

Die Phylogenetische Systematik (Das Prinzip von HENNIG)

=====

Mit 83 Abbildungen

ULRICH WIRTH, Freiburg i.Br.

1	DAS PRINZIP VON HENNIG	
1.1	Grundvoraussetzungen	7
1.2	Die drei Arbeitsschritte der Phylogenetischen Systematik	8
2	DIE REKONSTRUKTION DER PHYLOGENESE: A L L G E M E I N E S	
2.1	Warum sollen Apomorphien von Plesiomorphien unterschieden werden?	11
2.2	Wie kann man Apomorphien von Plesiomorphien unterscheiden?	12
2.3	Warum ist ein Merkmals-Zustand stets nur r e l a t i v apomorph?	13
2.4	Warum muß zwischen apomorph und synapomorph unterschieden werden?	14
2.5	Wird ein Kladogramm voraussetzungsfrei konstruiert?	15
2.6	Bringt die Kladistik stets widerspruchsfreie Ergebnisse?	16
2.7	Vergleich mit der Numerischen Systematik	17
3	DIE REKONSTRUKTION DER PHYLOGENESE: P R A K T I S C H E S	
3.1	Die ersten Schritte bei der Aufstellung eines Kladogrammes	18
3.2	Wie viele Synapomorphien sind notwendig?	18
3.3	Was soll links, was soll rechts im Kladogramm stehen?	19
3.4	Die Erstellung eines Kladogrammes für eine Schnecken-Familie	19
3.5	Sind im Kladogramm nur Dichotomien erlaubt?	22
3.6	Vorschlag für die Gestaltung eines informationsreichen Kladogrammes	22
3.7	Beschränkte Verwendbarkeit einer Synapomorphie bei Merkmals-Ausfall	25
4	FOSSILIEN, KLADOGRAMM / STAMMBAUM / PHYLOGRAMM; KLASSIFIKATION	
4.1	Berücksichtigung von Fossilien	26
4.2	Stammgruppen	28
4.3	Kladogramm, Stammbaum, Dendrogramm	28
4.4	Das Problem der "fortlebenden Stammart"	30
4.5	Phylogramm	31
4.6	Die Umsetzung des Kladogrammes in eine Klassifikation	32
5	SCHLUSS-BEMERKUNG	34

Der Entomologe Prof.Dr.Willi HENNIG (1913-1976) entwickelte die phylogenetische Systematik, oft auch konsequent-phylogenetische Systematik, Kladistik oder HENNIG-Methodik genannt. Im Gegensatz zu den Entomologen haben die mitteleuropäischen Malakozoologen diese Methode bisher bei Revisionen von Gattungen und Familien kaum benutzt (Ausnahmen vgl. Beiträge GITTENBERGER, MEIER-BROOK und WILLMANN auf diesem Workshop). Im Archiv für Molluskenskunde ist wohl noch kein Kladogramm (Stammbaumschema im Sinne der Kladistik) veröffentlicht worden. Deshalb soll hier die phylogenetische Systematik vorgestellt werden; dabei wird die Veranschaulichung mit Beispielen bevorzugt gegenüber der abstrakten Erklärung.

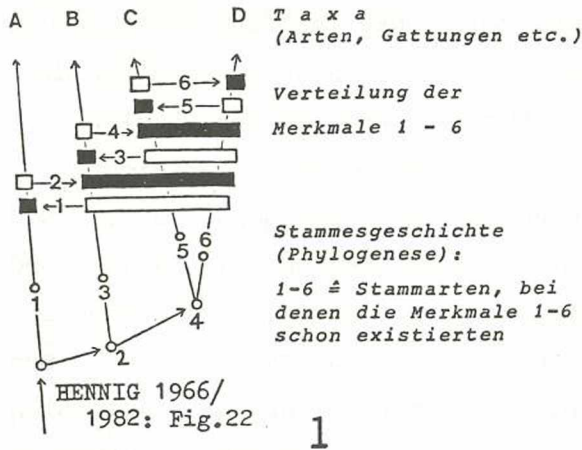
Leicht zugängliche Einführungen sind die von HENNIG selbst (Taschenbuch der Zoologie, 4.Aufl., 1979: 13-26) und von GRUNER in KAESTNER (Lehrbuch der Speziellen Zoologie, 4.Aufl., 1980: 44-55); sogar in einem Buch für die Oberstufe der Gymnasien wird die phylogenetische Systematik vorgestellt: KULL (1977/8: 243-248). Auch sei verwiesen auf die im Literaturverzeichnis genannten Arbeiten von HENNIG, HENNIG & SCHLEE, SCHLEE (besonders 1981), KÖNIGSMANN, KRAUS und PETERS & KLAUSNITZER, außerdem auf die von JOYSEY & FRIDAY, HÖLDER und PATTERSON herausgegebenen Symposiums-Beiträge und auf die vielen in "Systematic Zoology" und "Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung" veröffentlichten Artikel, Tagungsberichte und Diskussionsbemerkungen. Die wohl umfassendste Darstellung (von wissenschaftstheoretischen Fragen bis hin zur praktischen nomenklatorischen Arbeit) ist das Buch von WILEY 1981; die Bücher von ELDREDGE & CRACRAFT 1980 und NELSON & PLATNICK 1981 behandeln Teilbereiche der phylogenetischen Systematik.

Dieser Beitrag bezieht sich vor allem auf die Rezent-Zoologie; nur in den Abschnitten 4.1 und 4.2 (und beiläufig in 3.7) wird die Paläontologie berührt. An einem Schnecken-Beispiel in Abschnitt 3.4 (S.19-21) wird das Wesentliche der Kladistik vorgeführt: dieses Beispiel mag für den eiligen Leser genügen zusammen mit der jetzt in 1.1 und 1.2 (S.7-10) folgenden Kurzfassung der Kladistik. - In Abschnitt 3.6 (S.22-24) werden Vorschläge zur Erhöhung der Aussagekraft von Kladogrammen gemacht: zusammen mit 3.7 ist dies wohl der einzige Abschnitt, der für bisher schon kladistisch arbeitende Kollegen interessant sein könnte.

1 DAS PRINZIP VON HENNIG

1.1 Grundvoraussetzungen

- a) Evolution hat stattgefunden.
- b) Aufspaltungen in höhere systematische Einheiten haben als Aufspaltungen von Stammarten in Tochterarten begonnen. Die reproduktive Isolation dieser Tochterarten hat bei Tieren spätere Kreuzungen (Introgressionen) verhindert.
- c) Die bei einer Stammart vor der Aufspaltung vorhandenen bzw. neu aufgetretenen Merkmale finden sich auch bei allen ihren Nachkommen, sofern sie nicht reduziert worden sind.
- d) Deshalb gibt die Verteilung homologer Merkmale bei rezenten Arten Hinweise auf die ausgestorbenen Stammarten: Das Verteilungs-Muster von Merkmalen bei rezenten Arten erlaubt also Rückschlüsse auf die Phylogenese (Stammesgeschichte).



Die Übereinstimmung von C und D (Abb.1) in Merkmal 4 weist auf eine Stammart 4 hin, die auch schon dieses Merkmal hatte, sofern nicht C und D dieses Merkmal unabhängig (konvergent) entwickelt haben. Das Merkmal 2 bei B, C und D erlaubt den Rückschluß auf eine Stammart 2, die auch schon Merkmal 2 hatte, aber noch nicht Merkmal 4 (wieder eine Einschränkung: es sei denn, daß Merkmal 4 schon vorlag, aber auf dem Weg zu B verloren ging).

Die als Einschränkungen genannten Annahmen werden in der Kladistik zunächst für weniger wahrscheinlich gehalten: Es wird das Sparsamkeitsprinzip (parsimony principle) angewendet. Damit kann die Kladistik nur Hypothesen und Theorien liefern, aber keine sicheren Aussagen. - Wegen des möglichen Vorwurfes, der Rückschluß von homologen Merkmalen auf die Phylogenese sei ein Zirkelschluß: siehe OSCHE 1973.

1.2 Die drei Arbeitsschritte der phylogenetischen Systematik

1. Arbeitsschritt:

Einteilung der Merkmals-Zustände (character states) in plesiomorph (ursprünglich, ancestral, "primitiv") und apomorph (abgeleitet, derived, "fortgeschritten", "advanced", evolutionary novelty)

Erklärungen dazu:

MERKMALE

Blütenfarbe
Finger-Zahl
Tetrapoden-Extremität
Wirbeltier-Epidermis

MERKMALS-ZUSTÄNDE

rot, blau, gelb usw.
5, 4, 3, 2, 1
Fuß, Flügel, Greifhand
mit Schuppen, mit Federn, mit Haaren

Merkmal (character) und Merkmals-Zustand (character state, Merkmals-Ausprägungsstufe) werden sprachlich oft nicht streng unterschieden, was auch damit zusammenhängt, daß Merkmals-Zustände in der nächstniederen Ebene zu Merkmalen werden können:

z.B. bei Mollusken:

(Gastrop.) (Bivalvia) (Polyplac.)

Merkmal: Schale / Merkmals-Zustände: spiralig, zweiklappig, vielteilig

Merkmal: spiralige Gastropoden-Schale / Merkmals-Zustände: rechtsgewunden, linksgewunden; flach, getürmt; reduziert zu flachem Kalkplättchen usw.

Mit der folgenden Tabelle wird das Wesen der Apomorphie exemplarisch vor-
geführt. Auch Vereinfachungen und Verluste können apomorph sein; deshalb hat
HENNIG das Begriffspaar primitiv / fortgeschritten durch plesiomorph /
apomorph ersetzt:

P L E S I O M O R P H

Epidermis einschichtig (Wirbellose)
Schuppe (Reptilien, Vögel)
ohne Wirbel (Wirbellose)
ohne Flügel (Urinsekten)
aber: mit Flügeln (Pterygota i.a.)
Erythrocyten mit Kern
vier Beine (Tetrapoden i.a.)

A P O M O R P H

Epidermis mehrschichtig (Wirbeltiere)
Feder (Vögel)
mit Wirbel (Wirbeltiere)
mit Flügeln (Pterygota)
ohne Flügel (Flöhe, Frostspanner u.a.)
Erythrocyten kernlos (Säugetiere)
ohne Beine (Schlangen, Blindschleichen)

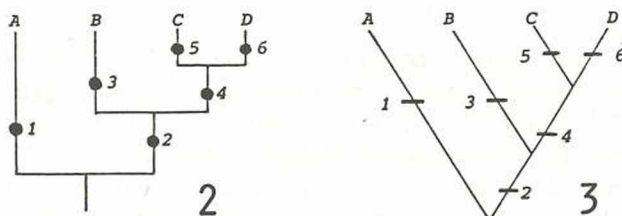
2. Arbeitsschritt:

Nach der im 1. Arbeitsschritt erfolgten Festlegung plesiomorph/apomorph
wird jetzt die Phylogenese rekonstruiert ausschließlich mit Synapomorphien
(Übereinstimmungen in apomorphen Merkmals-Zuständen, vgl. 2.4 auf S.14).

Dabei wird der Ablauf der Phylogenese veranschaulicht durch ein Kladogramm
(Argumentationsschema): ein Stammbaumschema mit möglichst dichotomen Auf-
spaltungen, bei dem oberhalb einer Aufzweigung für jeden Ast mindestens
eine Synapomorphie eingetragen ist. Eine vollständige Darstellung enthält
auch die Plesiomorphien (helle Quadrate und Rechtecke in Abb.1); verkürzte
Darstellungsformen zeigen

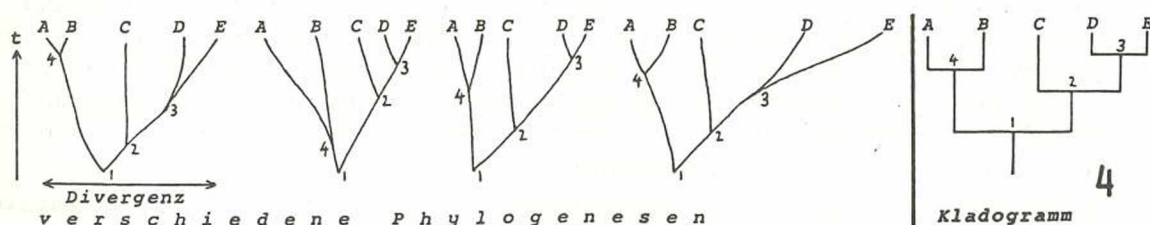
die Kladogramme 2 und 3,
die dieselbe Aufspaltungs-
abfolge wie Abb.1 und damit
identische kladistische

Aussagen enthalten:



Gewöhnlich werden die Apomorphien als schwarz ausgefüllte Kreise, Quadrate,
Rechtecke oder Balken oder nur als Querstriche eingetragen. So geben alle
drei abgebildeten Kladogramme u.a. die Information, daß der apomorphe Zu-
stand von Merkmal 3 nur bei B vorkommt.

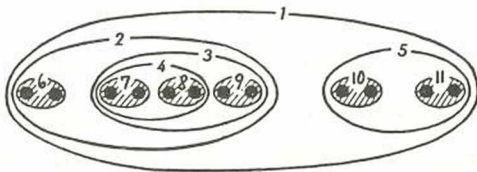
Die Kladogramme enthalten auch die Information über die Reihenfolge der
Entstehung der Apomorphien und geben damit auch die zeitliche Abfolge der
Aufspaltungen an. Die Form eines Kladogrammes gibt aber keine Information
über absolute Zeiten, über den Grad der Auseinanderentwicklung (Divergenz)
oder über die Höherentwicklung (Anagenese). Die verschiedenen unten gezeich-
neten Phylogenesen (und noch weitere!) führen alle nur zu dem einen Klado-
gramm 4, das keine Aussage macht, ob und wie sehr sich E von D im Laufe der
Evolution entfernt hat und ob die Aufspaltung 4 sehr früh oder sehr spät
eingetreten ist; das Kladogramm sagt nur: "1 vor 2 vor 3" und "1 vor 4":



3. Arbeitsschritt:

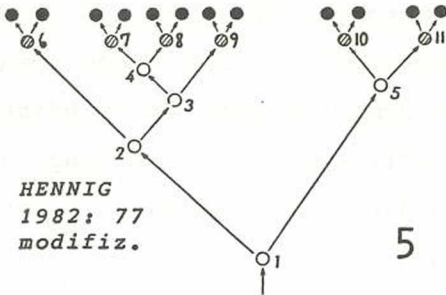
Bei der anschließenden **KLASSIFIKATION**, also der Umsetzung des Kladogrammes in ein hierarchisches System, sind nur solche Taxa^{*} zulässig, die die Nachkommen einer nur ihnen gemeinsamen Stammart enthalten. Diese Taxa sind monophyletisch s.str. = holophyletisch, weil sie alle Nachkommen dieser Stammart enthalten.

Dieser strengeren Monophylie-Definition entsprechen geschlossene Abstammungsgemeinschaften. Die so erstellte Klassifikation ist mit dem Kladogramm, d.h. mit der angenommenen Phylogenese kongruent: Eines ist aus dem anderen abzuleiten: Kladogramm $\rightleftharpoons$ Klassifikation:



KLASSIFIKATION:

1 bis 11: monophyletische Taxa



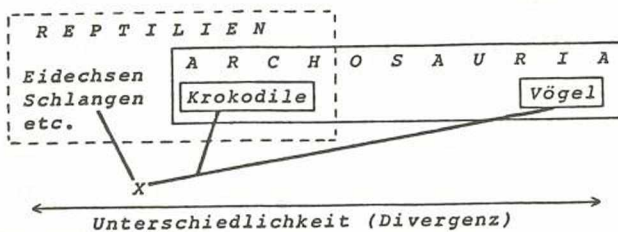
PHYLOGENESE:

1 bis 11: Stammarten der
Taxa 1 bis 11

- rezente Arten (bitte beachten: dieses Symbol steht ansonsten für Apomorphien)

Als Schwestergruppen werden die Paare der jeweils von einer Stammart ableitbaren Taxa bezeichnet. In Abb.5 gibt es folgende Schwestergruppen-Verhältnisse: 2/5, 6/3, 4/9, 7/8, 10/11 und die jeweils zwei in 6, 7, 8, 9, 10 und 11 enthaltenen Arten. Die Zahl der in den beiden Schwestergruppen enthaltenen niederrangigen Taxa kann sehr unterschiedlich sein, extrem innerhalb der Chelicerata: Die Xiphosura mit 2 Gattungen (Limulus, Tachypleus) mit insgesamt 5 Arten sind die Schwestergruppe der etwa 50.000 Arten umfassenden Arachnida.

Zum Veranschaulichen von Inhalt, aber auch Problematik dieses strengen Monophylie-Begriffes der Kladistik wird oft das Reptilien-Vogel-Beispiel gewählt:



monophyletisch s.str. (HENNIG)
paraphyletisch (HENNIG)
monophyletisch s.l. (MAYR)

6

Auch die paraphyletische Gruppe "Reptilien" hat eine letzte gemeinsame Stammart X, aber diese "Reptilien" umfassen nicht alle Nachfahren dieser Stammart (ausführlicher in Abschnitt 4.6, S.32).

Es kann nicht oft genug betont werden: Die heftige Kritik so bekannter Evolutionsbiologen wie SIMPSON und MAYR bezieht sich fast ausschließlich auf diesen 3. Arbeitsschritt, also auf die strenge Umsetzung Kladogramm $\rightarrow$ Klassifikation. Was die beiden ersten Schritte angeht, herrscht Zustimmung (MAYR 1982: 226-233), oder es wird betont, daß man auch schon vor HENNIG und ohne die besondere Form der Kladogramme im Prinzip so gearbeitet habe.

Verschiedene Aspekte der beiden ersten Arbeitsschritte werden auf S.11-31 ausführlich behandelt; auf die umstrittene strenge Umsetzung in die Klassifikation wird nur kurz in Abschnitt 4.6 auf S.32 eingegangen.

* Taxon (Mehrz.: Taxa): system. Einheiten, z.B. Art, Gattung, Subfamilie

2.2 Wie kann man Apomorphien von Plesiomorphien unterscheiden?

Intuitiv neigen wir dazu, den einfachen Zustand oder das völlige Fehlen eines Merkmales für plesiomorph zu halten; dies ist oft zutreffend, z.B. Schuppe im Vergleich zu Feder, Wirbellosigkeit im Vergleich zum Besitz von Wirbeln. Auch das Beispiel im vorigen Abschnitt hatten wir zunächst so interpretiert: gerade Haare ursprünglich im Vergleich zu gekrümmten Haaren (Abb.9).

Das wichtigste Hilfsmittel zur Unterscheidung plesiomorph/apomorph ist der Außengruppen-Vergleich (outgroup comparison): Bei mehreren Tiergruppen, die mit den eigentlichen Untersuchungsobjekten als mehr oder weniger verwandt gelten, wird geprüft, in welchen Zuständen die bisher berücksichtigten Merkmale vorliegen. Auf unser Beispiel von Abb.9-14 bezogen:

A U S S E N G R U P P E N			DIE UNTERSUCHTE FAMILIE			
entfernter verwandt:		nächstverwandte (Schwestergruppe von ABCD):				
Fam.X	Fam.Y	Fam.S	Gatt.A	Gatt.B	Gatt.C	Gatt.D
/	/	/	/	/	/	/
□	□	□	○	○	□	□
+	+	+	-	-	+	+
5	5	5	50	50	1	4 Arten

15

Bei phylogenetischen Studien an den Gattungen einer Käfer-Familie hat man als Außengruppen zu berücksichtigen: die als nächstverwandte geltende(n) Käfer-Familie(n), dann stichprobenhaft weitere Käfer-Familien (möglichst dabei eine aus der anderen Käfer-Unterordnung) und vielleicht sogar andere holometabole Insekten.

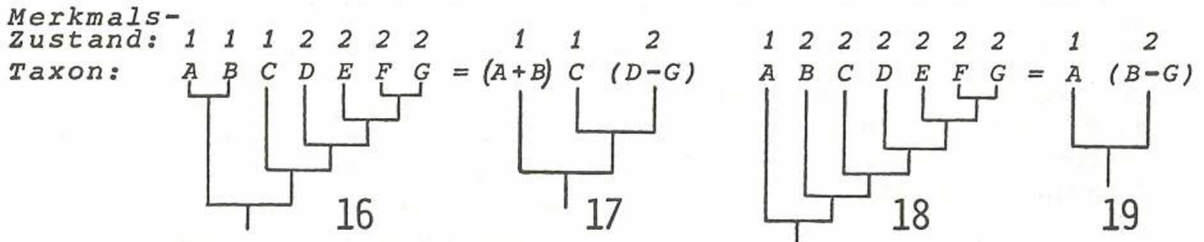
Die Plesiomorphien haben gewöhnlich eine weitere Verbreitung als die Apomorphien. Die Verteilung der Merkmals-Zustände in Tab.15 spricht deshalb für folgende Leserichtung plesiomorph → apomorph:

/ → / □ → ○ + → - (Verlust)

Das bedeutet, daß nur Schema 12 oder 13 oder 14 zutreffen kann, aber nicht Schema 9, 10 oder 11. Ob 12, 13 oder 14 zutrifft, kann erst entschieden werden, wenn andere Merkmale mindestens eine Synapomorphie zwischen C bzw. D und A+B oder zwischen C und D zeigen.

Die Verbreitung im "weiteren Verwandtschaftsbereich" bedeutet nicht, daß der plesiomorphe Zustand bei mehr Arten auftritt als der apomorphe; es kann sogar das Gegenteil der Fall sein: in Tab.15 haben nur 20 Arten den plesiomorphen, dagegen 100 Arten den apomorphen Zustand. Im gewissen Sinne vergleichbar ist die Situation von Abb.16: Zustand 2 scheint auf den ersten Blick weiter verbreitet zu sein; die mögliche Umformung zu Abb.17 zeigt aber, daß Zustand 1 im phylogenetischen Sinne weiter verbreitet ist. Die Situation von Abb.18 erlaubt keine Entscheidung (Umformung zu Abb.19: 1:1-Verhältnis!); hier muß für den Außengruppen-Vergleich noch weiter "ausgeholt" werden.

Die Grenze wird jedoch erreicht, wenn das Merkmal völlig fehlt: z.B. scheiden Schnecken als Außengruppe für die Bewertung von Schloß- und Ligament-Merkmalen bei Muscheln aus. (Anders bei der Analyse der Kiemen: dabei sind die Kiemen der Schnecken und auch der anderen Mollusken-Klassen ein wichtiges Argument dafür, daß die Kiemenstruktur der Protobranchia plesiomorph ist im Vergleich zu den Eulamellibranchiata.)



Zur Rekonstruktion der Phylogenese muß man zunächst Apomorphien von Plesiomorphien unterscheiden; dazu macht man den Außengruppen-Vergleich; dafür muß man gewisse Verwandtschaftsverhältnisse kennen... Der naheliegende Vorwurf, dies sei ein Zirkelschluß, wird in Abschnitt 2.5 (S.15) besprochen.

Weitere Hilfskriterien für die Entscheidung plesiomorph/apomorph sind

- das zeitliche Auftreten bei Fossilien (erdgeschichtliche Merkmalspräzedenz)
- das Auftreten in der Ontogenese (Rekapitulation - wegen der in letzter Zeit oft geäußerten Kritik an der biogenetischen Regel siehe OSCHE 1982)
- die Verbreitung (Zoogeographie: chorologische Methode)

Näheres zu diesen Hilfskriterien u.a. bei HENNIG (1982: 98-101), WILEY (1981: 146-158), de JONG 1980 und WATROUS & WHEELER 1981.

2.3 Warum ist ein Merkmals-Zustand stets nur r e l a t i v apomorph?

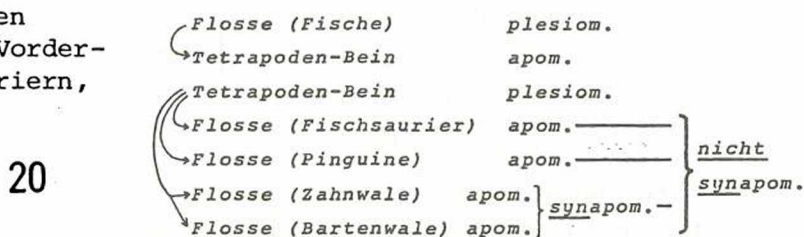
Ein Merkmals-Zustand ist nie an sich, sondern nur relativ apomorph: Er wird bei den jeweils untergeordneten, d.h. bei den nächst niederrangigen Gruppen zu einem plesiomorphen Zustand! Beispielsweise ist der Merkmals-Zustand "Haut mit Federn" bei Pinguinen, Enten, Möwen und allen anderen Vögeln (einschl. Archaeopteryx) im Gegensatz zu "Haut mit Schuppen" (bei Reptilien) der apomorphe Zustand und ist eine der wichtigsten Synapomorphien der Vögel. Beim Vergleich der einzelnen Vogel-Gruppen untereinander ist aber eben diese Gemeinsamkeit "Haut mit Federn" eine sogenannte Symplesiomorphie.

In der Tabelle auf S.9 war das Phänomen der relativen Apomorphie mit einem anderen Beispiel schon angeklungen: Der Besitz von Flügeln ist bei den Pterygota eine Synapomorphie im Vergleich zur Flügellosigkeit der Ur-Insekten (symplesiomorph mit Flügellosigkeit bei allen übrigen Arthropoden); beim Vergleich zwischen Flöhen und Käfern und Fliegen ist aber die Gemeinsamkeit "mit Flügeln" (Käfer und Fliegen) inzwischen nur noch eine Symplesiomorphie, die nicht mehr in die phylogenetische Argumentation eingehen darf.

2.4 Warum muß zwischen apomorph und synapomorph unterschieden werden?

Eindeutig apomorph ist der Merkmals-Zustand "Vorderextremität = Flügel" im Vergleich zu "Vorderextremität = Bein", aber unbestritten haben Vögel und Fledermäuse diesen Zustand konvergent erreicht (Homoiologie = Analogie an homologen Strukturen). Selbstverständlich darf solch eine Übereinstimmung in apomorphen Merkmals-Zuständen nicht als Hinweis auf entsprechende Zustände bei der letzten gemeinsamen Stammart interpretiert werden.

Entsprechend ist es bei den zu Flossen umgewandelten Vorderextremitäten von Fische-sauriern, Pinguinen und Walen:



Der recht unterschiedliche Bau der Flügel bei Vögeln und Fledermäusen gibt einen gewissen Hinweis darauf, daß es sich um Konvergenz handelt. Solche Hinweise entfallen, wenn der apomorphe Zustand durch Reduktion erreicht wurde. Hierzu als Beispiel die Nacktschnecken: Die von außen nicht sichtbaren Schalenreste bei Arionidae und Limacidae sind im Vergleich zu den voll ausgebildeten Schalen der meisten übrigen Stylommatophoren eindeutig apomorph. Die Unterschiedlichkeit dieser Schalenreste ist aber keinesfalls ein "Beweis" für Konvergenz, denn eine Evolution wie in Abb. 21 ist denkbar.

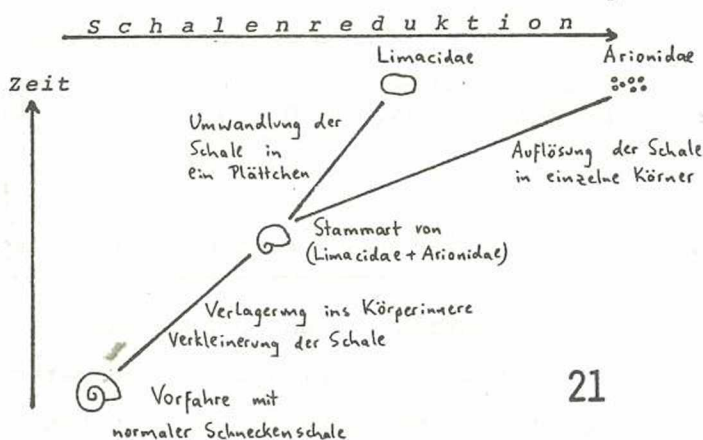
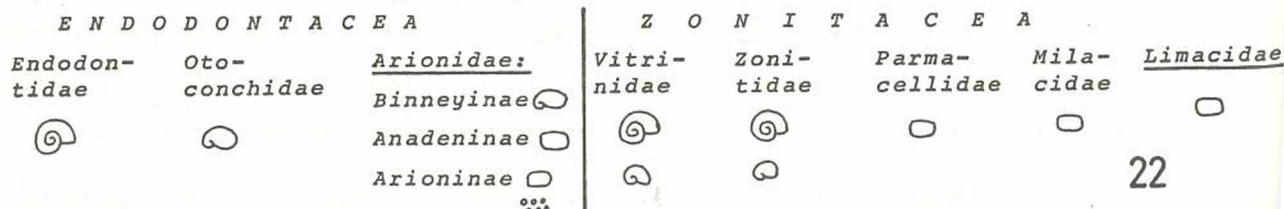


Abb.22 ist eine etwas genauere Übersicht über die Schalen bei den wichtigsten Vertretern der Superfamilien Endodontacea und Zonitacea:



Das Vorkommen von beschalteten Vertretern bei den jeweils als nächstverwandt geltenden Gruppen ist ein Hinweis darauf, daß die Schalen konvergent reduziert worden sind. In dieser Annahme werden wir auch dadurch bestärkt, daß Nacktschnecken auch bei vielen anderen Pulmonaten und Opisthobranchiern entstanden sind.

Wie schon bei Abschnitt 2.2 (S.13!) taucht jetzt der Vorwurf des Zirkelschlusses auf: siehe dazu den folgenden Abschnitt!

2.5 Wird ein Kladogramm voraussetzungsfrei konstruiert?

Keinesfalls! Gerade im letzten Beispiel konnten wir nur aufgrund der Annahme der Verwandtschaftsbeziehungen der Unterfamilien, Familien und Superfamilien die Schalen-Reduktion als konvergent erkennen. In 2.2 war der Außengruppen-Vergleich als das wichtigste Hilfsmittel zur Unterscheidung plesiomorph/apomorph beschrieben worden: auch dort mußte zumindest vorläufig ein Verwandtschaftsverhältnis als zutreffend vorausgesetzt werden.

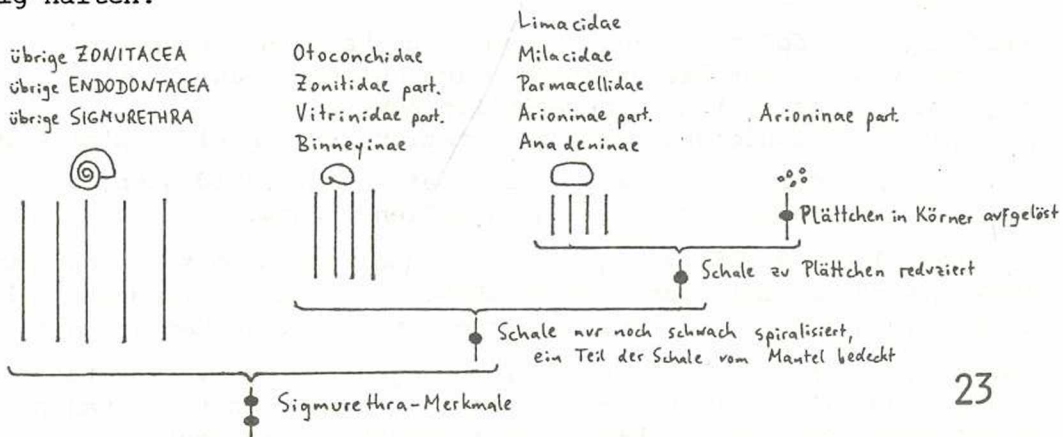
Die Voraussetzung solcher Verwandtschaftsverhältnisse bewahrt uns davor, beim Außengruppen-Vergleich die untersuchten Taxa mit sämtlichen anderen Tierarten vergleichen zu müssen, was technisch kaum möglich ist. Selbst wenn wir nur die oberflächlich ähnlichen Tiere berücksichtigen wollten, müßten wir beim behandelten Beispiel auch die Meeresnacktschnecken mit in den Vergleich einbeziehen, wenn wir die Zugehörigkeit der Arionidae und Limacidae zu den Stylommatophora nicht voraussetzten; wenn wir die Zugehörigkeit zu den Gastropoden nicht voraussetzten, müßten auch die Wurm-Mollusken mit berücksichtigt werden; und schließlich müßte man auch Turbellarien und Saugwürmer berücksichtigen, wenn man nicht die Arionidae und Limacidae für Mollusken hielte!

HENNIG hat vom Prinzip der wechselseitigen Erhellung gesprochen (vgl. auch SCHLEE 1981: 15: "die ständige wechselseitige Reflektierung"). Beispielsweise wird der Außengruppen-Vergleich in Abb.22 zur Frage führen, durch welche Synapomorphien überhaupt die beiden Superfamilien gekennzeichnet sind. In WENZ & ZILCH (1959/60: 203, 235) sind folgende Eigenschaften genannt:

ENDODONTACEA: Gehäuse klein bis mittelgroß, vorwiegend flach, meist offen genabelt; Umgänge gewölbt, glatt oder mit Rippenstreifen; Mündung bisweilen gezahnt oder mit Leisten; Mundrand einfach, selten mehr od.wen. erweitert, scharf.

ZONITACEA: Gehäuse meist ziemlich dünnchalig, vorwiegend flach, meist weit genabelt; bei einzelnen Gruppen mehr oder weniger reduziert bis völlig fehlend.

Sollten die Zustände anderer Merkmale (Genitalsystem, Radula etc.) bei diesen beiden Superfamilien auch von so uneinheitlicher Verbreitung sein oder sollten manche Merkmale als genauso Konvergenz-anfällig erscheinen wie die Schalen-Reduktion, so müßte man auch folgende Phylogenese für diskussionswürdig halten:



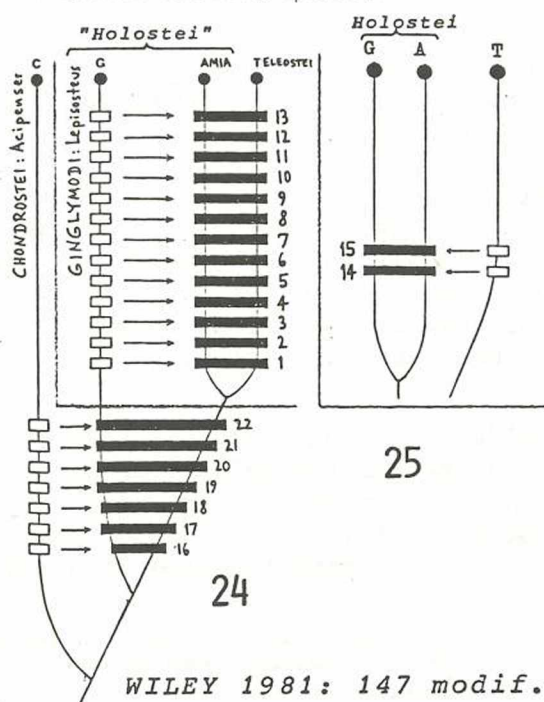
23

Dies ist ein Beispiel dafür, daß das für den Außengruppen-Vergleich vorausgesetzte Verwandtschaftsverhältnis nicht als Axiom benutzt wird; es kann sehr wohl im Laufe des weiteren Argumentierens in Frage gestellt werden!

Bei der vielleicht zu pauschal gestellten Frage, ob die Kladistik objektiv arbeitet, muß auch noch berücksichtigt werden: Die Festlegungen von Apomorphien können bei den einzelnen Autoren unterschiedlich ausfallen, besonders dann, wenn zunächst "festgelegte" Synapomorphien zu Widersprüchen führen: siehe dazu den folgenden Abschnitt!

2.6 Bringt die Kladistik stets widerspruchsfreie Ergebnisse?

Auch diese Frage ist mit Nein zu beantworten! Beispielsweise sprechen die Synapomorphien 1-13 in Abb.24 "überwältigend" dafür, daß A und T untereinander näher verwandt sind als mit den übrigen Fisch-Taxa; dann müssen aber die zunächst auch als Synapomorphien betrachteten Merkmals-Zustände 14 und 15 in Abb.25 als konvergente Apomorphien oder als Sympleisiomorphien betrachtet werden - denn es können nicht beide Kladogramme zutreffen! (Möglicherweise sind sogar beide falsch, wenn die Entscheidungen über die Synapomorphien 16-22 nicht richtig sind.)



Der Autor muß also eine Bewertung vornehmen: Sind vielleicht die Merkmale 14 und 15 beide höchst kompliziert, so daß eine Konvergenz unwahrscheinlich ist, und gehören andererseits alle Merkmale 1-13 zu einem Komplex (Syndrom), der eigentlich nur als ein Merkmal gerechnet werden dürfte, so kann sich der Autor trotz des anfangs eindeutigen Bildes doch für Kladogramm 25 entscheiden (vgl. auch Vorschlag in Abschnitt 3.6, S.22-24).

Bekannte Inkongruenzen zwischen zunächst eindeutigen Kladogrammen sind besonders aus der Entomologie bekannt: Widersprüche zwischen der Larval- und der Imaginal-Systematik (HENNIG 1982: 124-126).

Damit sind wir bei der Frage, die auf diesem Workshop aufkam: Sind die Merkmale an Schalen, am Genitalsystem, an der Niere oder vielleicht die an den Chromosomen besonders wichtig für die Systematik? Gibt uns die HENNIG-Methode einen Hinweis, welche Merkmale "wertvoller" sind? Die Kladistik liefert auf solche Fragen keine generelle Antwort, aber sie

- empfiehlt, möglichst viele Merkmale zu berücksichtigen
- schreibt vor, nur die Synapomorphien zu verwenden
- regt an zur gezielten Suche nach Synapomorphien
- zwingt zur Offenlegung der Argumentation in Form eines Kladogrammes

Im Falle von Widersprüchen kommt es dabei zu Entscheidungen, die bei den einzelnen Autoren unterschiedlich ausfallen können.

SCHLEE (1981: 24/25) hat das Vorgehen bei der Rekonstruktion der Phylogenie mit der Kriminalistik verglichen. - Ein Zitat aus HENNIG (1979: 21) soll die in Abschnitt 2.5 und 2.6 angeklungenen Probleme abschließen:

"Frage: Welche Kriterien stehen der phylogenetischen Verwandtschaftsforschung und damit der phylogenetischen Systematik zur Verfügung, um die Richtigkeit (Wahrheit) ihrer Ergebnisse zu beurteilen?

Antwort: Das Kriterium der Wahrheit ist Vereinbarkeit. Eine Annahme über phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen und monophyletische Gruppen kann dann als gut begründet gelten, wenn es gelungen ist, möglichst viele, im Prinzip alle zwischen den Arten und Artengruppen bestehenden Merkmalsübereinstimmungen in eine der drei Kategorien Synapomorphie, Sympleisiomorphie oder Konvergenz einzuordnen, und wenn man für alle Gruppen, die als monophyletisch angesehen werden, Synapomorphien nachweisen kann."

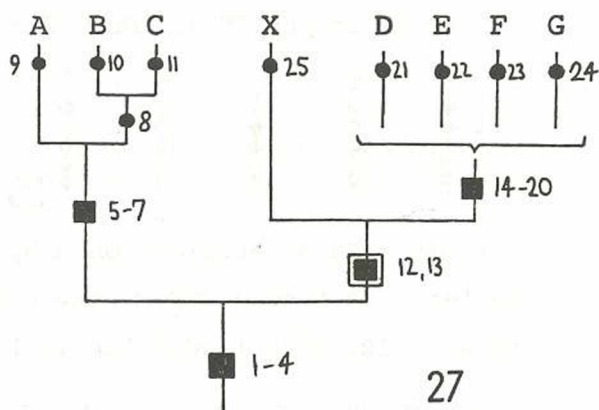
2.7 Vergleich mit der Numerischen Systematik

Angesichts der in Abschnitt 2.5(S.15) angeklungenen Frage, ob die Kladistik objektiv sei, ist ein Hinweis auf die als besonders objektiv geltende Numerische Systematik angebracht. Der Unterschied zur Kladistik wird mit einem Beispiel verdeutlicht; einen umfassenden Vergleich lese man bei SCHLEE(1971:51-61).

Es soll die Beziehung des Taxon X zu ABC bzw. DEFG geprüft werden. Dazu sind die Zustände von 25 Merkmalen für alle 8 Taxa tabelliert (Abb.26):

	A	B	C	Übereinstimmungen	X		D	E	F	G
25	o	o	o	↓	•	↓	o	o	o	o
24	o	o	o	1	o	3/4	o	o	o	o
23	o	o	o	1	o	3/4	o	o	o	o
22	-	-	-	1	-	-	o	o	o	o
21	-	-	-	1	-	-	o	o	o	o
20	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
19	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
18	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
17	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
16	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
15	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
14	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
13	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
12	o	o	o	1	o	-	•	•	•	•
11	o	o	o	2/3	o	1	o	o	o	o
10	o	o	o	2/3	o	1	o	o	o	o
9	o	o	o	2/3	o	1	o	o	o	o
8	o	o	o	-	o	1	-	-	-	-
7	•	•	•	-	o	1	o	o	o	o
6	•	•	•	-	o	1	o	o	o	o
5	•	•	•	-	o	1	o	o	o	o
4	•	•	•	1	•	1	•	•	•	•
3	•	•	•	1	•	1	•	•	•	•
2	•	•	•	1	•	1	•	•	•	•
1	•	•	•	1	•	1	•	•	•	•

26



27

Übereinstimmung zwischen X und allen Taxa von (ABC) bzw. (DEFG) wird mit der Zahl 1 bewertet; besteht nur mit einem Teil der Taxa Übereinstimmung, so wird ein Wert kleiner als 1 eingesetzt (z.B. Merkmal 9: X stimmt mit 2 von 3 Taxa von (ABC) überein, deshalb steht zwischen (ABC) und X der Wert 2/3).

X hat 17 Übereinstimmungen mit (ABC) und 14,5 mit (DEFG). Die numerische Systematik stellt dementsprechend X näher zu (ABC). Diese 17 Übereinstimmungen sind 4 Synapomorphien (Nr.1-4) der gesamten Gruppe, ansonsten aber nur 13 Symplesiomorphien. Die "nur" 14,5 Übereinstimmungen mit (DEFG) hingegen enthalten die 4 Synapomorphien (Nr.1-4) der gesamten Gruppe, 8,5 Symplesiomorphien und darüber hinaus 2 Synapomorphien, die nur bei X+(DEFG) vorkommen (Nr.12,13: doppelt eingerahmt); diese 2 Synapomorphien stellen im Kladogramm (Abb.27) X näher zu (DEFG), obwohl X "ähnlicher" mit (ABC) ist. Dieses Beispiel veranschaulicht noch einmal den Unterschied zwischen genealogischer Verwandtschaft (Abstammungsverwandtschaft) und phänetischer "Verwandtschaft" (Ähnlichkeit, overall similarity).

Die tatsächlich in der numerischen Systematik verwendeten Rechenverfahren sind viel komplizierter. - Manche numerischen Systematiker haben inzwischen gewisse Prinzipien der Kladistik übernommen ("phenetic cladistics").

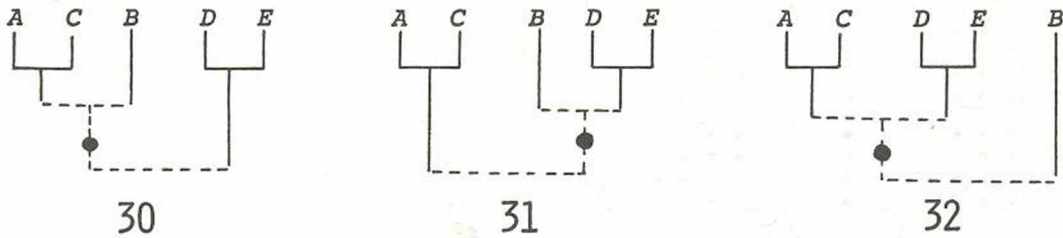
3 DIE REKONSTRUKTION DER PHYLOGENESE: P R A K T I S C H E S

3.1 Die ersten Schritte bei der Aufstellung eines Kladogrammes

Für drei Taxa gibt es drei denkbare Kladogramme, für 4 Taxa aber 15, für 5 Taxa schon 105 usw. (SCHLEE 1971:9). Ein konsequentes Durchprobieren all dieser 105 Möglichkeiten bei der Analyse von A,B,C,D,E ist kaum möglich, aber auch nicht notwendig. Man suche zunächst Synapomorphien zwischen zwei Taxa. Dadurch wird die Zahl der Möglichkeiten schnell vermindert: Abb.28 (5-Taxa-Problem) wird durch Synapomorphien für (A+C) und durch andere Synapomorphien für (D+E) in Abb.29 (3-Taxa-Problem) verwandelt:

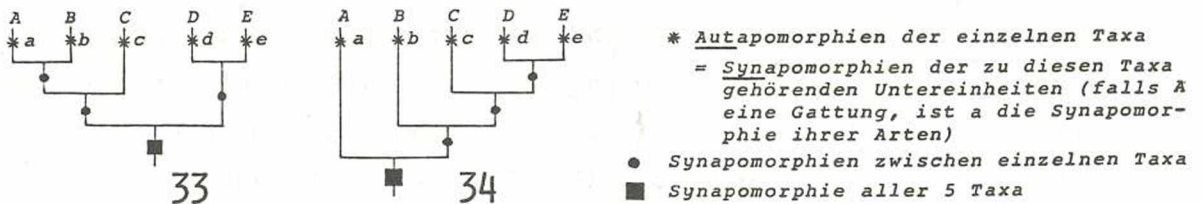


Für das 3-Taxa -Problem von Abb.29 gibt es nur noch folgende drei Möglichkeiten (die Lösung hängt davon ab, ob wir mindestens eine Synapomorphie für B+(AC), für B+(DE) oder für (AC)+(DE) finden):



3.2 Wie viele Synapomorphien sind notwendig?

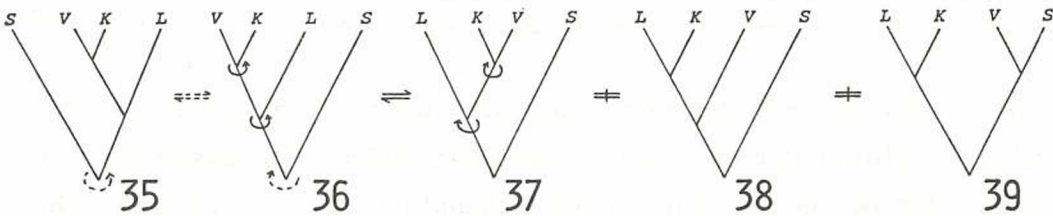
Zur Klärung eines n-Taxa-Problems sind mindestens folgende Apomorphien erforderlich: n Autapomorphien (Definition in der Abb.-Erklärung) und n-1 Synapomorphien (eine für jede Aufspaltung und eine für die gesamte Gruppe). Bei einem 5-Taxa-Problem genügen also 4 Synapomorphien, um zwischen 105 Möglichkeiten zu entscheiden; Abb.33 und 34 zeigen zwei der vielen denkbaren Kladogramme:



Bei einem 7-Taxa-Problem gibt es 10.395 denkbare Kladogramme, aber 7 Autapomorphien und 6 Synapomorphien genügen notfalls zur Kladogramm-Erstellung (SCHLEE 1971:9-11). Aber nur "notfalls", denn bei Berücksichtigung von jeweils nur einem Merkmal für jede Aufspaltung können Konvergenzen leichter für Synapomorphien gehalten werden und zu einem unzutreffenden Kladogramm führen.

3.3 Was soll links, was soll rechts im Kladogramm stehen?

Als Betrachter eines Kladogrammes muß man sich zwingen, nicht auf die Reihenfolge der Taxa in der obersten Zeile zu achten, sondern auf die relative Abfolge der Aufzweigungen. Es ist also nicht entscheidend, daß in Abb. 37-39 die wichtigsten Tetrapoden-Gruppen in derselben "üblichen" Reihenfolge stehen von links L (Lepidosauria = Eidechsen, Schlangen usw.), K (Krokodile), V (Vögel) und S (Säugetiere) - einzig entscheidend ist die relative Zuordnung: Beispielsweise sind bei Abb.37 die Krokodile und Vögel nächstverwandt (das ist die allgemein gültige Auffassung), bei Abb.38 und 39 gelten dagegen die Krokodile und Lepidosaurier als nächstverwandt. Trotz derselben Reihenfolge L-K-V-S in der obersten Zeile sind die Kladogramme 37, 38 und 39 nicht gleich! - Die Kladogramme 35, 36 und 37 haben nicht dieselbe Reihenfolge in der obersten Zeile (sehen also auf den ersten Blick sehr unterschiedlich aus, insbesondere da in Abb.36 die Säugetiere neben den Lepidosauriern stehen, in Abb.37 aber neben den Vögeln), sind jedoch in ihrer kladistischen Aussage identisch! Durch Drehung um die Aufzweigungspunkte herum können Kladogramme ineinander umgewandelt werden, ohne daß sich ihr Gehalt ändert. Dies wird in Abb.35-37 durch kleine Pfeile angedeutet.



3.4 Die Erstellung eines Kladogrammes für eine Schnecken-Familie

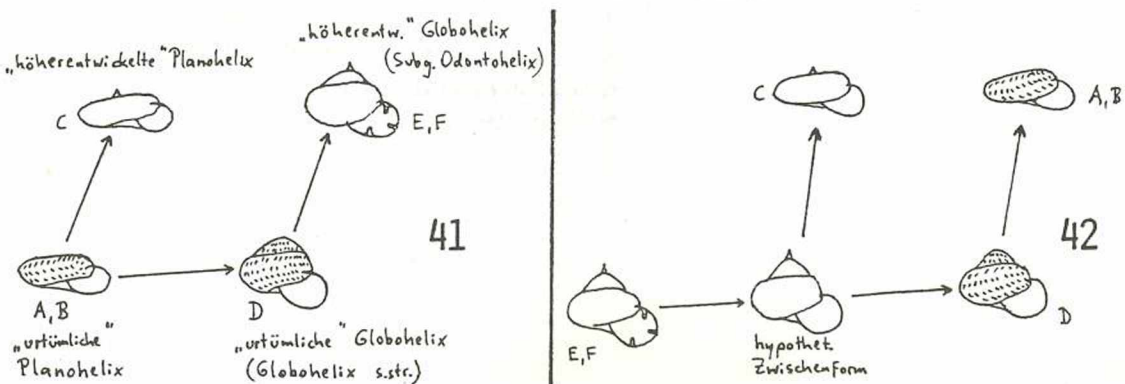
Mit einem erdachten Beispiel sollen die wesentlichen Schritte der Kladogramm-Erstellung vorgeführt werden. Gegeben seien 6 Artengruppen (etwa: Subgenera) einer Familie. Aufgrund mehrerer synapomorpher Merkmals-Zustände (etwa: Genitalsystem, Radula, Nabelstruktur) seien diese 6 Taxa als zu dieser Familie gehörend anerkannt:



Ohne Anwendung der Kladistik kommt man zu verschiedenen Gruppierungen, je nachdem, welche Merkmale man für entscheidend hält:

- nach der Windungshöhe: A+B+C ("Planohelix"), D+E+F ("Globohelix")
- nach den Zähnen: A+B+C+D ("Anodontohelix"), E+F ("Odontohelix")
- nach der Schalenskulptur: A+B+D ("Sculptohelix"), C+E+F ("Asculptohelix")

Vielleicht wäre man geneigt, die zuletzt genannte Einteilung zu bevorzugen, weil auch weitere Merkmale gerade diese Verteilung auf die Taxa zeigen: A+B+D ohne Protoconch, C+E+F mit Protoconch. Man könnte auch mehrere, jeweils in sich schlüssige "überzeugende" Diagramme zeichnen:

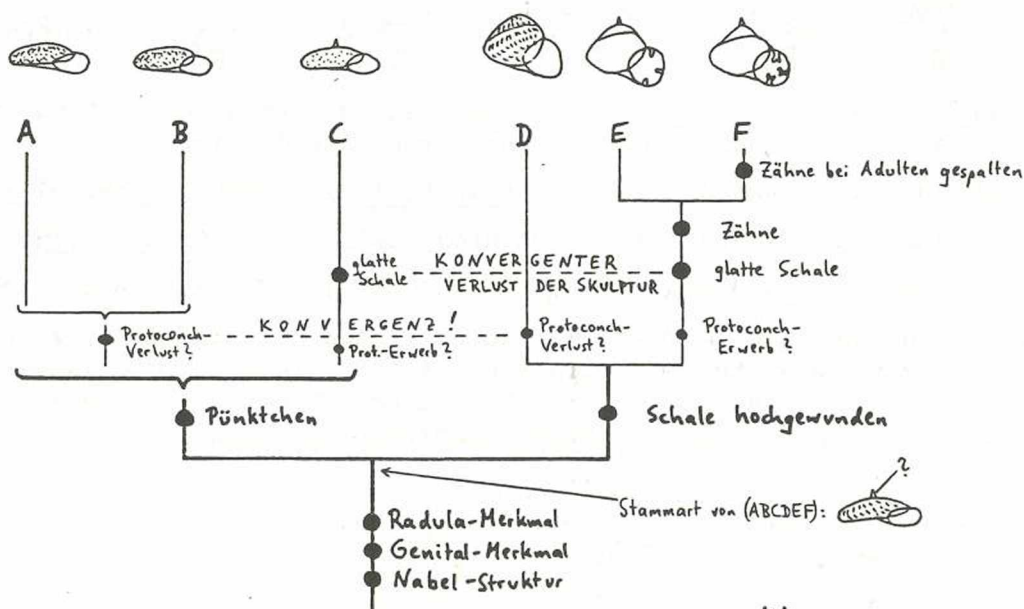


Die Kladistik leitet im Gegensatz zu Darstellungen wie Abb.41/42 die einzelnen Taxa nicht voneinander ab, sondern stellt sie nebeneinander, analysiert die Verteilung der Zustände möglichst vieler Merkmale und versucht Gruppenbildungen durch Zusammenfassungen aufgrund von Synapomorphien. Für die Entscheidung plesiomorph/apomorph muß man die Verteilung der Merkmals-Zustände auch in anderen, nicht zur untersuchten Gruppe gehörenden, mehr oder weniger nah verwandten Taxa prüfen (Außengruppen-Vergleich, vgl. 2.2, S.12):

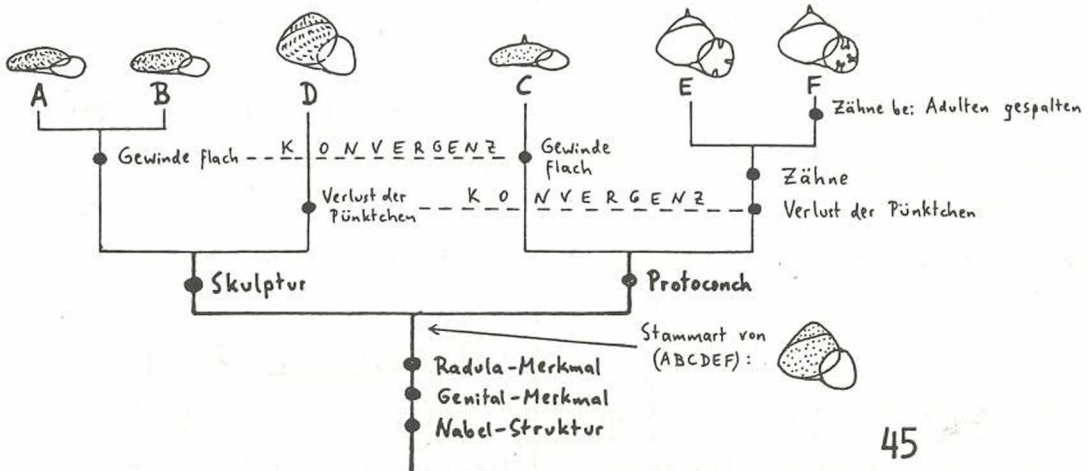
AUSSENGROUPPEN			DIE UNTERSUCHTEN GRUPPEN						43
X	Y	S	A	B	C	D	E	F	
-	-	-	-	-	-	-	+	+	Bau der Zähne
-	-	-	-	-	-	-	+	+	Zähne vorhanden
Z.T. +	Z.T. +	Z.T. +	-	-	+	-	+	+	Protoconch
					-		-	-	Skulptur
-	-	-	•••	•••	•••	-	-	-	Pünktchen
									Windungshöhe

Nicht selten regt der Vergleich den Autor an, auch bei diesen Außengruppen zumindest einige Merkmale selbst zu überprüfen. Für unser Beispiel sei angenommen, der Bearbeiter habe dabei erkannt, daß eine von ihm bisher nicht für wesentlich gehaltene Pünktchen-Struktur auf die Taxa A, B und C beschränkt ist und als zusätzliches Merkmal mit in die Argumentation einbezogen werden kann.

Das nach der Merkmals-Verteilung in Tab.43 zunächst resultierende Kladogramm sieht folgendermaßen aus und erlaubt auch die Rekonstruktion der Stammart:



Nehmen wir eine andere Merkmalsverteilung in den Außengruppen an: Skulptur und Protoconch kommen bei X, Y und S nicht vor; die Schalen sind dort stets hochgewölbt und haben Pünktchen. Dann ist folgendes Kladogramm (ebenfalls mit rekonstruierter Stammart) anzunehmen:



Mit diesem Beispiel wird noch einmal daran erinnert, daß die Kladistik nicht voraussetzungsfrei arbeiten kann: Für den Außengruppen-Vergleich werden nicht alle anderen Tierarten, sondern vor allem die nächstverwandten (vor allem die vermutliche Schwestergruppe) und etwas entfernter verwandten herangezogen; und dafür muß es ein grobes "höheres" Kladogramm schon geben (ausführlicher vgl. 2.5 auf S.15).

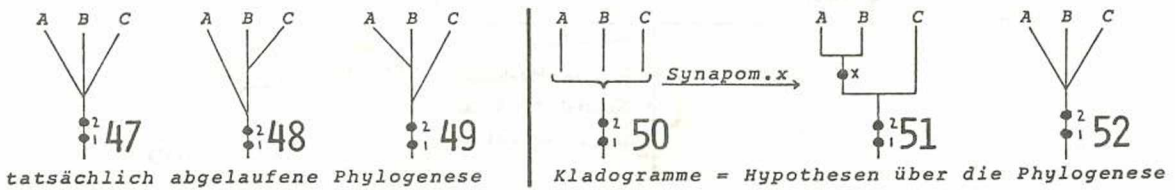
In beiden Kladogrammen (Abb.44,45) wird "Zähne gespalten" für apomorph gehalten, weil in Taxon F in der Ontogenese zuerst ungespaltene, später gespaltene Zähne auftreten (Hilfsskriter.d.ontogenetischen Merkmalspräzedenz).

Die erstellten Klädogramme sind nur Wahrscheinlichkeits-Aussagen, keine sicheren Rekonstruktionen der Phylogenese. Im wesentlichen wird das Sparsamkeitsprinzip zugrunde gelegt: eine Übereinstimmung wird zunächst (d.h., solange keine Widersprüche aufgrund anderer Argumente auftreten) als auf einen einmaligen Evolutionsschritt zurückführbar angenommen (vgl. auch in 1.1: S.8). Ohne Berücksichtigung des Sparsamkeitsprinzips wäre für die 6 Schnecken-Taxa auch folgende Evolution denkbar:



3.5 Sind im Kladogramm nur Dichotomien erlaubt?

Nehmen wir an, drei Taxa seien gemäß Abb.47 (simultane Aufspaltung) oder gemäß Abb.48 oder Abb.49 (sukzedane Aufspaltungen) evolviert und seien als Gruppe durch die Synapomorphien 1 und 2 charakterisiert. Die phylogenetische Methode kann anhand der heutigen drei Taxa A, B und C keine Aussage machen, solange nicht mindestens eine Synapomorphie zwischen zwei dieser drei Taxa erkannt ist. Bis dahin begnügt man sich mit einer Darstellung wie Abb.50, die im Gegensatz zu Abb.52 nicht suggeriert, man wisse, daß es eine Dreifachspaltung sei. Wird dann doch noch eine Synapomorphie (z.B. x für A+B) gefunden, so wird Abb.50 in Abb.51 umgewandelt:



Kurzum: Auch wenn bisweilen in Kladogrammen Dreifachspaltungen eingetragen sind wie in Abb.52, so kann man sie prinzipiell nie nachweisen: Man weiß nicht, ob es in der Phylogenese tatsächlich Dreifachspaltungen waren oder ob uns nur noch die entscheidende Synapomorphie nicht bekannt ist. Eine Dreifachspaltung ist also nie verifizierbar! (Vgl. ausführlicher bei SCHLEE 1981:21-23 und HENNIG 1982:203-205.)

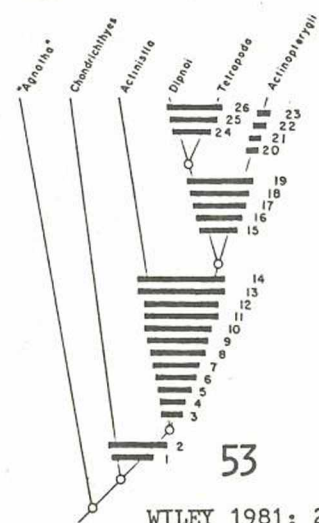
3.6 Vorschlag für die Gestaltung eines informationsreichen Kladogrammes

Die Kladistik liefert nicht immer widerspruchsfreie Ergebnisse (Abschnitt 2.6). Bisher wurden Probleme und Widersprüche in veröffentlichten Kladogrammen meist nicht deutlich gemacht; höchstens wurden verschiedene Kladogramme nebeneinander gestellt (z.B. Abb.24/25). Die Abb.54 (übernächste Seite) ist ein Vorschlag, wie man in einem Kladogramm auf Probleme hinweisen kann und vor allem durch Wahl bestimmter Symbole die Merkmals-Zustände differenziert kennzeichnen kann.

Das Wesentliche dieser Art von Kladogramm:

- a) Der plesiomorphe Zustand und das primäre Fehlen eines Merkmales werden mit unterschiedlichen Symbolen eingetragen (Abb.54: plesiomorph $\bigcirc \square \Delta$ fehlend: -).

Bei der verkürzten Kladogrammdarstellungsweise von Abb.2, 3 und 53 ist nämlich nicht abzulesen, welche der beiden eben genannten "Nicht-Apomorphien" außerhalb der durch Synapomorphie-Symbole gekennzeichneten Taxa vorkommen.



- b) Die Form der Symbole gibt Hinweise darauf, welchen Organsystemen die betreffenden Merkmale zugehören. Wäre das Kladogramm 53 so gezeichnet, sähe man mit einem Blick, ob vielleicht nur Kiemenbogen-Muskeln oder nur Schuppen-Strukturen berücksichtigt sind.
- c) Die Größe der Symbole für Apomorphien weist auf deren Komplexität hin (bei Verlust deshalb meist nur ein kleines Symbol). Damit zeigt der Autor, für wie wichtig er die einzelnen Apomorphien hält; kleinere Symbole weisen also auf eine gewisse Unsicherheit hin (Konvergenz-Anfälligkeit).
- d) Das sekundäre Fehlen (Verlust!) wird mit einem besonderen Symbol ausgedrückt (Abb.54: /). Verluste können anerkanntermaßen als Synapomorphien verwendet werden (z.B. Kernlosigkeit der Erythrocyten bei Säugetieren), aber prinzipiell muß bei ihnen noch mehr mit Konvergenzen gerechnet werden; es ist deshalb für die Gesamt-Bewertung eines Kladogrammes nützlich, mit einem Blick zu erkennen, wie viele Neuerwerbungen und wie viele Verluste als Synapomorphien eingesetzt worden sind.
- e) Funktionskomplexe (Syndrome) werden durch Umrahmung hervorgehoben. In Abb.54 wird auf diese Weise bei C und D betont, daß man die drei Synapomorphien in Merkmal 3-5 vielleicht nur als eine Synapomorphie bewerten sollte; auch wird die dreifache Konvergenz bei Y leichter verständlich.
- f) Auch "neutrale" Merkmale, d.h. bezüglich plesiomorph/apomorph noch nicht fertig analysierte Merkmale, sind eingetragen (Abb.54: Nr.7-9).
- g) Auf Konvergenzen wird besonders hingewiesen. (Abb.54: !)
Zugleich zeigt Abb.54 mit der gestrichelten Umrahmung, wie Nr.7-12 für A und B auch als Synapomorphien gedeutet werden können. (Dann müßte 13 bei B konvergent zu C+D sein!)

Teil-Vorschlag a) ist eine Erinnerung an eine schon von anderen Autoren geübte Vollständigkeit der Darstellung. Die übrigen Vorschläge sind vielleicht neu. (Einschränkung: Für neutrale Merkmale - "Wertung ungewiß" - wurde von MARTENS et al.(1981: 70) ein halb schwarz ausgefülltes Symbol verwendet.) Für besonders wichtig halte ich die Teil-Vorschläge c), f) und g).

Die Vorschläge entspringen der Überzeugung, daß ein Kladist sich stets bewußt sein sollte, daß er nur Wahrscheinlichkeitsaussagen machen kann, und daß er auch ehrlich genug ist, auf die Schwachstellen seines Kladogramm-Vorschlages hinzuweisen - und das nicht nur im Text, sondern auch synoptisch im Kladogramm. Er erleichtert dadurch dem Leser, unbefangen auch einmal unkonventionelle Gegenhypothesen durchzuprobieren (sofern sie nicht der Autor schon selbst wie etwa in Abb.54 gestrichelt eingetragen hat).

Für die höherrangigen Fisch-Taxa sind in den letzten Jahren mehrere, z.T. völlig entgegengesetzte Kladogramme aufgestellt worden, jeweils mit oft vielen als Synapomorphien gewerteten Übereinstimmungen (z.B.Abb.53). Für Außenstehende wäre der Vergleich erleichtert, wenn auch die jeweils nicht-passenden Übereinstimmungen eingetragen wären, wenn also der Autor zugibt, daß sein "eindeutiges"Kladogramm mit 10 Synapomorphien zugleich 5, 10 oder gar 15 Konvergenzen impliziert. Bei Berücksichtigung von Vorschlag b) sähe man auch auf einen Blick, ob der Autor nur ein Organsystem berücksichtigt hat.

Ein Kladogramm in der Art von Abb.54 ist mühsamer zu lesen (Antwort: das Lesen langer Diskussionen kann auch mühsam sein) und vor allem: mühsamer als herkömmliche Kladogramme zu erstellen. Auch wenn man es aus diesen oder anderen Gründen für Veröffentlichungen ablehnt, kann man vielleicht doch den einen oder anderen Teilvorschlag für die Erstellung der "Roh-Kladogramme" verwenden.

AUSSENGRUPPEN

	X	Y	S	A	B	C	D	
1	△	△	△	△	△	▲	▲	
2	?	□	□	□	□	■	■	S y n -
3	○	● !	○	○	○	●	●	a p o -
4	○	● !	○	○	○	●	●	m o r p h i e n
5	○	● !	○	○	○	●	●	(C + D)
6	□	□	?	□	□	■	■	
7	-	-	?	7'	7'	7"	7"	plesio-/apomorph
8	?	?	?	8'	8'	8"	8"	vorerst nicht
9	?	?	?	9'	9'	9"	9"	unterscheidbar
10	○	○	○	● !?	● !?	○	○	Konvergenzen !
11	○ !	○	○	○ !?	○ !?	○	○	A / B oder
12	□	□	□	■ !?	■ !?	□	□	Synapomorphien?
13	-	-	□	□	■	■	■	Synapom. (B+C+D)
14	○ _j →○ _a	○ _j →○ _a	○ _j →○ _a	○ _j →○ _a	○ _j →○ _a	○ _j →○ _a	○ _j →○ _a	j=juv. a=adult
15	□	□	?	■	■	■	■	S y n -
16	□	?	□	■	■	■	■	a p o -
17	○	○	○	●	●	●	●	m o r p h i e n
18	△	△	△	▲	▲	▲	▲	(A + B + C + D)
19	□	□	□	■	■	■	■	

54

1-19 M e r k m a l e:

- △ ▲ Genital-System
- ● Schale
- ■ Radula

└─ apomorph (größere Symbole bei komplexeren Apomorphien)
└─ plesiomorph

- primär fehlend
- / sekundär fehlend (Verlust)

┌─ Funktions-Komplex (Syndrom)

! Konvergenz (einschl. Parallelismus)

! ? Synapomorphie, falls das gestrichelt gezeichnete Kladogramm gilt (Alternativ-Vorschlag)

3.7 Beschränkte Verwendbarkeit einer Synapomorphie bei Merkmals-Ausfall

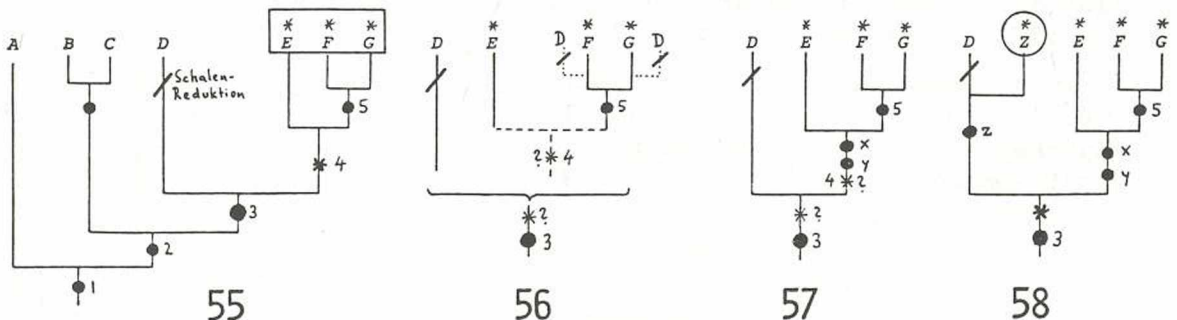
Ein in der Kladistik vielleicht bisher noch nicht allgemein diskutiertes Problem sei mit Abb.55 vorgestellt: die Taxa E, F und G sind durch eine hochkomplexe und bei Gastropoden sonst nirgendwo auftretende Schalen-Skulptur gekennzeichnet. Man wird zunächst diese Schalenskulptur als eine das Taxon (E+(F+G)) kennzeichnende Synapomorphie ansehen (Eintragung: * 4). Dies ist jedoch nicht zulässig, da nicht weniger wahrscheinlich ist, daß diese Schalenskulptur schon bei 3 entstanden ist!

Es ist deshalb die Darstellung 56 zu empfehlen. Selbst wenn weitere gezielte Untersuchungen durch Auffinden der Synapomorphien x und y das Taxon (E+(F+G)) bestätigen würden, wäre für die Schalenskulptur weiterhin unklar, ob sie schon bei 3 oder erst bei 4 entstanden ist (Abb.57).

Noch zurückhaltender müßte man beim Erstellen des Kladogrammes sein, wenn auch Synapomorphie 5 von einem Schalenmerkmal stammt: Dann könnte D auch direkt mit F oder mit G wie in Abb.56 gepunktet gezeichnet zusammenhängen. Gerade in derartigen Fällen können die im vorigen Abschnitt vorgeschlagenen unterschiedlichen Symbole dazu anregen, bei anfangs "eindeutigem" Kladogramm trotzdem diese genauso wahrscheinlichen Möglichkeiten durchzudenken.

Allgemein ausgedrückt: Eine unbestrittene Synapomorphie kann dann nicht zur Kennzeichnung eines Taxon (im Beispiel: E+F+G) verwendet werden, wenn im Randbereich dieses Taxons (im Beispiel: D) nicht der plesiomorphe Zustand vorliegt, sondern das Merkmal sekundär fehlt. (Vgl. auch WIRTH 1983:205 mit Bezug auf ein konkretes Beispiel aus dem Bereich der Plathelminthen.)

Eine Entscheidung könnte von einem weiteren Taxon Z kommen (Abb.58), das einerseits die spezifische E/F/G-Schalenskulptur als auch mindestens ein mit D übereinstimmendes synapomorphes Weichteil-Merkmal z hätte. Prinzipiell könnte Z auch ein Fossil sein - aber nicht in unserem Beispiel (D ohne Schale!): Nie wird man an einem Fossil eine Weichteil-Synapomorphie mit D feststellen können. Also werden auch noch so viele Fossilien hier keine Klärung bringen.



4 FOSSILIEN, KLADOGRAMM / STAMMBAUM / PHYLOGRAMM, KLASSIFIKATION

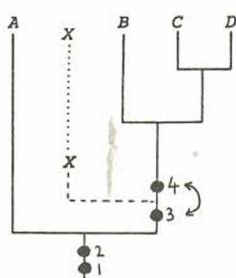
4.1 Berücksichtigung von Fossilien

Fossilien können in ein Kladogramm rezenter Taxa eingeordnet werden, sofern die relevanten Synapomorphien erkennbar sind: Das Fossil X (Abb.59) mit den drei apomorphen Merkmalen 1, 2 und 3 und dem plesiomorphen Zustand des Merkmals 4 kann wie gestrichelt eingetragen werden; diese Abzweigung zwischen 3 und 4 ist nicht von irgendeiner Fossil-Datierung abhängig. Das Fossil hat auch keinen Einfluß auf die anderen Aufspaltungen im Kladogramm. Auch wenn X nachträglich als lebendes Fossil entdeckt würde (punktiert eingetragen), würde das Kladogramm bezüglich der anderen Taxa in keiner Weise verändert! - Als datiertes Fossil, als undatiertes Fossil oder als lebendes Fossil liefert X aber doch eine weitere Information: Die Synapomorphie 4 ist erst nach Synapomorphie 3 entstanden. (Hätte X die Synapomorphien 1,2,4 und die Plesiomorphie 3, müßten wir die Reihenfolge von 3 und 4 umstellen:))

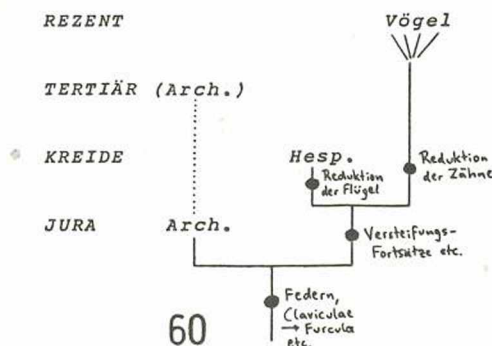
Dazu ein konkretes Beispiel: Ohne Archaeopteryx wüßten wir nicht, in welcher Reihenfolge der Brustbeinkamm, die Versteifungsfortsätze der Rippen, die Zahn-Reduktion und all die anderen für die heutigen Vögel synapomorphen Merkmals-Zustände evolviert sind. Der Urvogel Archaeopteryx und der Zahnvogel Hesperornis geben einige Hinweise zur Reihenfolge in dieser additiven Typogenese (Abb.60). Dabei spielt es keine Rolle, welches das ältere Fossil ist! Selbst wenn Archaeopteryx aus dem Tertiär stammte (damals sozusagen ein lebendes Fossil war: punktiert eingetragen) oder wenn er undatiert wäre, zeigte er, daß die Feder vor der Zahnreduktion etc. aufgetreten ist. (Bei all diesen Überlegungen wird gemäß dem Sparsamkeitsprinzip zunächst nicht an Konvergenzen und Atavismen gedacht.)

Ein Fossil Y mit den Synapomorphien 1,2,3,4 erlaubt keine Aussage über die Reihenfolge der Entstehung von 3 und 4, und keine Entscheidung, welche der fünf in Abb.61 gestrichelt eingetragenen Möglichkeiten zutrifft. (Y₁) wäre zutreffend, wenn Y in den Merkmalen 5 und 6 plesiomorph wäre; dies läßt sich aber nicht feststellen, da es sich um Weichteile handelt. - Wir haben also die zunächst paradox erscheinende Situation: Mehr Synapomorphien führen nicht unbedingt zu einer klareren Zuordnung im Kladogramm; und vor allem: sie geben weniger Information über die Reihenfolge der Merkmals-Entstehung. Man sollte also nicht pauschal sagen, daß Plesiomorphien gar keine Bedeutung für die Phylogenetik hätten (vgl. auch WIRTH 1983: 241).

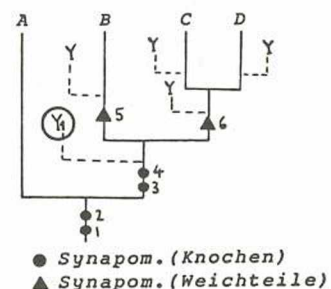
Alle datierten Fossilien mit den Synapomorphie-Sätzen 1,2,3 oder 1,2,4 oder 1-4 geben jedes für sich den Hinweis, wann spätestens die Aufspaltung zwischen A und B+C+D stattgefunden hat; sie geben also das Mindestalter des Taxon B+C+D an. (Entstehungs-/Gliederungsalter vgl.S.28)



59

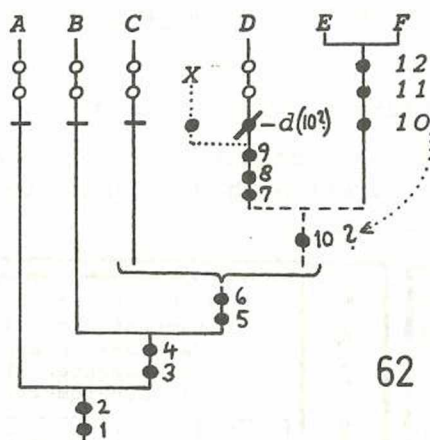


60



61

Es könnte nun der Eindruck entstehen, daß Fossilien für die Kladistik im engeren Sinne, also für die Ermittlung der Aufspaltungsabfolge, ohne Bedeutung sind. Kladogramm 62 zeigt, wann ein Fossil notwendig sein kann: Bei D tritt eine nur schwer homologisierbare Struktur d auf; unsichere Hinweise ließen die Vermutung aufkommen, es sei eine reduzierte Stufe des Merkmales 10 von (E+F) - dann wäre 10 aber keine Synapomorphie von (E+F), sondern von (D+(E+F))! Ein Fossil X mit dem vollständigen Synapomorphie-Satz 1-10 erlaubt folgende Aussagen: 1) Die Vorfahren von D hatten auch das Merkmal 10 gehabt. 1a) Damit wird die Vermutung wahrscheinlicher, daß d eine reduzierte Stufe (ein phylogenetischer Rest) von 10 ist. 2) D ist die Schwestergruppe von (E+F), allen gemeinsam ist die Synapomorphie 10. Dies ist ein Beispiel für die von OSCHER (1973: 164) hervorgehobene Bedeutung der Fossilien: reale Zwischenglieder als Hilfe für das Homologisieren.



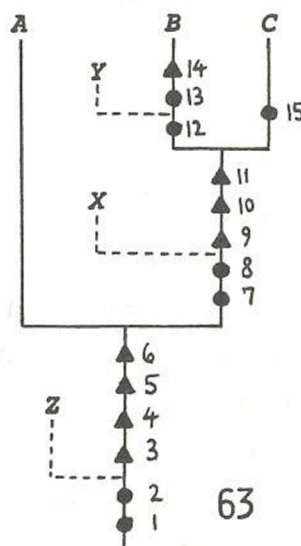
Das Einordnen, sozusagen das "Aufhängen" der Fossilien in einem primär nach rezenten Tiergruppen aufgestellten Kladogramm ist die Voraussetzung für Aussagen über solche Merkmale, die gewöhnlich fossil nicht erhalten sind: Weichteile, histologische und cytologische Details, biochemische Merkmale und sogar Verhalten, sofern für diese Merkmale bei den rezenten Vertretern Synapomorphien erkannt sind. Ein Fossil X mit den Knochen-Apomorphien 1,2;7,8

kann in Abb.63 wie gestrichelt eingeordnet werden. Diese Zuordnung impliziert zugleich folgende Aussagen über Weichteile:

3-6:apomorph, 14:plesiomorph, 9-11: keine Aussage möglich.

Für Fossil Y mit Knochen-Apomorphien 1,2;7,8;12 entsprechend: 3-6 und 9-11: apomorph, 14: keine Aussage möglich.

Für Z mit Knochen-Apomorphie 1,2 ist keine Aussage über die in Kladogramm 63 berücksichtigten Weichteile möglich.



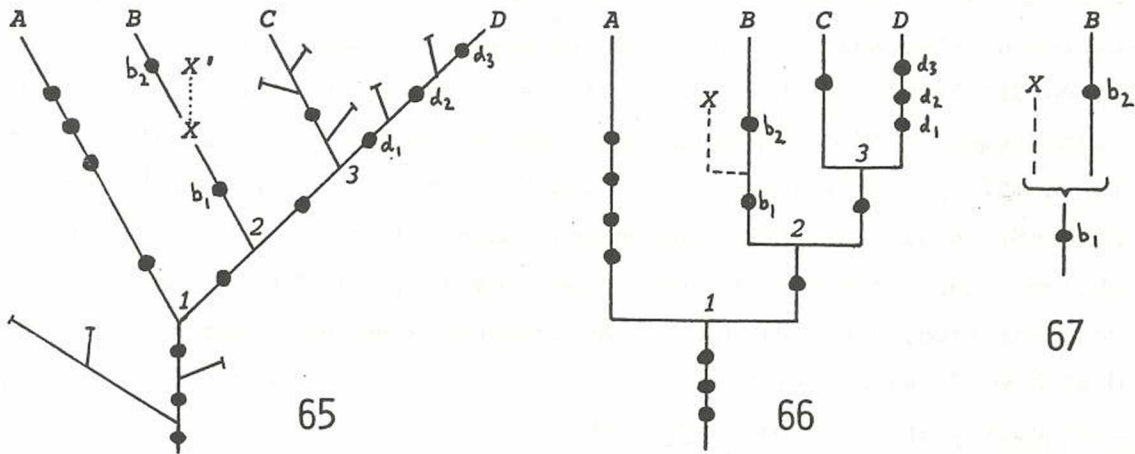
- Synapom. (Knochen)
- ▲ Synapomorphien (Weichteile)

Dieses Beispiel zeigt besonders deutlich, auf welche Rückschlußmöglichkeiten man verzichtet, wenn man die Einordnung der Fossilien in ein primär nach rezenten Tiergruppen aufgestelltes Kladogramm ablehnt. HENNIG und SCHLEE haben oft begründet, warum das nach rezenten Taxa errichtete Kladogramm das primäre sein sollte: bei Fossilien ist nur ein kleiner Ausschnitt der bei rezenten Tierarten analysierbaren Merkmale zugänglich (Ausnahme: Bernsteinfossilien, von denen manche Stücke inzwischen besser erforscht sind als nah verwandte rezente Taxa).

Weiteres über Fossilien: SCHLEE (1971: 38-42, 1981), HENNIG (1982:159-164), PATTERSON 1981 und mehrere Beiträge in JOYSEY & FRIDAY 1982.

Prüfen wir an einem Beispiel, ob die Aufspaltungen in einem Kladogramm wirklich Speziationen widerspiegeln: Abb.65 sei die tatsächlich abgelaufene Phylognese, Abb.66 das aufgrund der Synapomorphien der vier rezenten Taxa erstellte Kladogramm. Die Aufspaltungen 1, 2 und 3 im Kladogramm entsprechen den Speziationen 1, 2 und 3 in der Phylognese! Es sind im Kladogramm jedoch nicht a l l e Speziationen durch Aufspaltungen dokumentiert.

Man könnte von den Autapomorphien d1 und d2 auf die beiden weiteren Speziationen (zu den ausgestorbenen Arten hin) schließen; aber auf den Linien zu A, B und C wäre solch ein Rückschluß von der Zahl der Autapomorphien auf ausgestorbene Seitenäste falsch.



Allgemein formuliert: Hat es in der Phylognese einer Kronen-Gruppe (*-Gruppe) n Speziationen gegeben, so sind im Kladogramm der rezenten Arten nur $n-a$ (a = Zahl der ausgestorbenen Arten) Aufspaltungen enthalten; aber umgekehrt: JEDE AUFSPALTUNG IM KLADOGRAMM ENTSPRICHT MINDESTENS EINER SPEZIATION.

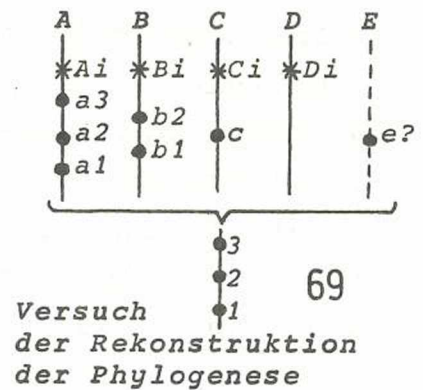
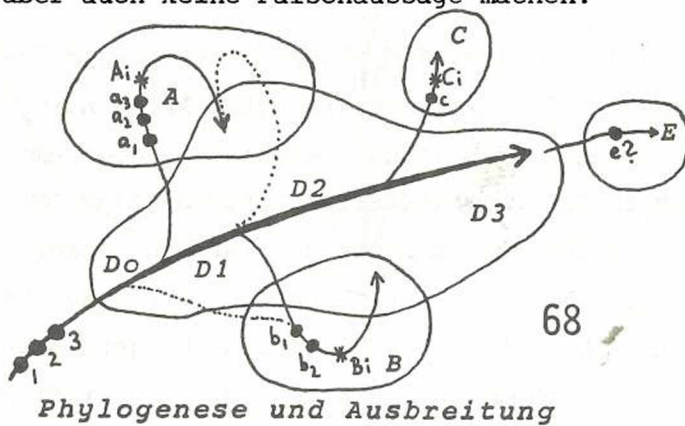
Die Unterscheidung Kladogramm / Stammbaum im Sinne des letzten Satzes der vorigen Seite dürfte also überflüssig sein, auf jeden Fall für Taxa oberhalb vom Art-Niveau (vgl. auch WILEY 1981: 107/108). Vielleicht bürgert sich der Begriff Kladogramm für Aufspaltungsschemata o h n e und der Begriff Stammbaum für solche m i t Zeitangaben ein. (Vgl. auch Phylogramm: S.31)

Ein Fossil X, das genau der Vorfahrenlinie von B entstammt und mit B die Synapomorphie b1 hat, täuscht eine zusätzliche Speziation vor, wenn es wie in Abb.66 eingesetzt wird. Man vermeidet diesen Fehler, wenn man - wie es die HENNIG-Methode streng vorschreibt - für jeden Kladogramm-Ast eine Apomorphie*einträgt. Solange für X keine Autapomorphie*bekannt ist, sollte eine Darstellung wie Abb.67 gewählt werden: Damit wird offengelassen, ob X wirklich der Vorfahrenlinie von B entstammt oder ob es nicht doch eine Speziation gegeben hat (Abb.65: punktierte Linie zu X'). Ob ein Fossil genau der Vorfahrenlinie zu heutigen Taxa entstammt, läßt sich also prinzipiell genausowenig feststellen wie eine Dreifach-Aufspaltung (S.22, Abb.47-52): In beiden Fällen ist nur eine Falsifizierung, aber nie eine Verifizierung möglich.

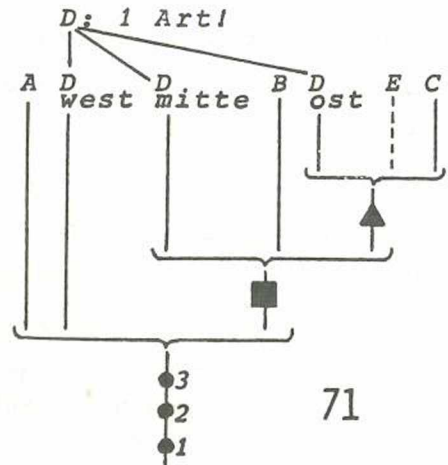
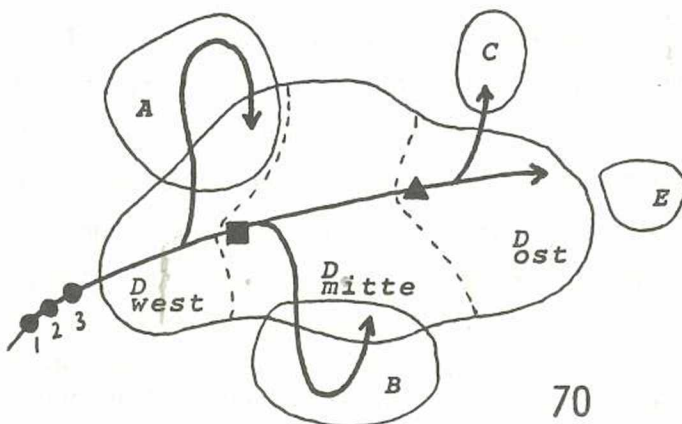
* Streng genommen ist eine Apomorphie kein Beweis für eine Speziation: Eine Apomorphie kann nicht schlagartig in der gesamten Art auftreten und ist also anfangs auf einzelne Individuen beschränkt; Apomorphien können auch auf Subspecies beschränkt bleiben (vgl. Abb.70, S.30).

4.4 Das Problem der "fortlebenden Stammart"

Auf das Problem der Kladistik im Bereich von Arten war auf dem Workshop durch den Beitrag WILLMANN (Schnecken von Kos) und durch die Diskussions-Bemerkung MEIER-BROOK (südostasiatische Gyraulus-Arten) hingewiesen worden. Hier soll der wohl häufige Fall der Ausbreitung einer Art mit Abspaltung von Tochter-Arten im Randbereich diskutiert werden (Abb.68): Nach Erwerb der Autapomorphien 1-3, die heute als Synapomorphien der Arten einer Untergattung gelten, breitete sich die Stammart von ihrem anfangs kleinen Areal Do ohne Änderung ihrer Merkmale bis D3 aus. Nacheinander randlich abgesprengte Populationen entwickelten sich in der Separation zu den Tochter-Arten A, B und C. Durch die sekundäre Überlappung mit der Stammart D ohne Vermischung (Sympatrie!) sind A und B als reproduktiv isoliert (Symbol: Ai, Bi) erkannt; für C (Allopatrie!) wurde dies durch Kreuzungsexperimente ermittelt (Ci). Schließlich gibt es noch eine Population E, die durch Merkmal e von allen übrigen stark abweicht; es ist jedoch möglich, daß e nur eine modifikatorische Reaktion, z.B. auf die Ionenzusammensetzung des Wassers, ist. Die Kladistik wird bei dieser Situation nur das Schema 69 erstellen können, damit aber auch keine Falschaussage machen:



Die Rekonstruktion der Phylogenie - also statt Abb.69 ein echtes Kladogramm! - ist nur dann möglich, wenn zwischen Tochter-Arten und Teil-Populationen der Stammart Synapomorphien feststellbar sind. Eine Merkmals-Verteilung wie in Abb.70 führt zu einem "Kladogramm" (Abb.71); es macht die Aussage, daß A vor B vor C abgespalten wurde. (Das mag nach der heutigen Verbreitung der Arten selbstverständlich scheinen, ist es aber nicht: Man bedenke die



gepunktet gezeichnete Ausbreitung in Abb.68. Möglicherweise kann die Ausbreitungs-Richtung der gesamten Untergattung erst durch eine solche Analyse wie mit Abb.70/71 überhaupt festgestellt werden.)

Derartige Analysen sollten aber besonders vorsichtig durchgeführt werden. Denn gerade im Artbereich ist die Unterscheidung plesio-/apomorph oft nicht leicht. Außerdem ist im angenommenen Fall besonders mit Konvergenzen (Parallelismen) zu rechnen; etwa: ein Klimagradient von West nach Ost verändert die Selektionsbedingungen sowohl für die Stammart als auch für die Tochter-Arten in gleicher Weise. Schließlich kann solch ein Klimagradient auch eine gleiche modifikatorische Reaktion zur Folge haben, die irrtümlich für ein genetisch bedingtes Merkmal gehalten werden kann.

Früher hatte HENNIG den Satz aufgestellt, eine Stammart höre nach Abspaltung einer Tochterart zu existieren auf und sei durch die Abspaltung der Tochterart selbst zu einer Tochterart geworden (Deviationsregel usw.). In unserem Beispiel müßten Do, D1, D2 und D3 demgemäß als vier Arten betrachtet werden, obwohl sie eine reproduktive Einheit bilden (Biospecies!) und im Fall der Abb.68/69 auch morphologisch gleich sind (Morphospecies!). Dies sind aber keine Probleme der Phylogenese-Rekonstruktion, sondern Fragen der Klassifikation (Abschnitt 4.6!). Im übrigen lese man die von HENNIG selbst unterstützte Kritik an der Deviationsregel bei SCHLEE (1971: 27-37). Weiteres zur Kladistik im Art-Bereich: KLAUSNITZER & RICHTER 1979.

4.5 Phylogramm

Bei der bisherigen Darstellung war fast nur der kladistische Aspekt berücksichtigt, d.h. die Aufspaltungsabfolge ohne Beachtung der nach den Aufspaltungen abgelaufenen "biologischen Evolution". Phylogramme (bei WEYGOLDT 1979: "dendrogram") bringen die gesamte Information* der ihnen zugrundeliegenden Kladogramme, zeigen aber zusätzlich Evolutions-Phänomene wie Höherentwicklung und Auseinanderentwicklung (Anagenese und Divergenz). Beispielsweise betont das Phylogramm 73 im Gegensatz zum Kladogramm 72 den großen Unterschied zwischen Menschenaffen und Menschen. - Man sollte aber eines berücksichtigen: Ein vollständiges Kladogramm sieht wie Abb.74 aus und unterstreicht wie Abb.73 die besondere Stellung von Gibbon und Siamang (links) und Mensch!

* nur bezüglich Aufspaltungsabfolge

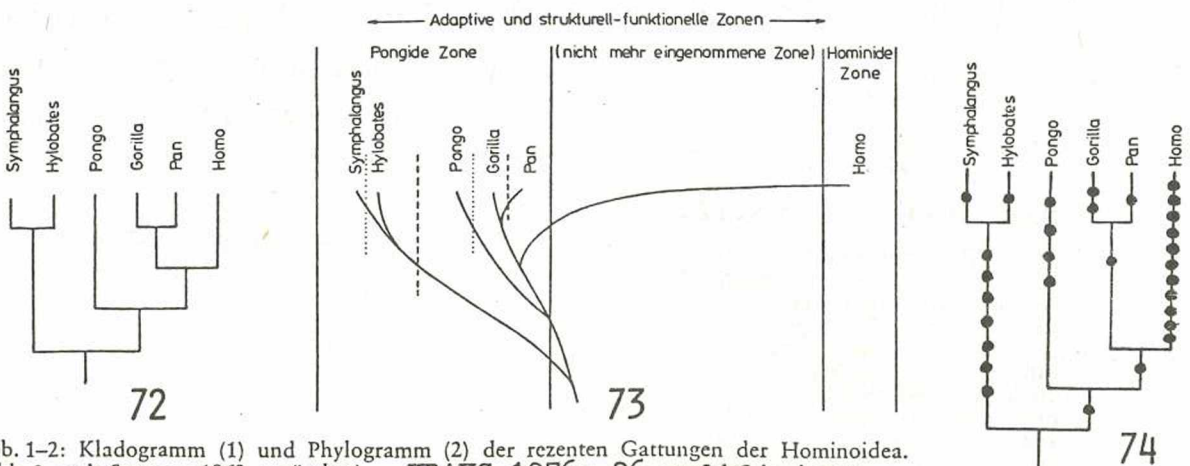


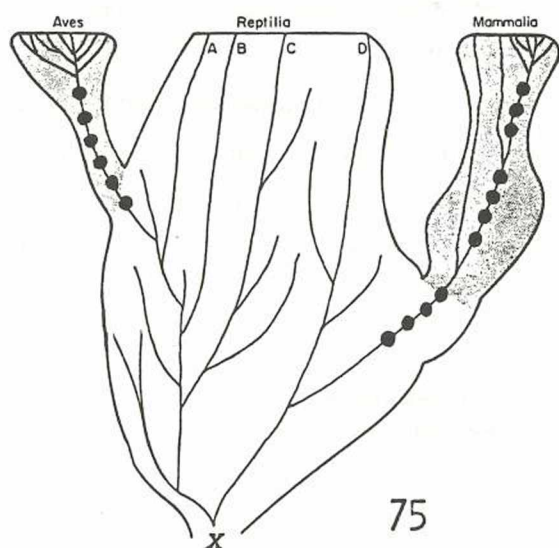
Abb.1-2: Kladogramm (1) und Phylogramm (2) der rezenten Gattungen der Hominoidea. (Abb. 2 nach SIMPSON 1963, verändert). KRAUS 1976: 86 modifiziert

4.6 Die Umsetzung des Kladogrammes in eine Klassifikation

Das Klassifizieren ist der Teil der Systematik, der die Gruppen hierarchisch anordnet und den höheren Kategorien Namen gibt. Auf S.10 war das Wesen der kladistischen Klassifikation vorgestellt und mit Abb.5 und 6 veranschaulicht worden: Nur monophyletische (s.str.=holophyletische) Taxa sind zugelassen; als Folge davon sind Kladogramm und Klassifikation kongruent. Wie schon gesagt, ist diese strenge Forderung der Kladistik umstritten. Man kann aber das HENNIGSche Prinzip bei der Rekonstruktion der Phylogenese ("1. und 2.Arbeitsschritt") verwenden - und fast nur darauf bezog sich der bisherige Artikel ! - , auch wenn man bei der Klassifikation ("3.Arbeitsschritt") anders verfahren möchte. Deshalb möchte ich mich auch hier jeder persönlichen Bewertung enthalten und mit dem Hinweis begnügen, daß eine Klassifikation nicht beide Aspekte der Evolution, nämlich Kladogenese und Anagenese/Divergenz widerspiegeln kann (vgl. ausführlich bei WEYGOLDT 1979).

Die Befürworter der kladistischen Klassifikation halten sie für das wertvollste Bezugssystem der vergleichenden Biologie, zumal solche Klassifikationen ohne zusätzliche Information in Kladogramme zurückverwandelt werden können. Die evolutionären Systematiker wie SIMPSON, MAYR, OSCHE u.a. wollen mit der Klassifikation die im Phylogramm (Abb.73) erkennbaren Phänomene ausdrücken und können bei vielen kladistischen Klassifikationen den Verlust an Anschau-

lichkeit kritisieren. Ein Parade-Beispiel für die Kontroverse sind die Reptilien: Es wird betont, daß sich ihr Status keineswegs dadurch verändert hat, daß zwei anfangs kleine Seitenzweige (=Schwestergruppen eines Teiles der Reptilien) sich zu Vögeln und Säugetieren entwickelt haben (Abb.75)*. Auf dieses Beispiel und auf das Argument des "evolutiven Erfolges der Vögel" geht SCHLEE ein (1981: 20/21).



MAYR 1974: 112 modif.

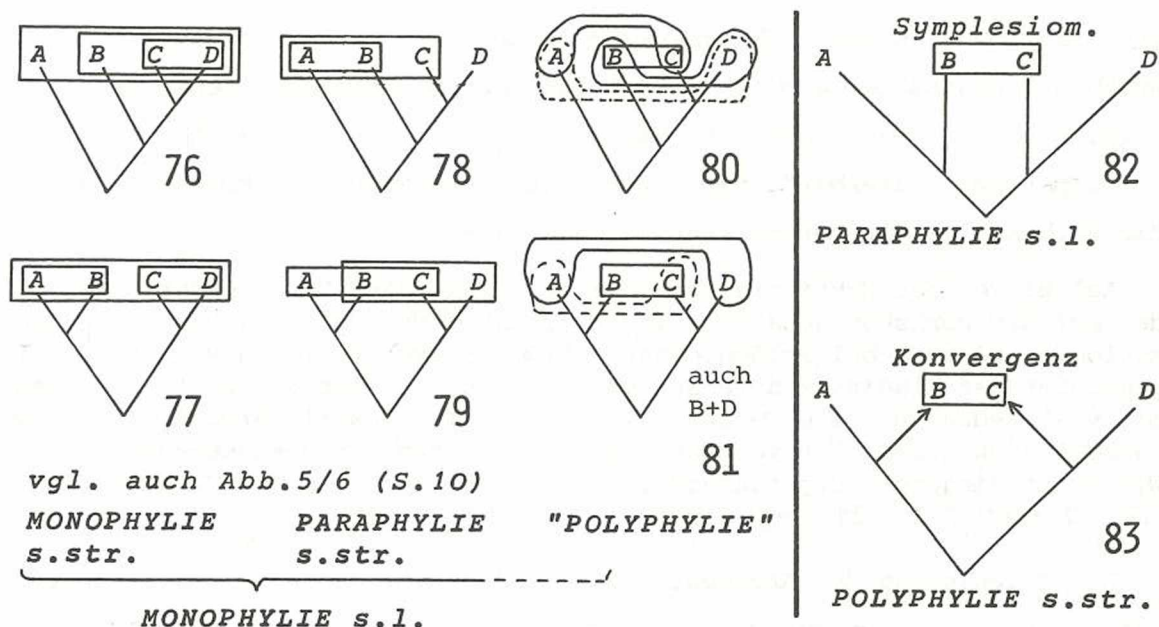
Fig. 4. The independence of the emergence of the avian and mammalian grades from the branching pattern of the reptilian grade. A (= crocodilians) belongs cladistically with the Aves, but is still a characteristic member of the reptilian grade. The origin of birds and mammals does not affect the categorical status of the reptilian branches from which they arose.

* vgl. auch Abb.6 (S.10)

Die Inflation der systematischen Kategorien ist ein weiterer Einwand gegen die kladistische Klassifikation (vgl. aber dazu die Vorschläge von WILEY 1981: 194-239).

Unabhängig davon, ob man die kladistische oder die mehr anschauliche evolutionäre Klassifikation bevorzugt: Für Rückschlüsse von der Systematik auf die Zoogeographie (z.B. bezüglich Kontinentaldrift) sollte man nur Kladogramme oder kladistische Klassifikationen, aber nicht evolutionäre Klassifikationen verwenden.

Monophylie, Paraphylie und Polyphylie werden mit Abb.76-83 erläutert:



So einfach die Unterscheidung Para-/Polyphylie gemäß Abb.78+79 / 80+81 scheinen mag: Nach einer nur auf das Kladogramm bezogenen Polyphylie-Definition wären die Reptilien polyphyletisch, denn bei ihnen sind mehr als eine, untereinander keine monophyletische Einheit bildende Taxa ausgegliedert: B+C in Abb.81 haben die gleiche Stellung im Kladogramm wie die vier Reptilien-Taxa A,B,C,D in Abb.75. Die Reptilien werden aber gewöhnlich als das Parade-Beispiel für Paraphylie vorgeführt! (Im Sinne der Abb.82) Nach dieser üblichen Auffassung ist der Begriff Polyphylie nur für die Fälle anzuwenden, bei denen eine Zusammenfassung aufgrund von Konvergenzen erfolgt ist (Abb.83), etwa "Torpedofische" = Haie + Thunfische oder "Wirbeltierflieger" = Vögel + Fledermäuse. Solche "Taxa" sind in allen Klassifikationen verboten; in der evolutionären Klassifikation gibt es mono- und paraphyletische Gruppen (oft als monophyletisch s.l. zusammengefaßt); in der kladistischen Klassifikation nur die monophyletischen s.str. gemäß Abb.76/77.

Eine ausführliche Tabelle mit Angabe der Definitionen von Mono-, Para- und Polyphylie bei verschiedenen Autoren findet sich in WILEY (1981: 84).

5 SCHLUSS-BEMERKUNG

Das HENNIG'sche Prinzip zur Rekonstruktion der Phylogenese ist klar, einfach und umfassend. Berechtigt ist ein Vergleich mit der Genetik: Dort genügt eigentlich das prinzipielle Verstehen der Meiose (einschließlich Cross-over) und Befruchtung zur Herleitung fast aller Regeln und Gesetze (Mendel-Regeln, Kopplungsgruppen, Hardy-Weinberg-Gesetz usw.), die in Büchern der Formal-Genetik oft auf mehreren hundert Seiten behandelt werden. Ähnlich ist es bei der Kladistik: Zum Verstehen genügen eigentlich die wenigen Angaben von S.7-9 (Abb.1-4) - alles weitere ist nur Deduktion. Aber trotzdem muß man sich immer wieder zwingen, manche zunächst paradox erscheinenden Sätze anzuerkennen (und bei der systematischen Arbeit zu berücksichtigen), wie z.B. "Auch ohne Fossilien ist die Phylogenese im Prinzip rekonstruierbar" oder "Auch undatierte Fossilien können Angaben über die Reihenfolge der Merkmalsentstehung liefern".

Auf Bitten der Schriftleitung hin ist dieser Artikel ausführlicher als der auf dem Workshop gehaltene Vortrag. Angesichts der bei vielen Malakozoologen und auch bei Paläontologen allgemein verbreiteten Reserviertheit gegenüber der Kladistik habe ich eine absichtlich breite Darstellung gewählt mit viel Redundanz: Die Teile 1, 2 und 3/4 sind jeweils erweiterte und mit zusätzlichen Beispielen versehene Wiederholungen der vorangehenden Abschnitte. Wie schon eingangs vorgeschlagen, kann sich der eilige Leser mit S.7-10 und S.19-21 begnügen.

Die Offenlegung der Argumente in Form eines Kladogrammes stellt besondere Anforderungen an den Autor; auch der Vorschlag von S.22-24 bringt keine Erleichterung; einzig erleichtert ist die Kritik durch den Leser! Man kann also abschließend feststellen, daß das systematische Arbeiten durch die Kladistik nicht leichter, sondern anspruchsvoller geworden ist.

S C H R I F T E N

- ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J. (1980): Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. -- Columbia University Press, New York (VIII, 349 p.)
- GRUNER, H.-E. (1980): Einführung in KÄSTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, 4. Aufl., Band I, 1: 15-156. -- Fischer Verlag, Jena/Stuttgart
- HENNIG, W. (1974): Kritische Bemerkungen zur Frage "Cladistic analysis or cladistic classification?" -- Z.zool.Syst.Evolut.forsch.12:279-294 (Entgegnung auf MAYR 1974)
- HENNIG, W. (1979): Taschenbuch der Zoologie, Band 2 = Wirbellose I, 4. Aufl. -- Fischer Verlag, Jena (Westausgabe 1980: H.Deutsch Verlag) (392 S.)
- HENNIG, W. (1981): Insect Phylogeny. (revisionary notes: SCHLEE et al.) (p.1-48: Methodological Introduction). -- Wiley, Chichester (XXII, 514 p.)
- HENNIG, W. ("1982"): Phylogenetische Systematik. Pareys Studentexte 34. -- Parey, Berlin u.Hamburg (246 S., 69 Abb.) (Der Text stammt von 1960 und diente als Grundlage für die engl.Ausgabe: 1966: Phylogenetic Systematics, Univ.Illinois Press, Urbana.)
- HENNIG, W. & SCHLEE, D. (1978): Abriß der phylogenetischen Systematik. -- Stuttg.Beitr.Naturk. A 319 (11 S.)

- HÖLDER, H. (1981), Herausg.: HENNIGs Kladistische Methode aus paläontologischer Sicht. -- Paläont.Z.55(1/2): 9-131 (vor allem Vorträge von der Tagung der Arbeitsgruppe Wirbeltierpaläontologie, Bad Honnef, März 1979)
- JEFFERIES, R.P.S. (1980): Zur Fossilgeschichte des Ursprungs der Chordaten und der Echinodermen. -- Zool.Jb.Anat.103: 285-353
- de JONG, R. (1980): Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. -- Z.zool.Syst.Evolut.forsch.18: 1-23
- JOYSEY, K.A. & FRIDAY, A.E. (1982), eds.: Problems of Phylogenetic Reconstruction. -- The Systematics Association special volume 21 (442 p.) (Tagung April 1980, weitere Beiträge siehe PATTERSON, ed. 1982)
- KLAUSNITZER, B. & RICHTER, K. (1979): Bemerkungen zum Artkonzept und zur Phylogenie der Arten. -- Z.zool.Syst.Evolut.forsch.17: 236-241
- KÖNIGSMANN, E. (1975): Termini der phylogenetischen Systematik. -- Biol.Rdsch.13: 99-115
- KRAUS, O. (1976): Phylogenetische Systematik und evolutionäre Klassifikation. -- Verh.dtsch.zool.Ges.(Hamburg 1976): 84-99
- KULL, U. (1977/78): Evolution. Studienreihe Biologie, Band 3. -- J.B.Metzler, Stuttgart (XI,304 S., 79 Abb.)
- MARTENS, J., HOHEISEL, U. & GÖTZE, M. (1981): Vergleichende Anatomie der Legehöhren der Opiliones als Beitrag zur Phylogenie der Ordnung. -- Zool.Jb. 105: 13-76
- MAYR, E. (1974): Cladistic analysis or cladistic classification? -- Z.zool.Syst.Evolut.forsch.12:94-128 (vgl. dazu Entgegnung: HENNIG 1974)
- MAYR, E. (1982): The Growth of Biological Thought. -- Belknap(Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.(974 p.) (cladistics: p.226-233)
- NELSON, G. & PLATNICK, N. (1981): Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. -- Columbia University Press, New York (XI,567 p.)
- OSCHE, G. (1973): Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. -- Aufsätze u.Reden senckenb.naturf.Ges.24: 155-165
- OSCHE, G. (1982): Rekapitulationsentwicklung und ihre Bedeutung für die Phylogenetik. Wann gilt die "Biogenetische Grundregel"? -- Verh.naturwiss.Ver. Hamburg (N.F.) 25: 5-31
- PATTERSON, C. (1981): Significance of fossils in determining evolutionary relationships. -- Annu.Rev.Ecol.Syst.12: 195-223
- PATTERSON, C. (1982): Cladistics and classification. -- New Scientist 94:303-6
- PATTERSON, C. (1982), ed.: Methods of Phylogenetic Reconstruction. -- Zool.J. Linn.Soc. 74(3) (Sympos.April 1980, weitere Beiträge vgl. JOYSEY & FRIDAY)
- PETERS, G. & KLAUSNITZER, B. (1978): Phylogenetische Systematik als Methode zur Erforschung der Stammesgeschichte der Tiere. -- Biol.Rdsch.16: 88-98
- RIEPEL, O. (1980): Why to be a cladist.--Z.zool.Syst.Evolut.forsch.18: 81-90
- SCHLEE, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIGs Prinzip. -- Aufsätze u.Reden senckenb.naturf.Ges. 20: 1-62
- SCHLEE, D. (1978): Anmerkungen zur phylogenetischen Systematik: Stellungnahme zu einigen Mißverständnissen. -- Stuttg.Beitr.Naturk. A 320 (14 S.)
- SCHLEE, D. (1981): Grundsätze der phylogenetischen Systematik (Eine praxisorientierte Übersicht) -- Paläont.Z. 55: 11-30 (HÖLDER, Herausg.)
- WATROUS, L.E. & WHEELER, Q.D.(1981): The out-group comparison method of character analysis. -- Syst.Zool.30: 1-11
- WENZ, W. & ZILCH, A. (1959/60): Gastropoda 2: Euthyneura. Handbuch der Paläozoologie 6:2. -- Borntraeger, Berlin
- WEYGOLDT, P. (1979): Cladistic versus phenetic classification - an endless debate? -- Z.zool.Syst.Evolut.forsch.17: 310-314
- WILEY, E.O. (1981): Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. -- J.Wiley, New York / Chichester (XV, 439 p.)
- WIRTH, U. (1983): Spermien und Spermatogenese bei Nematoden und die Bedeutung der Spermien-Struktur für die Phylogenetik der Metazoen. -- Dissertation, Fakultät für Biologie, Universität Freiburg (XIV, 274 S.)

Anschrift des Verfassers:

Institut für Biologie I (Zoologie), Albertstr.21a, D-7800 Freiburg i.Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Wirth Ulrich

Artikel/Article: [Die Phylogenetische Systematik \(Das Prinzip von HENNG\) 6-35](#)