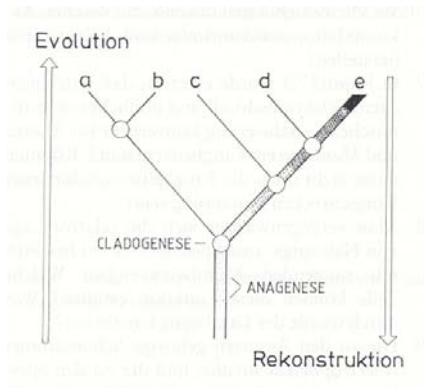


## Wie erstellt man Stammbäume? Rekonstruktion des Amnioten-Stammbaums anhand rezenter Vertreter.

### Rekonstruktion der Phylogenie nach dem Prinzip des Schwestertaxons.



Zwei Aspekte der Evolution:  
Cladogenese und Anagenese  
(aus Sudhaus und Rehfeld,  
1992)

Phylogenie ist durch zwei Vorgänge gekennzeichnet: Bildung neuer Arten, zumeist durch Artaufspaltung (= Cladogenese) und Transformation der Eigenschaften in evolutionären Arten (= Anagenese). Cladogenese beschreibt somit die Entstehung von Arten in der Evolution, Anagenese hingegen die Veränderung von Arten durch Umbildung, Neuerwerb, aber auch durch Rückbildung von Merkmalen. Aufgabe der Phylogenetik ist es, Speziationen (Artbildungen) sowie alle Abänderungen von Merkmalen im konkreten Einzelfall zu rekonstruieren und damit die zunächst verborgene Geschichte aufzudecken. Ziel ist, einen durch Merkmale begründeten Stammbaum zu erstellen, aus dem ehemalige Speziationsereignisse sowie die anagenetischen Änderungen direkt ablesbar sind.

Die phylogenetische Systematik stellt sich also zur Aufgabe, die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen allen Organismen der Erde aufzudecken und die stammesgeschichtliche Ordnung in der lebenden Natur in ein ihr äquivalentes System umzusetzen.

Doch wie lassen sich phylogenetische Beziehungen von Gruppen erkennen? Diskussionen hierüber waren lange Zeit wegen begrifflicher Unschärfen erschwert und mißverständlich. Viele Rekonstruktionen schienen recht beliebig und kaum diskutierbar. Willi Hennig erstellte 1950 eine allgemeine und klare Methodik. Die von ihm begründete "Phylogenetische Systematik" führt zu überprüfaren Hypothesen. Durch präzise Fragen macht sie die Argumentationen nachvollziehbar und damit leicht kritisierbar. Das Ziel der evolutionsbiologischen und systematischen Forschung ist leicht formuliert, der Weg aber schwierig und das Resultat wird wohl immer unvollkommen bleiben.

Die seit 1950 von Willi Hennig entwickelte Methode zur Rekonstruktion von Stammbäumen besteht in der **Suche des Schwertaxons** für ein bestimmtes Taxon.

Ein **Taxon** ist eine von anderen Organismen-Gruppen unterscheidbare und beschreibbare Gruppe, welche eine Einheit der Natur abbilden soll und zum Element des Systems wird.

Ax (1995) über sein Buch: "Das System der Metazoa" ist nicht mehr aber auch nicht weniger als ein Gefüge begründeter und miteinander vereinbar Hypothesen, die in einer empirischen Prüfung jederzeit Bestätigung wie Zurückweisung erfahren können. Es handelt sich mit anderen Worten nicht um ein unveränderliches, monolithisches Gebilde- wie man es einmal lernt und vielleicht zu Lebzeiten als einen bequemen Schubkasten behalten möchte. Neue Befunde werden fortlaufend ihren Niederschlag im System finden und Änderungen nach sich ziehen.

### **Die Rolle von Fossilien**

Die Meinung ist weit verbreitet, man sei bei der stammesgeschichtlichen Rekonstruktion auf Fossilien angewiesen. Fossilien seien die eigentlichen Urkunden der Phylogenie und die Paläontologie böte eine direkte Methode zur Untersuchung der Stammesgeschichte (zeitliche Abfolge = direkt ablesbare Evolution). Unser Vorgehen bei der Rekonstruktion ist genau umgekehrt. Ausgehend von gegebenen Taxa, seien sie nun heute existent (rezent) oder fossil, rekonstruieren wir absteigend, also von den Zweigspitzen nach unten zu den Gabelstellen. Der Grund liegt darin, dass die Abstammung zweier Taxa von einer gemeinsamen Stammart begründet werden kann. Hierzu wird die in Organismen vorhandene Information ausgewertet, wobei die gesamte Fülle der Eigenschaften zu berücksichtigen ist. Rezente Taxa bieten hierfür die beste Grundlage, so dass für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte Fossilien zunächst entbehrlich sind. Fossile Taxa können jedoch nach der gleichen Methodik in die Rekonstruktion eingegliedert werden, sofern die entscheidenden Merkmale überliefert sind. Stammarten suchen wir also nicht als fossilen Beleg, sondern erschließen sie indirekt und rekonstruieren ihre Eigenschaften, wobei wir von den Merkmalen der jeweils vorliegenden Arten ausgehen.

**Apomorphie** = evolutive  
Neuheit

**Plesiomorphie** =  
ursprüngliches Merkmal

Eine **Synapomorphie** ist der gemeinsame Besitz eines abgeleiteten Merkmals bei Schwestertaxa. Jede Schwestertaxa-Hypothese muß durch mindestens eine Synapomorphie begründet werden.

### Artspaltungseignisse

Grundannahme für die stammesgeschichtliche Rekonstruktion ist das Ereignis der Artspaltung, indem eine Population in zwei Schwesterpopulationen geteilt wird, die sich dann evolutiv zu neuen, reproduktiv gegeneinander isolierten Arten weiterentwickeln. Die so entstandenen Tochterarten, in denen die Stammart aufgegangen ist, bezeichnen wir als Schwesterarten. Im Verlauf weiterer Artspaltungen können aus den Nachfahren der jeweiligen Schwesterarten supraspezifische (mehrere Arten umfassende) Taxa werden. Diese bezeichnen wir als Schwestergruppen.

Wir bezeichnen eine Gruppe als monophyletisch, wenn sie alle Arten (und nur diese) umfasst, die von einer einzigen Stammart ausgehen. Ein monophyletisches Taxon wird deshalb auch geschlossene Abstammungsgemeinschaft (= Monophylum) genannt. Nur monophyletische Taxa oder einzelne Arten können Schwestertaxa sein.

### Methodisches Vorgehen

**1. Schritt:** Sammeln von Merkmalen, die für homolog gehalten werden. Erstellen einer Merkmalsmatrix.

**2. Schritt:** Beurteilen von Merkmalsalternativen (= Lesrichtung). Hierbei beurteilt man, ob ein Merkmalszustand ursprünglich (plesiomorph) oder evolutiv neu (apomorph) ist. Für die Erstellung des Stammbaums sind allein die apomorphen Merkmale von Bedeutung, denn nur sie liefern Hinweise auf eine gemeinsame Stammart. Die Lesrichtungsentscheidung findet immer aufgrund eines Außengruppenvergleiches statt, wobei immer nach der sparsamsten Erklärung entschieden wird: Ist eine bestimmte Merkmalsausprägung auf eine bestimmte Gruppe (Innengruppe) oder auch auf eine einzelne Art beschränkt, so wird es sich vermutlich um eine Apomorphie handeln. Kommt sie jedoch auch in anderen Taxa vor (Vertreter der Außengruppe), so wird man sie als Plesiomorphie ansehen müssen.

**3. Schritt:** Prüfen der Taxa auf Monophylie. Als Begründung der Monophylie-Hypothese dienen ausschließlich Apomorphien.

**4. Schritt:** Hypothesenbildung über Schwestertaxa-Beziehungen. Eine Synapomorphie ist der gemeinsame Besitz eines abgeleiteten Merkmals bei Schwestertaxa. Jede Schwestertaxa-Hypothese muß durch mindestens eine Synapomorphie begründet werden.

**5. Schritt:** Darstellung der Schwestertaxa-Hypothesen in einem durch Apomorphien begründeten Stammbaum.

**6. Schritt:** Überprüfung des Stammbaums durch weitere Merkmale.

Natürlich muß der Systematiker letztlich aus der Gesamtheit aller Merkmale eine Synthese bilden und dies in einem einzigen begründeten Stammbaum zusammenfassen.



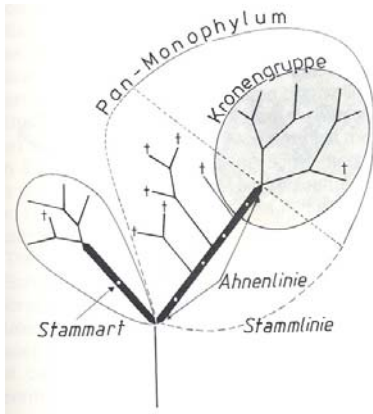
*Archaeopteryx lithographica*

Foto: Barthel/Dr. Helms, Berlin.

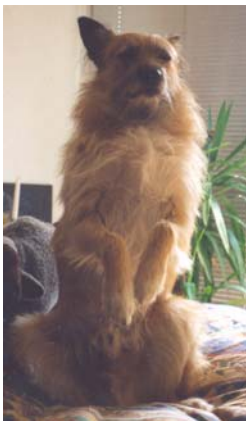
### Umgang mit Fossilien

Es ist bisher festgestellt worden, dass Fossilien für die Rekonstruktion der Phylogenese entbehrlich sind. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass wir Fossilien für bedeutungslos halten.

Man kann Fossilien genau wie rezente Taxa bei der Stammbaumrekonstruktion nach Hennig einsetzen. Sobald man Fossilien in die Diskussion miteinbezieht, ergibt sich ein Problem, das eigentlich nur semantischer Art ist. Besonders bei der Einschätzung von Fossilien auf der Ahnenlinie des Menschen gibt es anhaltende Diskussionen. Ab wann ist ein Fossil ein Mensch? Welche Eigenschaften müssen dem Fossil zuzuordnen sein: gehört der aufrechte Gang dazu, ein bestimmtes Hirnvolumen oder die Herstellung von Werkzeugen? Genauso wird sich immer wieder die Frage gestellt, ob der berühmte *Archaeopteryx* ein Vogel ist oder nicht. Was macht einen Vogel aus? Federn, Flugvermögen, Schnabel? Solche Streitereien erscheinen sinnlos, wenn einem die Willkür der Antworten bewußt ist. Diese Fragen sind wissenschaftlich nicht zu beantworten.



Schema zum Stammlinien-Kronengruppen-Konzept (aus Sudhaus und Rehfeld, 1992).



Vertreter der Mammalia

Klar und unmißverständlich für den Umgang mit Fossilien sind folgende Bezeichnungen:

Die Ahnenlinie umfasst alle Stammarten eines Monophylums. Die Ahnenlinie und alle ausgestorbenen Seitenäste werden Stammlinie genannt. Dieser Stammlinie wird das Monophylum mit allen rezenten und ausgestorbenen Arten als Kronengruppe gegenübergestellt. Beides zusammen ist das Pan-Monophylum.

Am konkreten Beispiel: Kronen-Vögel sind alle rezenten Vögel einschließlich solchen ausgestorbenen, die beispielsweise auf der Stammlinie der Sperlingsvögel einzuordnen sind. *Archaeopteryx* hingegen ist ein Vertreter der Stammlinie der Vögel. Wenn man von den rezenten Vögeln und allen ausgestorbenen Vertretern, die mindestens eine der Apomorphien der Vögel besitzen, spricht, sind dies die Pan-Vögel.

Fossilien haben für die phylogenetische Systematik und die Evolutionsbiologie nur dann einen Wert, wenn es gelingt, sie an irgendeiner Stelle in den Stammbaum einzuordnen. Wenn dies möglich ist, kann man anhand von eingeordneten Fossilien die Reihenfolge der Entstehung von Merkmalen (additive Typogenese) ablesen. Wir werden an *Archaeopteryx* sehen, dass Flugfedern entstanden sind bevor der Schwanz verkürzt wurde und das typische Vogelbein mit nach hinten gestellter Zehe vor der Reduktion der Zähne evolvierte.

Wenn es gelingt, ein Fossil einem Monophylum eindeutig zuzuordnen, kann man das Mindestalter dieses Monophylums und das seines Schwestertaxons feststellen.

Fossilien können auch einen Beitrag zur Lesrichtungsentscheidung leisten, indem sie als Außengruppenvertreter herangezogen werden.

### Schülerexperiment

Anhand von Schädeln, Skeletten und Herzmodellen wird eine vorbereitete Merkmalsmatrix bearbeitet. Mit Blick auf Amphibien und Fische als Vertreter der Außengruppe soll eine Bewertung der in die Tabelle aufgenommenen Merkmale

vorgenommen und für Schildkröten, Squamaten (Schlangen und Eidechsen), Krokodile, Vögel und Säugetiere ein begründeter Stammbaum erstellt werden, in den auch *Archaeopteryx* als fossiler Vertreter eingeordnet werden soll.



Vertreter der Dinosaurier

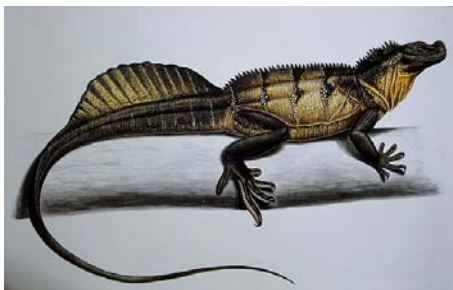
### Versuchsablauf

Es werden Zweiergruppen gebildet. Die Gruppen füllen jeweils eine Merkmalsmatrix aus, wobei stets LehramtsstudentInnen ansprechbar sind, um die Merkmale zu erläutern, wenn es nötig ist.

### Material:

- Herzmodelle
- *Archaeopteryx*-Platte
- Skelette: *Caiman crocodylus yacare*, *Varanus bengalensis dandin* (Bengalwaran), *Testudo graeca* (Maurische Landschildkröte), *Corvus frugilegus* (Saatkrähe), *Cricetus cricetus* (Hamster)
- Schädel: *Caretta caretta* (Unechte Karettschildkröte), *Osteolaemus tetraspis* (Stumpfkrokodil), *Corvus corone cornix* (Nebelkrähe), *Varanus exanthematicus* (Steppenwaran), *Vulpes vulpes* (Fuchs), *Canis lupus familiaris* (Hund)

Auch einige erklärende Abbildungen und Literatur zum Nachschlagen steht den SchülerInnen zur Verfügung, um sich offene Fragen selbständig erarbeiten zu können. Im Vordergrund steht aber die direkte Untersuchung am Skelett bzw. Modell. Die Ergebnisse sollten zum Schluss untereinander abgeglichen und mit den betreuenden LehramtsstudentInnen überprüft werden. Änderungen der Zusammensetzung des Materials sind natürlich jederzeit möglich.



Vertreter der Squamata

### Auswertung

Auf der Basis dieser ausgefüllten Merkmalsmatrix soll von jedem Zweier-Team ein begründeter Stammbaum erstellt werden, auf den die Merkmale aufgetragen werden sollen. Apomorphien

werden durch ein beschriftetes ausgefülltes Kästchen dargestellt, Plesiomorphien durch ein beschriftetes leeres Kästchen. Die Verfahrensweise und Ergebnisse können in der Gruppe diskutiert werden.

### Diskussion

- Entstehen Merkmalswidersprüche? Wie kann man in so einem Fall vorgehen?
- Wo wären die Dinosaurier einzuordnen?
- Was ist die Schwestergruppe der Vögel?
- Was ist die Schwestergruppe der Säugetiere?
- Krokodile und Amphibien leben beide teils im Wasser. Was sagt uns der Stammbaum zur Entstehung dieser Lebensweise?
- Sind die Begriffspaare apomorph - plesiomorph, Innengruppe - Außengruppe und Stammlinienvertreter - Kronengruppenvertreter relativ oder absolut zu verstehen? Erklärung mit Beispielen an dem erstellten Stammbaum.



Vertreter der Crocodylia

### Was die SchülerInnen bereits kennen sollten

- Grundlagen der funktionellen Morphologie des Vertebratenherzens
- Homologiekriterien, Konvergenzen
- Grundkenntnisse der in diesem Skript genannten Begriffe

### Was die SchülerInnen mitbringen sollten

Bleistift, Radiergummi, Anspitzer, Lineal

### Empfohlene Literatur und Quellenachweis

Ax P. (1995): Das System der Metazoa: ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Band I. Spektrum, akademischer Verlag, Heidelberg.

Ax P. (2001): Das System der Metazoa: ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Band III. Spektrum, akademischer Verlag, Heidelberg.

Eckert R. (2000): Tierphysiologie. 4. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

Sudhaus W. und Rehfeld K. (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.

Westheide W. und Rieger R. (2003): Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbeltiere. Spektrum, akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.

**Kontakt:**

Nadine Mohr  
FU Berlin  
Institut für Biologie/Zoologie  
AG Evolutionsbiologie  
Königin-Luise-Str. 1-3  
14195 Berlin  
Email: [Nwoyda@zedat.fu-berlin.de](mailto:Nwoyda@zedat.fu-berlin.de)