

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom

Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie A (Biologie), Nr. 319

Stuttgart 1978

Abriss der phylogenetischen Systematik

Von Willi Hennig (†) & Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 5 Abbildungen

Inhalt

Einleitung

Kurzgefaßte Einführung in die phylogenetische Systematik

1. Ziel
2. Methodische Basis: Theoretischer Hintergrund
3. Hinweise zur praktischen Anwendung
4. Darstellung der Ergebnisse in Form eines Synapomorphieschemas
5. Die phylogenetische Analyse von Fossilien: Theoretischer Hintergrund
6. Fossilienanalyse: Praktische Anwendung

Literatur

Einleitung

Der folgende Text ist die deutschsprachige Version von „Introductory remarks on phylogenetic systematics“, eines Artikels, der den Teilnehmern des First Scandinavian Symposium on Systematic Zoology¹⁾ im Januar 1976 in Stockholm xerokopiert ausgehändigt wurde. Das Organisationskomitee hatte uns um einen solchen kurzen Abriss der phylogenetischen Methodik gebeten und die Vervielfältigung und Verteilung übernommen.

Zunächst hatten wir beide (im Oktober 1975) unabhängig je einen Entwurf hergestellt, der bei W. HENNIG hauptsächlich die theoretischen Grundzüge enthielt, während ich den Schwerpunkt mehr auf die Aspekte der praktischen Arbeit legte. Um Überschneidungen auszuschalten und die Anschaulichkeit zu erhöhen, kombinierte ich die Entwürfe unter weitestmöglicher wörtlicher Beibehaltung der ursprünglichen Texte in Absprache mit Professor HENNIG und ergänzte sie mit Abbildungen.

Leider ist Herr Professor Dr. Dr. h. c. WILLI HENNIG am 5. November 1976 verstorben.

Die Publikation dieses gemeinsamen Textes erfolgt im Einvernehmen mit seiner Familie. Auch Professor HENNIG war mit einer Publizierung einverstanden, er schätzte allerdings seinen Beitrag als Wiederholung früherer Äußerungen ein. Da aber häufig der Wunsch nach einer sehr knappen Zusammenfassung an uns

¹⁾ Kurzfassung der Vorträge sowie Abstracts der Kurzvorträge erschienen gemeinsam in: *Zoologica Scripta* 5 (3—4): 161—190; Stockholm 1976.

herangetragen wurde, erscheint ein solcher Abriss nützlich. Der Nutzen liegt nicht zuletzt auch darin, daß Ansichten anderer Autoren, die sich ebenfalls um phylogenetische Schlüsse und Systeme bemühen, rasch an diesem Spiegel reflektiert werden können, um den Grad der Abweichungen bzw. Übereinstimmungen feststellen zu können.

Auf ausführliche neuere Darstellungen W. HENNIG's zur Theorie und Praxis der phylogenetischen Systematik sei besonders hingewiesen: Ein Manuskript aus dem Nachlaß (HENNIG, im Druck α), die Stellungnahme zu MAYR's Einschätzung der phylogenetischen Systematik (HENNIG 1974, 1975), das Kapitel I A—C in „Die Stammesgeschichte der Insekten“ (HENNIG 1969: 13—49), das grundlegende Buch „Phylogenetic Systematics“ (HENNIG 1966), kürzere Artikel (HENNIG 1965, 1957), sowie sehr zahlreiche spezielle Analysen vorwiegend an rezenten und fossilen Insekten (s. Publikationsliste: HENNIG, im Druck β).

Wenn hier auch nicht auf alle mit dieser Methodik durchgeführten Spezialuntersuchungen auch anderer Autoren hingewiesen werden kann, so sei doch wenigstens eine Auswahl weiterer aus W. HENNIG's Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung stammenden allgemeinen Ausführungen zur Theorie und Praxis der phylogenetischen Forschung an Rezenten und Fossilien, die unseren hier vorliegenden Abriss ergänzend erläutern, hier genannt: SCHLEE (1969 a—d, 1970, 1971, 1975 a—c, 1976); SEEGER (1975); ferner sei auf die (sehr weitgehend auf Texte von W. HENNIG und D. SCHLEE basierende) Zusammenstellung von Termini der phylogenetischen Systematik durch KÖNIGSMANN (1975) hingewiesen.

Die inzwischen erschienenen Ausführungen von BRUNDIN, der beispielsweise hinsichtlich der Rolle von Parallelismen in der phylogenetischen Analyse von Rezenten und Fossilien eine ganz andere Auffassung (als hier dargestellt — siehe Kapitel 4(2) und Fußnote 5) vertritt, aber seine Ansicht besonders nahe der „phylogenetischen Systematik sensu HENNIG“ wähnt, bedingen einige ergänzende Stellungnahmen, die in der anschließenden Nummer dieser Zeitschrift (SCHLEE 1978) dargelegt sind. Hierin sind auch weitere Gesichtspunkte zur Ergänzung der vorliegenden, sehr knapp gefaßten Darstellung angeführt.

D. Schlee

Kurzgefaßte Einführung in die phylogenetische Systematik

1. Ziel

Hauptziel der phylogenetischen Systematik ist ein System, das nur monophyletische Gruppen enthält. Monophyletische Gruppen sind Gruppen von Arten, die Deszendenten einer nur ihnen gemeinsamen Stammart sind (siehe Abb. 1). Diese Beziehungen kann man „geschlossene Abstammungsgemeinschaften“ nennen. Durch solche Stammarten sind die Verzweigungen des Stammbaumes in ihrer streng chronologischen Sequenz bestimmt und damit auch die hierarchische Anordnung der monophyletischen Gruppen im phylogenetischen System.

2. Methodische Basis: Theoretischer Hintergrund

Unsere ²⁾ Methode zur Erkennung monophyletischer Gruppen beruht auf der Überlegung, daß bei jeder Aufspaltung einer Stammart, durch die monophyleti-

²⁾ Formulierung von W. HENNIG.

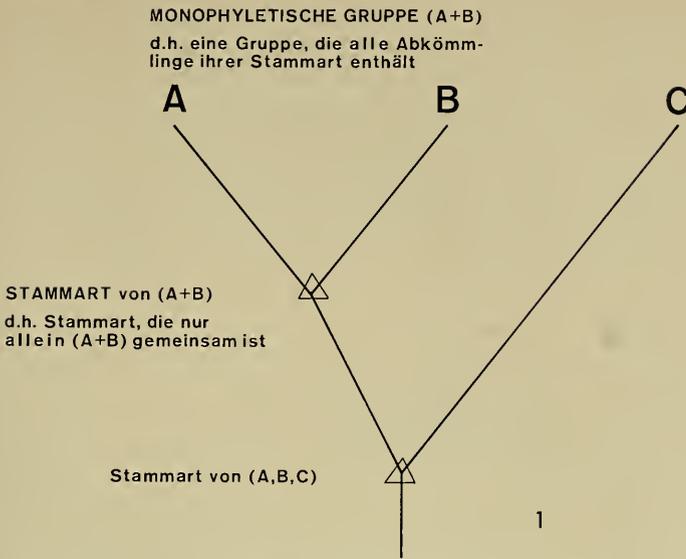


Abb. 1. Diagramm zur Illustration der Begriffe „monophyletische Gruppe“ und „Stammart“.

sche Schwestergruppen [bezüglich „Schwestergruppen“ siehe Abb. 3] entstehen, die Merkmale der diesen gemeinsamen Stammart entweder (A) von allen Deszendenten unverändert übernommen oder (B) bei einer der entstehenden Schwestergruppen verändert werden können.

Die gemeinsamen Merkmale der Arten einer monophyletischen Gruppe sind demnach entweder

- (1) symplesiomorph (d. h. Merkmale, die sie mindestens mit ihrer Schwestergruppe teilt) oder — soweit nicht der unter (3) genannte Fall zutrifft —
- (2) synapomorph (d. h. Merkmale, die erst bei ihrer eigenen Stammart in dieser veränderten Ausprägungsform entstanden sind) (siehe Abb. 2).

Beide Bezeichnungen sind demnach relativ und nicht „Eigenschaften“ bestimmter Merkmale, d. h. es besteht keine obligatorische Verknüpfung von bestimmten Strukturen mit bestimmtem Merkmalscharakter. Ein Merkmal a, zum Beispiel, muß als synapomorph für die Arten der Gruppe A bezeichnet werden, wenn es bei der nur dieser Gruppe gemeinsamen Stammart entstanden ist. Für die Teilgruppe T der Gruppe A muß es aber als symplesiomorph bezeichnet werden, wenn es von den Arten der Teilgruppe T unverändert übernommen wurde. — Ein weiteres Beispiel (Abb. 2): Merkmalsausbildung x = Synapomorphie der Gesamtgruppe (A, B, C); Merkmalsausbildung x = Symplesiomorphie innerhalb der Gruppe B.

(3) Merkmalsveränderungen mit annähernd gleichem Ergebnis können aber auch in verschiedenen monophyletischen Gruppen unabhängig erfolgt sein: Konvergenz, Parallelentwicklung.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich folgendes:

Wenn die Frage zu beantworten ist, ob zwei oder mehr Arten eine monophyletische Gruppe bilden oder nicht, sind nacheinander zwei Entscheidungen zu treffen. Für alle den untersuchten Arten gemeinsamen Merkmale ist zu fragen:

- (1) ob sie plesiomorph sind, d. h., ob sie in der vorliegenden Ausprägungsform von einer älteren Stammart übernommen worden sind, die die untersuchten Arten mit anderen teilen; solche „symplesiomorphen“ Merkmale scheiden für die weiteren Überlegungen zur Auffindung monophyletischer Gruppen aus.
- (2) Nach Ausscheidung der eindeutig symplesiomorphen Merkmale ist für die verbleibenden „apomorphen“ („abgeleiteten“) Merkmale zu entscheiden, ob sie bei einer nur ihren Trägern gemeinsamen Stammart entstanden sein können „Synapomorphie“ oder ob sie bei dieser noch nicht vorhanden und erst später selbständig entstanden sind (Konvergenz, Parallelentwicklung).

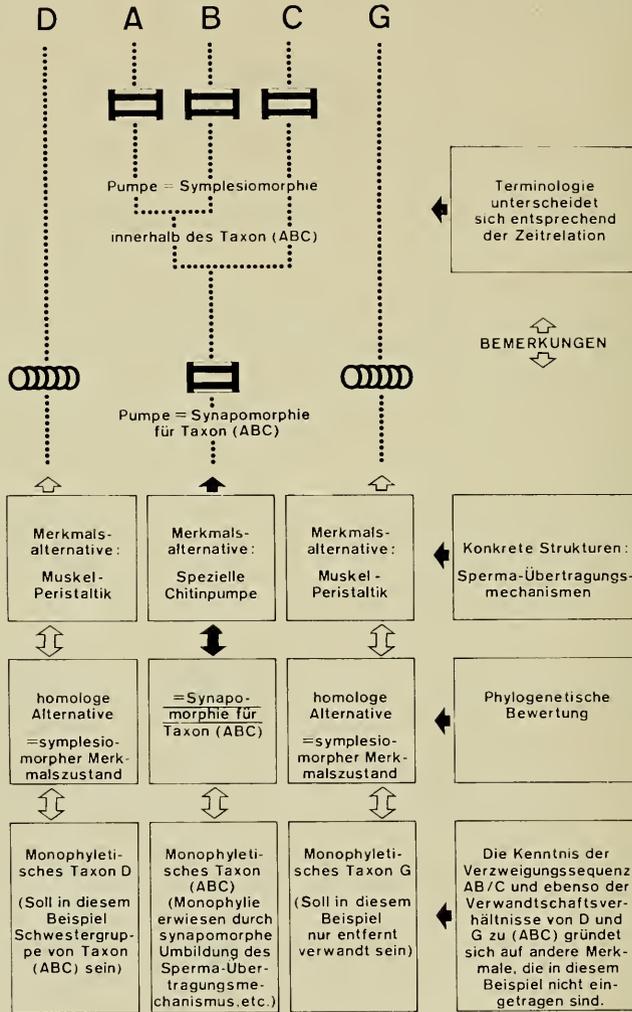


Abb. 2. Diagramm zur Verdeutlichung der Relativität der Termini Synapomorphie/Symplesiomorphie. — [Dieses Diagramm stellt kein gesichertes Synapomorphieschema (siehe Abb. 3—5) dar, denn mit einem einzigen Merkmalspaar läßt sich kein Verzweigungsschema für 5 Taxa begründen.] — Für die graphische Ausführung der Abbildungen 1—5 danken wir Herrn R. TESKE, Ludwigsburg.

Die erste Entscheidung ist oft leicht und ergibt sich meist aus der weiten Verbreitung der Merkmale außerhalb der untersuchten Artengruppe. Die zweite Entscheidung kann sehr schwierig sein. Ganz allgemeingültige Regeln, die es ausnahmslos erlauben würden, alle möglichen auch komplizierten Fälle ohne weitere Vorkenntnisse zu lösen, kann man nicht aufstellen, wohl aber Empfehlungen³⁾ für das praktische Vorgehen bei der phylogenetischen Untersuchung sowie für das Überprüfen vorgeschlagener Argumente und Systeme, d. h. für die Ermittlung überzeugender Ergebnisse.

3. Hinweise zur praktischen Anwendung

Es muß versucht werden, den Werdegang der Merkmalsumbildung zu bestimmen. Die Bestimmung des Merkmalscharakters, d. h. seiner Bedeutung für die phylogenetische Rekonstruktion (Synapomorphie/Symplesiomorphie etc.) muß indirekt aus dem Vergleich innerhalb der speziell untersuchten Gruppen und gezielt außerhalb der zentral untersuchten Gruppe ermittelt werden. Insofern spielen die bisherigen Erkenntnisse und Vermutungen über die Verwandtschaftsbeziehungen eine Rolle. Jedoch geht es nicht um ein „Akzeptieren des vorgegebenen Systems“, sondern um den vorbehaltlichen Einsatz der bereits vorgeschlagenen Systemvarianten sowie zusätzlicher aus bestimmten Gründen sinnvoller Systemmöglichkeiten⁴⁾ — bei gleichzeitiger rückwirkender Prüfung der phylogenetischen Relevanz der jeweils zugrundeliegenden Argumente.

Die meist schnell gewonnene Unterscheidung zwischen plesiomorpher und „abgeleiteter“ Merkmalsalternative (Entwicklungsrichtung) reicht nicht für phylogenetisch relevante Gruppenbildung, da „abgeleitet“ nicht einfach mit „synapomorph“ gleichgesetzt werden darf. („Abgeleitete“ Merkmale können auf Konvergenz, Parallelismus, Synapomorphie beruhen).

Es ist daher notwendig, die „Konvergenzwahrscheinlichkeit“ (hier: inklusive Parallelismus; insgesamt die Wahrscheinlichkeit der mehrfach unabhängigen Entstehung) gegen die Glaubwürdigkeit als Synapomorphie abzuwägen.

Für diese Entscheidung ist es wesentlich, die folgenden Gesichtspunkte zu berücksichtigen:

- (a) Strukturreichtum⁵⁾ und Funktionsweise der Merkmalsausbildung;
- (b) Verbreitung des Merkmals unter den Taxa;
- (c) Grad des Widerspruchs („conflicting evidence“) mit den Aussagen anderer Merkmale.

³⁾ Nachsatz: Theoretische und praktische Beispiele sowie Richtlinien z. B. bei SCHLEE (1971, speziell S. 57—58).

⁴⁾ Nachsatz: Wie dies im Konkreten angewendet werden sollte, ist an anderer Stelle (SCHLEE 1975a) ausführlich dargelegt.

⁵⁾ Nachsatz: (Einfügung eines Abschnitts aus meinem ursprünglichen Manuskript): Obwohl grundsätzlich auch einfach strukturierte Merkmale und kleine graduelle Änderungen synapomorph entstanden sein können, würden wir bei unserer Aufgabe der Rekonstruktion der Phylogenese ungläubwürdig, wenn wir die bei solchen Merkmalsänderungen zwangsläufig hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit einfach ignorieren, d. h. ohne weitere Begründung außer acht ließen. — Weitere Diskussion bei SCHLEE (1978: Kapitel 4).

Kriterium für die wahrscheinliche Richtigkeit der Entscheidung über die Frage, ob eine Artengruppe als monophyletisch akzeptiert werden kann oder nicht, ist die Vereinbarkeit aller Merkmalsanalysen. Im Falle von Widersprüchen (conflicting evidence) sind weitere Untersuchungen nötig. In dem Zwang, phylogenetische Untersuchungen so lange fortzuführen, bis die Analyse aller Merkmalsübereinstimmungen auf das gleiche Ergebnis hinweist, d. h. bis die Frage geklärt ist, welche Übereinstimmungen auf Sympleisiomorphie, welche auf Konvergenz⁶⁾ und welche auf Synapomorphie beruhen, liegt der entscheidende wissenschaftliche Wert der phylogenetischen Systematik gegenüber anderen Klassifikationsbestrebungen.

Nicht nur morphologische, sondern auch ethologische und andere Merkmale können in der phylogenetischen Argumentation verwendet werden, wenn ihre Bewertung als Synapomorphie glaubwürdig belegt ist.

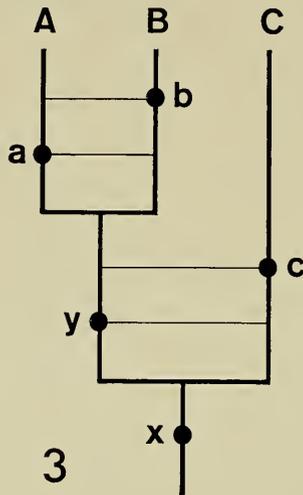


Abb. 3. Synapomorphieschema. Es zeigt das für den Nachweis der Verwandtschaftsverhältnisse (A+B)/C notwendige Minimum (hinsichtlich Zahl und Verteilung!) an Synapomorphien. A, B, C = Taxa.

a, b, c, x, y, = verschiedene Merkmale, deren jeweilige, für die phylogenetische Verwandtschaft entscheidende synapomorphe Merkmalsalternative mit dickem Punkt symbolisiert ist, während die jeweilige plesiomorphe Alternative (die für die Verwandtschaftsverhältnisse nicht beweiskräftig sind) nicht im Diagramm eingetragen ist.

Schwestergruppen sind: 1.) A/B, nachgewiesen durch die Synapomorphien y, a, b. — 2.) (A+B)/C durch x, y, c.

Monophyletische Gruppen sind: 1.) A, nachgewiesen durch Synapomorphie a. — 2.) B durch b. — 3.) (A+B) durch y. — 4.) C durch c. — 5.) (ABC) durch x.

⁶⁾ Nachsatz: „Konvergenz“ ist hier im Sinne von „abgeleitet, aber mehrfach unabhängig entstanden“ zu verstehen und schließt daher Parallelismen ein. Dies geht aus dem oben [im Kapitel 3] und unten [4. (2)] Gesagten und aus der Auswahl der gewählten Alternativen hervor: (1) Sympleisiomorphie = „weiterhin vorhandene ursprüngliche Merkmalsausprägung“; (2) Konvergenz = „abgeleitet mehrfach unabhängig entstanden“ / „abgeleitet, nicht-synapomorph“; (3) Synapomorphie = „abgeleitet, aber nur einmal entstanden“. Vergleiche auch HENNIG [1969: 26 „Konstitutive Merkmale und Konvergenz (Parallelentwicklung)“] und SCHLEE (1978).

4. Darstellung der Ergebnisse in Form eines Synapomorphieschemas (Abb. 3, 4, 5)

Die als Synapomorphien angesehenen Merkmale werden zu einem Diagramm (Synapomorphieschema, Abb. 3, 4, 5) zusammengefügt, welches automatisch die Verwandtschaftsverhältnisse widerspiegelt.

Ein solches Synapomorphieschema erlaubt jederzeit:

- (1) die Hinzufügung weiterer synapomorpher Merkmale;
- (2) das Erkennen der Implikationen, falls sich ein zunächst als „Synapomorphie“ angesehenes Merkmal später als nichtsynapomorph (z. B. Parallelismus) herausstellt und deshalb eliminiert werden muß;
- (3) das Erkennen des relativen Alters der einzelnen Teilgruppen sowie die Einordnung von Fossilien (siehe unten, Kapitel 6) und damit den indirekten Nachweis für die gleichzeitige Existenz der Schwestergruppe [wobei aber ungeklärt bleibt, ob sie als Stammgruppe oder als *Gruppe (siehe unten, Kapitel 5) vorlag];
- (4) die Unterscheidung gut gesicherter vollständiger (d. h. an allen entscheidend wichtigen Stellen — siehe Abb. 3 — mit mindestens je einer vorgeschlagenen Synapomorphie versehenen) von unbewiesenen (unvollständigen) Teilen des Diagramms.

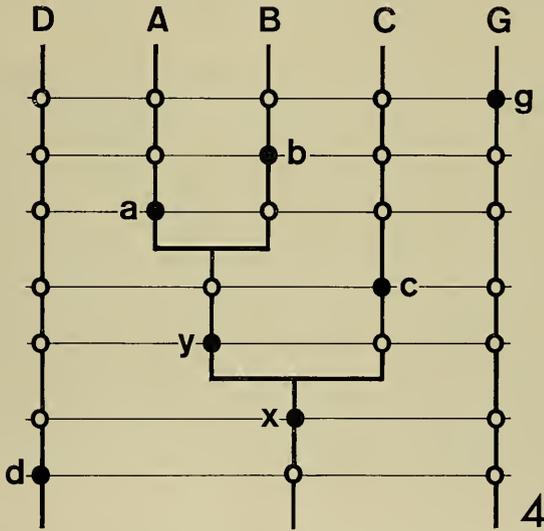


Abb. 4. Synapomorphieschema in etwas anderer Darstellungsweise als in Abb. 3: Symplesiomorphien als hohle Kreise mit eingetragen.

Das Diagramm ist insofern unvollständig, als die phylogenetischen Beziehungen von D und G zueinander und zu (ABC) ungeklärt sind: Wenn alle diese Taxa ABC, D, G überhaupt eine monophyletische Gesamtgruppe sind, ist der wahre „Stammbaum“ unter den drei folgenden Möglichkeiten zu suchen: $D/[(ABC)+G]$; oder: $[D+(ABC)]/G$; oder: $(D+G)/(ABC)$.

A, B, C, D, G = Taxa.

a, b, c, d, g, x, y = verschiedene Merkmale, ihre synapomorphe Merkmalsalternative ist jeweils mit ● markiert, ihre symplesiomorphe Merkmalsalternative jeweils mit o.

Schwestergruppen: wie in Abb. 3.

Monophyletische Gruppen: Wie in Abb. 3, jedoch zusätzlich: 6.) D nachgewiesen durch Synapomorphie d. — 7.) G durch g.

Die angestrebte Dichotomie des Synapomorphieschemas ergibt sich dabei automatisch bei ausreichendem Kenntnisstand. Bei nicht dichotom auflösbaren Bereichen des Diagramms ist denkbar, daß es sich um „Radiation“, „fortlebende Stammart“⁷⁾ oder einfach um noch unzureichende Kenntnis handelt; es wird daher in erster Linie als Aufforderung zu gezielten Merkmalsuntersuchungen verstanden.

Die relative Ranghöhe der Taxa ist aus dem Synapomorphieschema ersichtlich, wenn man die Gleichrangigkeit von Schwestergruppen akzeptiert. Die Festlegung absoluter Ranghöhen ist noch verfrüht, so lange noch so viele Bereiche des Tierreichs nicht streng phylogenetisch analysiert sind und das Alter der meisten Teilgruppen unbekannt ist.

5. Die phylogenetische Analyse von Fossilien: Theoretischer Hintergrund

Die Beurteilung der phylogenetischen Verwandtschaft von Fossilien ist grundsätzlich nur mit der gleichen Methode möglich wie bei den rezenten Arten. Da bei den Fossilien stets nur Ausschnitte ihres gesamten Merkmalsgefüges erkennbar sind, ist ein Verwandtschaftsdiagramm (Synapomorphieschema) der rezenten Gruppen Voraussetzung für die Einordnung von Fossilien in eine monophyletische Gruppe.

Zu einer monophyletischen Gruppe gehören alle (rezenten und fossilen) Arten, die als Deszendenten einer nur ihnen gemeinsamen Stammart anzusehen sind. Oft sind aber die rezenten Arten einer monophyletischen Gruppe die Deszendenten einer Stammart, die nicht die älteste Stammart dieser Gruppe ist. Zwischen dieser und der letzten gemeinsamen Stammart der rezenten Arten liegt oft ein längerer Zeitraum, in der andere, inzwischen ausgestorbene Arten entstanden sind. Diese Fossilien besitzen noch nicht alle synapomorphen Merkmale, die für die rezenten Arten dieser monophyletischen Gruppe (und auch für die fossilen Arten, die gleichfalls Deszendenten der letzten gemeinsamen Stammart aller rezenten Arten waren) charakteristisch sind. Wir bezeichnen diese Fossilien als Vertreter der Stammgruppe derjenigen monophyletischen Gruppe, zu der sie gehören und bezeichnen den Namen dieser Gruppe mit einem Stern (*), wenn die Angaben, die wir über sie machen, für ihre Stammgruppe nicht in vollem Umfange gelten (siehe Abb. 5).

6. Fossilienanalyse: Praktische Anwendung

Alle erhaltenen Merkmale des Fossils werden ermittelt. Sie werden mit den in einem Synapomorphieschema enthaltenen Merkmalen verglichen (das Synapomorphieschema muß an Rezenten ermittelt werden und mehr als die vermutlich direkt in Frage kommenden Gruppen enthalten). Dieser Vergleich folgt den Elementen des Synapomorphieschemas „von unten nach oben“ (d. h. er folgt der Zeitachse des Diagramms), bis die Serie übereinstimmender Synapomorphien

⁷⁾ Nachsatz: Nähere Ausführungen über die Rekonstruktionsmöglichkeit bei „fortlebender Stammart“ sind bei SCHLEE (1971: 30—37) gegeben; bezüglich „Radiation“ vergleiche HENNIG (1974: 293).

endet („übereinstimmend“ heißt hierbei: sowohl bei dem Fossil als auch in dem entsprechenden Abschnitt des Synapomorphieschemas vorhanden). Abb. 5 gibt ein sehr kleines Beispiel⁸⁾.

Fossilien gehören entweder zu (präzise definierten) Stammgruppen oder *Gruppen (siehe oben und Abb. 5):

*Gruppe: Ihre Mitglieder weisen den gesamten (bekannten) Synapomorphiesatz auf, der diese Gruppe definiert (z. B. synapomorphe Merkmalsausprägung der Merkmale x, y, z).

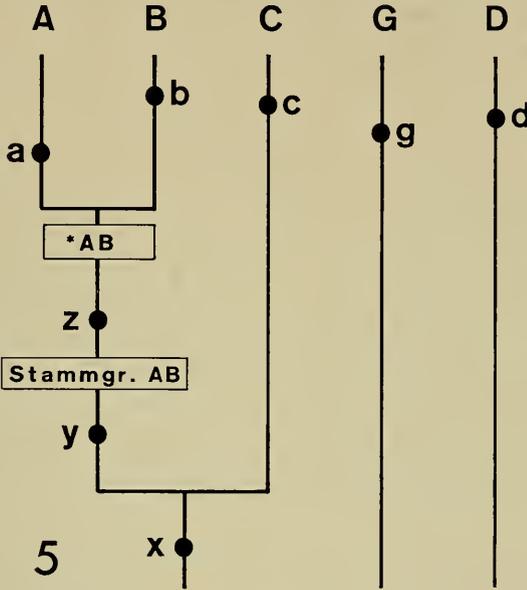


Abb. 5. Synapomorphieschema (ähnlich Abb. 4) als Basis zur phylogenetischen Analyse von Fossilien.

Fossilien, die zur „*Gruppe AB“ (= *AB) gerechnet werden dürfen, müssen die Merkmale x, y, z in jeweils synapomorpher Merkmalsausprägung aufweisen, während die Merkmale a, b, c, d, g in der jeweiligen symplesiomorphen Merkmalsalternative vorliegen.

Mitglieder der „Stammgruppe AB“ müssen erwartungsgemäß entweder die Merkmale x, y oder x, z in synapomorpher Ausprägung aufweisen, während die Merkmale a, b, c, d, g, z (bzw. a .. d, g, y im zweiten Beispiel) in der symplesiomorphen Merkmalsausprägung vorliegen.

Praxis der Fossilienzuordnung: Ein Fossil mit

x, y, z	in der synapomorphen Ausprägung	gehört zu	* (AB)
x, y, z, a	„ „ „ „	„ „	*A
x, y, z, b	„ „ „ „	„ „	*B
x, y	„ „ „ „	„ „	Stammgruppe AB
x, z	„ „ „ „	„ „	Stammgruppe AB
x, c	„ „ „ „	„ „	*C

⁸⁾ Nachsatz: Ausführlicher z. B. bei SCHLEE (1970: Abb. 30; 1971: 39—42, Abb. 22).

Stammgruppe: Mitglieder der entsprechenden Stammgruppe zeigen nur einen Teil dieser Merkmale (z. B. x; oder x,z; oder y; etc.) in synapomorpher Ausbildung, während die anderen Merkmale (im Beispiel: y, z; oder y; oder x, z; etc.) in symplesiomorpher Ausführung vorliegen (siehe Abb. 5).

Fossilien erbringen in der Regel keine zusätzlichen Aussagen über die Verzweigungsfolge, (die besser an Rezenten ermittelt wird), aber sie datieren den Zeitpunkt, zu dem bestimmte Stammgruppen oder *Gruppen spätestens entstanden waren.

Fossilien können auch die Reihenfolge der Merkmalsentstehung (z. B. erstens x, zweitens z, drittens y) beweisen, die vielleicht an Hand der Rezenten nicht auflösbar ist (konstantes Merkmalssyndrom x . . . z).

Literatur⁹⁾

- HENNIG, W. (1957): Systematik und Phylogenese. — Bericht Hundertjahrfeier Dtsch. Entomol. Ges. 50—71; Berlin.
- (1965): Phylogenetic systematics. — Annual Review Entomology 10: 97—116; Stanford, Palo Alto.
- (1966): Phylogenetic systematics. — 1—263; Urbana, Chicago, London.
- (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — 1—436; Frankfurt.
- (1974): Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12: 279—294; Hamburg.
- (1975): „Cladistic analysis or cladistic classification?“. A reply to ERNST MAYR. — Syst. Zool. 24: 244—256; Washington.
- (im Druck α : Manuskript zur Theorie der phylogenetischen Systematik aus dem Nachlaß)
- (im Druck β : Publikationsverzeichnis W. HENNIG)
- KÖNIGSMANN, E. (1975): Termini der phylogenetischen Systematik. — Biol. Rundsch. 13: 99—115.
- SCHLEE, D. (1969a): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha. — Z. Morph. Tiere 64: 95—138; Berlin, Heidelberg.
- (1969b): Die Verwandtschaftsverhältnisse der Sternorrhyncha aufgrund synapomorpher Merkmale. — Stuttg. Beitr. Naturkunde 199: 1—19; Stuttgart.
- (1969c): Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der Coleorrhyncha (Insecta, Hemiptera). — Stuttg. Beitr. Naturkunde 210: 1—27; Stuttgart.
- (1969d): Der Flügel von *Sphaeraspis* (Coccina), prinzipiell identisch mit Aphidina-Flügeln. — Stuttg. Beitr. Naturkunde 211: 1—11; Stuttgart.
- (1969e): HENNIG's principle of phylogenetic systematics, an „intuitive, statistico-phenetic taxonomy“? — Syst. Zool. 18: 127—134; Washington.
- (1970): Verwandtschaftsforschung an fossilen und rezenten Aleyrodina (Insecta, Hemiptera). — Stuttg. Beitr. Naturkunde 215: 1—72; Stuttgart.
- (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIG's Prinzip. — Aufsätze Reden senck. naturforsch. Ges. 20: 1—62; Frankfurt.
- (1975a): Das Problem der Podonominae-Monophylie; Fossiliendiagnose und Chironomidae-Phylogenetik (Diptera). — Ent. germ. 1: 316—351; Stuttgart.
- (1975b): An analysis of numerical phenetics. — Ent. scand. 6: 1—9; Copenhagen, Lund.
- (1975c): Numerical phyletics: An analysis from the viewpoint of phylogenetic systematics. — Ent. scand. 6: 193—238; Copenhagen, Lund.

⁹⁾ Lediglich nach den in der Einleitung genannten Gesichtspunkten zusammengestellt.

- (1976): Structures and functions, their general significance for phylogenetic reconstruction in recent and fossil taxa. — *Zoologica scripta* 5: 191—194; Stockholm.
 - (1978): Anmerkungen zur phylogenetischen Systematik: Stellungnahme zu einigen Mißverständnissen. — *Stuttg. Beitr. Naturkunde* 320.
- SEEGER, W. (1975): Funktionsmorphologie an Spezialbildungen der Fühlergeißel von Psocoptera und anderen Paraneoptera (Insecta); Psocodea als monophyletische Gruppe. — *Z. Morph. Tiere* 81: 137—159; Berlin, Heidelberg.

Verfasser:

Prof. Dr. Dr. h. c. Willi Hennig (†) und Dr. Dieter Schlee
Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung am
Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart, Zweigstelle:
D-7140 Ludwigsburg.
Arsenalplatz 3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [319_A](#)

Autor(en)/Author(s): Hennig Willi [Emil Hans], Schlee Dieter

Artikel/Article: [Abriß der phylogenetischen Systematik. 1-11](#)