapest: Typotex Könyvkiadó
- Hallmann, C. A. – Sorg, M. – Jongejans, E. et al. (2017): More than 75 Percent Decline over 27 Years in Total Flying Insect Biomass in Protected Areas. *PLoS ONE*, 12, 10, 1–21. DOI: 10.1371/journal.pone.0185809, <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0185809>

- Holmes, M. W. – Hammond, T. T. – Wogan, G. O. U. et al. (2016): Natural History Collections as Windows on Evolutionary Processes. *Molecular Ecology*, 25, 864–881. DOI: 10.1111/mec.13529, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4755843/>
- Huxley, J. A. (ed.) (1940): *The New Systematics*. Oxford: Clarendon Press
- Juhász-Nagy P. (1993): *Az eltűnő sokféleség*. Budapest: Scientia Kiadó
- Kuhn, T. S. (2000): *A tudományos forradalmak szerkezete*. Budapest: Osiris Kiadó
- Novacek, M. J. (1998): ‘*Mapping the Ebb and Flow of Life*’. Presentation, The American Museum of Natural History. Előadás
- Novacek, M. J. – Goldberg, S. L. (2013): The Role of Museums and Institutions in Biodiversity Science and Education. In: Levin, S. A. (ed.): *Encyclopedia of Biodiversity* (2nd ed.) Vol. 5, 404–420. Waltham, MA: Academic Press, <https://www.researchgate.net/publication/255982249>
- Popper, K. (1972): *Objective Knowledge. An Evolutionary Approach*. Oxford: Clarendon Press
- Potts, S. G. – Biesmeyer, J. C. – Kremen, C. et al. (2010): Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 6, 345–353. DOI: 10.1016/j.tree.2010.01.007, https://www.researchgate.net/publication/41621021_Global_pollinator_declines_Trends_impacts_and_drivers
- Simpson, G. G. (1961): *Principles of Animal Taxonomy*. New York–London: Columbia University Press
- Wägele, H.-J. (2005): *Foundations of Phylogenetic Systematics*. (2nd ed.) München: Verl. F. Pfeil