

Abb. 5.4. Korrekte Abgrenzung von Arten (*gepunktete Linie*) im Falle der Hybridisierung mit Allopolyploidie. Erst wenn diese Möglichkeit der Kreuzung entfällt, kommt es zur Artspaltung, wobei die Stammart unmittelbar drei Tochterarten hervorbringt; *durchgezogene Linien* = Vorfahren-Nachkommen-Beziehungen; *gepunktete Linien* = Artgrenzen; *Pfeile* = Kreuzung nach Allopolyploidie

dann die polymorphe Stammart unmittelbar in drei Tochterarten zerfällt, d. h. es kommt zu einer trichotomen Artspaltung (Abb. 5.4).

Dadurch eröffnet sich die Möglichkeit, eine trichotome Artspaltungshypothese zu überprüfen. Bei einer derartigen **Trichotomie** ist zu erwarten, daß eine der drei Tochterarten eine erhöhte Chromosomenzahl und Synapomorphien⁵³ mit beiden anderen Tochterarten aufweist. Solche Vorhersagen sind statistisch überprüfbar und somit empirisch zu belegen.

⁵³ syn (gr., als Vorsilbe) = mit, zusammen; apomorphos (gr.) = fremdartig, ungestaltig; Der Begriff Synapomorphie wird in Kapitel 8 ausführlich behandelt.

Einzelfall bei einem solchen Teil eines Organismus auftritt, oder er repräsentiert auch das Fehlen einer solchen Eigenschaft. Merkmalszustände sind also Prädikate (s. o.).

In bezug auf das oben erwähnte Beispiel der Blütenfarbe bedeutet dies, daß wir zunächst die Blüten verschiedener Pflanzen als vergleichbare Objekte auffassen, z. B. weil wir sie abstammungsgeschichtlich von Teilen eines gemeinsamen Vorfahren ableiten. Wir definieren daher für diese vergleichbaren Objekte die Merkmalsvariable Blütenfarbe, bezüglich der wir verschiedenen Blüten, die wir untersuchen, einen Beobachtungswert wie rot oder gelb zuweisen. Dabei steht die Variable Blütenfarbe für ein Merkmal, die Werte rot und gelb für Merkmalszustände (Abb. 6.3).

Für die Praxis der Systematik ist es wichtig zu bemerken, daß Merkmale innerhalb derselben genetischen Einheit, also innerhalb eines Individuums, einer Art, oder einer monophyletischen Gruppe, variieren können, d. h., daß sich die Zugehörigkeit zu einer bestimmten genetischen Einheit nicht direkt aus den Merkmalen erschließt. So haben beispielsweise nicht alle Vertreter der Säugetiere Milchdrüsen, sondern nur die Weibchen. Dennoch ist das Merkmal „Milchdrüse“ ein wichtiges Merkmal für die Klassifikation der Säugetiere.

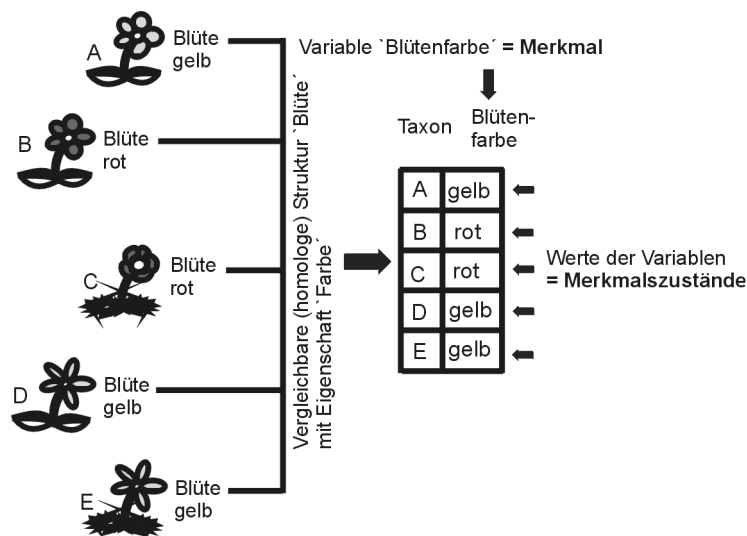


Abb. 6.3. Merkmale und Merkmalszustände als Repräsentationen empirischer Beobachtungen. Durch ein geeignetes Konzept – in der phylogenetischen Systematik das Homologiekonzept – werden Strukturen verschiedener Organismen, die unterschiedliche Eigenschaften haben, als vergleichbar interpretiert und in einer Merkmalsvariablen zusammengefaßt. Die jeweiligen Werte der Variablen sind die Merkmalszustände

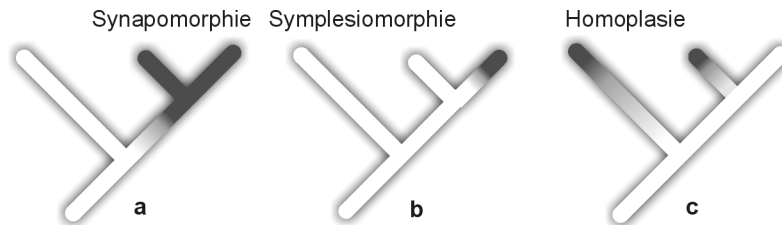


Abb. 9.2 a–c. Die drei Formen von Ähnlichkeit, die sich aus phylogenetischer Sicht unterscheiden lassen. In allen drei Stammbäumen ist der ursprüngliche Merkmalszustand weiß, abgeleitete Merkmalszustände sind *schwarz* dargestellt; **a** Synapomorphie: Zwei Taxa stimmen in einem abgeleiteten Zustand (*schwarz*) überein, und diese Übereinstimmung beruht auf einmaliger Evolution; **b** Symplesiomorphie: Auch hier liegt einmalige Evolution zugrunde, aber die beiden Taxa stimmen in einem ursprünglichen Merkmalszustand (*weiß*) überein; **c** Homoplasie: Die Übereinstimmung im abgeleiteten Zustand (*schwarz*) beruht in diesem Fall auf mehrmaliger unabhängiger Evolution

Für das Zustandekommen von Homoplasien ist oft die Analogie von Strukturen, also die Tatsache, daß sie die gleiche Funktion haben, verantwortlich. Wenn Organismen verschiedener phylogenetischer Abstammung eine ähnliche Lebensweise haben, so haben sie als Anpassung daran auch häufig eine ähnliche Körpergestalt entwickelt (Abb. 9.3). Ein Sonderfall, der zu ähnlichem Aussehen verschiedener Taxa führt, wird als Mimikry bezeichnet (Abb. 9.4). Dabei ahmen zumeist harmlose Organismen die Gestalt wehrhafter Formen nach. Der selektive Vorteil dieser Gestaltimitation erwächst daraus, daß Feinde, z. B. Beutegreifer, solche Individuen verschonen, weil sie sie aufgrund ihres Aussehens für gefährlich halten bzw. instinktiv meiden.

Es lassen sich grundsätzlich zwei Formen von Homoplasie unterscheiden, nämlich solche, die homologe, und solche, die nicht-homologe Merkmale betreffen.⁸⁰ In letzterem Fall stammen also die Merkmale, die einander ähnlich sind, nicht von demselben Merkmal der gemeinsamen Vorfahren ab. Diese Form von Homoplasie wird bei der Rekonstruktion eines Stammbaums nur dann problematisch, wenn Merkmale falsch homologisiert wurden. Im ersteren Fall handelt es sich dagegen um homologe Strukturen, die sich jedoch wiederum unabhängig in ähnlicher Weise entwickelt haben. Diese Form der Homoplasie wird **Parallelismus**⁸¹ genannt, während Homoplasie, die sich auf die Ähnlichkeit nicht-homologer Merkmale bezieht, vor allem von Vertretern der evolutionären Systematik als **Konvergenz**⁸² bezeichnet wird (z. B. Mayr 1976). Die meisten Verfechter der phylogenetischen Systematik halten diese Unterscheidung für weniger relevant und nennen daher beide Homoplasieformen Konvergenz (z. B. Hennig 1982, Ax 1984, Wägele

⁸⁰ An dieser Stelle müssen wir auf die in Kap. 7.1 gegebene Homologiedefinition hinweisen, auf die wir uns hier berufen. Andere Autoren verwenden Homologie und Homoplasie als Gegenbegriffe (siehe auch Kap. 7.2).

⁸¹ parallelismos (gr.) = das Nebeneinanderstellen ähnlicher Dinge

⁸² convergere (lat.) = sich hinneigen

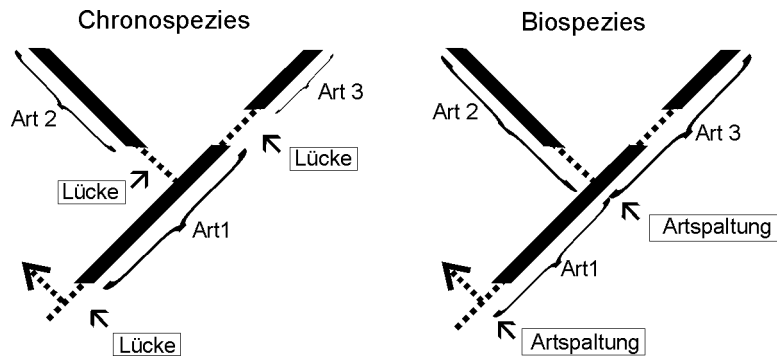


Abb. 10.5. Gegenüberstellung der Artabgrenzung nach Chronospezies- bzw. Biospezieskonzept. Während ersteres Überlieferungslücken der Merkmalstransformation zur Abgrenzung von 'Arten' heranzieht, sind für letzteres Aufspaltungsereignisse entscheidend. Die Inkongruenz zwischen den Resultaten ist offensichtlich, weshalb das Chronospezieskonzept nicht für die Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen geeignet ist

entstehen (siehe Kap. 4 und Kap. 5). Zwar wäre die Anwendung des Chronospezieskonzepts in der Paläontologie und Paläoanthropologie sehr bequem, weil dadurch die Schwierigkeiten, die sich aus der **Merkmalstransformation** der Arten ergeben, umgangen würden. Aus der Perspektive der phylogenetischen Systematik ist das Chronospezieskonzept dennoch abzulehnen, weil es Abschnitte festlegt, die mit Einheiten des phylogenetischen Systems inkongruent sind (siehe Abb. 10.5).

Im Sinne des biologischen Artkonzepts ist damit zu rechnen, daß Fossilien unterschiedlichen Alters auch dann zu derselben Art gehören können, wenn sie sich morphologisch auffällig voneinander unterscheiden. Entscheidend ist hierbei die Frage, ob in dem Zeitraum, der zwischen ihrer beider Existenz liegt, eine Artspaltung stattgefunden hat oder nicht. Wenn diese Zeitspanne sehr groß ist und keine weiteren Fossilien aus ihr bekannt sind, bleibt es ungewiß, ob die besagten Fossilien zu unterschiedlichen Arten gehören oder nicht.

Auch wenn eine **Artaufspaltung** aufgrund fossiler Befunde wahrscheinlich erscheint, ist häufig nicht zu ermitteln, wann genau die Aufspaltung erfolgte. Das Beispiel in Abb. 10.6 nimmt eine Reihe von Fossilien an, die alle die Apomorphie A aufweisen, was als Synapomorphie interpretierbar ist und somit deren Zugehörigkeit zu einer monophyletischen Gruppe belegt. Bei einem Teil der jüngeren Fossilien liegt ferner die Apomorphie B vor, während bei einem anderen Teil keine Veränderung auftritt. Die Existenz zweier unterschiedlicher Formen wird als Indiz für eine Artspaltung aufgefaßt. Es läßt sich allerdings nicht genau sagen, wann die Apomorphie B, die zu dieser Aufspaltung geführt hat, realisiert worden ist, weil die fossile Überlieferung zu lückenhaft ist. Die ältesten bekannten Fossilien, die diesen Merkmalszustand aufweisen, sind nicht unbedingt die frühesten Vertreter mit Apomorphie B. Demzufolge ist lediglich die Schlußfolgerung er-

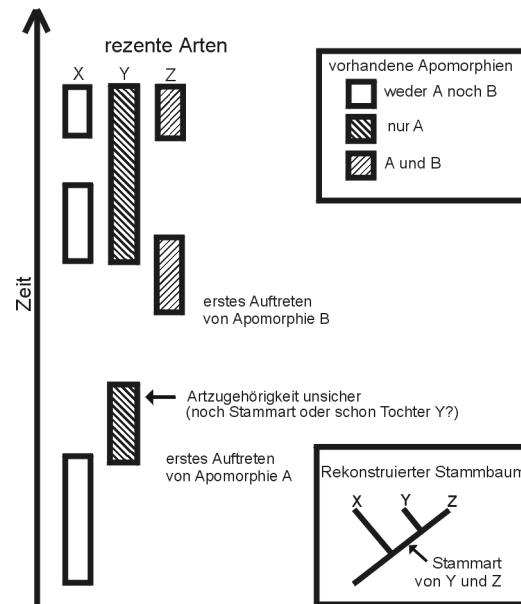


Abb. 10.6. Unsicherheit der genauen Artzugehörigkeit von Fossilien, die sich daraus ergibt, daß der Zeitpunkt von Artspaltungen sich meistens nicht exakt rekonstruieren läßt. Innerhalb einer monophyletischen Gruppe, die durchgehend die Apomorphie A aufweist und durch die rezenten Arten Y und Z repräsentiert ist, wird aufgrund des Auftretens der Apomorphie B eine Artspaltung angenommen. Der früheste Zeitpunkt, aus dem Apomorphie B fossil überliefert ist, darf jedoch wegen der Lückenhaftigkeit fossiler Daten nicht mit dem frühesten Auftreten von Apomorphie B gleichgesetzt werden. Die Apomorphie B, die hypothetisch für die Aufspaltung in die rezenten Arten Y und Z verantwortlich gemacht wird, ist möglicherweise schon viel früher in Erscheinung getreten. Deshalb lassen sich die betreffenden Fossilien nicht sicher einer bestimmten Art zuordnen. Es könnte sich bei jedem dieser Fossilien entweder um einen Vertreter der Stammart von Y und Z oder aber um einen Vertreter von Art Y handeln, je nachdem, ob die Artspaltung bereits erfolgt war oder nicht

laubt, daß die Aufspaltung spätestens zu dem Zeitpunkt vollzogen war, ab dem die ältesten Fossilien mit Apomorphie B bekannt sind (*terminus ante quem*).⁹⁰ Möglicherweise war sie aber auch schon viel früher erfolgt. Daraus ist wiederum abzuleiten, daß die Artzugehörigkeit derjenigen Fossilien, die vor diesem Zeitpunkt gelebt haben und nicht die Apomorphie B aufweisen, ungeklärt ist, so daß offen bleiben muß, ob sie der Stammart oder der ursprünglich gebliebenen Tochterart zuzuordnen sind. Um diesbezüglich eine zweifelsfreie Diagnose stellen zu können, muß bekannt sein, ob die Artspaltung zu Lebzeiten der fossil überlieferten

⁹⁰ Im Gegensatz zu *terminus ante quem* beschreibt *terminus post quem* den Zeitpunkt, nach dem ein historisches Ereignis geschehen sein muß.

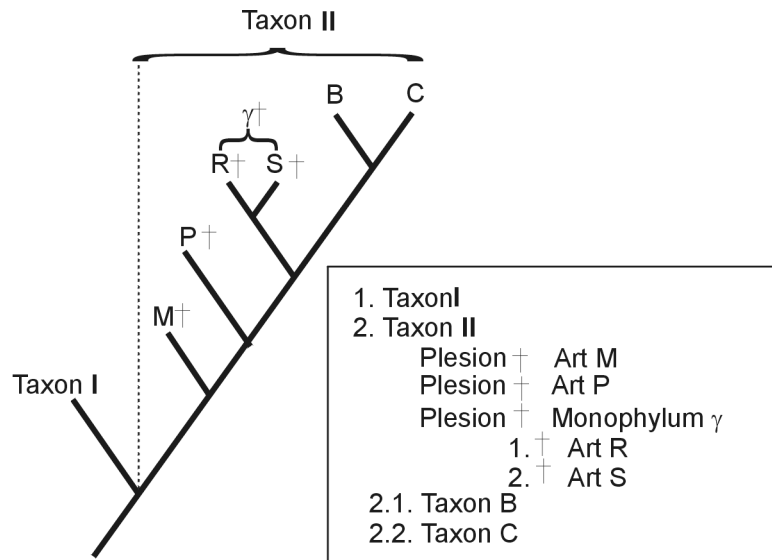


Abb. 10.9. Beschreibung einer monophyletischen Gruppe, die fossile Taxa enthält, gemäß dem Plesionkonzept. Ausschließlich fossile Taxa bekommen dabei keine Namen, ferner werden einige Informationen über die Hierarchie des phylogenetischen Systems nicht dargestellt, z. B. die nähere phylogenetische Verwandtschaft der fossilen Art P zu allen nachfolgend aufgelisteten Taxa. Diese Verwandtschaftshypothese, die im zugrundegelegten Stammbaum klar zum Ausdruck kommt, geht in der Niederschrift des Systems nach dem Plesionkonzept verloren (modifiziert nach Ax 1984)

10.6 Überblick

Fossilien liefern konservierte Spuren aus der Vergangenheit, die allerdings meistens spärlich und lückenhaft sind. Da die genetischen Beziehungen ausgestorbener Organismen sich der Beobachtung entziehen, muß versucht werden, sie anhand von Befunden zu rekonstruieren, die an heute lebenden Organismen gewonnen wurden. Die genaue Einordnung von Fossilien ins phylogenetische System ist oftmals problematisch und erfordert deshalb besondere Formalien. Abgesehen von diesen erschwerenden Umständen, denen die Paläontologie ausgesetzt ist, sind Fossilbefunde aber dennoch oftmals in der Lage, die Ergebnisse von Analysen an rezenten Organismen zu ergänzen oder sogar zu korrigieren.