

SPE Vol. 1,1 15.9.2007

ISSN 1864-211X

ISBN 978-938616-76-5

Species, Phylogeny and Evolution

Spezies, Phylogenie und Evolution

Espèces, Phylogénie et Évolution



Phylogenetisches Symposium Göttingen

„Der Stellenwert der
Morphologie in der heutigen
Phylogense-Rekonstruktion“

Morphologie und
DNA-Sequenzen in der Phylogenetik

The architecture of the nervous
system in phylogeny reconstruction

Fossils and phylogeny

Plant morphology as the
cornerstone in phylogenetic analyses



Universitätsverlag Göttingen

Table of Content

Themenheft Phylogenetisches Symposium Göttingen: Der Stellenwert der Morphologie in der heutigen Phylogenetische Systematik

Dohle, W. Reflexionen zum Phylogenetischen Symposium mit dem Thema „Der Stellenwert der Morphologie in der heutigen Phylogenese-Rekonstruktion“	3
Tautz, D. Morphologie versus DNA-Sequenzen in der Phylogenie-Rekonstruktion	9
Sudhaus, W. Die Notwendigkeit morphologischer Analysen zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte	17
Harzsch, S. The architecture of the nervous system provides important characters for phylogenetic reconstructions: Examples from the Arthropoda	33
Mayr, G. The contribution of fossils to the reconstruction of the higher-level phylogeny of birds	59
Schneider, H. Plant morphology as the cornerstone to the integration of fossil and extant taxa in phylogenetic systematics	65
Rust, J. Die Bedeutung von Fossilien für phylogenetische Rekonstruktionen	75

Reflexionen zum Phylogenetischen Symposium mit dem Thema "Der Stellenwert der Morphologie in der heutigen Phylogenese-Rekonstruktion"

Wolfgang Dohle

Institut für Biologie/Zoologie, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Str. 1-3, D 14195 Berlin, Germany

Am Wochenende 19./20. November 2005 fand traditionsgemäß das Phylogenetische Symposium statt, und zwar schon zum 47. Mal. Die Organisatoren in Göttingen hatten als Thema gewählt: "Der Stellenwert der Morphologie in der heutigen Phylogenese-Rekonstruktion". Hierzu wurden an den beiden Tagen sieben Vorträge gehalten mit anschließender, oft ausgedehnter Diskussion. Wie schon öfter geübt, wurden am Ende die Vorträge in ihrer Quintessenz noch einmal kurz zusammengefasst, als Ausgangspunkt für eine abschließende Diskussion. Diese Aufgabe war mir zugefallen.

Die hier vorgetragenen Reflexionen bauen auf den Vorträgen und den Diskussionen auf. Ich hatte außerdem die Möglichkeit, die eingereichten Manuskripte einzusehen. Insofern ist dieser Beitrag als Einführung gedacht, auch als Anregung, die jetzt im Druck vorliegenden Artikel sehr sorgfältig zu studieren. Ich finde, dass - und das ist ja durchaus nicht die Regel - die Autoren sich wirklich auf das vorgegebene Thema konzentriert haben und sowohl theoretisch fundierte wie zielgerichtete und praktische Vorschläge für die phylogenetische Arbeit gemacht haben. Das übergeordnete Thema, das wurde vielfach so empfunden, wurde zur richtigen Zeit und am richtigen Ort behandelt.

Zur richtigen Zeit: Einerseits ist die erste Euphorie der Molekularsystematiker und ihre Überzeugung, alle Probleme der phylogenetischen Verwandtschaftsforschung nur mit ihren Daten und im ersten Anlauf lösen zu können, verflogen, und es werden hier und dort nachdenkliche und verbindliche Töne laut. Andererseits haben die Morphologen ihren anfänglichen Schock überwunden und versuchen etwas selbstbewusster, ihre Methoden und ihre Anliegen zu vertreten. Manche haben auch selbst Erfahrungen in molekularbiologischen Labors gesammelt und erstarren nicht mehr in Ehrfurcht vor jeder neuen Nucleotidsequenz.

Am richtigen Ort: Göttingen ist ein Hort phylogenetischer Systematik, seit Herr Ax nach seinem Weggang aus

Kiel hier durch die Zusammenarbeit mit Willi Hennig als Herausgeber der Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere (heute: Zoomorphologie) die Ideen der Phylogenetischen Systematik für sich adaptierte, sie in seinem Buch "Das Phylogenetische System" offensiv vertrat und mit seinem 3-bändigen Werk "Das System der Metazoa" krönte. Der Einfluss von Ax als akademischer Lehrer ist immens, wie Herr Willmann in seiner einführenden Begrüßung hervorhob. Viele seiner ehemaligen Doktoranden bekleiden zoologische Professuren. Einer seiner langjährigen Mitarbeiter, Herr Ehlers, wurde während des Symposiums als Hochschullehrer verabschiedet.

Die beiden ersten Beiträge von Tautz und Sudhaus nehmen eine Sonderstellung ein. Sie behandeln das Thema sehr umfassend und allgemein. Sie werfen die Frage nach dem Stellenwert und der Berechtigung morphologischer Forschung im phylogenetischen Rahmen auf. Sie fallen auch dadurch auf, dass sie nicht nur auf Deutsch gehalten wurden, sondern auch in dieser Sprache niedergeschrieben wurden. Selbstverständlich publiziert man heute auf Englisch, will man international wahrgenommen werden. Aber es muss auch möglich sein, wichtige Gedankengänge und Positionen in der Sprache auszudrücken, die man in ihren Feinheiten beherrscht und die möglicherweise auch andere außerhalb des wissenschaftlichen Zirkels erreicht.

Diethard Tautz (Köln) referierte einleitend über das Thema "Morphologie versus DNA-Sequenzen in der Phylogenie-Rekonstruktion". Es war eine glückliche Wahl, Tautz als Redner vorzusehen. Er kommt von der Entwicklungsbiologie her und hat mit einigen Artikeln zur Molekularsystematik der Arthropoden Furore gemacht. Wie man besonders aus seinem bekannten Artikel in "Nature" (Friedrich & Tautz 1995) ersehen kann, hat er dabei die morphologischen Merkmale und Argumente und die möglichen Konflikte mit den molekularen Stammbäumen klar vor Augen. Tautz ist zur Zeit Präsident der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (DZG) und war bis vor

kurzem Sprecher des DFG-Schwerpunkts "Evolution entwicklungsbiologischer Prozesse". Er kennt also die Strömungen in der Wissenschaftspolitik genau und weiß um die Geringschätzung der phylogenetisch orientierten Morphologie durch viele seiner Kollegen.

In dem Vortrag wurden mehrere Thesen aufgestellt und sehr klar (und manchmal bewusst überspitzt) herausgearbeitet. Man hatte oft das Gefühl, dass bei den Zuhörern Kopfnicken und Stirnerunzeln abwechselten. Morphologen unterstellen den Molekularsystematikern leicht - ob zu Recht oder Unrecht sei dahingestellt -, dass sie, ähnlich wie manche Pattern-Cladisten, vielleicht nicht einmal Artbildung und Evolution als Grundvoraussetzung für ihre formalen Diagramme ansehen und dass sie ihre ständig wechselnden "Trees" eher als Spielmaterial, nicht als ein Ringen um die beste Annäherung an das wirkliche historische Geschehen betrachten. Da ist es eine große Erleichterung, aus berufenem Munde so klare und unzweideutige Aussagen zu hören wie: Es hat nur eine evolutionäre Historie gegeben, oder: Die Phylogenierekonstruktion ist eine zentrale Aufgabe der Evolutionsbiologie, oder: Es gibt keine hypothesenfreie Phylogenierekonstruktion.

Ein wichtiges Anliegen des Vortrags war die These, dass es für die Herausbildung morphologischer und molekularer Merkmale, ihre Übereinstimmungen wie ihre Unterschiede, unterschiedliche Mechanismen gibt, so dass auch die Verfahren, die angewandt werden, um die abgestuften Verwandtschaften herauszuarbeiten, unterschiedlich sein können und vielleicht sogar sein müssen. Die Argumentation und die Schlussfolgerungen muss man in dem Artikel selbst nachlesen. Dann wird man auch verstehen, wieso Tautz zu einer expliziten Ablehnung von total evidence und consensus-Verfahren kommt. Dass es hierzu nach dem Vortrag und zum Abschluss zu Einwänden kam, war vorauszusehen.

Ich würde hier gern ein persönliches Bekenntnis einfließen lassen, von dem ich annehme, dass es auch andere betrifft. Natürlich haben mich die molekularen Daten und die Aussicht, sie phylogenetisch auswerten zu können, seit langem fasziniert, schon zu der Zeit, als hierfür nur Aminosäure-Sequenzen zur Verfügung standen. Wir haben zu diesem Punkt mit Kollegen vom MPI für Molekulare Genetik in Berlin-Dahlem viele gemeinsame Seminare durchgeführt. Die phylogenetisch verwertbaren Signale erschienen mir immer schwach und widersprüchlich, die Methoden zu ihrer Auswertung nicht gut begründet. Dann wurden wir Ende der 80er Jahre von der einsetzenden Flut von DNA-Daten und dem Anspruch mancher Autoren, nun endlich eine "objektive" Phylogenie erstellen zu können, überrascht. In dieser Situation erschienen die total evidence und consensus-Verfahren wie eine Rettung, die morphologischen Daten vor der Bedeutungslosigkeit zu bewahren. Zwar habe ich meine Vorbehalte weiter gehabt, aber niemand ist so uneitel, dass nicht sein Herz höher schlägt, wenn er einen von ihm nur auf grund morphologischer Merkmale vorgeschlagenen Stammbaum durch eine "moderne" Analyse bestätigt sieht. Dann wird die kritisch-methodische Betrachtung hintangestellt. Der Vortrag von Tautz gibt Anlass, nochmals sehr intensiv über diesen Punkt nachzudenken. Ich möchte noch einen Satz aus dem Artikel zitieren. Tautz zieht die Schlussfol-

gerung, "... dass sich bei eingehender Betrachtung die Standpunkte nur gegenseitig nützlich sein können und sich aus dem Vergleich morphologischer und molekularer Merkmale neue biologische Einsichten ergeben sollten."

Hatte man schon bei dem Vortrag von Tautz das Gefühl, dass er in die Konferenzzimmer mancher Kultusministerien oder universitärer Planungsgremien hätte übertragen werden müssen, so war man bei dem folgenden Vortrag von Sudhaus noch mehr der Überzeugung, dass er eigentlich ein viel weiteres Publikum verdient hatte. Im Hörsaal saßen ja nur die, denen er aus dem Herzen sprach, sowohl die älteren morphologisch arbeitenden Zoologen, deren Stellen nicht wieder oder höchstens mit ganz anderen Fachgebieten besetzt wurden, die wenigen Mittelalten, die um ihre Projekte kämpfen müssen und die nicht wissen, wie sie die Jüngeren begeistern und besonders später in adäquate Stellen bringen sollen.

Walter Sudhaus (Berlin) arbeitete in seinem Vortrag („Morphologische Analysen im Forschungsfeld zwischen Phylogenetik und Entwicklungsbiologie“) nochmals alle Argumente heraus, die unterstreichen, dass morphologische Forschung unverzichtbar ist. Das wäre sie auch dann, wenn sie für die Phylogenese-Forschung gar keine Rolle spielen würde. Aber sie ist für die Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Verlaufs in mehrerer Hinsicht nicht zu entbehren. Wenn Evolution und die graduelle Veränderung von Merkmalen und Strukturen „erzählbar“ sein soll, dann müssen diese Strukturen im Detail bekannt sein. Da hilft mir nichts, dass Sample A mit Sample B an mehr Positionen nicht übereinstimmt als mit Sample C und darauf eine nähere Verwandtschaft von B mit C postuliert wird. Auch wenn die molekulare Methode zu 100% die Verwandtschaft richtig wiedergeben würde (was sie ja beileibe nicht tut), wäre ohne Morphologie wenig gewonnen. Natürlich, auch die Moleküle haben Struktur, und diese Struktur unterliegt der evolutiven Veränderung, aber es ist ein winziger Ausschnitt, der außerdem mit dem unmittelbar Erleb-, Erfahr- und Erkennbaren wenig zu tun hat und sich nur abstrakt ergibt. Was ja auch immer wieder vergessen wird, ist, dass in vielen Fällen die auf den makroskopischen oder mikroskopischen Strukturen errichteten Stammbäume und Verwandtschaftshypothesen so gut abgesichert sind, dass eine Alternative sofort verworfen werden kann. Die Monophylie vieler Kronengruppen ist morphologisch so gut gesichert, dass es schlechthin Unfug ist, sie anzuzweifeln.

Ich will hier nicht referieren, welche Argumente alle dafür sprechen, dass morphologische Forschung wichtig ist. Der Beitrag von Sudhaus ist eigentlich in jedem Satz ein Plädoyer dafür, dass gerade in Zeiten intensiver cladistischer Analysen die morphologischen Untersuchungen ausgeweitet werden müssten. Jeder weiß, dass die Situation genau umgekehrt ist. Die Stellen werden zusammengestrichen, die Etats gekürzt. Das gilt für die Biologie allgemein, aber für Teilbereiche wie die Morphologie besonders. Sudhaus weist ganz richtig darauf hin, dass die Morphologie nicht im „Mainstream“ liegt, dass sie vielfach als verstaubt oder nicht mehr notwendig angesehen wird und dass viele Jüngere in Gefahr sind abzuspringen. „Opportunismus“ ist dafür sicher ein zu hartes Wort.

Es ist die pure Einsicht in die Notwendigkeit, die junge Forscher Abstand von morphologischen Untersuchungen nehmen lässt.

Schon in Einführungspraktika erkennt man oft großes Interesse und besondere Begabungen für die Erfassung komplexer räumlicher Strukturen. Die Begeisterung für Strukturen, ihr Funktionieren und ihre Veränderungen in Ontogenese und Phylogenese mag nicht mehr so ausgeprägt sein wie in meiner Studienzeit, aber sie ist vorhanden. Natürlich würde sich keiner mehr so überschwänglich äußern wie Haeckel: „Immer sind mir die kurzen Tage zu rasch um, und mit Sehnsucht sehe ich dem Morgen entgegen, der mich wieder an mein geliebtes Mikroskop führt, das mir in jedem Tropfen Seewasser Hunderte und Tausende der herrlichsten Schöpfungswunder zuführt“. Heute müssen es extrem abgehärtete Charaktere sein, die trotz der schlechten Perspektiven eine morphologische Dissertation in Angriff nehmen. Wenn die Tendenz so weiter geht, dass vorher mit Morphologen besetzte Stellen entweder gar nicht oder mit völlig anderen Fachvertretern wieder besetzt werden (Beispiele: Nachfolge Osche, Kraus, Fioroni, Westheide, Bartolomaeus, Witte, Schminke, Wägele), dass Juniorprofessorenstellen ohne Fortführung auslaufen und dass die Finanzierung morphologischer Projekte reihenweise abgelehnt wird, werden wir die Talente bald völlig verlieren.

Während die beiden ersten Vorträge stark generalisierenden Charakter hatten, waren die folgenden Beiträge als Fallbeispiele zu betrachten. Der zumindest angestrebten Tradition der Phylogenetischen Symposien folgend, wurde das Thema aus paläontologischer, botanischer und zoologischer Sicht beleuchtet. Besonders auffallend war, dass in diesen Vorträgen das zentrale Anliegen des Symposiums trotz der Fülle des Materials und der Details immer aufschien, so dass in mehrfacher Hinsicht klar wurde, dass ein fortgesetztes Erarbeiten morphologischer Fakten, besonders mit den heute verbesserten technischen Mitteln, beispielweise Markierungen und Injektionen mit fluoreszierenden Farbstoffen, konfokale Laserscan-Mikroskopie, Mikro-Computertomographie und computergestützte Rekonstruktionen, unverzichtbar bleibt.

Gerald Mayr (Frankfurt/Main) griff in seinem Vortrag („Missing links“ und neue Hypothesen zur Großgruppensystematik der Vögel“) eine interessante Facette auf, dass nämlich Fossilien helfen können, einen evolutiven Siebenmeilenschritt in kleinere Abschnitte zu unterteilen und damit anschaulich zu machen. Natürlich ist das seit langem bekannt, aber man muss es sich immer wieder an neuen Beispielen klar machen.

Was paläontologische Daten betrifft, gibt es zwei sehr extreme Meinungen. Die eine ist, dass es ohne eine Kenntnis des Fossilberichts gar nicht möglich ist, eine Phylogenie nachzuzeichnen. Die meisten Paläontologen sind dieser Meinung, allerdings auch viele Nichtbiologen. Sonst wäre es nicht erklärlich, dass selbst eine Zeitschrift wie "Nature" ihre Seiten für viele schlecht erhaltene Reste ohne besonderen heuristischen Wert öffnet. Die andere extreme Meinung ist, dass für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen die Fossilien nicht nötig, eher störend seien, da ihre wenigen erhaltenen Merkmale zu

viele Leerstellen in einer Matrix belassen.

Mayr formuliert nun einen Standpunkt, der sinnvoll und einleuchtend ist. Mayr stellt fest, dass Fossilien sich vorerst nur in einem morphologischen Rahmen auswerten lassen. Es müssen auf ihre Einordnung die gleichen Prinzipien angewendet werden, wie sie für rezent-morphologische Taxa gefordert werden. In günstigen Fällen lassen sich Schwestergruppenbeziehungen feststellen. (Es ist natürlich hier die Frage zu stellen, ob dann "Schwestergruppe" noch der adäquate Terminus ist, wenn das eine Taxon rezent, das andere aber ausgestorben ist.) Dann können Fossilien aber auch gerade bei Gruppen, die sich stark verändert haben, größere morphologische Differenzen überbrücken. Mayr exemplifizierte diesen Gedanken an zwei Beispielen aus der Vogelphylogenie. Neuere Untersuchungen postulieren ein Schwestergruppenverhältnis von Flamingos und Lappentauchern, was im ersten Anblick wenig einleuchtend erscheint. Ein fossiles Taxon wird nun aber als nächste Verwandte der Flamingos herausgestellt, wodurch ein Zwischenschritt in der Evolution anschaulich gemacht werden kann. Ein zweites Beispiel sind die Pinguine, die in Morphologie und Lebensweise sehr isoliert stehen. Aber selbstverständlich müssen sie mit einer anderen Kronengruppe der Aves nächstverwandt sein. Als diese stellen sich die Tölpelartigen heraus. Auch hier ist es eine fossile Gruppe, welche die Distanz in wenigstens zwei Schritte zerlegt. Dies wäre nur bei Kenntnis des Rezentmaterials schwer möglich gewesen. Ich denke, dass durch diesen Ansatz den Fossilien ihr erkenntnistheoretischer Wert richtig zugemessen werden kann.

Harald Schneider (Göttingen) hielt einen Vortrag mit dem Titel „Aspekte der morphologischen Evolution der Pflanzen am Beispiel der Diversifikation der Farne“, der nun in seiner englischen Fassung noch einen allgemeineren Anspruch ausdrückt. Dieser Vortrag führte mit aller Deutlichkeit vor Augen, welche Fortschritte im letzten Jahrzehnt die Bearbeitung der Phylogenie der Gefäßpflanzen allgemein, besonders aber in Deutschland gemacht hat. Die Diskussion um die Grundlagen der phylogenetischen Systematik war ja bei uns lange von Zoologen beherrscht worden (nach Hennig von Günther, Schlee, Ax, Kraus, Sudhaus, Ehlers u. a.). Während aber in anderen europäischen Ländern namhafte Botaniker die Ideen Hennigs schon seit längerer Zeit übernommen und weiterentwickelt haben (beispielweise in den Niederlanden Hennipman und Roos oder in Schweden Bremer und Wanntorp), konnten sich viele deutsche Botaniker lange nicht aus dem Gedankengut der idealistischen Morphologie, wie es besonders von Troll vertreten wurde, befreien. Ich erinnere mich noch sehr lebhaft an die Bemühungen, für das in Berlin stattfindende Phylogenetische Symposium 1993 mit dem Titel "Fortschritte in der Arbeit am phylogenetischen System" einen Botaniker als Referenten zu gewinnen. Letzten Endes fiel dieser Programmpunkt aus.

Schneider präsentierte neueste Ergebnisse, die sich zum Teil auf noch nicht publizierte Daten stützen, über die basalen Verzweigungen der Tracheophyten. Schneider folgt nicht den Überlegungen von Tautz, sondern vertritt

die Meinung, dass morphologische und molekulare Merkmale gleich gewichtet in die Stammbaumrekonstruktion eingebracht werden können. Er diskutiert einerseits die Möglichkeit, alle Daten, molekulare wie morphologische, in einer Matrix zu vereinen, die er Supermatrix nennt. Andererseits führt er separate Analysen für die DNA-Sequenzdaten und für morphologische Merkmale durch, wobei er bei letzteren auch fossile Taxa integriert. In einem nächsten Schritt wird ein Supertree konstruiert. Leider gibt die Publikation nicht die vielen, unmittelbar überzeugenden Bilder von homologen Pflanzenstrukturen wieder, die mich zu der Frage brachten, ob vielleicht das Homologisieren, im Gegensatz zu dem, was wir gemeinhin annehmen, bei botanischen Objekten leichter fällt als bei zoologischen und ob bei ihnen die Polarität der Strukturveränderung unmittelbar ablesbar ist.

Jes Rust (Bonn) hatte als Thema gewählt: „Die Bedeutung von Fossilien für phylogenetische Rekonstruktionen“. Rust gab einen umfassenden Überblick über Methoden und Ergebnisse der Fossilkunde. Stichworte waren Faunenwechsel, Massensterben, Zeittafeln, Fundstätten, Lebensspuren. Besonders ging es um die Fragen, ob der Fossilbericht vollständig, verlässlich und angemessen ist. In Hinblick auf die Bedeutung der Fossilien für die Stammbaumrekonstruktion schien die schon bei Mayr angesprochene Kontroverse wieder auf. Rust charakterisierte die beiden gegensätzlichen Lager. Während die eine Seite behauptet, dass der Fossilbericht die Geschichte des Lebens in seinen wesentlichen Zügen abzubilden vermag, ist die andere Seite der Meinung, dass der Fossilbericht durch Lücken in der Erhaltung wie der Beprobung so stark beeinflusst ist, dass - wie Rust sich ausdrückt - „biologische Signale (darunter auch das Massensterben) nur vorgetäuscht bzw. überprägt werden“. Diese Gegensätzlichkeit kam in dem Vortrag immer wieder zum Vorschein, und auch der Vortragende changierte etwas zwischen diesen beiden Meinungen. Das betraf besonders die zuge-spitzte (Rust bezeichnete sie als „reduktionistische“) Fragestellung, welchen Beitrag die Fossilien leisten können, um die Verwandtschaftsbeziehungen im Sinne der phylogenetischen Systematik aufzuklären. Vor über zwanzig Jahren hatte Patterson einen Artikel veröffentlicht, der viele Paläontologen ins Mark getroffen hat. Seiner Meinung nach sind nur ganz wenige Fossilfunde in der Lage, das von rezenten Organismen abgeleitete System zu modifizieren oder zu revidieren. Da diese Meinung auch in der Diskussion vertreten wurde, entspann sich ein heftiger Disput, der seitdem vielfach weiter geführt wird (siehe z. B. Newsletter der Gesellschaft für Biologische Systematik). Diese Diskussion zeigt, dass es in diesem Punkt noch zu keinem Konsens gekommen ist. Es muss aber betont werden, dass es wohl keinen Zoologen gibt, der den Wert oder die Bedeutung von Fossilien für die Interpretation biologischer historischer Prozesse bestreitet. Nur der überzogene Anspruch, dass ohne Fossilien die Rekonstruktion der Evolution schlechterdings unmöglich sei, wird relativiert.

Im ersten Vortrag am 20. 11. stellte **Steffen Harzsch** (Ulm) die Frage: „Was leistet die Architektur des Nerven-

systems in der Phylogenetik?“ Harzsch, dessen nimmermüde Suche nach neuen Themen, Techniken und Objekten ihn in viele renommierte Labors geführt hat, gab eine Probe aus dem Füllhorn gehirnanatomischer Daten. Die vergleichende Neuroanatomie hat in den letzten zwei Jahrzehnten, seit die individuelle Charakterisierung einzelner Zellen durch Injektion, fluoreszierende Stoffe und genetische Markierung Standard wurde, atemberaubende Erkenntnisse und Bilder generiert. Dem Erstaunen über diese Entwicklung gab in der Diskussion Herr Rieger (Innsbruck) beredten Ausdruck. Die vielen neuen Fakten geben Anlass, ihre Verwendbarkeit bei Homologisierung wie bei phylogenetischer Interpretation neu zu überdenken. Während bis vor kurzem die meisten Neuroanatomen vorrangig funktionell orientiert waren und daher bereit, selbst sehr komplexe Übereinstimmungen als Ergebnis notwendiger Funktionszwänge und damit als Konvergenzen zu interpretieren, gehört Harzsch zu der Handvoll jüngerer Forscher, die in der Lage sind, die Strukturen in einen phylogenetischen Kontext zu bringen. Die Kontinuität dieser Forschungsrichtung erscheint aber keineswegs gesichert, da es keine langfristig tätige Arbeitsgruppe gibt. Die durch die Autrum-Schule in Deutschland geprägte Neurobiologie, so mächtig sie in den naturwissenschaftlichen Institutionen und in der Beeinflussung der Personalpolitik war, hat bisher wenig Verständnis für die evolutionären Aspekte aufgebracht. Auch hier wird eine Chance verspielt.

Der Artikel von Harzsch ist ein konzentriertes Review, das die Fortschritte der phylogenetisch orientierten Neuroanatomie sehr gut wiedergibt. Harzsch setzt auseinander, welche Merkmale das Nervensystem als besonders geeignet für phylogenetische Analysen erscheinen lassen, so dass man geradezu von einer „Neurophylogenie“ sprechen kann. In Anlehnung an Kutsch & Breidbach (1994) differenziert er morphologische, physiologische, biochemische, molekulare und entwicklungsbiologische „Kriterien“ (Bei diesem Terminus zuckten einige Zuhörer zusammen. Ax hat eindeutig dargelegt, dass der Begriff nicht in den Rahmen der phylogenetischen Hypothesenbildung gehört und durch „Indizien“ ersetzt werden müsste. Er steckt aber jedem, der noch Remane gelesen hat, in den Knochen). Das große Plus ist die Identifizierung und Charakterisierung einzelner Neurone, wie sie durch Markierungen möglich geworden sind. Harzsch geht die Merkmale dann Punkt für Punkt vor dem Hintergrund der Kontroversen um die phylogenetische Einteilung der Arthropoden durch. Er entscheidet sich auf dieser Grundlage für einen der Systemvorschläge und trägt in vorbildlicher Weise die Merkmale zusammen, die sich im Grundmuster der verschiedenen Stammarten manifestiert haben könnten. Dieser Artikel wird sicher ein vielzitatierter Fixpunkt in der rasch sich anhäufenden Materialfülle neuroanatomischer Daten werden.

Es wurde noch ein weiterer Vortrag gehalten, der aber nicht als ausgearbeitetes Manuskript vorliegt. **Thomas Friedl** (Göttingen) referierte über die „Phylogenie der Algen: Morphologie und molekulare Signaturen“. Auch dieser Vortrag war wie der von Schneider ein Beleg dafür, dass die Erforschung von Phylogenese und Evolution

pflanzlicher Objekte mittlerweile wichtiger und integraler Bestandteil der Bemühungen um die Erstellung eines mit cladistischen Methoden erstellten Stammbaums der Organismen ist. Es wurden alle die dem Phylogenetiker vertrauten Fragen gestellt: Sind Algen eine paraphyletische Gruppe? Welche Synapomorphien verbinden die Viridiplantae? Setzt sich die Gattung „Chlorella“ aus vielen verschiedenen Linien zusammen? Und es ergab sich auch das Bild, dass ein großer Widerspruch zwischen den Systemen besteht, die auf der Grundlage verschiedener molekularer Marker erstellt wurden.

Das blendend organisierte Symposium hinterließ bei den meisten Teilnehmern den Eindruck und - hoffentlich - teilweise auch die Überzeugung, dass ein Verwandtschaftsdiagramm ohne die Ergänzung und besonders auch ohne die Begründung durch die morphologischen Merkmale ein jeder Anschaulichkeit beraubter Torso ist. Dieser Eindruck war umso stärker, als die molekularen Daten immer im Blick waren und ihre Bedeutung keineswegs heruntergespielt wurde. Trotzdem beschlich einen kurz danach, als man wieder für sich im Zug saß und das Ganze Revue passieren lassen konnte, das Gefühl, dass der notwendige Wendepunkt noch längst nicht erreicht ist. Wird die molekulare Systematik, so wie sie jetzt - meistens - betrieben wird, scheitern wie die numerische Taxonomie oder Phänetik, da sie nicht auf apomorphen Homologien, sondern viel zu sehr auf Distanzen und Konvergenzen gegründet ist? Muss die Morphologie so lange warten, bis das große schwarze Loch zwischen Gen und Phän ausgefüllt ist? Die unsägliche Diskussion um Pax6 und die Homologie der Augen zeigt das ganze Dilemma. Das Beispiel kam - glücklicherweise - einmal nicht zur Sprache. Aber auch nach diesem Symposium bleibt die Frage offen, was eigentlich Merkmale, was Homologien sind, ebenso was Morphologie in ihrem Kern ist und was sie leisten kann. Wir arbeiten im morphologischen Bereich mit Indizien, die anschaulich und oft eindeutig sind, deren Genese und Differenzierung wir aber nicht verstehen. Wir sind auf diesem Gebiet immer noch nicht sehr weit über Aristoteles hinaus vorgedrungen, der zwar die Säugetiere als Gruppe erkannte, aber natürlich nicht wusste, was die Ursache für die Übereinstimmungen von Fell und Milchdrüsen ist. Wir wissen jetzt manches über Gene und auch über homologe Gene, aber so gut wie nichts über die Homologie der Differenzierung. Es ist zu hoffen, dass bis zum nächsten entscheidenden Schritt nicht wieder mehr als 2000 Jahre vergehen müssen.

Literatur

- Aristoteles: Tierkunde. Herausgegeben von P. Gohlke 1957. Verlag Ferdinand Schöningh: Paderborn.
- Ax, P. 1984: Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, New York.
- Ax, P. 1995, 1999, 2001: Das System der Metazoa. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik I – III. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, Jena, New York.

- Friedrich, M. & Tautz, D. 1995: Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature* 376: 165 – 167.
- Gesellschaft für Biologische Systematik (GfBS): Newsletter 16/2006.
- Haeckel, E. zitiert nach Hemleben, J. 1964: Ernst Haeckel in Selbstzeugnissen und Bilddokumenten. Rowohlt: Reinbek bei Hamburg.
- Kutsch, W. & Breidbach, O. 1994: Homologous structures in the nervous system of Arthropoda. *Adv. Insect Physiol.* 24: 1 – 113.
- Patterson, C. 1981: Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 195 – 223.

Morphologie *versus* DNA-Sequenzen in der Phylogenie-Rekonstruktion

Diethard Tautz

Universität zu Köln, Institut für Genetik, Zülpicherstrasse 47, D - 50674 Köln, e-mail: tautz@uni-koeln.de, Tel: 0221 470 2465, Fax: 0221 470 5975

Zusammenfassung

Die Gegenüberstellung morphologischer und molekularer phylogenetischer Ansätze hat in den letzten Jahren immer wieder zu Kontroversen geführt. Ich möchte in diesem Artikel versuchen die Standpunkte miteinander zu vergleichen und letztlich die Schlussfolgerung ziehen, dass sich bei eingehender Betrachtung die Standpunkte nur gegenseitig nützlich sein können und sich aus dem Vergleich morphologischer und molekularer Merkmale neue biologische Einsichten ergeben sollten. In dem Artikel wird schrittweise zunächst die Idee „hypothese[n]freier“ Phylogenie-Rekonstruktion beleuchtet und dann diskutiert, dass für morphologische und molekulare Merkmale unterschiedliche Grundannahmen gelten. Ich komme zu dem Schluss, dass man morphologische und molekulare Stammbäume grundsätzlich als unabhängig voneinander ansehen kann. Da es aber nur eine evolutionäre Historie gegeben hat, sollten sie in der Regel zum gleichen Ergebnis kommen. Immer dort, wo dies nicht der Fall ist, verstecken sich potentiell neue biologische Einsichten, die bisher nicht ausreichend berücksichtigt worden sind. Konflikte zwischen morphologischen und molekularen Rekonstruktionen sollten daher als Basis für Erkenntnisfortschritt gesehen werden und nicht als Quelle von Kontroversen.

Einleitung

Wenn, nach Dobzhansky, nichts in der Biologie Sinn macht, es sei denn im Lichte der Evolution, dann kann man weiter feststellen, dass nichts in der Evolution Sinn macht, es sei denn im Lichte der Phylogenie. Dementsprechend ist die Rekonstruktion der Phylogenie ein zentrales Thema der Evolutionsforschung, von dem viele grundsätzliche Erkenntnisse abhängen. Die wissenschaftliche Methodik der Phylogenie-Rekonstruktion geht auf Willi Hennig zurück, der konsequente, auf evolutionären Grundlagen beruhende Regeln erstellt hat, nach denen Abstammungen bestimmt werden können (Hennig 1950). Die Hennig'schen Regeln gelten im Prinzip für jeden Merkmalszustand der für Abstammungs-Vergleiche herangezogen werden kann, egal ob es morphologische oder molekulare sind. Es gehört zur guten Praxis in der Phylogenieforschung anzunehmen, dass zunächst einmal jedes Merkmal potentiell geeignet ist, um Rückschlüsse über Verwandtschaftsbeziehungen zu ziehen. Allerdings muss jedes Merkmal auch bewertet werden, insbesondere ob er in verschiedenen Taxa homolog ist oder konvergent entstanden sein kann. Diese Bewertung mag in manchen Fällen als offensichtlich erscheinen, ist aber gleichzeitig eine der konzeptuellen Achillesfersen der phylogenetischen Rekonstruktion. Denn Homologie definiert sich aus phylogenetischer Verwandtschaft und soll aber gleichzeitig die Basis für die Bestimmung der Verwandtschaft sein. Wissenschaftstheoretische Puristen konstruieren aus

diesem Problem gerne einen unzulässigen Zirkelschluss, der die gesamte Disziplin in Frage stellt. Remane hat daher Hilfskriterien für die Identifizierung von Homologiebeziehungen entwickelt, die nicht direkt auf dem Verwandtschaftsprinzip beruhen (Remane, 1952). Dennoch bleiben Homologie-Rückschlüsse immer Hypothesen, die kontrovers diskutiert werden können.

Es hat daher auch Bewegungen gegeben, die versucht haben, eine hypothese[n]freie Methodik der Phylogenie Rekonstruktion vorzuschlagen. Besondere Aufmerksamkeit hat dabei die numerische Taxonomie oder Phänetik erlangt, die aus reinen morphologischen Ähnlichkeitsvergleichen und Computer gestützten Verfahren Gruppierungen bestimmt (Sokal und Sneath, 1963). In den 60er Jahren des letzten Jahrhunderts wurde es auch möglich Proteinsequenzen zu bestimmen, die sich besonders gut für phänetische Verfahren eigneten. Denn aus reinen Ähnlichkeitsvergleichen von Proteinsequenzen ließen sich bereits brauchbare Phylogenien erstellen (Zuckermandl und Pauling, 1965). Seit den 80er Jahren kam dann die Bestimmung von DNA Sequenzen dazu, in einer Zeit, in der die morphologische Phänetik bereits als Irrweg erkannt worden war. Allerdings wird die statistische Theorie der numerischen Taxonomie für molekulare Verfahren weiter verwendet. Dies stellt bei manchen auch die molekularen Methoden in ein problematisches Licht und führte zu Kontroversen zwischen morphologischen und molekularen Phylogenetikern, die z.T. bis heute anhalten.

Im Folgenden möchte ich schrittweise die verschiedenen Standpunkte vergleichen und damit letztlich zeigen,

dass morphologische und molekulare Verfahren auf unterschiedlichen Ausgangshypothesen basieren und damit als unabhängig voneinander betrachtet werden können. Damit bekommt man die Möglichkeit, die Ergebnisse gegenseitig zu überprüfen und damit Fehler oder sogar falsche Annahmen im jeweils anderen System aufzudecken. Ich möchte damit beginnen zu zeigen, dass es keine hypothesenfreie Phylogenierekonstruktion gibt und dann explizit die Hypothesen beleuchten, die den unterschiedlichen Ansätzen zu Grunde liegen.

Es gibt keine hypothesenfreie Phylogenierekonstruktion

Aus wissenschaftstheoretischen Gründen wäre es sehr wichtig, wenn man Erkenntnisregeln entwerfen könnte, die nichts mit dem Gegenstand zu tun haben, über den man zu neuen Erkenntnissen kommen will. Aber dieses philosophische Postulat lässt sich wahrscheinlich nur für die reine Mathematik aufrechterhalten, nicht aber für eine Disziplin, die von einem historischen Ablauf geprägt ist. Dies ist für die Evolutionsforschung der Fall und die Annahme, man könnte sich auf hypothesenfreie Regeln berufen, ist eigentlich müßig. Selbst die scheinbar völlig logischen Hennig'schen Regeln basieren bereits auf mehreren Grundannahmen für die organismische Evolution. Einige dieser Annahmen sind:

1. Es gab einen einmaligen Abstammungsprozess
2. Zwei gegebene Taxa sollten immer genau einen gemeinsamen Vorfahren gehabt haben
3. Taxa können sich nicht in ihre Vorfahren zurück entwickeln
4. Es gibt keine zirkulären Phylogenien

Diese Grundannahmen basieren auf unseren Vorstellungen über den Evolutionsprozess und man nimmt sie oft als nahezu selbstverständlich an. Dennoch mehren sich die Hinweise, dass diese Annahmen nicht trivial sind. Das Problem ist, dass es neben der vertikalen Weitergabe von genetischem Material auch horizontalen Gentransfer geben kann. Gene oder ganze Genkomplexe, die längere Zeit in voneinander getrennten evolutionären Linien existiert haben, können so wieder in Individuen zusammen kommen und neue Linien generieren. Dass es dieses Problem im Prinzip geben könnte, ist bekannt, seit klar ist, dass alle Organismen im wesentlichen den gleichen genetischen Code nutzen. Dass es aber auch ein reales Problem sein könnte, wird erst in letzter Zeit immer deutlicher.

Die Bestimmung einer Vielzahl prokaryotischer Genomsequenzen hat gezeigt, dass zum Teil große Genblöcke zwischen unterschiedlichen Linien transferiert werden können. Das geht so weit, dass für manche phylogenetischen Rekonstruktionen zirkuläre Topologien mehr Sinn zu machen scheinen als verzweigte (Rivera und Lake, 2004). Auf jeden Fall ist zumindest für die Prokaryonten klar geworden, dass es das Prinzip von einzelnen gemeinsamen Vorfahren auf der Ebene der heutigen Organismen nicht gibt.

Auch auf der Ebene von einzelnen Genen ist klar

geworden, dass viele nicht auf einzelne evolutionäre Linien zurück zu führen sind. Neue Gene können durch Rekombination von Teilen bereits existierender Gene entstehen und so ebenfalls separate evolutionäre Linien wieder zusammenführen. Dazu ist noch nicht einmal horizontaler Gentransfer nötig.

Auch bei Eukaryoten können neue Spezies durch Hybridisierung zweier bereits existierender Spezies entstehen (Arnold 1997). Allgemein wissen wir, dass Hybride in der Natur nicht selten sind. Auch wenn wir vermuten können, dass die meisten dieser Hybride selbst nicht mehr viel zum Genpool der jeweils beteiligten Spezies beitragen, so gibt es doch auch Beispiele, wo zumindest Mitochondrien auf diesem Weg in andere Linien übertragen wurden, was gerade für molekulare Phylogenierekonstruktionen sehr problematisch sein kann. Man sollte aber auch nicht ausschließen, dass auch bei Eukaryoten Gene oder Genkomplexe horizontal übertragen werden können, allerdings wohl eher nur zwischen nah verwandten Taxa.

Glücklicherweise scheint es derzeit, dass diese Fälle doch eher Ausnahmen darstellen. Es bleibt daher in erster Näherung vernünftig die oben aufgestellten Annahmen beizubehalten. Aber es ist sehr wichtig, sich darüber klar zu werden, dass die Hennig'schen Regeln keine Universalität besitzen, nämlich immer dann nicht, wenn Teile der zu Grunde liegenden Annahmen nicht zutreffen. Dies schmälert aber nicht den Wert der Regeln. Sie basieren auf einer grundlegenden Hypothese zum Evolutionsablauf, die vor allem als Referenzhypothese genutzt werden sollte, eben um mögliche Abweichungen davon überhaupt erkennen zu können.

Für morphologische und molekulare Merkmale gelten unterschiedliche Annahmen

Im Folgenden will ich ausführen, dass man für unterschiedliche Typen von Merkmalen durchaus unterschiedliche Annahmen zum Evolutionsablauf zu Grunde legen kann. Dies gilt insbesondere für morphologische versus molekulare Merkmale. Für beide sollen zunächst einmal die oben angeführten Grundannahmen (1) - (4) gelten, aber es gibt weitergehende Annahmen, die dann insbesondere für die Methodik der Phylogenierekonstruktion wichtige Konsequenzen haben. Einige dieser Annahmen habe ich in der Tabelle gegenübergestellt und werde sie im weiteren diskutieren.

Zu Annahme a. Es erscheint vernünftig davon auszugehen, dass morphologische Merkmale zumindest zum Zeitpunkt ihrer Entstehung Teil eines Anpassungsprozesses waren, also durch positive Selektion entstanden sind. Diese ursprüngliche Funktion muss nicht unbedingt in der gleichen Form beibehalten worden sein, oder kann, wie im Fall von zurückgebildeten Organen auch wieder verloren gegangen sein. Für molekulare Merkmale (und hier sind vor allem Nukleotid- oder Aminosäuresequenzpositionen gemeint) ist es hingegen vernünftig anzunehmen, dass sie im wesentlichen durch einen neutralen Evolutionsprozess entstanden sind. Der Grund hierfür ist, dass die Nukleotidsubstitutionen, die zu morphologischen Verän-

	morphologische Merkmale	molekulare Merkmale
a	sind in der Regel durch positive Selektion entstanden	sind in der Regel neutral bzw. unterliegen nur der negativen Selektion
b	Veränderungen werden durch Umweltbedingungen bestimmt	Veränderungen werden durch Mutationsraten bestimmt
c	verändern sich nicht konstant sondern periodisch	verändern sich im wesentlichen mit konstanten Raten (molekulare Uhr)

derungen führen, vermutlich so rar sind, dass sie in der Gesamtbetrachtung praktisch nicht ins Gewicht fallen. Natürlich gibt es aber viele Sequenzpositionen, die der negativen Selektion unterliegen, so z.B. die Mehrzahl der kodierenden Positionen in Genen. Allerdings fallen negativ selektierte Positionen auch unter die Regeln der neutralen Evolutionstheorie. Letztlich ist negative Selektion technisch nichts anderes als eine erniedrigte Mutationsrate, da alle Mutationen, die nicht „passen“, einfach wieder verloren gehen und so die effektive Mutationsrate herabsetzen. Kurz gefasst lautet Annahme (a) also: morphologische Evolution kennt im wesentlichen nur positive Selektion, molekulare Evolution im wesentlichen nur neutrale Evolution.

Zu Annahme b. Naturgemäß müssen auch Neu-Mutationen an morphologischer Evolution beteiligt sein. Allerdings kann man nicht davon ausgehen, dass die Mutationsrate in der Regel einen besonderen Einfluss auf die Rate der morphologischen Evolution hat. Hingegen führen geänderte Umweltbedingungen („Umwelt“ ist hier im weitesten Sinne gemeint) regelmäßig sehr schnell zu morphologischen Adaptationen (auch „morphologisch“ ist im weitesten Sinne gemeint und schließt z.B. die Physiologie mit ein). Der Grund hierfür ist offenbar, dass in einer normalen sich sexuell reproduzierenden Population immer ein grosses Reservoir an potentiell vorteilhaften Allelen vorhanden ist. Diese erlauben es der Population sich kurzfristig (d.h. manchmal in wenigen dutzend Generationen) auf geänderte Selektionsbedingungen einzustellen. Empirisch ist dies über eine Vielzahl von Selektionsexperimenten im Labor (oder auch in der Tier- und Pflanzenzüchtung) gezeigt worden. In der Natur ist das vor allem für die Galapagosfinken systematisch nachgewiesen worden (Grant und Grant, 2002), aber auch für eine Vielzahl von anderen Einzelfällen. Allerdings fehlt noch der Nachweis, dass große evolutionäre Innovationen sich ähnlich schnell durchsetzen können, aber die Übergänge, die man in Fossilschichten findet, sprechen dafür, dass auch solche makroevolutionäre Veränderungen vergleichsweise schnell ablaufen können. Ganz anders verhält es sich für die molekulare Evolution. Hier ist die Mutationsrate die wesentliche Determinante. Die evolutionär relevante Mutationsrate ist dabei die Kombination aus primärer Mutationsrate und Fixationsrate, also der Rate, mit der sich eine gegebene Mutation in einer Population durchsetzt. Für negativ selektierte Mutationen wird diese Rate sehr niedrig sein (s.o.), für selektionsneutrale Mutationen kann sie vergleichsweise hoch sein. Das heißt, dass selbst dann, wenn die primäre Mutationsrate

im gesamten Genom gleich ist (da sie ja nur durch Polymerasefehler und Reparatursysteme determiniert wird), unterschiedliche Teilregionen des Genoms unterschiedliche molekulare Evolutionsraten aufweisen können. Dennoch bleibt die Mutationsrate der treibende Faktor, während Umweltveränderungen höchstens eine indirekte Bedeutung haben.

Zu Annahme c. Diese ist letztlich eine direkte Konsequenz aus Annahme (b). Wenn es die Umweltbedingungen sind, die morphologische Evolution auslösen, dann bestimmt die Rate, mit der sich Umweltbedingungen verändern, die Rate der morphologischen Evolution. Dies ist auch durch Fossilbelege nachweisbar. Immer wenn es zu grossen Fauneneinschnitten durch große geologische oder klimatische Veränderungen kam, dann kam es auch zu adaptiven Radiationen, mit einer oft sehr schnellen Entstehung von neuer morphologischer Vielfalt. In manchen Fällen, wie etwa nordamerikanischen Rift-Seen, ist dies mehrfach hintereinander passiert, ausgelöst durch periodisches Austrocknen und Wiederauffüllen (McCune 1996). Auch das Konzept des „punctuated equilibrium“, in dem langen Phasen ohne Veränderung in den Fossilformen schnelle Veränderungen in kurzer Zeit folgen, kann hier eingeordnet werden (zumindest was die Beobachtung selbst angeht). Molekulare Veränderungen unterliegen hingegen in der Regel keinen periodischen Schwankungen (aber siehe unten). Im Gegenteil, man kann sogar eine molekulare Uhr postulieren. Dieses Postulat beruht letztlich auf folgender Überlegung: die Rate der molekularen Divergenz hängt von der Zahl der primären Mutationen ab und der Zahl der Mutationen, die fixiert werden. In einer großen Population gibt es viele primäre Mutationen (da es ja auch mehr Individuen gibt, in denen sie entstehen können), aber andererseits ist die Fixationswahrscheinlichkeit in großen Populationen geringer. Tatsächlich kürzt sich auf diese Weise die Populationsgröße aus der Beziehung heraus und die Rate der molekularen Evolution hängt nur von der Mutationsrate ab. Da man annehmen kann, dass die Mutationsrate über die Zeit mehr oder weniger konstant bleibt, sollte auch die molekulare Evolution mehr oder weniger konstant, also wie eine „Uhr“ ablaufen. Auch hier muss aber noch einmal darauf hingewiesen werden, dass negative Selektion de facto die Mutationsrate herabsetzt. Dies bedeutet, dass für jedes Gen letztlich eine eigene „Uhr“ gilt, je nachdem, wie stark die negative Selektion ist.

In Figur 1 ist der Vergleich zwischen morphologischer und molekularer Evolution schematisch zusammengefasst. Man erkennt darin, dass die morphologische Evo-

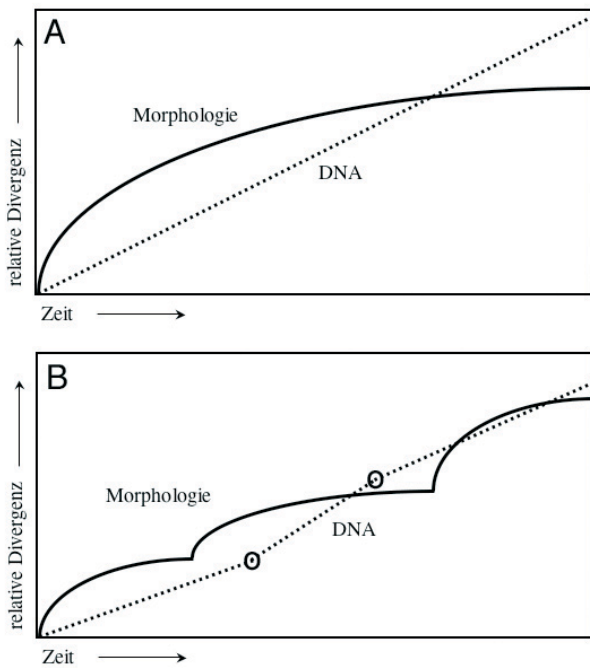


Fig. 1. Schematischer Vergleich der Divergenzcharakteristika von morphologischen und molekularen Merkmalen. In (A) wird angenommen, dass es zum Zeitpunkt Null zu einer neuen Adaptationssituation kommt (z.B. im Rahmen einer adaptiven Radiation). Die morphologische Divergenz wird daraufhin schnell steigen, während die generelle DNA Divergenz konstant fortschreitet. Nach einer gewissen Zeit (die manchmal sehr kurz sein kann), wird sich die morphologische Divergenz nicht weiter ändern. In (B) sind für die morphologische Divergenz drei solcher Zyklen gezeigt. Zudem wird für die DNA Divergenz angenommen, dass sie sich nicht strikt nach einer konstanten molekularen Uhr verhält, sondern ebenfalls leichten Schwankungen unterliegt, deren Beginn (markiert durch Kreise) aber nicht mit den Adaptationsereignissen korrelieren muss.

lution in der Anfangsphase sehr schnell ablaufen kann, da sie durch positive Selektion getrieben wird, während die molekulare Divergenz konstant fortschreitet. Es ist wichtig zu erkennen, dass diese Unterschiede darauf zurück gehen, dass man unterschiedliche Messverfahren verwendet, nicht aber darauf, dass es unterschiedliche Evolutionsabläufe gäbe. Morphologische und molekulare Evolution sollten idealerweise den gleichen Ablauf reflektieren, aber mit unterschiedlichen Prozess-Charakteristika. Es ist ebenfalls wichtig nochmals darauf hinzuweisen, dass hier bestimmte generalisierende Annahmen gemacht werden, die durchaus auch verletzt sein können (wie im Folgenden weiter ausgeführt).

Für morphologische und molekulare Merkmale gelten unterschiedliche Vorgehensweisen

Dass Homologie das entscheidende Kriterium für die Einschätzung von Merkmalen zur Phylogenierekonstruktion ist, wurde oben schon festgestellt. Die Feststellung von Homologie erfolgt aber für morphologische und molekulare Merkmale in unterschiedlicher Weise, was letztlich auch zu unterschiedlichen bevorzugten Rekonstruktionsverfahren führt.

Da morphologische Strukturen durch Anpassungen an Umweltbedingungen entstehen, kann es vergleichsweise leicht zu unabhängigen (konvergenten) Merkmalsentwicklungen kommen, für die keine Homologie angenommen werden darf. Um dies für eine gegebene Taxongruppe feststellen zu können, muss in der Regel eine vergleichsweise große Stichprobe (bzw. sogar alle in Frage kommenden) Taxa aus der Gruppe, zusammen mit vielen Außengruppenvertretern analysiert werden. Weiterhin muss festgestellt werden, ob Merkmale in bestimmten Gruppen neu entstanden sind, oder von einem ursprünglichen Zustand aus verloren gegangen sind (Apomorphie versus Plesiomorphie). Diese Einschätzung muss für jedes einzelne gewählte Merkmal immer wieder neu getroffen werden, da sich jedes nach anderen Umständen verhalten kann, die nicht a priori abgeschätzt werden können.

Im Gegensatz dazu können für molekulare Merkmale die Regeln, nach denen sie evolvieren, zumindest annäherungsweise pauschal abgeschätzt werden. Generell gilt hier, dass einzelne Sequenzpositionen eine hohe Wahrscheinlichkeit für Konvergenz besitzen (da ja z.B. für DNA an jeder Position nur vier Charakterzustände möglich sind - entsprechend den vier Nukleotiden). Hingegen ist die Wahrscheinlichkeit für eine Konvergenz einer Kombination von Sequenzpositionen beliebig gering. Bereits eine Sequenzabfolge von nur 20 Positionen kann zu 10^{12} Varianten führen. Dazu kommt das weitgehend neutrale Verhalten der Sequenzpositionen, d.h., die Wahrscheinlichkeit, dass eine Sequenz bestimmter Länge unabhängig nur durch Anpassungen an Umweltbedingungen entstanden ist, kann ohne weiteres als null betrachtet werden. Damit wird die Homologie-Einschätzung sehr einfach: Sequenzen, die in vielen Positionen überlappen, also alignierbar sind, müssen einen gemeinsamen Vorfahren gehabt haben, also homolog sein (abgesehen von Problemen mit Genduplikationen, die hier nicht weiter erörtert werden sollen). Die Homologie-Feststellung für molekulare Merkmale beruht daher auf statistischen Wahrscheinlichkeitsüberlegungen und nicht auf einer mehr oder weniger versteckten a priori-Annahme über Phylogenie. Man entkommt damit also dem in der Einleitung angesprochenen Zirkelschluss der Homologie-Feststellung. Allerdings ist die korrekte Alignierung von Sequenzen kein triviales Problem. Dazu müssen oft weitere Hilfsannahmen gemacht werden, u.a. oft eine grobe abgeschätzte erste Phylogenie. Dies ist aber eher ein computer-technisches Problem als ein grundsätzliches. Dennoch muss festgehalten werden, dass, obwohl die Homologiefeststellung für molekulare Merkmale konzeptuell einfach ist, die praktische Umsetzung nicht problemfrei ist. Eine weitere praktische Konsequenz aus den Charakteristika der molekularen Evolution ist, dass das Taxon-sampling bei weitem nicht so umfangreich sein muss wie bei morphologischen Merkmalen. Wenn man nämlich von einer konstanten Divergenzrate („molekulare Uhr“) ausgeht, dann reicht potenziell ein beliebiger einzelner Vertreter jeder Taxongruppe, um die Phylogenie aller Gruppen zu erstellen.

Neben den grundsätzlichen Unterschieden in der Erstellung der Datenmatrix für morphologische und molekulare Merkmale gelten auch unterschiedliche bevorzugte Vorgehensweisen für die Baumrekonstruktion. Das tradi-

tionelle Verfahren für morphologische Daten ist die Parsimonie. Bei diesem Verfahren wird angenommen, dass sich Charakterzustände nur selten ändern und dass man daher annehmen kann, dass einer Änderung nur ein Schritt und nicht mehrere aufeinanderfolgende, aber verborgene Schritte zu Grunde liegen. Daher nutzt man das Prinzip der sparsamsten Schritte um die Topologie der Verzweigungen zu erschliessen.

Für molekulare Daten erscheint hingegen die quantitative Distanzabschätzung als die am besten geeignete Methode. Der Grund hierfür ist, dass man die Wahrscheinlichkeit, dass ein bestimmter Nukleotidzustand durch mehrere Schritte erreicht wurde, als a priori hoch annehmen kann, da ja nur vier Zustände möglich sind. Hingegen besagt die Annahme der molekularen Uhr, dass die Ansammlung von Unterschieden konstant erfolgt und dass damit auch Sequenzen, die sich mehr ähneln, näher miteinander verwandt sein müssen. Dementsprechend basieren die meisten molekularen Rekonstruktionsverfahren auch auf Distanzabschätzungen, wobei in der Regel auch Korrekturen für zu erwartende Mehrfachsubstitutionen mit eingerechnet werden (oder, im Falle von Maximum-Likelihood-Verfahren spezifische Evolutionshypothesen verglichen werden). Solche Korrekturmaßnahmen schließen sich für morphologische Daten von selbst aus, da man ja mit Merkmalen umgeht, die eben gerade nicht einheitlichen Prozessen unterliegen. Dennoch ist die Parsimonie auch auf molekulare Daten anwendbar, aber nur wenn man wirklich davon ausgehen kann, dass das Prinzip der sparsamsten Schritte in dem gegebenen Datensatz auch verwirklicht ist (z.B. bei sehr nah verwandten Taxa bei denen insgesamt nur wenige Substitutionen vorliegen, bei sehr hochkonservierten Sequenzen, oder in Situationen wo die Mehrfachsituationen sich gegeneinander ausgleichen, also keine Ratenasymmetrie in den Verzweigungen besteht) und die Gefahr von statistischen Schwankungen durch Stichprobenfehler gering ist.

Stimmen die Annahmen?

Da es keine Phylogenierekonstruktion ohne Annahmen gibt, ist es von entscheidender Bedeutung, diese Annahmen immer wieder zu überprüfen. Die oben für die morphologischen Merkmale gemachten Annahmen erscheinen vergleichsweise gesichert. Dass die Entstehung neuer morphologischer Strukturen nicht durch Zufall geschieht, sondern von positiver Selektion getrieben wird, erscheint nach unserem heutigen Wissen als allgemein zutreffend. Damit ist auch die Abhängigkeit von Umweltbedingungen (im weitesten Sinne!) und in dieser Konsequenz auch die phasenweise Veränderung, nämlich entsprechend nicht vorhersagbarer Veränderungen der Umwelt impliziert. Ein alternatives Szenario wären anagenetische Veränderungen, also graduelle morphologische Evolution über lange Zeiträume. Dieses morphologische Evolutionsprinzip scheint sich aus manchen Fossilreihen zu erschließen, die aber nicht unumstritten sind. Insbesondere ist es sehr schwierig sich vorzustellen, dass über lange Zeiträume andauernder Selektionsprozess stattfinden kann, also Umweltbedingungen entsprechend lange konstant sind. Dies wird nur in

Ausnahmefällen zutreffen. Meistens wird man scheinbare anagenetische Veränderungen in eine Reihe von kleineren schrittweisen Anpassungsereignissen auflösen können. Wenn anagenetische Prozesse häufig sein sollten, würden sie den molekularen mehr ähneln - in Hinsicht auf konstante Veränderungsreihen - und manche der diskutierten Prinzipien könnten dann übertragen werden (d.h. numerische Taxonomie würde dann wieder relevant werden). Dafür scheint aber kein Anlass gegeben zu sein.

Für die molekularen Merkmale ist die Hinterfragung der einfachen Annahmen eher angebracht. Da das Feld noch vergleichsweise jung ist, ergeben sich auch immer noch neue Einsichten, die berücksichtigt werden müssen. Einige ursprüngliche Annahmen über molekulare Evolutionsprozesse erscheinen heute sogar als eher naiv, auch wenn sie in ihren Grundzügen weiterhin zutreffen. Manche der Abweichungen von einfachen Prozessannahmen konnten im übrigen nur im Kontext von Vergleichen mit gut gesicherten morphologisch basierten Phylogenien erkannt werden. Im Folgenden will ich drei Schlüsselannahmen eingehender diskutieren und zeigen, dass die vorliegenden Daten darauf hindeuten, dass diese komplexer sind als ich es oben dargestellt habe.

Molekulare Sequenzen evolvieren nach neutralen Prinzipien. Diese Annahme wurde insbesondere in den sechziger und siebziger Jahren viel diskutiert, im Rahmen der Selektionisten-Neutralisten Debatte. Damals gab es noch vergleichsweise wenige molekulare Datensätze, die dementsprechend unterschiedlich interpretiert werden konnten. Die Vielzahl der Daten, die heute zur Verfügung stehen, scheinen aber weitgehend der neutralen Interpretation (die die negative Selektion einschließt - s.o.) recht zu geben. Ein wesentlicher Baustein in der Argumentation für die neutrale Interpretation war eine oft zitierte theoretische Analyse zur maximalen Frequenz positiver Selektion von Haldane (1957). Er kam darin zu dem Schluss, dass maximal eine positive Selektion pro ca. 250 Generationen möglich ist, da sonst die genetische Belastung der Population zu hoch würde. Wenn man für ein Vertebratengenom eine Durchschnittsgröße von 2×10^9 nt annimmt und eine durchschnittliche Generationszeit von einem Jahr, dann könnte in 500 Millionen Jahren (also der maximalen Existenzzeit der Vertebraten) maximal 0,1% des Genoms durch positive Selektion verändert worden sein. Bei Insekten käme man auf ca. 1% (wegen des kleineren Genoms und der kürzeren Generationszeit), was aber immer noch vernachlässigenswert gering ist. Dies würde bedeuten, dass der gesamte Rest des Genoms nach neutralen Prinzipien (incl. negativer Selektion) evolvieren muss. Allerdings erscheint die Kalkulation von Haldane heutzutage als viel zu konservativ. Bereits 1968 hat Maynard-Smith gezeigt, dass die Rate auch viel höher liegen könnte. Molekulare Ansätze diese Rate abzuschätzen, kommen auch zu ca. 10-fach höheren Werten (z.B. Andolfatto 2005). Aber selbst diese erhöhten Werte würden immer noch bedeuten, dass nur ein kleiner Teil des Genoms direkt durch positive Selektion geprägt ist - die Grundaussage, dass molekulare Merkmale im wesentlichen nach neutralen Mechanismen evolvieren, bliebe bestehen.

Allerdings muss man bei solchen Kalkulationen auch beachten, dass jedes positiv selektierte Nukleotid auch einen Einfluss auf seine unmittelbare Nachbarschaft hat. Über den sogenannten hitchhiking Effekt (Maynard-Smith und Haigh, 1974) wird nämlich auch immer eine mehr oder weniger große Region durch positive Selektion beeinflusst. Dies könnte potentiell dazu führen, dass ein wesentlich größerer Anteil des Genoms durch positive Selektion verändert wird, als man dies bisher annimmt. Gillespie (2000) hat diese Möglichkeit auch schon durchdacht und kommt zu dem Schluss, dass dies nicht unbedingt im Gegensatz zu den Beobachtungen ist, die zu der neutralen Theorie der Evolution führten, dass aber einige basale Parameter anders berechnet werden müssten. Es ist gegenwärtig noch nicht ohne weiteres abzuschätzen, wie sich diese Frage in den nächsten Jahren entwickeln wird und welche möglichen Rückwirkungen diese auf die Theorie der molekularen Phylogeniekonstruktion haben wird. Aber es wird sicher nötig sein diesen Punkt weiter zu beobachten, um nötigenfalls die Annahmen zu modifizieren.

Mutationsraten sind im wesentlichen konstant. Bei diesem Punkt geht es um die Frage der primären Mutationsrate, also der, die durch Fehler im DNA Syntheseprozess bzw. der Effizienz der Fehlerkorrektur bestimmt wird. Eukaryotische Genome benötigen eine sehr effiziente Fehlerkorrektur, da sonst die Integrität der großen Zahl von Genen nicht gewährleistet werden könnte. Eine Ratenabschätzung erhält man aus dem Vergleich von selektionsneutralen Genomregionen zwischen Spezies, deren evolutionäre Distanz durch Fossilbelege eingegrenzt werden kann. Dabei erhält man im allgemeinen Divergenzraten von 0,1 - 1% pro Million Jahre, bzw. Fehlerraten von 10^{-8} bis 10^{-9} pro Nukleotid pro Jahr. Das heißt, dass die Raten immerhin um einen Faktor 10 variieren können, allerdings nur in sehr großem evolutionären Maßstab. Zum Beispiel gilt die Rate von 0,1% pro Million Jahren für Säugetiere, während die Rate von (mindestens) 1% pro Million Jahren für Dipteren gilt. Dies impliziert, dass man für die meisten Phylogenien, die sich ja doch eher mit begrenzten Taxongruppen befassen, in der Regel von mehr oder weniger konstanten Raten ausgehen kann.

Es gibt aber auch Hinweise, dass sich Substitutionsraten episodisch ändern können. Einen besonders markanten Fall dieser Art haben wir für die Evolution der ribosomalen Sequenzen in Dipteren beschrieben (Friedrich und Tautz, 1997). Hier fanden wir, dass in rRNA Genen in der Stammlinie der Dipteren eine bis zu 20-fach erhöhte Substitutionsrate auftrat, möglicherweise auf Grund physiologischer Parameter, die zu einem Übergang in ein generell A/T reicheres Genom geführt haben. Auch Protein kodierende Gene sind von dieser erhöhten Substitutionsrate betroffen, allerdings nicht ganz so stark (Savard et al. 2006).

Wie häufig es zu solchen episodischen Veränderungen von Substitutionsraten in Stammlinien kommt ist bisher noch nicht sehr systematisch untersucht, aber die häufig zu findenden Asymmetrien in den Astlängen molekularer Stammbäume legen nahe, dass das Problem erheblich ist (s.u.). Man könnte natürlich versucht sein, dies als Evi-

denz zu benutzen, dass erhöhte Mutationsraten doch auch mit erhöhten morphologischen Evolutionsraten korreliert sind. Dies würde die oben diskutierte Unabhängigkeit von molekularen und morphologischen Merkmalen wieder etwas relativieren. Da aber die Rate morphologischer Evolution allgemein schwer quantifizierbar ist, wird es auch nicht leicht sein, hier statistisch gesicherte Zusammenhänge zu finden. Aber diesem Punkt sollte in Zukunft auf jeden Fall noch mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden.

Es gibt eine molekulare Uhr. Die Idee einer molekularen Uhr, die sich als konstante Evolutionsrate gegebener Gene darstellt, ist schon 1965 von Zuckerkandl und Pauling postuliert worden und dann auch von Kimura als wichtige Stütze der neutralen Evolutionstheorie übernommen worden. Der stringenteste Verfechter der Idee einer universellen molekularen Uhr war wohl Alan Wilson. Auf der Basis der vielen Daten, die heute vorliegen, kann man wohl mit einiger Sicherheit sagen: ja, es gibt die molekulare Uhr, aber sie ist keinesfalls universell (wobei „universell“ grundsätzlich immer nur auf den betrachteten Genabschnitt bezogen werden darf!). In nahezu jeder molekularen Phylogenie findet man mehr oder weniger große Abweichungen von einer konstanten Divergenzrate, wie ja auch bereits im Zusammenhang mit den Mutationsraten diskutiert. Bei drastischen Abweichungen ergibt sich für die molekulare Phylogeniekonstruktion ein interessantes Problem. Taxa mit besonders stark abweichenden Raten können artifiziell zusammen gruppiert werden, da sie sich stark von ihren eigentlichen Schwestertaxa unterscheiden, gleichzeitig aber zu Konvergenzen auf Grund der hohen Zahl der Austauschereignisse neigen (Felsenstein 1978). Das Problem ist aber inzwischen gut bekannt und heutige Baumrekonstruktionsverfahren berücksichtigen es mit entsprechenden Korrekturverfahren und statistischen Tests. Gerade die Diskussion über die molekulare Uhr zeigt damit sehr gut, wie wichtig es ist, einerseits Annahmen konkret zu spezifizieren, andererseits diese Annahmen immer wieder mit den neuen Erkenntnissen abzugleichen.

Morphologische und molekulare Stammbäume müssen unabhängig voneinander betrachtet werden

Diese Aussage muss nach allem im Vorhergehenden diskutierten eigentlich inzwischen als fast selbstverständlich erscheinen. Aus zwei Gründen will ich dies hier aber nochmals ausführlicher besprechen. Zum einen gibt es Strömungen, die eine gemeinsame Behandlung von molekularen und morphologischen Daten bevorzugen, im Rahmen sogenannter "total evidence" oder "consensus" Verfahren. Diese scheinen mir auf gleich mehreren falschen Annahmen aufzubauen. Zum anderen denke ich, dass es eine Stärkung für die Evolutionsforschung bedeutet, wenn man die Daten unabhängig betrachtet und aus den notwendigerweise auftretenden Konflikten neue Einsichten über den Evolutionsablauf gewinnen kann.

In der folgenden Diskussion werde ich mich nicht auf

spezifische Publikationen beziehen, da die angesprochenen Punkte in der Literatur weit verstreut sind. Eine erste sehr gute Zusammenfassung und Bewertung dieser Diskussion haben DeQueiroz et al. (1995) geschrieben, aber seitdem sind natürlich weitere Argumente ausgetauscht worden.

"Total evidence" und "consensus" Verfahren. Die generelle Philosophie hinter diesen Verfahren ist, dass man grundsätzlich alle Daten nutzen sollte, um die wahre Phylogenie zu finden. Dies ist auf den ersten Blick ein sehr ansprechendes Postulat, zumal es oft auch mit dem Anspruch verbunden wird, Merkmale grundsätzlich nicht zu gewichten, um möglichst wenig subjektiven Einfluss auf das Ergebnis zu nehmen. Wie am Anfang dargestellt, ist es aber gar nicht möglich hypothesenfreie Phylogenieforschung zu betreiben. Der Verzicht auf das Gewichten oder Separieren von Merkmalen ist daher nichts anderes, als der Verzicht auf die Anwendung von Erkenntnissen zum Evolutionsgeschehen. De facto wird in allen "total evidence"-Analysen eine mehr oder weniger explizite Merkmalsgewichtung vorgenommen, u.a. weil ja schon eine explizite Nicht-Gewichtung auch eine Art der Gewichtung darstellt. Zudem ist es ja unmöglich, alle nur denkbaren Merkmale für seine jeweilige Taxongruppe zu bestimmen. Aber selbst wenn Merkmale leicht bestimmbar wären, werden sie oft intuitiv nicht verwendet. Zum Beispiel wird man in einer Phylogenie der Säugetiere kaum die Fellfarbe als kodierte Merkmalszustand finden oder in einer Insektenphylogenie die Größe der Larven. Auch bei molekularen Phylogenien findet man kaum die Verwendung von dritten Codon-Positionen (die sogenannten "silent sites") bei Studien, die tiefe Verzweigungen auflösen sollen. Es ist eben kontraproduktiv hochvariable Merkmale mit Merkmalen zu verbinden, die sich wesentlich seltener verändern, da man damit in jedem Fall das Signal zu Rausch-Verhältnis ungünstig beeinflusst und im schlechtesten Fall signifikant irreführende ("positively misleading") Signale bekommt. In der "total evidence"-Philosophie steckt damit eine Komponente der Beliebigkeit, da man sich mit dem Anspruch, keine Merkmalsgewichtung oder Merkmalsseparierung zu betreiben, auch davon freikauf explizite Grundannahmen zu nennen. Dieses Vorgehen ist aber eigentlich unwissenschaftlich. Jeder Wissenschaftler sollte sich immer über die Annahmen im Klaren sein, die er seiner Arbeit zu Grunde legt - und, was noch wichtiger ist, bereit sein diese Annahmen zu modifizieren, wenn sie sich als nicht zuverlässig herausstellen.

Im Vorangegangenen habe ich versucht die expliziten Annahmen für die Verwendung von morphologischen und molekularen Merkmale ansatzweise aufzustellen. Im einzelnen müssen diese weiter verfeinert werden und auf die Situation, die analysiert wird, angepasst werden. Aber aus dem bereits Gesagten sollte ohne weiteres klar sein, dass man morphologische und molekulare Merkmale keinesfalls in der gleichen Datenmatrix analysieren sollte, da die Daten einfach mit grundverschiedenen Annahmen erhoben wurden und grundverschiedene evolutionäre Abläufe reflektieren. Strikt genommen gilt dies nicht nur pauschal für morphologische versus molekulare Merkmale, sondern auch innerhalb dieser Klassen. Auch molekulare

Daten von verschiedenen Genregionen können durchaus so heterogen sein, dass man sie besser nicht in eine gemeinsame Analyse einbezieht.

Das "consensus"-Verfahren sieht eine separate Analyse unterschiedlicher Datensätze vor, mit nachfolgender Zusammenführung der erhaltenen Bäume. Auch dieses Vorgehen halte ich (und viele andere) für problematisch. Consensus-Topologien sollen dazu führen, dass gut unterstützte Verzweigungen deutlicher werden, während unsichere Verzweigungen unaufgelöst bleiben. Letzteres ist natürlich kein befriedigender Zustand, da man dann ja bewusst auf Hypothesen verzichtet, die man bei Analyse der einzelnen Topologien hätte aufstellen können. Aber das "consensus"-Verfahren kann auch "positively misleading" sein, nämlich immer dann, wenn mehrere Datensätze zu einer bestimmten Verzweigung wenig beitragen, während ein einzelner Datensatz ein starkes, aber falsches Signal ergibt. In der Endtopologie lässt sich das nicht mehr unterscheiden (wobei das aber vom verwendeten Verfahren abhängt) und das Vertrauen auf den "consensus" kann zu falschen Schlussfolgerungen führen. Die Diskussion zu Vor- und Nachteilen des "consensus"-Verfahren ist sehr breit und unter anderem auch davon geprägt Hypothesen-orientiert vorzugehen, sowohl bei der Einteilung der Klassen von Daten, die man separat analysieren will, als auch bei der Wahl der Methodik für das Zusammenführen der Bäume. Wenn man dies also tatsächlich hypothesenorientiert macht, ist dies natürlich ein akzeptables Vorgehen, wenngleich dann immer noch die Frage bleibt, ob ein "consensus"-Baum wirklich zusätzliche Information liefert.

Konflikte sind wertvoll. In der Literatur findet man immer wieder die Feststellung, dass es das Ziel der Phylogenieforschung ist, die wahre Phylogenie zu finden. Dies ist sicherlich ein hehres Ziel, birgt aber auch die Gefahr in sich, dass dieses Ziel sich zum Selbstzweck entwickelt. Denn ein weiteres Ziel der Phylogenieforschung sollte es doch sein dazu beizutragen, das Evolutionsgeschehen und die zu Grunde liegenden Mechanismen zu erkennen. Dies geht aber dann am besten, wenn man Konflikte in den Ergebnissen aus verschiedenen Datensätzen als willkommene Ansätze für den Test von Hypothesen betrachtet. Leider ist dies in der Vergangenheit nicht immer der Fall gewesen und Konflikte in Datensätzen wurden eher dazu genutzt, um Kontroversen zwischen den Lagern zu generieren. Wie wertvoll so ein Konfliktabgleich sein kann, sieht man aber an der raschen konzeptuellen Entwicklung, die die molekulare Phylogenieforschung genommen hat. Die Vorstellungen zum molekularen Evolutionsgeschehen sind in den letzten 20 Jahren wesentlich verfeinert worden, oft auf Grund von Konflikten mit morphologischen Datensätzen. Ich erinnere nur an die Entdeckung des "long branch attraction"-Effekts in realen Datensätzen (nachdem Felsenstein 1978 gezeigt hatte, dass das theoretisch möglich ist), der zu einem wesentlich differenzierteren methodischen Vorgehen bei der Erstellung molekularer Phylogenien geführt hat. Aber auch auf morphologischer Seite gibt es immer öfter Neubewertungen von Charakterzuständen, ausgelöst durch Konflikte mit molekularen Daten. Als Beispiel kann man hier die

Atelocerata-Frage nennen, in der molekulare Daten einen klaren Konflikt hinsichtlich der Gruppierung von Myriapoden mit den Insekten aufgezeigt haben (Friedrich und Tautz 1995), der zu einer Neubewertung der relevanten morphologischen Charakter geführt hat (Dohle 2001). Die bis dahin gültigen Merkmale, die zu der Gruppe "Atelocerata" geführt hat, sind damit als Konvergenzen der unabhängigen Anpassung an das Landleben zu bewerten. Auch hinsichtlich der Phylogenie der Bilateria haben neue molekulare Daten (Aguinaldo et al. 1997) zu einem Überdenken der morphologischen Daten geführt (Jenner 2001). Interessanterweise hat diese Diskussion auch dazu geführt molekulare Daten besser zu verstehen (Dopazo und Dopazo 2005).

Der besondere Wert der Erstellung von Phylogenien mit sehr unterschiedlichen, und idealerweise unabhängigen, Charakterkomplexen liegt also darin, dass sie gegenseitig zur Hypothesenüberprüfung genutzt werden können. Etwas überspitzt ausgedrückt könnte man sagen, dass es aus der Sicht des Forschers doch eigentlich nichts Langweiligeres geben sollte als Phylogenien, die durch alle Daten und Methoden gleichermaßen unterstützt sind. Denn nur im Konfliktfall hat man einen Ansatzpunkt nachzuforschen, ob sich dahinter nicht vielleicht ein neuer, vielleicht noch unbekannter Zusammenhang verbirgt, den man weiter untersuchen kann! Aber das ist, wie gesagt, etwas überspitzt ausgedrückt, denn natürlich ist eine solide Phylogenie ein sehr großer Wert an sich, da diese ja dann von anderen Disziplinen als Basis für die Analyse von Evolutionsprozessen genutzt werden kann.

Danksagung

Ich möchte meinem früheren Kollegen Markus Friedrich für die Durchsicht des Manuskripts danken. Er war es auch, der viele der hier geäußerten Standpunkte inspiriert hat. Weiterhin möchte ich den vielen Kritikern molekularer Phylogenien danken, mit denen ich mich in den letzten Jahren auseinandersetzen durfte und die sehr viel dazu beigetragen haben, die Argumente besser zu durchdenken. Zum Schluss gilt mein Dank auch Herrn Willmann, der mich zum Phylogenetischen Symposium eingeladen hat und der mich sehr geduldig dazu überredet hat dieses Manuskript zu verfassen.

Literatur

- Aguinaldo, A. M., Turbeville, J. M., Linford, L. S., Rivera, M. C., Garey, J. R., Raff, R. A., Lake, J. A. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 387: 489-493.
- Andolfatto, P. 2005 Adaptive evolution of non-coding DNA in *Drosophila*. *Nature* 437, 1149-1152
- Arnold, M. L. 1997. Natural Hybridization and Evolution. Oxford University Press, Oxford
- Dopazo, H., Dopazo, J. 2005. Genome-scale evidence of the nematode-arthropod clade. *Genome Biol.* 6, R41.
- Dohle, W. 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea - Hexapoda. *Annls Soc. Entomol. Fr.* 37, 85-103.
- De Queiroz, A., Donoghue, M. J. & Kim, J. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annu Revue of Ecology and Systematics* 26, 657-681.
- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* 19, 401-410.
- Friedrich, M., Tautz, D. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature* 376, 165-167.
- Friedrich, M., Tautz, D., 1997. An episodic change of rDNA nucleotide substitution rate has occurred during the emergence of the insect order Diptera. *Mol. Biol. Evol.* 14, 644-653.
- Gillespie, J. H., 2000. Genetic drift in an infinite population. The pseudohitchhiking model. *Genetics* 155, 909-919.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296: 707-711.
- Haldane, J. B. S. 1957. The cost of natural selection. *J. of Genetics* 55: 511-524
- Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, Deutscher Zentralverlag, Berlin
- Jenner, R. A. 2001). Bilaterian phylogeny and uncritical recycling of morphological data sets. *Systematic Biology* 50: 730-742.
- Maynard Smith, J. 1968. "Haldane's dilemma" and the rate of evolution. *Nature* 219, 1114-1116
- Maynard Smith, J. & Haigh, J. 1974. The hitch-hiking effect of a favorable gene. *Genetic Res.* 23, 23-35.
- McCune, A. R. 1996. Biogeographic and stratigraphic evidence for rapid speciation in semionotid fishes. *Paleobiology* 22:34-48.
- Remane, A. 1952. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig, Leipzig.
- Rivera, M. C. & Lake, J. A. 2004.. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes. *Nature* 431, 152-155.
- Savard, J., Tautz, D., Lercher, M. J. 2005. Genome-wide acceleration of protein evolution in flies (Diptera). *BMC Evol Bio* 6:7.
- Sokal, R. R. & Sneath, P. H. A. 1963. Principles of Numerical taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco.
- Zuckermandl, E. & Pauling, L. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins, in *Evolving Genes and Proteins*, (eds. V. Bryson and H. J. Vogel), Academic press, New York, pp. 97-165.

Die Notwendigkeit morphologischer Analysen zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte

Walter Sudhaus

Institut für Biologie/Zoologie, AG Evolutionsbiologie, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Str. 1-3, D-14195 Berlin, Germany;
sudhaus@zedat.fu-berlin.de

Abstract

Morphological analyses are essential for the reconstruction of phylogeny

The analysis of DNA sequence data became a standard methodology for the reconstruction of relationships of organisms. This method is now dominating analyses in all taxa, not only in those where prominent structural characters are missing.

Here I discuss the significance of phylogenetic reconstructions using morphological and other non-molecular characters, an approach which is somewhat euphemistically called "traditional phylogenetics". In some cases, information from molecular data has substantiated phylogenetic relationships which were previously proposed by morphologists. In other cases, sequence data supported unorthodox hypotheses, or yielded the first hypotheses for relationships of structurally non-complex taxa. However, there are also severe conflicts between phylogenetic relationships as proposed by molecular data and cladograms constituted with firm apomorphies.

Here, advantages and disadvantages, as well as sources of error of molecular versus morphological approaches are confronted and compared. At very low or very high taxonomic levels, morphology is unable to resolve phylogenetic relationships. However, since the reconstruction of phylogeny means more than generating relationship-diagrams (dendrograms), morphological data, collected with new or established methods, are essential for several reasons:

- Species included in the analysis and outgroup taxa are chosen by comparison of morphology.
- Morphological techniques are applicable not only to fresh material of extant species, but also to fossils and museum material, and even to solely scientifically documented specimens.
- The reconstruction of phylogenetic relationships using molecular and non-molecular sources are independent methods that allow reciprocal verification. Congruence between the results with both methods is strong evidence that the true underlying historical pattern was discovered. Conflict may indicate theoretical or procedural problems in one or both analyses, or it may indicate that additional data from one or both sources are needed. There is no primacy of molecular datasets over morphological studies or vice versa. The entire biological knowledge must be integrated into a consistent phylogenetic hypothesis.
- A homologization of certain characters deduced from a sequence-based dendrogram must be tested by a comparative analysis of the structures in question.
- Likewise, it must be tested if a series of evolutionary transformations derived from a dendrogram is functionally possible, and if the organisms would be viable at each stage.
- Morphological analyses allow to incorporate extinct taxa documented by fossils into the phylogeny. Once this is attained, questions of anagenesis, extinction and co-evolution can be addressed. On the other hand, fossils themselves can contribute almost nothing to the reconstruction of the cladogenesis of extant taxa.
- Morphological studies, in combination with integration of extinct taxa allow to reconstruct stem-species patterns and phyletic sequences (morphological transformations). They also allow to investigate how an old bauplan was reorganized and a new bauplan was constructed by stepwise alterations of characters, acquisitions of new features and loss of old ones (typogenesis).
- Such a reconstruction of phylogenesis also yields a phenomenological representation of problems in evolutionary biology that are not adequately understood so far. These problems include understanding the causes and conditions for conservation of certain characters or body plans, changes of function, character substitutions, biological compensations, constructional constraints, organismic limitations and licences, canalizations by similar genotypes, and the occurrence of convergences or parallelisms.

Morphological studies are required for a comprehensive reconstruction of a concrete phylogeny, approaching the problem from developmental morphology, functional morphology, evolutionary morphology and "phylogenetic morphology". Morphology is also indispensable to depict phylogeny for teaching purposes. In case of conflicting phylogenetic

hypotheses, the plausibility of suggested alterations in function and ecology must be tested with respect to gradual transformations in organismic constructions and in functions. This test must employ the entire knowledge of syn-ecology, biogeography, and paleontology. Several questions towards an explanatory natural history can only be addressed by detailed morphological and functional-morphological studies.

Zusammenfassung

Nachdem die Rekonstruktion von Verwandtschaftsbeziehungen durch Auswertung von DNA-Sequenzdaten zur Standardmethode und dominierend nicht nur in strukturarmen Organismengruppen geworden ist, wird hier der Stellenwert jener Rekonstruktionsversuche mittels morphologischer und in die Morphologie integrierter Daten untersucht, die teils euphemistisch als „traditionelle Phylogenetik“ bezeichnet wurden. Gegenüber den mit morphologischen Daten erarbeiteten Verwandtschaftshypothesen erbrachte die Verwendung von Sequenzdaten einerseits eine Bestätigung, andererseits eine Unterstützung bisher umstrittener Hypothesen sowie erstmalige Hypothesen innerhalb strukturarmer Taxa. Doch entscheidend sind die Konfliktfälle, in denen mit molekularen Daten bestimmte Verwandtschaftsdiagramme manchmal gravierend von morphologisch gut begründeten Cladogrammen abwichen.

In neun Punkten werden Vor- und Nachteile sowie Fehlerquellen molekularer und morphologischer Verwandtschaftsanalysen gegenübergestellt und verglichen. Bei Taxa mit sehr niedrigem wie auch sehr hohem Rang stößt der morphologische Ansatz an seine Grenzen. Da Phylogenese-Rekonstruktion aber deutlich mehr ist als Verwandtschaftsdiagramme (Dendrogramme) zu erstellen, sind mittels bewährter und neuer Methoden erhobene morphologische Daten aus verschiedenen Gründen unverzichtbar:

- Aufgrund morphologischer Vergleiche werden die in eine Analyse einbezogenen Arten und Außengruppen-Taxa bestimmt.

- Außer rezent zugänglichen Taxa kann durch Morphologen auch fossil belegtes, konserviertes und wissenschaftlich dokumentiertes Material verwendet werden.

- Rekonstruktionen der Verwandtschaft mittels molekularer und morphologischer Daten sind unabhängige Methoden, die eine wechselseitige Überprüfung ermöglichen, wobei Inkongruenzen neue Analysen mit beiden Methoden erfordern. Daraus folgt: Ein Primat molekularer Datensätze gegenüber morphologischen in der Rekonstruktion des Verwandtschaftsdiagramms oder auch umgekehrt kann es nicht geben. Alles verfügbare Wissen muss in einer Analyse widerspruchsfrei integriert werden.

- Eine aus einem molekular erstellten Dendrogramm hergeleitete Homologisierung bestimmter Eigenschaften muss durch vergleichende Strukturuntersuchungen geprüft werden.

- Ebenso muss geprüft werden, ob eine aus einem Dendrogramm ableitbare Transformationsserie funktionsmorphologisch möglich und lebensstauig sein kann.

- Nur durch morphologische Analysen sind auch fossil belegte Taxa in ein Cladogramm einzugliedern, wodurch eine Vielzahl von Fragen etwa über Anagenese, Extinktion und Coevolution erst beantwortbar werden. Dagegen können die nur morphologisch charakterisierten Fossilien zur Rekonstruktion der Cladogenese rezenter Organismen nahezu nichts beitragen.

- Durch morphologische Studien und die Einordnung ausgestorbener Taxa gelingt eine Rekonstruktion von Stammartmustern, phyletischen Sequenzen (Transformationen) oder des Umbaus alter und Aufbaus neuer Baupläne (Typogenese) durch schrittweise Umbildung, Neuerwerb und Verlust von Eigenschaften.

- Eine solche Phylogenese-Rekonstruktion bringt auch eine phänomenologische Aufbereitung bisher unverstandener Probleme der Evolutionsbiologie wie der Frage nach Stabilisierung (Konservierung) von Strukturen und Bauplänen, Funktionswechsel, Substitutionen, Kompensationen, Konstruktionszwängen, Limitierungen, Lizenzierungen, Kanalisierungen durch ähnliche Genotypen oder dem Auftreten von Konvergenzen/Parallelismen.

Für eine vollständige Rekonstruktion einer abgelaufenen Phylogenese braucht man in jedem Fall auch morphologische Untersuchungen entsprechend den verschiedenen Frageweisen der Entwicklungs-, Funktions-, Evolutionsmorphologie und phylogenetischen Morphologie. Nur so gelingt es, sich mit der Phylogenie der Organismen anschaulich auseinander zu setzen und diese als erzählbare Stammesgeschichte im Unterricht zu vertreten.

In Konfliktfällen entscheidet der Plausibilitätstest einer funktionellen und evolutionsökologischen Analyse, wobei sprunglose Transformationen in Konstruktion und Funktion gefordert sind und das gesamte biologische Wissen (aus Synökologie, Biogeographie, Paläontologie) einbezogen werden muss. Detaillierte morphologische und funktionsmorphologische Studien sind notwendig, um vielfältige Fragestellungen auf dem Weg zu einer erklärenden Naturgeschichte zu bearbeiten.

Im letzten Jahrzehnt ist die Sequenzierung zu einer Standardmethode in der Systematik fast aller Taxa geworden und daraus nicht mehr wegzudenken. Durch Einsatz von Molekularlabors und Computern mit viel Rechenkapazi-

tät bewegte sich die Systematik hin zu einer im aktuellen Forschungsbetrieb der Biowissenschaften wahrgenommenen Größe (etwa im "Tree of Life Project" der National Science Foundation oder dem DFG-Schwerpunkt "Deep

Metazoan Phylogeny"), hinter der breit angelegte Förderprogramme für normale taxonomische Untersuchungen wie das PEET-Projekt (Partnerships for Enhancing Expertise in Taxonomy) oder das PBI-Programm (Planetary Biodiversity Inventories) der National Science Foundation (NSF) verblassten. Die Bearbeitung von DNA-Daten mit Hilfe mathematischer Verfahren erfüllte den Anspruch an bedeutende Wissenschaft. Auch Nicht-Biologen führte es an diese Untersuchungen heran.

Es entsprang wohl dem reduktionistischen Ansatz der Rückführung auf Physik und Chemie, der für die Biologie als historischer Wissenschaft völlig inadäquat ist, dass von manchen molekular arbeitenden Systematikern fast schon ein Absolutheitsanspruch der molekularen Methode in der Phylogenese-Rekonstruktion vertreten wurde (Field et al. 1988). Jedenfalls gab es bald schon einen Rechtfertigungsdruck für etablierte morphologische Ansätze, die als „traditionelle Phylogenetik“ abklassifiziert wurden. Außerhalb der Systematik ist die Einschätzung weit verbreitet, dass phylogenetische Streitfragen (nur) durch molekulare Daten zu klären seien. Dies liegt nicht nur an dem Renommee der Molekularbiologie, sondern die Sequenzdaten sind dichter an den Genen, und aus der Quantifizierbarkeit schließt man auf ihre Objektivierbarkeit. Wissenschaftspolitik und Förderpraxis gehen in diese Richtung, mit der Möglichkeit, dass wir in absehbarer Zukunft nur noch exzellente Sequenzierer und Auswerter von Sequenzdaten haben werden, die aber keinerlei unmittelbare Kenntnis der zugrunde liegenden Organismen und ihrer Strukturen besitzen werden.

Es war somit eine gute Entscheidung der Organisatoren des Phylogenetischen Symposiums, die Morphologie auf den Prüfstand zu stellen und zugleich für den weiteren Einsatz dieser Methoden in der Phylogenese-Rekonstruktion zu werben. Es stellen sich die Fragen:

- Sind morphologische Analysen mittlerweile für die Rekonstruktion der Phylogenese nahezu überflüssig geworden und durch eine bessere Methode unter Verwendung molekularer Daten ersetzt?
- Braucht man ihre Ergebnisse nur noch, um morphologische Eigenschaften auf mittels molekularer Daten erstellte Bäume aufzutragen, damit diese anschaulich und evolutionsbiologisch diskutierbar werden?
- Gibt es in der Systematik keine Notwendigkeit morphologischer Forschung und damit für Forschungsgelder und Stellen, oder sind morphologische Analysen auch für die Phylogenese-Rekonstruktion weiterhin unverzichtbar?

Ich hoffe, überzeugend darzulegen, warum wir unbedingt morphologische Methoden und Daten zur Rekonstruktion der Phylogenese brauchen. Wir müssen sowohl molekulare als auch morphologische und andere Methoden einsetzen, um in fruchtbarer Wechselbeziehung wirklichen Erkenntnisgewinn zu erzielen. Es geht in der Phylogenetik um die Integration molekularer und nicht-molekularer Arbeitsweisen und eine Synthese aus allen möglichen Datensätzen. Systematik muss immer alle existierenden Daten integrieren und intern und extern (bezogen auf die Ergebnisse anderer Disziplinen) widerspruchsfrei in einer

sparsamen Hypothese zusammenfassen und erklären.

Forschungsfelder der Morphologie

Morphologie ist die Wissenschaft von der Form und Gestalt der Organismen. Jede biologische Analyse beginnt mit Struktur. Dies liegt nicht nur an der Bedeutung unseres Auges für die Wahrnehmung, denn Kinder und Blinde versuchen Strukturen auch zu ertasten, um sie zu „begreifen“. Da man überall in der Biologie mit Strukturen zu tun hat und gleiche Methoden einsetzt, ist Morphologie ein verbindendes Glied zwischen verschiedenen Disziplinen.

Zunächst ist sie statisch beschreibend, erfasst damit aber Momentaufnahmen aus einem Prozess. In ihren Fragestellungen geht es um morphologisch-funktionelle Wechselbeziehungen (Interdependenzen) in Organismen und um Aufbau und Veränderung von Strukturen sowohl in der Ontogenese als auch im Verlauf der Evolution. Natürlich gibt es weitere Zugänge zur Morphologie. Beispielsweise bieten Strukturen auch künstlerische, architektonische und biotechnische Vorbilder.

In Abkehr von der rein *deskriptiven Morphologie* wird nach ursächlicher Erklärung für eine bestimmte Struktur gefragt, wobei diese auf den verschiedenen Ebenen sowohl proximat als auch ultimat und historisch zu suchen ist. Daraus ergeben sich die verschiedenen Teildisziplinen der morphologischen Arbeitsrichtung (Abb. 1).

Proximate Ursachen:

- (1) Wie und auf welchem Wege wird Struktur im Wechselspiel von Gensteuerung und Umwelteinfluss realisiert?

In diesen von der Prozess- oder *Entwicklungsmorphologie* (Entwicklungsphysiologie) zu bearbeitenden Fragestellungen geht es um die erklärende Beschreibung von (z.B. allometrischem) Wachstum und Entwicklung.

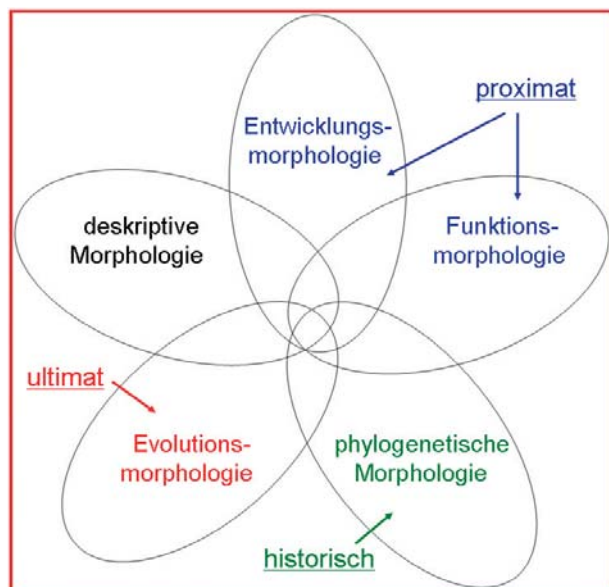


Abb. 1. Die sich ergänzenden und überschneidenden Forschungsfelder der Morphologie entsprechend aktuellen (proximat) und evolutiven (ultimat und historisch) Frageweisen.

(2) Wie funktioniert ein Organ?

Funktion ist von einer Struktur und den wechselseitigen Beziehungen mit anderen Strukturen im Gesamtgefüge bestimmt. Die funktionelle Morphologie oder *Funktionsmorphologie* versucht also Struktur-Funktionsbeziehungen aufzuklären und funktionell-adaptiv zu erklären. Dazu müssen funktionelle Anpassungen (Zweckmäßigkeit) im Zusammenwirken der Teile organischer Konstruktionen aufgezeigt werden.

Ultimate Bedingtheit:

(3) Als was fungiert ein Organ?

Strukturen sind vom Einsatz im Verhalten mitbestimmt und stellen die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt her. Eine Analyse von Verhalten und Lebensweise des Organismus ist also notwendig, um die biologische Rolle von Strukturen zu prüfen, deren Anpassung an die jeweilige ökologische Nische nachgewiesen werden muss. Insofern liefert die kausale Morphologie oder kausale *Evolutionsmorphologie* den Brückenschlag zu Ökologie und Verhaltensbiologie. In der Verschränkung von Struktur <-> Funktion <-> Verhalten ist insbesondere die Multifunktionalität biologischer Strukturen zu beachten. Die auf eine Struktur wirkenden verschiedenen Selektionsdrücke müssen herausgearbeitet werden. Coadaptierte Funktions-Struktur-Komplexe sind zu erkennen, die durch wechselseitige Integration und Anpassung zuvor getrennter Komponenten erst in ihrem Zusammenwirken eine bestimmte biologische Rolle erfüllen können (Synchronisation).

Historische Bedingtheit:

(4) Woher stammt eine Struktur und unter welchen Selektionsdrücken wurde sie abgewandelt?

Organismen sind historisch gewordene Gestalten. Die hier so genannte *phylogenetische Morphologie* versucht, eine bestimmte Struktur von einer Ausgangsstruktur einer Stammart herzuleiten und historisch-narrativ zu erklären. Dies geschieht über die Suche nach Homologien, die Rekonstruktion der Eigenschaften einer Stammart (Stammarmmuster) und eine Rekonstruktion der Reihenfolge von Merkmalserwerb und -verlust (phyletische Sequenzen). Dieses Aufgabenfeld wurde zumeist „vergleichende Morphologie“ genannt, was in Titeln von Lehrbüchern wie „Vergleichende Morphologie der Wirbeltiere“ zum Ausdruck kam. Der Vergleich spielt aber auch für die anderen Fragestellungen eine Rolle und ist in allen Disziplinen der Biologie genauso wichtig.

Natürlich sind all diese Frageweisen gleichermaßen berechtigt und müssen verfolgt werden, um organismische Form und Gestalt wirklich zu verstehen. Letztliches Ziel morphologischer Analysen ist, die Organismen und ihre Strukturen aus entwicklungsbiologisch-genetischer, konstruktions-funktionsbiologischer, evolutionsökologischer und historisch-phylogenetischer Sicht zu erklären. Die Morphologie hat also genügend Aufgaben, sollte sie

von der Rekonstruktion von Verwandtschaftsdiagrammen entlastet werden.

Blick in die Geschichte der Morphologie und Phylogenetik

Eine große Bedeutung hatte die vergleichende Morphologie in der Phase der von der Physiologie abgekoppelten idealistischen Morphologie mit der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert (beginnend mit J. W. von Goethe, L. Oken und É. Geoffroy Saint-Hilaire). Für die Mannigfaltigkeit der Organismen wurden einheitliche, unveränderliche Baupläne gesucht, aus denen auf das Vorhandensein einer Urform geschlossen wurde. Dieser so genannte *Archetypus* stellte ein abstrahiertes Schema der Eigenschaften einer Organismengruppe ohne spezielle Anpassungen dar. Es wurde „reine“ Morphologie betrieben, losgelöst von Funktion und Leistung des Organismus und seiner Teile und ohne Bezug zu Verhalten und Lebensweise. Die zwischen Form und Funktion bestehenden Beziehungen mussten später erst wieder neu entdeckt werden (Starck 1965). Aufgabe der Morphologie war, die Gleichheit der Teile nachzuweisen (z.B. die Entsprechung der Lunge der Landwirbeltiere mit der Schwimmblase der Fische durch J. F. Meckel), was später mit Homologie bezeichnet wurde. Dieser Arbeitsrichtung verdanken wir großartige Erkenntnisse, die später leicht phylogenetisch zu interpretieren waren, wie die Homologisierung von zwei Säugetier-Gehörknöchelchen mit Knochen des Kiefergelenks von Nicht-Säugetieren 1837 durch K. B. Reichert, die von F. W. B. Hofmeister 1851 beschriebenen vergleichbaren Generationswechsel von Farnen und Spermatophyten oder die blütenmorphologischen Ergebnisse von W. Troll und seinen Schülern im letzten Jahrhundert.

Trotz der Darwinschen Wende (1859) lebte in Deutschland die idealistische Morphologie in der Zoologie noch bis in die 50er Jahre des letzten Jahrhunderts fort, in der Botanik (insbesondere durch die Troll-Schule) bis in die 80er Jahre. Erst danach wurde sie endgültig überwunden. Das zuvor erarbeitete Ordnungsprinzip konnte von Evolutionisten sofort unter dem neuen Paradigma umgesetzt werden. Von E. Haeckel und Mitstreitern wie K. Gegenbaur wurde dies als Herleitung von einer Stammart gelesen. An die Stelle des Archetypus trat der gemeinsame Vorfahre mit seinem Merkmalsmuster (Stammarmmuster). Morphologie wurde Homologienforschung (Remane 1955), und Homologien galten als Beweise für gemeinsame Abstammung. Es blieb allerdings das bis heute nicht befriedigend verstandene Problem, was die Baupläne stabil hielt.

Mit und nach Haeckel wurde der Einsatz der Morphologie zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte selbstverständlich. Da nun die Fossilien ihren Stellenwert als Seitenäste in Stammbäumen fanden, wurden sie als wesentliche Dokumente der Phylogenie empfunden, auch wenn in Haeckels vielfach abgedrucktem Baum des Tier- und Pflanzenreichs von 1866 keine Fossilien vorkommen. Es entwickelte sich die bis heute weit verbreitete Vorstellung, zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte rezenter Arten bedürfe es der Fossilien. Diese Vorstellung wurde

durch zwei Momente überwunden:

(1) Willi Hennig zeigte, dass die Rekonstruktion der Phylogenese gegen die Evolutionsrichtung von oben (den terminalen Taxa) nach unten, hin zu den Stammarten an den Gabelpunkten möglich ist und zwar über die Suche nach Synapomorphien, die zwei Taxa als Schwestertaxa ausweisen. Dies geschieht in einem iterativen Prozess. Die terminalen Taxa können allesamt rezent sein, sodass dann Fossilien gar keine Rolle spielen. Stammbäume lassen sich so auch für Taxa rekonstruieren, in denen Fossilien völlig fehlen (z.B. Rädertiere, Bandwürmer). Dieser Ansatz basierte auf morphologischen Strukturen.

(2) Nahezu ausschließlich an rezenten Taxa anwendbar ist der Einsatz molekularer Methoden zur Rekonstruktion der Phylogenese, wie er nach der Entwicklung vereinfachter und in großem Stil durchführbarer DNA-Sequenzierungen und deren Auswertung durch verschiedene Computermethoden möglich wurde.

In der Phase der phylogenetischen Systematik seit Ende der 60er Jahre des letzten Jahrhunderts erlebten morphologische Analysen mit dem Ziel kladistischer Rekonstruktionen einen großen Aufschwung. Die Suche nach Synapomorphien zur Begründung von Schwestertaxa zwingt zu vergleichender Detailanalyse. Nicht so augenfällige Merkmale können dafür entscheidend sein. Wie Kunsthistoriker müssen Phylogenetiker auf Kleinigkeiten achten. Deshalb förderte die Methode der phylogenetischen Systematik eine morphologische Analyse solcher Strukturen, die in der phänetischen Phase zuvor keine Aufmerksamkeit erregt hatten. Der Ansatzpunkt für Strukturforschung verlagerte sich insbesondere auch durch einen konsequenten Einsatz der Elektronenmikroskopie, um Strukturen für eine Großsystematik der Metazoa zu erheben. Stellvertretend genannt sei hier die „Göttinger Schule“ um die Professoren Peter Ax und Ulrich Ehlers. Diese Phase fand ihren vorläufigen zusammenfassenden Abschluss in dem dreibändigen Lehrbuch von Ax „Das System der Metazoa“ (1995-2001). Sehr viele Monophyla und Schwestergruppenbeziehungen konnten mittels Strukturdaten überzeugend begründet werden, andere bislang nicht. Aufgrund morphologischer Untersuchungen wurden beispielsweise Metazoa und Bilateria jeweils als Monophyla begründet, die Pogonophoren zu den Anneliden und die Pentastomiden zu den Krebsen gestellt, was später mittels molekularer Daten überzeugend bestätigt wurde (für letztere z.B. Wingstrand 1972, Abele et al. 1989, Giribet et al. 2005).

Etwas zeitverzögert zur kladistischen Phase unter fast ausschließlicher Verwendung morphologischer Merkmale folgte parallel der Einsatz molekularer Methoden zur Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen. Dies geschah zunächst mittels Proteinvergleich über ihre Aminosäure-Sequenzen, dann mittels DNA-DNA-Hybridisierung und schließlich durch Vergleich von DNA-Sequenzen. Letzteres fand eine breite Anwendung, nachdem vereinfachte, schnellere und billigere Techniken der Sequenzierung mittels der Polymerase-Kettenreaktion und verbesserte Computer-Auswertungsmethoden aufgrund verschiedenster Algorithmen entwickelt worden waren. Phylogenetik auf der Basis von Makromolekülen erlebte erste Erfolge, indem die von Morphologen erarbeiteten

Verwandtschaftsbeziehungen in etwa bestätigt werden konnten. Dies zeigte die Tauglichkeit dieser Methoden. Besonders für strukturarme Taxa wurden hier ganz neue Merkmale erschlossen, die versprachen, phylogenetische Signale zu enthalten. Doch selbst bei den so merkmalsarmen und bis dahin mehr pragmatisch klassifizierten Bakterien war zunächst ein Test für die angewendeten Auswertungsmethoden (Distanzmethoden, Maximum Parsimony, Maximum Likelihood), ob die Verteilung anderer Merkmale (biochemische, physiologische Eigenschaften, Ultrastrukturen) mit dem Verzweigungsmuster übereinstimmten (Stackebrandt 1999).

Ein Riesensprung in der Systematik mittels molekularer Datensätze und Gründe für Skepsis

Das von molekular arbeitenden Forschern entwickelte hohe Interesse an einer Rekonstruktion von Stammbäumen war erstaunlich. Ihre Berechnung aus Sequenzdaten wurde für phylogenetische Fragestellungen zur Standardmethode und dominierend für viele Organismengruppen. Dies brachte neue Impulse und eine Bereicherung für die Phylogenetik insbesondere dort, wo man mit morphologischen Methoden nahezu hilflos war. Die Ergebnisse waren imponierend. Nur dank molekularer Analysen ist man nahezu sicher, dass die heutigen Lebewesen wirklich alle auf eine Wurzel (die erste prokaryotische Zelle) zurückgehen oder dass Pilze näher mit den Metazoen verwandt sind als mit Pflanzen. Erstmals konnten Verwandtschaftsbeziehungen in bisher nur künstlich geordneten Taxa wie den „Prokaryoten“ (Archaeobakterien u.a.) begründet werden. Auch bei merkmalsarmen Pflanzengruppen und Pilzen (Rokas et al. 2005), wo es kaum Ansatzpunkte für eine Strukturanalyse gibt, beruhen Verwandtschaftshypothesen fast ausschließlich auf molekularen Daten. Das gilt bis hin zu den grasmückenartigen Singvögeln („Sylviidae“), einer nicht-monophyletischen Gruppe (Helbig 1999), die aufgrund von Plesiomorphien und Konvergenzen zusammengefasst worden war und wo eine akribische morphologische Analyse fehlte oder einfach unergiebig schien.

An anderen Stellen unterstützten die molekularen Ergebnisse eine Verwandtschaftshypothese, die zuvor bereits von Morphologen aufgestellt worden war, die sich aber gegenüber konkurrierenden Hypothesen nicht behaupten konnte. Hierfür gibt es etliche Beispiele bei Pflanzen (z.B. die Stellung der Apiales) und „Protisten“ (z.B. die Zusammengehörigkeit der Alveolata) oder auch die Schwestergruppenbeziehung von Landwirbeltieren (Tetrapoden) zu Lungenfischen (Dipnoi) statt Actinistia (*Latimeria*) oder gar einem Taxon aus Dipnoi + Actinistia. In der Vogelsystematik waren Altwelt- und Neuweltgeier aufgrund verschiedenster Unterschiede immer schon als unabhängige Zweige angesehen worden, die aber parallel innerhalb der Greifvögel entstanden sein sollten (Sibley & Ahlquist 1987). König (1982) stellte gemeinsame morphologische und Verhaltens-Merkmale zwischen Neuweltgeiern und Störchen als Zeichen einer näheren Verwandtschaft heraus, ohne jedoch Apomorphien klar zu benennen. Diese auf den ersten Blick überraschende Ver-

wandtschaftshypothese wurde erst akzeptiert, nachdem sie durch molekulare Daten Unterstützung erhielt.

Wären die Ergebnisse molekularer Analysen alle in Übereinstimmung mit den aufgrund morphologischer Merkmale erstellten Cladogrammen, so hätte man dies als weitere Bestätigung begrüßt. Doch die Ergebnisse wichen z.T. deutlich davon ab, und es wurden ungeahnte Verwandtschaftshypothesen wie die der Ecdysozoa (unter Ablehnung der bis dahin als gesichert vertretenen Zusammengehörigkeit von Annelida und Arthropoda als Articulata) vorgeschlagen. In dieser Konfliktsituation hielten viele, und zwar nicht nur sequenzierend arbeitende Systematiker, die molekularen Analysen den Untersuchungen mit morphologischen Merkmalen für überlegen. Die Ecdysozoa wurden in Lehrbücher und z.B. auch in das Ausstellungskonzept des American Museum of Natural History (New York) aufgenommen. Man glaubte, Sequenzdaten wären der Schlüssel, phylogenetische Verwandtschaft zu ermitteln. Man sei ja nun dichter an den Genen, dem „geschriebenen Text“, und könne durch „Textvergleich“ die Geschichte der Lebewesen entschlüsseln. Damit wäre Morphologie für die Evolutionsforschung nicht unbedingt überflüssig, jedoch vergleichsweise weniger geeignet für eine verlässliche Rekonstruktion von Verwandtschaftsbeziehungen.

Eine derartige Anfangseuphorie konnte man wiederholt in der Geschichte der Systematik erleben. Mit Aufkommen einer neuen Methode verbanden sich nicht allein Hoffnungen zur Klärung bisher undurchsichtiger Verwandtschaftsbeziehungen, sondern sie führten zu einer Abkehr von morphologischen Untersuchungen und manchmal auch zu paradoxen Folgerungen (Mayr 1984). Beispiele sind die Anwendung der biogenetischen Grundregel, die taxonomische Verhaltenskunde, serologische Verfahren (Immunpräzipitation), Proteinsequenzierung, DNA-DNA-Hybridisierung und jetzt die DNA-Sequenzierung. Die Forschungspolitik setzte massiv auf die neuen molekularen Methoden, was im Zeitalter der Molekularbiologie ja kaum anders zu erwarten war.

Der Rekonstruktion von Stammbäumen nach Sequenzdaten verdanken wir wichtige Impulse, und alte Fragen wurden neu belebt. Damit geriet nun aber die phylogenetisch arbeitende Morphologie in die Defensive. Sie wurde als „klassische“ Methode bezeichnet, und die so erstellten Cladogramme nannte man „traditionelle“ Hypothesen, was nicht immer respektvoll gemeint war, sondern eher im Sinne von überholt. Der voreilige Vorwurf, mit morphologischen Methoden hätte man ja bisher die Phylogenie nicht aufzuklären vermocht (Field et al. 1988), war allerdings insofern unberechtigt, als die meisten Gruppen zu jenem Zeitpunkt noch gar nicht mit der phylogenetischen Methode vergleichend morphologisch analysiert worden waren. Dies ist auch heute noch in einem sehr weiten Bereich der Fall.

Aufgrund des zunächst überzogenen Anspruchs von molekular arbeitenden Systematikern gab es bald umgekehrt Kritik an mit Moleküldaten erstellten Bäumen. Viele davon waren wohl auch zu voreilig publiziert. Man könnte diverse Beispiele zumindest sehr eigenwilliger mittels Moleküldaten errechneter Dendrogramme vorführen (worunter ich Verwandtschaftsdiagramme von Taxa

verstehe, die nicht wie Cladogramme durch Apomorphien ausgewiesen sind). Dies war ein Grund, weshalb sich Morphologen gegenüber solchen Bäumen skeptisch zeigten. Ein anderer Grund bestand darin, dass sich schon bald verschiedene Dendrogramme unter Verwendung anderer Sequenzen oder anderer Rechenmethoden ergaben, was jedoch die Wertschätzung von molekular erstellten Bäumen durch Nicht-Systematiker keineswegs erschütterte. Durch diese Widersprechungen (Inkongruenzen) verschiedener molekularer Analysen - manchmal sogar in derselben Publikation - wurde das Bild verwirrender, führte aber unter Systematikern auch zu einer ausgewogeneren Einschätzung. Man nahm nun auch wieder die Morphologie in den Blick und versuchte, beide Ansätze zu kombinieren (vollständige Evidenz).

Für mein Thema wichtiger sind aber widersprüchliche Ergebnisse zu jenen morphologisch arbeitender Systematiker. Dies weckte bei ihnen dann Misstrauen, wenn mittels komplexer (= informativer) morphologischer Strukturen sehr gut begründete Verwandtschaftsbeziehungen durch Moleküldaten in Frage gestellt wurden. Doch nicht allein dadurch erklärte sich die anfängliche Zurückhaltung jener Systematiker, die mit Strukturdaten sowie mit Eigenschaften des Verhaltens und der Ökologie der Organismen arbeiteten. Denn sie hatten zu schätzen gelernt, dass Schwestertaxa durch Synapomorphien ausgewiesen werden müssen und erhielten so durch Attribute der Organismen begründete Verwandtschaftshypothesen. Hennig hatte solche Cladogramme primär Argumentationsschemata genannt, welche die berücksichtigten Taxa, verwendete Merkmale und vorhandene Lücken offen legten und eine unmittelbare Nachprüfbarkeit und Kritizierbarkeit publizierter Daten und Lesrichtungsentscheidungen ermöglichten. Dies machte ja den großen Fortschritt der phylogenetischen Systematik gegenüber einer intuitiven typologischen Herangehensweise aus.

Mit molekularen Datensätzen wurden nun aber in ihrer Begründung nicht mehr durchschaubare Dendrogramme erstellt, die nach einem bestimmten, auf mehr oder weniger realistischen Annahmen beruhenden Algorithmus berechnet waren. Eventuell zeigten sie durch sehr hohe Bootstrap-Werte oder Jackknife-Unterstützung die Vertrauenswürdigkeit einer bestimmten Verwandtschaftshypothese aufgrund des vorliegenden Datensatzes, was aber nichts über die Qualität dieses Datensatzes zur Annäherung an den naturgeschichtlichen Stammbaum aussagte. Jedoch wurden keine nachvollziehbaren Argumente benannt. Es blieb nur die unmittelbare Auseinandersetzung mit den Sequenzen. Und hier bestand das nicht objektiv lösbare Problem der Alignierung. Wer also skeptisch war, konnte sich den Originaldatensatz besorgen, anders alignieren und Bäume neu berechnen. Dies führte in der Vergangenheit oft genug zu anderen Ergebnissen. Phylogenetisch arbeitende Morphologen forderten auch für Sequenzdaten die Suche nach Apomorphien.

Vor- und Nachteile molekularer *versus* morphologischer Analysen zur Lösung phylogenetischer Fragen (Tab. 1)

Die Nutzung der Information ribosomaler Gene hat den großen Vorteil, dass es diese in allen Organismen gibt, und auch proteinkodierende Gene sind weit verbreitet. - Demgegenüber kommen zu vergleichende Strukturen immer nur eingeschränkt in bestimmten Gruppen vor.

Molekulare Daten sind mit zunehmend automatisierten Routinemethoden zu gewinnen, die in relativ kurzer Einarbeitungszeit erlernt werden können und von den jeweiligen Organismen unabhängig sind. Diskutierbare Ergebnisse sind so relativ schnell zu erzielen. Während für 18SrRNA Gene weitestgehend dieselben Primer verwendet werden können, besteht in anderen Fällen allerdings ein Problem in der Verfügbarkeit von Primern, zu dessen Lösung es einiger molekular-technischer Erfahrung bedarf. - Die Untersuchung von Strukturen andererseits erfordert eine oft langwierige Spezialausbildung bezogen auf die jeweilige Organismengruppe und - wie wir es in jedem Kurs feststellen - eine besondere Begabung. Zudem sind vergleichende morphologische Untersuchungen sehr zeitaufwändig.

Ein großer Vorzug von Sequenzdaten ist die einfache Möglichkeit ihrer Quantifizierung. Eine „statistische“ Auswertung sagt, wie verlässlich das Dendrogramm den Datensatz wiedergibt (aber natürlich nicht, ob der Baum die wirkliche Stammesgeschichte der Organismen abbildet). - Von einer so einfachen Quantifizierung ist man bei Strukturdaten weit entfernt, wenngleich sie auch bei Bauplanmerkmalen und komplexen Strukturen gut möglich ist und angestrebt wird. Ich erinnere nur an die jedem Zoologen bekannte Spiralfurchung, die eigentlich eine Spiral-inäqual-Quartett-Alternanz-Mosaik-4d-Mesotelo-

blast-usw.-Furchung ist. Die verschiedenen Charakteristika einer Struktur lassen sich benennen und abzählen. Im Vergleich morphologischer Charaktere ist eine akzeptable Merkmalswichtung durchführbar. Einfache Strukturen werden in der Berechnung der Cladogramme „gleichwertig“ behandelt. Komplexe Eigenschaften, bestehend aus verschiedenen Komponenten und vernetzt mit anderen, erhalten ein höheres Gewicht entsprechend ihrer Zerlegbarkeit in Untermerkmale. Dies Vorgehen ist realistisch, denn die Strukturen wurden ja in der Evolution in Schritten aufgebaut. Da Verlust „merkmale“ durch Reduktion leicht und wiederholt möglich sind, zählen sie gegenüber einem Neuerwerb wenig. Dies wurde von Systematikern intuitiv eigentlich immer berücksichtigt, wenngleich formalisierte cladistische Analysen diesen Unterschied nicht beachteten. Dass sogar in manchen phylogenetischen Rekonstruktionen die Urteilsfähigkeit über verwendete publizierte Strukturdaten gar nicht angestrebt wurde, ist nicht akzeptabel.

Wegen der Eindeutigkeit bezogen auf zu vergleichende Nukleotidpositionen kann jeder die aktualisierten Datenbanken für Sequenzen ohne Interpretationsprobleme nutzen. In dem Wettstreit, mittels solcher Sequenzen Dendrogramme zu erstellen, können sich viel mehr Wissenschaftler beteiligen als bei Strukturdaten. - Publierte morphologische Daten kann natürlich auch jeder nutzen, doch ist nur ein Teil adäquat publiziert, und es setzt beim Nutzer eine Vertrautheit mit der Art der behandelten Merkmale voraus. Gegenüber den diskreten Nukleotiden gibt es immer wieder Übergänge, so dass sie nur injunktiv zu erfassen sind. Zudem haben sie auch bei bester Beschreibung und bildlicher Dokumentation oft eine vom Beschreiber abhängige (subjektive) Komponente und bereiten Interpretationsprobleme. Im Zweifelsfall ist eine Nachuntersuchung nötig, was sehr aufwändig sein kann, zumal wenn Material nur in bestimmten Sammlungen zugänglich ist.

Der zunächst übliche Vergleich von Sequenzen nur eines Gens war vergleichbar einer Vogelsystematik nur nach dem Gefieder, auch wenn jedes Nukleotid als unabhängiges Merkmal gezählt wird. Solche Einmolekül-Stammbäume konnten schon in der Vergangenheit nicht überzeugen. Zunehmend werden in den Analysen jedoch verschiedene Sequenzen verwendet, z.B. aus Mitochondrien, Chloroplasten und dem Kern. Der Vorrat an analysierbaren Genen erscheint gegenüber organismischen Strukturen nahezu unerschöpflich, wenngleich man auch hier und insbesondere im Bereich basaler Aufzweigungen an vielleicht unüberbrückbare Grenzen stößt. - Dagegen berücksichtigen morphologische Untersuchungen fast immer zugleich unterschiedliche Strukturen, von der jede einzelne bereits von verschiedenen Genen abhängt. Wer eine Struktur untersucht, hat zumeist gleich einen Komplex der benachbarten und damit im funktionellen Zusammenhang stehenden Strukturen im Blick (Struktur-Funktionskomplexe). Zur Aufklärung der Verwandtschaft von Organismen müssen diese in der Gesamtheit - oder zumindest einer Vielzahl - ihrer Eigenschaften verglichen werden, was mit morphologischen Merkmalen leichter gelingt als mit Sequenzen.

Vom Material her gibt es starke Einschränkungen für

Analyse von ...	
DNA-Sequenzen	morphologischen Strukturen
homologe Gene oft weit verbreitet, rDNA in allen Organismen	homologe Strukturen auf bestimmte Gruppen beschränkt
Routinemethode, technisch relativ einfach u. schnell; kurze Einarbeitungszeit	Spezialausbildung u. besondere Begabung nötig; u.U. sehr (zeit)aufwändig
Organismen nach gleicher Methode klassifizierbar	bedarf Spezialkenntnisse der Organismen u. ihrer Strukturen
Primer sind organismenabhängig	
numerische u. "statistische" Auswertung einfach	Quantifizierung der Merkmale angestrebt, akzeptable Wichtung möglich
Daten eindeutig	Interpretationsprobleme; bearbeiterabhängige Komponente
in Datenbanken weltweit verfügbar	nur Teil der Daten ist publiziert
unabhängige Berechnungen aufgrund derselben Daten einfach	Datensatz erfordert öfter Nachuntersuchungen
zunächst nur ein Gen	stets Vielzahl unterschiedlicher Strukturen
großer Vorrat an analysierbaren Genen	je nach Taxon genügend Strukturen
Sequenzen nur von vergleichsweise wenigen, rezenten Arten	auch museales u. fossiles Material ist verwendbar
anwendbar in strukturarmen u. phänotypisch sehr ähnlichen Taxa (Artenschwärme, Zwillingarten)	hier unergiebig
Fehlerquellen	
Paralogie (oder Xenologie)	---
Alignierung	bestimmte Homologisierungen
long branch attraction	---
Kontamination	taxonomisches Wissen vorhanden
Homoplasie: Parallel- oder Rücksubstitution	Konvergenz (Parallelismus) Reversion

Tab. 1. Gegenüberstellung von Vor- und Nachteilen sowie Fehlerquellen bei der phylogenetischen Rekonstruktion mittels molekularer bzw. morphologischer Daten (Vorteile weiß, Nachteile grau unterlegt).

eine molekulare Analyse, denn für sehr viele beschriebene Taxa gibt es bisher und auch in absehbarer Zeit keine DNA-Proben. - Hingegen lassen sich bestimmte morphologische Strukturen auch an konserviertem und fossilem Material in Museen und privaten Sammlungen prüfen. Auf diesen wichtigen Punkt wird weiter unten genauer eingegangen.

Die morphologische Methode in der Phylogenese-Rekonstruktion hat dort eine Grenze, wo keine gemeinsamen komplexen (informativen) Strukturen zu finden sind wie bei „Prokaryoten“, vielen „Protisten“ und Pflanzen, bei Zwillingarten-Komplexen und in so genannten Artenschwärmen. Völlig unklar innerhalb der Metazoa ist die Schwestergruppe jeweils für Mesozoa, *Xenoturbella*, *Symbion*, Tardigrada und Chaetognatha. Sind nur einfache Strukturen in der gemeinsamen Ahnenlinie entstanden, so können sie als mögliche Synapomorphien kaum überzeugen. Grund für das Fehlen von Strukturen, die als Synapomorphien für eine Schwestertaxa-Hypothese diskutabel sind, kann auch sein, dass sie durch Abänderung in einer der beiden Schwesterlinien oder auch beiden bis zur Unkenntlichkeit verschwanden (z.B. morphologische Synapomorphien zwischen Mensch und der Schimpansen-Gruppe). An diesen beiden Gründen liegt es wohl auch, dass phylogenetische Rekonstruktionen mittels morphologischer Daten in verschiedenen Organismengruppen bei den terminalen Verzweigungen im Artbereich sowie bei den basalsten Aufzweigungen selten erfolgreich sind. - In solchen Fällen darf man allein noch in bestimmten Makromolekülen auf Signale für historische Verzweigungen hoffen. Doch auch die Gene können so stark verändert sein, dass kaum alignierbare Bereiche gefunden werden und sie für die phylogenetische Analyse ungeeignet sind.

Natürlich gibt es bei der phylogenetischen Rekonstruktion mit molekularen Daten und ihrer Auswertung Probleme, die gemessen an der realen Phylogenie der Organismen zu unhaltbaren Ergebnissen führen können. Manche davon könnten in Zukunft überwunden werden. Das gilt für das Problem von Paralogie (oder auch Xenologie). Gefordert ist der Vergleich orthologer Gene, die auf Speziationereignisse zurückgehen, statt paraloger infolge Genduplikation oder xenologer verursacht durch zwischenartlichen Gentransfer. Aus meiner Sicht jedoch unlösbar ist das Problem der Alignierung vergleichbarer Sequenzen, die an bestimmten Stellen Deletionen oder Insertionen erfahren haben, wenngleich es hier etwa unter Berücksichtigung von Hypothesen über die Sekundärstruktur große Fortschritte gab. In der Vergangenheit erschienen auch wiederholt und manchmal peinliche „Falschmeldungen“ aufgrund von Fehlern beim Sequenzieren, durch Kontamination der Proben oder wegen zufälliger Übereinstimmungen infolge vielfachen Nukleotidaustauschs (long branch attraction zweier nicht zusammengehöriger Taxa). Oft fehlte das Fachwissen, letztere Fehler zu erkennen. - Vergleichbare Phänomene in der Morphologie spielen in der Stammbaumrekonstruktion fast nie eine Rolle.

Eine gravierende Fehlerquelle bei phylogenetischen Rekonstruktionen mittels morphologischer Daten sind Konvergenzen und Reversionen. Es ist also ein sehr genauer Strukturvergleich erforderlich, um die Komple-

xität vergleichener Strukturen herauszuarbeiten und damit ihre Homologie *a priori* wahrscheinlich und als potentielle Apo- bzw. Synapomorphie verfügbar zu machen. Auf den verschiedensten Ebenen in ihrer Komplexität übereinstimmende Strukturen werden nach dem Sparsamkeitsprinzip als einmal entstanden (homolog) interpretiert. Auf dieser Grundlage erfolgt die phylogenetische Analyse, die dann durchaus das Ergebnis bringen kann, dass manche der vermeintlich homologen Merkmale konvergent (mehrfach entstanden) sein müssen (*a posteriori*). Gegenüber der Sorge um die Verlässlichkeit der Homologisierung von Strukturen ist festzuhalten, dass Konvergenz immer nur Einzelmerkmale betrifft und nicht ganze Apparate oder gar die Gesamtheit der Eigenschaften eines Organismus. Ein Kameraauge gibt es konvergent zu den Wirbeltieren bei bestimmten Cephalopoda, aber es entwickelt sich dort nicht durch Ausstülpung eines Augenbechers aus dem Gehirn und tritt auch nicht zugleich mit einer dorsalen Chorda auf. Dennoch ist man vor Irrtümern nicht gefeit, insbesondere wenn ein gleicher Lebensformtyp zusätzlich zu vielen Homologien durch eine Reihe von Konvergenzen (Parallelismen) bestimmt ist, wie in dem zuvor geschilderten Beispiel von Neuwelt- und Altweltgeiern, die als „Geier“ polyphyletisch sind, wobei zudem die Altweltgeier kein Monophylum darstellen (Seibold & Helbig 1995).

Findet man mit molekularen Methoden den richtigen Stammbaum?

Wohl unvermeidlich musste der radikale Gedanke vertreten werden, das Entscheidende zur Feststellung von Verwandtschaftshypothesen seien molekulare Daten. „Die molekularen Methoden haben sich durchgesetzt, weil sie innerhalb weniger Jahre überzeugend bewiesen haben, dass sie bei der Rekonstruktion phylogenetischer Verwandtschaften den klassischen morphologischen Merkmalen überlegen sind“ (Bachmann 1999: 20). Molekulare Analysen würden den Ariadnefaden liefern, der den Weg durch das Labyrinth der tatsächlichen phylogenetischen Beziehungen weist. Das Meisterwerk von Ax (1995-2001) wäre der letzte Versuch gewesen, die Phylogenie der Metazoa mittels Strukturmerkmalen zu erhellen.

Angenommen, es würde stimmen, dass mittels Sequenzen verlässliche Dendrogramme erstellt werden könnten, welche die in der Vergangenheit wirklich stattgefundenen Artspaltungen abbilden, so müssten sich die Morphologen damit abfinden, dass sie hierfür nicht mehr gebraucht würden. Entsprechend mussten sich die Paläontologen damit abfinden, dass man sie für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen rezenter Organismen eigentlich nicht braucht (siehe folgendes Kapitel), wenngleich Fossilien für die eine oder andere Homologiefeststellung und Lesrichtungsentscheidung hilfreich sein können und die Einpassung paläontologischer Ergebnisse - z.B. die Reihenfolge der Merkmalstransformationen und die Ergänzung des Stammartmusters der Kronengruppe betreffend - natürlich mit diskutiert wurde. Daraus brauchte kein Minderwertigkeitsgefühl gegenüber Neontologen zu erwachsen: wir haben in unserem Buch (Sud-

haus & Rehfeld 1992) 12 Punkte aufgelistet, wozu die Paläontologie für einen Erkenntnisgewinn unabdingbar ist! Eine entsprechende Liste lässt sich leicht für die Morphologie erstellen. Entlastet von den Mühen der Rekonstruktion der Phylogenese könnten sich Morphologen und Evolutionsbiologen auf der Grundlage eines von Molekularsystematikern erstellten Dendrogramms den aufregenden Fragen von Bauplanänderungen zwischen den Gabelpunkten (Typogenese) unter dem Einfluss intrinsischer und extrinsischer Faktoren, der Radiation einer Gruppe, der Evolutionsökologie und Coevolution (Interaktion mit anderen Arten), der historischen Biogeographie usw. zuwenden.

Doch hat bisher niemand überzeugend zeigen können, dass man mittels molekularer Daten die real abgelaufene Cladogenese sicher herausfindet. Man erhält auch damit nur Verwandtschaftshypothesen, die mit allen weiteren verfügbaren Indikatoren überprüft werden müssen und mit Daten aus anderen Bereichen (Morphologie, Lebensweise) in Konflikt stehen können. Da man mittels molekularer Analysen nur für sich allein genommen nichtssagende „nackte“ Verzweigungsdiagramme rezenter Organismen erhält, wird jeder, der Daten zu deren „Auskleidung“ beiträgt, diese natürlich auch zur Überprüfung des Diagramms selbst heranziehen. Doch damit entstünden dann sicher auch Konflikte, die ein anderes Verwandtschaftsdiagramm nahe legen. Es wäre jedoch wissenschaftlich unredlich, wenn auf einen solchen Test molekularer Datensätze verzichtet würde.

Braucht man Fossilien zur Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen rezenter Taxa?

Für mein Thema ist diese Frage insofern von Bedeutung, als man im Fall ihrer Bejahung ein Argument für die Notwendigkeit morphologischer Untersuchungen zur Phylogenese-Rekonstruktion bekäme, denn molekulare Ansätze versagen an fossilem Material nahezu völlig. Auf dem Symposium führte die Frage, ob Fossilien zur Klärung unbekannter Verwandtschaftsbeziehungen rezenter (!) Organismen nicht jedenfalls hin und wieder notwendig wären, zu unerwarteter Diskussion. Eingangs wurde bereits darauf hingewiesen, dass diese auch unter Zoologen ehemals weit verbreitete Vorstellung durch die gängige Praxis phylogenetischer Rekonstruktion nach Hennig nicht nur in Gruppen ohne jegliche Fossilüberlieferung überwunden wurde. Weder haben fossile agnathe Wirbeltiere etwas zur Frage der Mono- oder Paraphylie der Cyclostomata beigetragen noch die †Trilobita zum Cladogramm der Euarthropoda-Kronengruppe. Nach Mayr (1984: 186) wurde die aufgrund vergleichend anatomischer Forschung entworfene Stammesgeschichte der Säugetier-Großgruppen „in keinem einzigen Fall ... durch spätere Fossilienfunde widerlegt“. Unter den im Lehrbuch von Ax (1995-2001) aufgelisteten 1684 Apomorphien zur Begründung der Monophyla und Schwestertaxa fand ich nur 7, die sich auf Merkmale beziehen, die nur dank an Fossilien nachweisbarer Strukturen einsetzbar sind (1 bei Cephalopoden, 6 bei Wirbeltieren). Sie sind jeweils nur ergänzend aufgelistet, und in der Argumentation hätte auf

sie problemlos verzichtet werden können.

Aus der Argumentation in dem Buch von Ax sind in diesem Zusammenhang nur zwei Merkmale bemerkenswert:

Rezent gibt es einzig bei *Latimeria* ein intracraniales Gelenk zwischen Vorder- und Hinterschädel, und es hängt jetzt von der mittels Apomorphien überzeugenden Einordnung von fossil erhaltenen Taxa mit diesem Komplexmerkmal wie †*Psarolepis*, †*Powichthys* und den †*Porolepiformes* (Mickoleit 2004) ab, für welche Gruppe (Osteognathostomata, Sarcopterygii oder Actinistia+Tetrapoda) man dies als Apomorphie einsetzen kann.

Als primäres Argument für die Verwandtschaftsbeziehungen rezenter Gruppen gelten die „Faltenzähne“ mit radial eingefaltetem Dentin, wie man sie offensichtlich homolog nur fossil u.a. von †*Psarolepis*, †*Porolepiformes* und Stammlinienvertretern der Tetrapoda sowie ausgestorbenen Kronen-Tetrapoda kennt (Mickoleit 2004). Doch bisher besteht kein Einverständnis unter den Experten über die Einordnung der beiden erstgenannten Taxa, um damit z.B. Dipnoi und Tetrapoda als Schwestertaxa begründen zu können.

Natürlich kann es eine Unsicherheit bei einer notwendigen Annahme von völliger Reduktion eines Komplexmerkmals beseitigen, wenn fossil belegte Arten als Außengruppenvertreter zugunsten einer solchen Lesrichtung sprechen.

Bekanntes Beispiel ist der so abgesicherte Verlust des so genannten Beutelknochens jeweils am Schambein in der Ahnenlinie der Placentalia, dessen rezentes Vorkommen nur bei Monotremata und Marsupialia man auch als deren Synapomorphie hätte interpretieren können.

Während molekulare Untersuchungen einheitlich für eine Schwestertaxon-Beziehung von *Homo sapiens* mit der Schimpansengruppe (*Pan*) sprechen (z.B. Horai et al. 1995), gab es als gewichtiges Argument der Morphologen dagegen den spezialisierten Knöchelgang, der eine nähere Verwandtschaft der afrikanischen Menschenaffen unterstützte. Denn nur Gorilla, Schimpanse und Bonobo stützen sich auf die Rückseite der mittleren Fingerglieder und besitzen den daran angepassten Merkmalskomplex aus nackter und sensibler Leistenhaut, Besonderheiten von Fingerknochen und Gelenkbildung, verkürzten Muskeln, Bändern und Nerven, der (entgegen Dainton & Macho 1999) wahrscheinlich nur einmal entstanden ist (Andrews 1987). Bei fossilen Vertretern der Menschenlinie - nämlich †*Australopithecus anamensis* und †*A. afarensis* - ließen sich große Übereinstimmungen in Ausformungen des Kahnbeins und des distalen Endes der Speiche mit Gorilla und Schimpanse feststellen (Richmond & Strait 2001), die als rudimentäre Strukturen einer Stammart des Menschen mit Knöchelgang gedeutet werden, welche später verloren gingen. Das morphologische Argument für eine Monophylie der afrikanischen Menschenaffen war damit entfallen. Für einen Knöchelgang bei der gemeinsamen Stammart von *Gorilla*, *Pan* und *Homo* spricht auch die Verschmelzung von Zentralbein und Kahnbein und dadurch Verminderung von 9 Handwurzelknochen - wie noch beim Orang-Utan - auf nunmehr 8, was eine höhere Stabilität im Handgelenk brachte (zusammenfas-

sende Diskussion in Sudhaus 2001). Beim heutigen Menschen lassen sich die Reduktion der Behaarung dorsal auf den mittleren Fingergliedern, der geschlossene Kontakt unserer eingekrümmten Finger gegenüber Spalten in der Fingerfläche und das „Knöcheln“ auf dem Tisch während verbaler Auseinandersetzungen nur „augenzwinkern“ als letzte Hinweise auf Knöchelgang in der Ahnenlinie deuten.

Was beinhaltet Phylogenese-Rekonstruktion?

Phylogenetik ist mehr als „Gabelkunde“ und beschränkt sich eben nicht - wie Sibley & Ahlquist (1987: 95) schreiben - auf die Rekonstruktion des Verzweigungsmusters für terminale Taxa, das den verwandtschaftlichen Zusammenhang lebender und fossil belegter Organismen zeigt, sowie eventuell noch die Datierung der Spaltungsereignisse von Linien, falls dies möglich ist. Phylogenese beinhaltet Cladogenese, Anagenese, Extinktion und Coevolution (Abb. 2). Zur Einordnung ausgestorbener Arten können molekulare Analysen nahezu nichts beitragen. Auch um Anagenese zu erfassen, braucht man in jedem Fall die Morphologie. Die Abänderung von Strukturen und Formen in der Evolution als Folge adaptiver Schritte zwischen Artspaltungen muss aus den Dokumenten in rezenten und fossil erhaltenen Organismen rekonstruiert werden.

Der molekulare Ansatz ist einzig geeignet, in Form eines Verzweigungsmusters eine Hypothese über die Cladogenese zu liefern sowie Aussagen über entsprechende Sequenzen an Gabelpunkten (Stammartmuster) und molekulare Änderungen in den Sequenzen in Internodien (zwischen Gabelpunkten) zu ermöglichen. Das ist natürlich viel zu wenig, und auch kein Molekularbiologe gibt sich damit zufrieden. Es wäre wie der Nachweis von Veränderungen von Texten in einer Hieroglyphen-Schrift, von deren Bedeutung wir nichts ahnen. Beispielsweise besaß die letzte gemeinsame Stammart der Pilze und Metazoa als Apomorphien eine Insertion von 12 Aminosäuren in einer Region eines für einen Elongationsfaktor codierenden Gens und zwei Deletionen und eine Insertion in der Enolase (Baldauf & Palmer 1993). Aber wie sah diese Zelle aus? Welche Strukturen oder ökophysiologische Eigenschaften besaß sie? Und wie waren die weiteren Schritte in der Linie hin zur Stammart der Metazoa?

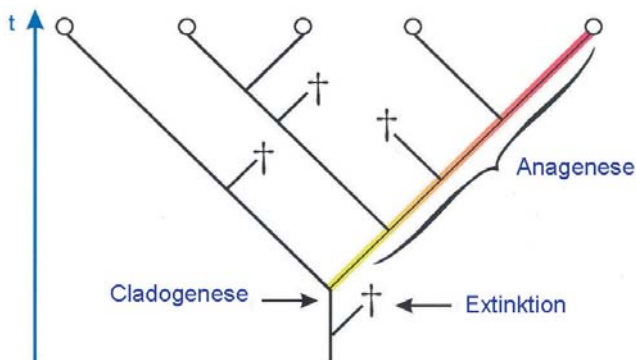


Abb. 2. Vorgänge der Phylogenese. Die Coevolution mit der Vielzahl anderer Linien in der Zeit (t) ist mitzudenken.

Phylogenese ist ebensowenig die Abänderung von DNA-Sequenzen wie Evolution die Änderung von Allelfrequenzen in Populationen ist. Evolution bedeutet Änderung der Diversität durch Speziationen (Cladogenese) sowie Aussterben von Arten, Anpassung durch Transformation, Neuerwerb und Verlust von Eigenschaften (Anagenese) in ihrer Umwelt lebensfähiger Organismen (hierbei ändern sich natürlich Allelfrequenzen) und Entwicklung verschiedenster Bezugssysteme mit anderen Arten in sich wandelnden Lebensgemeinschaften (Coevolution). Bei organismischer Diversität geht es um Gestalten, Muster und Organisationstypen, was ohne Strukturbeachtungen gar nicht wahrzunehmen ist. Die Phylogenie der Organismen mit jeweils ihrem gesamten Lebenszyklus und der „Holomorphe“ (d.h. möglichst vieler Phäne, Strukturen, Lebensweise und ökologischen Ansprüchen) muss durch eine entsprechende Analyse aller Entwicklungsstadien und Homologie-Feststellungen zwischen den Arten geklärt werden.

Ein Dendrogramm, das begründete Hypothesen über Schwestertaxa-Beziehungen monophyletischer Taxa aufzeigt, wäre nur ein erster Schritt. Wir brauchen ein Cladogramm, das die Gesamtheit der Eigenschaften der Arten berücksichtigt und vorhandene fossile Vertreter mittels Apomorphien einbindet, um Aussagen über die Transformation von Eigenschaften (Anagenese), die Reihenfolge der Entstehung dieser Merkmale zwischen zwei Gabelpunkten und Stammartmuster an jeweiligen Gabelpunkten machen zu können. Die Transformationen und ihre Reihenfolge gilt es dann evolutionsbiologisch zu interpretieren, und es ist z.B. zu zeigen, wie in der Konstruktion eine Strukturänderung eine andere bedingt oder kanalisiert. Die Eigenschaftskombinationen der Stammarten können bestimmte embryologisch oder durch Endstrukturen charakterisierte Baupläne repräsentieren, deren Stabilität dann nach entwicklungs-genetischen und evolutions-ökologischen Erklärungen verlangt (Typusproblem).

Durch phylogenetische Morphologie aufgezeigte evolutive Problemkreise einer erzählbaren Stammesgeschichte

Vorausgesetzt, das Verzweigungsschema wäre ohne morphologische Daten verlässlich zu erstellen, so bliebe die vergleichende Morphologie eine notwendige Forschungsaufgabe, um ein Verwandtschaftsdiagramm in eine erzählbare Stammesgeschichte umzusetzen. Nur mittels solcher Daten sind morphologische und verhaltensökologische Transformationen darstellbar, können fossile Taxa in das Diagramm begründet eingebunden werden und können stabilisierte Baupläne (nicht nur „konservierte“ Gene oder Sequenzabschnitte) als wissenschaftliches Problem zutage treten. Die Auseinandersetzung mit den entsprechenden Strukturen eines Cladogramms ist auch die einzige Möglichkeit, Systematik in der Lehre angemessen und anschaulich zu vertreten.

Essentiell ist die genaue Rekonstruktion des jeweiligen Stammartmusters als Ausgangspunkt für evolutionsbiologische Diskussionen von Transformationsreihen (phyletische Sequenzen). Die Abwandlungen hin zu neuen

Bauplänen gilt es zu analysieren und zu erkennen, was in welcher Weise umkonstruiert und was beibehalten wurde. Dazu zwei Beispiele:

- Alle Bilateria gehen auf eine nur ihnen gemeinsame Stammart zurück. War diese aber segmentiert wie die Arthropoden und die Wirbeltiere oder war sie unsegmentiert? Und falls sie segmentiert war, wie sahen die Segmente aus und auf welche Weise wurden sie gebildet?
- Wie bereits angesprochen, sind die Neuweltgeier nach allem, was wir wissen, nächst verwandt zu den Störchen, obwohl die Vertreter der jeweiligen Kronengruppen äußerst verschieden aussehen. Daraus ergeben sich sogleich bisher nicht bearbeitete Fragen: Ähnelte die Stammart von beiden einem Storch und wurde daraus in einer Linie ein Geier, oder sah sie den Geiern ähnlich und wurde daraus in der anderen Linie ein Storch, oder aber hatte sie ganz andere Merkmalskombinationen und es entstand daraus sowohl ein Geier als auch ein Storch?

Für nackte Verwandtschaftsdiagramme und ohne Kenntnis der Morphologie gibt es keine erzählbare Geschichte. Dies gelingt erst auf der Grundlage von Cladogrammen, die als Argumente Strukturen und andere Eigenschaften enthalten. Damit werden Transformationen der Organismen in den Ahnenlinien nachvollziehbar, also evolutiver Umbau, Neubau und Abbau von Strukturen. Funktionswechsel, Substitutionen und Kompensationen kommen in den Blick. Limitierungen in den organismischen Konstruktionen werden ebenso sichtbar wie organismische Lizenzierungen und Kanalisierungen. Beispielsweise war bei Insekten ein Umbau kauend-beißender Mundwerkzeuge in einen Rüssel erst lizenziert, nachdem die Antennen mit den Vorderbeinen statt mit den Mundwerkzeugen geputzt wurden. Die mehrfach unabhängige Entstehung einer Putzscharfe an der Vordertibia wurde dadurch kanalisiert.

„Merkmalskonflikte“ in den Rekonstruktionen erzwingen, dass bestimmten hochgradigen Übereinstimmungen entweder Parallelismen bzw. Konvergenzen oder unterliegende Apomorphien zugrunde liegen müssten. Dies erfordert eine neue, detaillierte Analyse auf verschiedenen Strukturebenen, um mögliche Unterschiede aufzuspüren und so eine Hypothese über ein unabhängiges Zustandekommen zusätzlich abzusichern. Parallelismen können durch bestimmte Konstruktionszwänge für eine Struktur auf der Grundlage eines ähnlichen Genotyps kanalisiert sein (z.B. Elektrorezeptoren innerhalb der Fische). Insofern können Parallelismen/Konvergenzen auf genotypische Gemeinsamkeiten hinweisen, die getrennt phänotypisch realisiert wurden. Sie sind damit eine Informationsquelle über die Genotypstruktur der letzten gemeinsamen Stammart, die bestimmte Änderungen ermöglicht. Zu den Aufgaben der Strukturforschung gehört also auch eine phänomenologische Aufbereitung von bisher unverstandenen Problemen der Evolutionsbiologie, die nur auf dieser Systemebene zu erkennen sind und für die eine genaue Kenntnis des Weges vom Genotyp zur Endstruktur keine Vorbedingung ist.

Dies alles begründet die Notwendigkeit morphologi-

scher Untersuchungen. Es besagt jedoch nicht, dass man Morphologie auch zur Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen benötigt, sondern nur, dass Phylogenie-Rekonstruktion deutlich mehr umfasst. Radikal könnte man also vertreten (auch wenn ich eine solche Aussage nicht kenne), dass ein Verwandtschaftsdiagramm molekular zu erstellen sei und dann Daten über Strukturen, Stoffwechsel, ökologisches Verhalten und was auch immer aufgetragen werden mögen, um all die vorab genannten Erörterungen zu ermöglichen.

Fünf Gründe, wozu Morphologie in der Phylogenie-Rekonstruktion gebraucht wird

Seit es Widersprüche zwischen den mit molekularen und morphologischen Daten erstellten Bäumen gibt und erstere in einer Art Urvertrauen ohne wissenschaftliche Auseinandersetzung als überlegen angesehen wurden, besteht ein Legitimationsdruck für die mit morphologischen Daten arbeitenden Phylogenetiker. Sollte man also die Rekonstruktion der Phylogenie mit morphologischen Daten aufgeben oder brauchen wir sie weiterhin? Ich gebe fünf Antworten:

(1) Die Phylogenie-Rekonstruktion mittels morphologischer Daten ist eine unabhängige Methode zur Rekonstruktion mit Moleküldaten. Inkongruenzen führen zu genauerer Arbeit auf beiden Seiten, was zu tieferer Erkenntnis beiträgt.

(2) Morphologen können Material einbeziehen, das nicht sequenziert werden kann wie Fossilien, Museumsmaterial (das nur ausnahmsweise noch für molekulare Untersuchungen geeignet ist) sowie Dokumente von Arten, die nur als Beschreibung und Abbildung vorliegen. Aus diesen Gründen allein schon ist die morphologische Methode zwingend geboten!

Für den letzten Punkt ein kurzes Beispiel aus der eigenen Forschung (Abb. 3): Von den 20 Arten des Nematoden-Taxons *Caenorhabditis* liegen nur von 9 Arten Sequenzdaten vor, da die anderen nicht verfügbar sind und z.T. bisher nur einmal gefunden wurden. Sie sind aber teilweise in guten systematischen Beschreibungen dokumentiert, so dass sie in die Matrix morphologischer Merkmale aufgenommen werden konnten und somit zur Erstellung des Cladogramms beitragen (Kiontke et al. 2003). Ohne Morphologie bliebe also viel Material ungenutzt.

(3) Eine detaillierte morphologische und funktionsmorphologische Analyse liefert das Korrektiv für ein phylogenetisches Schema aufgrund von Sequenzen, aus zwei Gründen:

(a) Angenommen, der Baum wäre durch Moleküldaten erstellt und Strukturmerkmale wären darauf nur aufgetragen. Gäbe es nun in den hypothetisierten Schwestertaxa oder nächst verwandten Taxa eine übereinstimmende, sonst nicht vorkommende Struktur, so hielte man diese für homolog (einmal entstanden in deren letzter gemeinsamer Stammart und möglicherweise in einer der Linien auch wieder verloren gegangen). Diese *a posteriori*-Homologisierung könnte falsch sein und darf eigentlich nur ein Test sein. Einzufordern ist eine *a priori*-Bestimmung von Homologien über hochgradige Übereinstimmungen auf

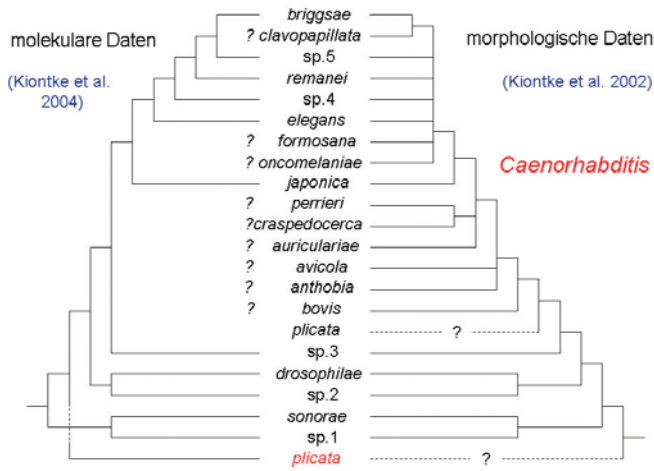


Abb. 3. Kongruenztest der mit molekularen bzw. morphologischen Daten erstellten Bäume von *Caenorhabditis* (Nematoda). Nicht einzuordnen waren die unzureichend beschriebenen Arten *C. fruticicolae* und *C. genitilis*. Nur etwa für die Hälfte der 23 beschriebenen *Caenorhabditis*-Arten gibt es Sequenzdaten. Die aufgrund der bisherigen Beschreibung unklare Stellung von *C. plicata* ist nach neueren morphologischen Untersuchungen von K. Kiontke (pers. Mitt.) mit jener aufgrund der Sequenzen vereinbar.

den verschiedenen Strukturebenen. Entsprechend setzt das Erkennen von Konvergenzen und Parallelismen eine gründliche morphologische Analyse dieser Strukturen voraus, aber auch anderer, von denen sie abhängen und durch die sie kanalisiert sein könnten.

(b) Eine sich durch Auftragen von Strukturmerkmalen ergebende Transformationsserie muss in sich stimmig sein. Die Strukturen müssen in jeder Phase funktionsfähig gewesen sein, denn Evolution betrifft die Abänderung in ihrer Umwelt lebensfähiger Organismen. An diesem sich für jede postulierte Sequenz ergebenden Anspruch lässt sich die Plausibilität einer Rekonstruktion prüfen. Zwischen den einzelnen Merkmalsausprägungen muss ein sprunghafter, stetiger Übergang möglich sein (z.B. was den unterschiedlichen Ursprung der Arteria subclavia zur Vorderextremität in verschiedenen Taxa der Amniota betrifft). Jedes Glied einer Serie muss funktions- und lebensfähig sein. Zudem muss jede hier in Betracht kommende Transformation ein Anpassungsschritt sein, eine Leistungsverbesserung (Ökonomisierung) bringen und im multi-funktionalen und ökologischen Kontext einen Selektionsvorteil bieten. Hierbei geht es um Struktur-Funktionsbeziehungen und die Frage nach der biologischen Rolle einer bestimmten Struktur im Leben des Organismus. Selten ist eine Verbesserung leicht zu zeigen (wie innerhalb der Säugetiere beim Saugen von Milch an Zitzen gegenüber dem Sauglecken von einem Drüsenfeld). Ebenfalls selten sind alle Zwischenstadien noch in verwandten Taxa vertreten und so einer Funktionsanalyse und einem Leistungsvergleich zugänglich, wie etwa in der Bildung eines dreiteiligen Pharynx innerhalb der Nematoden (Fürst von Lieven 2003).

(4) Es kann auch sein, dass es mittels Sequenzen keinerlei Auflösung für Verwandtschaftsbeziehungen gibt, wohl aber mittels morphologischer Daten. Dies ist beispielsweise möglich, wenn geringe Änderungen an der DNA größere morphologische Effekte haben. Gelegentlich (bei

Nematoden und Insekten) lassen sich nicht einmal eindeutige biologische Arten nach den bisherigen (!) molekularen Untersuchungen als verschieden erkennen. Auch manche morphologisch und biologisch charakterisierte Arten von Darwinfinken (Geospizinae; Sato et al. 1999) konnten mittels der damals untersuchten Sequenzen kaum unterschieden werden.

(5) Nur eine vergleichend morphologische Forschung an rezenten Organismen mit dem Ziel, aufgrund der Ergebnisse die Verwandtschaftsverhältnisse aufzuklären, generiert das Datenmaterial, mit dem dann u.U. auch Fossilien begründbar in ein Cladogramm eingefügt werden können (Abb. 4). Sequenzen helfen hier nicht. Fossile Dokumente sind stellvertretend für Milliarden von Arten, von denen die allerwenigsten auch fossil belegt sind, während rezent nur vielleicht 30 Millionen Arten existieren und irgendwann der molekularen Analyse zugänglich sein könnten. Gelingt eine verlässliche Eingliederung fossiler Vertreter in ein Cladogramm, so ist ein deutlicher Erkenntnisfortschritt gelungen (Sudhaus & Rehfeld 1992): Fossilien können weitere Information über Stammmuster liefern, sie helfen die Reihenfolge von Merkmalsänderungen in bestimmten Ahnenlinien festzustellen, außer geologischen Ereignissen geben nur sie Altersdaten für Taxa, sie können biogeographische Informationen über bestimmte Gruppen liefern und könnten - wie oben für die Frage nach dem Schwertertaxon der Tetrapoda ausgeführt - in seltensten Einzelfällen zusätzliche Argumente für die Verwandtschaftsdiskussion Rezenter liefern. Zudem befördert die Untersuchung ehemaliger Lebensgemeinschaften das notwendige Verständnis für die Abänderungen im co-evolutionären Zusammenhang. Umgekehrt sind über ein begründetes Cladogramm durch morphologische Analysen rezenter Organismen u.U. Aussagen über nicht erhaltene Strukturen (Weichteile) bei ausgestorbenen Taxa möglich (z.B. partielle Aussagen über Herz und Kreislauf von †*Archaeopteryx*).

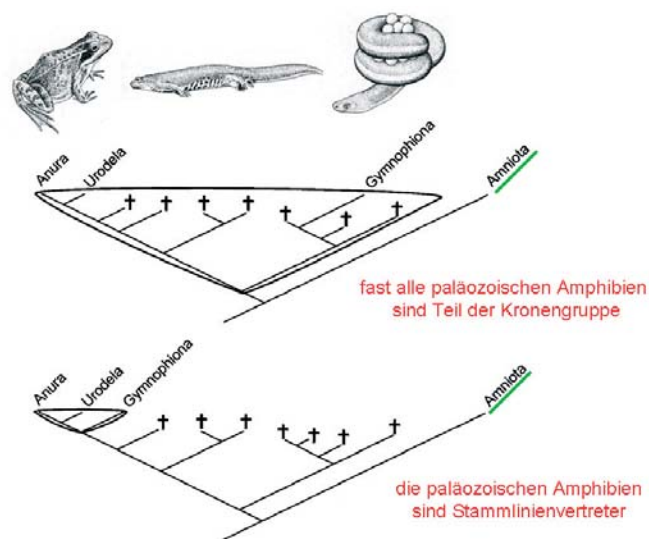


Abb. 4. Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Amphibien-Gruppen und die beiden Haupthypothesen über die Stellung der fossil erhaltenen Vertreter (nach Müller 2004).

Die Bedeutung der Morphologie für Artbestimmung und Wahl der Außengruppen-Taxa

In jedem Fall ist eine „Gebrauchsmorphologie“ zum Erkennen der Arten nötig, die als terminale Taxa in die Analyse eingehen. Die molekulare Analyse geht von Artangehörigen aus, die aufgrund ihrer Morphologie (!) identifiziert wurden (Alpha-Taxonomie). Das Problem der richtigen Artbestimmung ist in keinster Weise gering zu schätzen. Genau hier liegt die wahre Könnerschaft, nicht im Sequenzieren. Es gab verschiedentlich Beispiele bei Insekten und Nematoden, wo eigenartige Verwandtschaftsdiagramme auf falscher Identifizierung der sequenzierten Organismen beruhten. Fehler lassen sich minimieren, wenn die Artbestimmung von jenen durchgeführt wird, die Experten für diese Gruppe sind und vielleicht ihrerseits eine morphologische Analyse durchführen sowie eine molekulare Analyse parallel selbst oder in Kooperation.

Entscheidend bei der Erstellung von Bäumen aufgrund von Sequenzdaten ist ferner die Wahl der Außengruppenvertreter zum „Wurzeln“ der errechneten Topologie. Ein erfahrener morphologisch arbeitender Systematiker kann dubiose Vertreter, die möglicherweise in die Innengruppe gehören, mit gewisser Sicherheit *a priori* ausschließen. Beispielsweise kamen Strongyliden-Arten für Nematoden-Kenner von vornherein nie als Außengruppentaxa für Rhabditiden oder Diplogastriden in Betracht, ehe sich durch molekulare Analysen die Indizien mehrten, dass sie als Linie innerhalb der Rhabditiden entspringen.

Was macht man bei sich widersprechenden „Stammbäumen“?

Phylogenetik aufgrund molekularer sowie morphologischer Datensätze beruht jeweils auf bewährter Methodik und kann gute Ergebnisse vorweisen. Ihre Verwandtschaftshypothesen müssen - wie immer bei systematischen Studien, die auf unabhängigen Merkmalsätzen basieren - einem Kongruenztest unterzogen werden.

- Kommen beide Ansätze zu demselben Ergebnis, so kann man vorerst davon ausgehen, dass dies wohl dem real-historischen Geschehen entspricht. So war es in der von uns untersuchten Phylogenie von *Caenorhabditis* der Fall (Abb. 3).

- In anderen Fällen sind die mit molekularen bzw. morphologischen Daten rekonstruierten Bäume sehr verschieden. Wie geht man mit diesen Inkongruenzen um?

Manche Autoren halten im Konfliktfall die molekular erstellten Bäume für verlässlicher. Die Beweislast, mit dem molekularen Ansatz käme man der realen Phylogenie (in jedem Fall) näher, liegt natürlich bei den Anwendern ausschließlich dieser Methode. Man sprach von „nonsense taxa“, wenn die Einordnung bestimmter Taxa zu offensichtlich falsch geriet, „falsch“ gemessen natürlich an der Morphologie! Zu hören war auch die Aussage, die molekular erstellten Bäume würden „immer besser“, ohne zu merken, woran man dies „besser“ maß. Selbstverständlich dürfen widersprechende morphologische und andere

Befunde nicht ignoriert werden, sondern sind auch von molekular arbeitenden Systematikern zu diskutieren. Dazu waren sie von ihrer Ausbildung her jedoch oftmals nicht in der Lage, es sei denn, sie stammen ursprünglich aus einer morphologisch-taxonomischen Schule, so wie einst der Vogelkenner Charles G. Sibley, der die DNA-DNA-Hybridisierung erfolgreich für die Systematik der Vögel einsetzte (Sibley & Ahlquist 1990).

Widersprüchliche Ergebnisse aufgrund verschiedener Datensätze offenbaren methodische oder theoretische Probleme in einer oder beiden Studien. Diese müssen erkannt werden bzw. es müssen zusätzliche Daten rekrutiert werden, um zu prüfen, welche Verwandtschaftshypothese dann besser gestützt wird. Inkongruenzen offenbaren Forschungsbedarf für beide Arbeitsrichtungen (siehe Ecdysozoa- versus Articulata-Hypothese: Schmidt-Rhaesa 2004). Sie initiieren sofort eine rege erneute Bearbeitung auf beiden Seiten.

- Mit Sequenzdaten arbeitende Systematiker machen dann dasselbe, was sie auch tun, wenn sich unter alleiniger Verwendung molekularer Merkmale Unstimmigkeiten in den erstellten Stammbäumen ergeben: Sie überprüfen die Alignierung, sichern sie über die Sekundärstruktur ab, bereinigen die Datensätze auf informative Bereiche, verwenden andere Algorithmen zur Auswertung der Daten und rekrutieren vor allem Sequenzen weiterer Gene. Nur ein winziger Bruchteil der möglichen molekularen Daten wurde ja bisher analysiert. Eine gewisse Vertrauenswürdigkeit ist erst mit mindestens 6-12 verschiedenen Genen zu erwarten. Für *Saccharomyces*-Arten waren es im Minimum 8-20 Gene (Rokas et al. 2003), während für die Auflösung basaler Aufzweigungen der Metazoa 50 Gene nicht ausreichten (Rokas et al. 2005).

- Mit morphologischen Daten arbeitende Systematiker überprüfen die vorgeschlagenen Homologisierungen der Strukturen, nehmen zweifelhafte Homologien aus dem Datensatz heraus, prüfen die Strukturdaten mit einem anderen methodischen Ansatz und beginnen Untersuchungen an bisher vernachlässigten Strukturen. In der Diskussion um die Berechtigung der Ecdysozoa wurde z.B. die genaue Analyse des Articulaten-Segments wichtig (Scholtz 2002), was noch vor 10 Jahren wohl niemand für nötig erachtet hätte.

Systematik muss alle Informationsquellen nutzen

Es gibt nur eine Geschichte der Organismen und damit nur einen wirklichen Stammbaum, der den real-historischen Ablauf der Phylogenie heute lebender Organismen wiedergibt. Dieser Baum dient zur Interpretation der Merkmalsevolution, der Biogeographie, der Evolutionsökologie etc. Aber wie erkennt man ihn? Erkennt man ihn überhaupt? Oder wann kann man sich einigermaßen sicher sein, dass man wesentliche Aufzweigungen richtig erkannt hat?

Von Phylogenetikern wird vermutlich selten ernsthaft die radikale These vertreten, die Quelle phylogenetisch relevanter Information seien allein die Sequenzen der Makromoleküle. Schon eher besteht die Ansicht, dass

sich hier die Signale fänden, die mit größerer Gewissheit die Geschichte aufklären helfen, wobei der Unterschied zum Vorherigen nicht deutlich wird. Je weniger Struktur die Organismen haben („Prokaryota“, „Protista“, Endoparasiten, viele Pflanzen), desto mehr setzt man auf molekulare Methoden. Dies spricht natürlich nicht gegen einen Ansatz mit morphologischen Charakteren dort, wo reichlich Strukturmerkmale vorhanden sind. Solange man mit verschiedenen Molekülen und verschiedenen Auswertungsmethoden nicht miteinander vereinbare Ergebnisse erhält, kann dies natürlich nicht davon überzeugen, dass hier die wahre Methode sei. Zwar gab es das Problem genauso bei Verwendung verschiedener morphologischer Merkmalsätze (z.B. nur von Larven bzw. nur von Imagines), doch nahmen morphologisch arbeitende Systematiker zunehmend alle vorhandenen Daten in ihre (Gesamt-)Analyse hinein.

In meiner Sicht liefert keine von beiden Ansätzen mit Sicherheit den richtigen Baum, und deshalb sind beide notwendig. Es gibt nicht *die* eine verlässliche Methode, mit der Verwandtschaftsbeziehungen korrekt rekonstruiert werden können. Beide methodischen Zugänge haben ihre Stärken und ihre Schwächen, ihre Fehlermöglichkeiten und ihre Grenzen. Eine Rekonstruktion nur nach DNA-Sequenzen würde eine Menge an organismischer Information ungenutzt lassen, Information der Chromosomen- und Ultrastrukturen, der Morphologie und Physiologie, des Verhaltens (Erbkoordinationen), von Lebenszyklus und Lebensweise, also „Strukturen“ in einem sehr weiten Sinne.

Komplexe Probleme muss man von sehr vielen Seiten und mit verschiedensten methodischen Ansätzen angehen. Die Rekonstruktion der Phylogenese ist so ein Problem. Sie beruht auf Indizien, und je mehr Indizien aus verschiedenen Quellen für eine bestimmte Gruppierung sprechen, um so sicherer sind wir. Es sollte also ganz selbstverständlich sein, alle verfügbaren methodischen Zugänge und Indizien für den Erkenntnisgewinn zu nutzen. Auf das morphologische „Beweismaterial“ kann dabei nicht verzichtet werden. In der Systematik sind wir zur Analyse und Synthese aller Daten verpflichtet. Das gesamte verfügbare Wissen aus allen Bereichen - von den Molekülen bis zu Verhaltensstrukturen - muss zusammengetragen und ausgewertet werden. Es gilt, die gewonnenen Daten widerspruchsfrei zu einer Verwandtschaftshypothese zusammenzufügen. Eine interne Stimmigkeit (z.B. nur Auswertung molekularer Daten) reicht hier nicht, sondern zu fordern ist auch die externe Stimmigkeit mit Ergebnissen anderer Disziplinen (Untersuchungen von Morphologie, Verhalten, Lebenszyklus, Fortpflanzungsweise etc.).

Systematik lebt von der wechselseitigen Erhellung unter Berücksichtigung der Datensätze aus allen Bereichen. In ihrer Geschichte wurden die verschiedensten Ansätze zur Erhebung von Merkmalen (z.B. Chromosomen-, Larval-, Verhaltensmerkmale) letztlich in die morphologische Analyse integriert. Theoretisch kann man natürlich auch molekulare Merkmale unter „Morphologie“ behandeln und damit das „Gegeneinander“ aufheben, denn Makromoleküle sind Mikrostrukturen. Dies setzt allerdings voraus, dass man auch aus den Sequenzen benennbare Merkmale (Muster) herausarbeitet. So sind

bereits Apomorphien in Nukleinsäuren (rRNA Sekundärstrukturen, Inversionen, Deletionen und Duplikationen ganzer Abschnitte, Transpositionen einer Sequenz aus einem Organell in den Zellkern, die Öffnung ringförmiger mtDNA zu einer linearen Struktur innerhalb der Cnidaria u.a.) in der Argumentation morphologisch orientierter Systematiker begrüßt und verwendet worden. Jene molekularen Strukturen, die benannt in eine Merkmalsmatrix eingefügt werden können und deren Apomorphie in einem Baum punktgenau ausgewiesen werden kann, gehören eigentlich bereits zum Gegenstandsbereich der Morphologie.

Eine Trennung zwischen Molekülen und Strukturen ist nicht durch die Natur der Dinge begründet. Es besteht ein Kontinuum, in dem nur künstlich eine Grenze gezogen werden kann. Es gibt allerdings eine methodische Dichotomie dadurch, dass eine Einzelperson nur selten alle zu deren Untersuchung nötigen Methoden gleichzeitig beherrschen und einsetzen kann. Junge Wissenschaftler haben hier das Problem, zu entscheiden, wie sie arbeiten wollen. Dass hierbei Opportunismus eine Rolle spielt, sei nicht verschwiegen. Dabei wäre die Berücksichtigung der hohen Motivation eines Jungforschers für die eine oder andere Arbeitsweise besonders wichtig, und es wäre töricht, alle in einen bestimmten methodischen „Mainstream“ einbinden zu wollen, der heute nach meiner Wahrnehmung molekular-systematisch ist. Für einen wirklichen Erkenntnisfortschritt brauchen wir natürlich beide methodischen Ansätze und praktizieren sie selten gleichzeitig oder nacheinander in einer Person, wohl aber in Kooperation innerhalb einer Arbeitsgruppe oder über Instituts- und gar Ländergrenzen hinweg.

Die Zeit des Argwohns sollte also vorbei sein, mit welcher Methode man Phylogenie rekonstruieren kann. Nicht ist die eine schlechter als die andere, sondern alle Methoden haben ihre Berechtigung. Es besteht sogar ein Vorteil in der Nutzung unabhängiger Datensätze, denn eine mit dem jeweils eingeschränkten Datensatz aufgestellte Verwandtschaftshypothese kann durch den anderen Datensatz überprüft werden. Es besteht damit die Möglichkeit, die Resultate gegenseitig abzusichern. Beispielsweise konnten bei „Protisten“ durch molekulare Analysen vorgegebene Verwandtschaftshypothesen teilweise anhand ultrastruktureller Charakteristika überprüft und begründet werden. Das Wechselspiel molekularer und morphologischer Argumente zur Begründung von Verwandtschaftsbeziehungen ist zunehmend selbstverständlich. Die jeweils vorhandenen phylogenetischen Signale können so am besten ausgeschöpft werden. Wo es Unvereinbarkeiten gibt, besteht Forschungsbedarf auf beiden Seiten. Konflikte geben Hinweise, wo weitergehende Untersuchungen notwendig sind.

Der Forderung, in der Systematik alle Merkmale zu synthetisieren, entspricht letztlich der Plausibilitätstest (Wägele 2000), wodurch das rekonstruierte Verwandtschaftsdiagramm in einer funktionellen und ökologischen Analyse mit nicht zur Rekonstruktion verwendeten Daten konfrontiert wird. Das gesamte biologische Wissen muss damit kompatibel sein. Mögliche Widersprüche sind gering zu halten, und der jeweils zu folgernde Evolutionsverlauf in Lebensweise und Konstruktion muss über-

zeugen. Dabei geht es um Konstruktions- und Funktionsbeziehungen, die keine Sprünge in den evolutiven Transformationen von Strukturen und der Verbesserung von Apparaten zulassen. Es geht ferner um die evolutionsökologische Herleitung spezieller Lebens- und Ernährungsweisen, Daten der Biogeographie (auch unter Verwendung von Fossilien) und der Stratigraphie, der Plausibilität evolutionärer Szenarien. Eine Verwandtschaftshypothese muss ständig durch neu bekannt werdende Daten überprüft werden und ist um so „besser“, je robuster sie dieser Überprüfung standhält. Die Rekonstruktion der Stammesgeschichte kann erst dann als abgeschlossen gelten, wenn alle bekannten Merkmale aus Morphologie, Entwicklung, Stoffwechsel und ökologischem und sonstigem Verhalten in einem einzigen begründeten Stammbaum zusammengefasst und aus dieser Hypothese heraus erklärt werden. Natürlich bleibt dies weiterhin eine Hypothese.

Schlussbemerkungen

Es ging in meinem Vortrag auch um eine Standortbestimmung. Die Frage, brauchen wir noch morphologische Studien zur Aufklärung der Phylogenese, ist eigentlich durch die gängige Praxis überholt. Viele systematische Arbeiten der letzten Jahre basieren ja auf einer Kombination aus molekularen und morphologischen Daten. Es trug sicherlich zur Verbesserung molekularsystematischer Analysen bei, dass immer mehr vergleichend morphologisch geschulte Systematiker sich dieser Methode zusätzlich bedienen. Erfreut kann man feststellen, dass gereifte molekulare Methoden die Phylogenetik mit morphologischen Merkmalen stimuliert haben und einen davon unabhängigen Merkmalsatz erbrachten, sodass eine wechselseitige Überprüfung möglich wurde. Verwandtschaftsdiagramme sind umso überzeugender, je mehr sie integrierend aus verschiedenen Informationsquellen schöpfen.

Die molekular bzw. morphologisch arbeitenden Systematiker hatten anfangs einen völlig verschiedenen wissenschaftlichen Hintergrund und mussten deshalb erst zu einer gemeinsamen Sprache finden, die nicht nur technisch oder informationstheoretisch mit Moleküldaten umgeht, sondern dem Forschungsgegenstand der Aufklärung der real-historischen Verwandtschaft wirklich gerecht wird. Ich habe auch angesichts eines lax aufgegriffenen Jargons gewisse Zweifel, dass die angemessene Sprache inzwischen gefunden wurde.

Worin besteht der Stellenwert der Morphologie in der heutigen Phylogenese-Rekonstruktion? Morphologie (im weiteren Sinne) bietet die einzige Möglichkeit, sich mit der Phylogenie der Organismen anschaulich auseinander zu setzen. Systematik ist nur so auch in der Lehre zu vertreten. Dabei geht es nicht nur um die Ermittlung der phylogenetischen Beziehungen. Selbst wenn in ferner Zukunft die Aufklärung der Verwandtschaft durch Moleküldaten mit hoher Sicherheit gelänge - möglicherweise nach vollständiger Sequenzierung des Genoms aller Arten -, bliebe die Aufgabe der Morphologie bestehen. Phylogenese-Rekonstruktion ist entscheidend mehr als das Erstellen von Dendrogrammen. Strukturmerkmale, die man einfach auf molekular erstellte Bäume auftragen könnte,

um daran evolutionsbiologische Erörterungen zu knüpfen, sind nicht umfassend vorhanden. In den Organismen gibt es noch viele bisher nicht als Merkmale rekrutierte Strukturen. Ferner müssen sie mittels neuer Methoden nachgeprüft und ihre Beschreibung und abbildende Dokumentation muss verfeinert werden. Es gibt eine Reihe neuer Methoden, die bereits erfolgreich für phylogenetische Fragestellungen eingesetzt werden (ich nenne nur diverse neue Färbetechniken, konfokale Systeme (Laserscan), Röntgentomographie, Computer 3-D-Rekonstruktion). Ihr breiterer Einsatz wird eine Reihe von Fragenkomplexen methodisch zugänglich machen.

Wo aber finden sich neue Denkansätze und Fragenkomplexe, die wir forschend bearbeiten wollen?

Die Aufgabe ist letztlich, Formenmannigfaltigkeit (also Anpassungen und Artenvielfalt) zu erklären. Dazu bedarf es

der Rekonstruktion der Stammesgeschichte (*Phylogenetik*),

der Rekonstruktion von Neuerwerb und Transformation von Strukturen und Verhalten/Physiologie im funktionalen und ökologischen Kontext (*kausale Morphologie*),

einer Erklärung dieser Änderungen durch zugrundeliegende entwicklungs-genetische Prozesse (*evolutionäre Entwicklungsbiologie*),

einer Erklärung der adaptiven Bedeutung der Strukturen und ihrer Änderungen als Anpassungsschritte (*Evolutionismorphologie, Evolutionsökologie*),

einer Erklärung der Speziationsschritte im Raum (*historische Biogeographie*),

einer Erklärung von Stabilisierung (Konservierung) auf allen Struktur-Ebenen durch innere und äußere stabilisierende Selektion,

dem Aufzeigen und Erklären von Parallelismen, organis-mischen Lizenzierungen, Entstehung synorganisierter Struktur-Funktionskomplexe (*Evolutionismorphologie*) und eigener Baupläne als Typogenese

und vielem mehr, alles notwendige Schritte auf dem Weg zu einer erklärenden Naturgeschichte (von Wahlert 2002).

Um in der Verbindung zur Ökologie und Verhaltensbiologie solche Fragestellungen zu bearbeiten und neuen Synthesen zuzuführen, brauchen wir genaue morphologische und funktionsmorphologische Studien. Theoriegeleitet im Rahmen der Phylogenetik ergibt sich ein großer Forschungsbedarf für die Morphologie auf allen Strukturebenen und in allen Taxa, und vielversprechende Einsichten sind auch zukünftig zu erwarten.

Danksagung

Herrn Prof. Rainer Willmann danke ich für die Einladung zu diesem Vortrag und Ermunterung zu einer schriftlichen Aus-

arbeitung. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Hinweise danke ich Dr. Karin Kiontke (New York) und Dr. Stefan Richter (Jena), Frau Kiontke zudem für die Korrektur des Abstracts, für weitere Diskussionen Prof. Rudolf Meier (Singapur).

Literatur

- Abele, L. G.; Kim, W. & Felgenhauer, B. E. 1989. Molecular evidence for inclusion of the phylum Pentastomida in the Crustacea. - *Mol. Biol. Evol.* 6: 685-691.
- Andrews, P. J. 1987. Aspects of hominoid phylogeny. - In: Patterson, C. (ed.): *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge University Press, Cambridge etc., p. 23-53.
- Ax, P. 1995-2001. *Das System der Metazoa. I-III. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik.* - 226, 383, 283 pp., Stuttgart etc. (G. Fischer) bzw. Heidelberg (Spektrum)
- Bachmann, K. 1999. Molekulare Merkmale und die Phylogenie der Pflanzen. - In: M. Schmitt (Hrsg.): *Phylogenetik und Moleküle.* Edition Archaea, Gelsenkirchen-Schwelm, S. 11-30.
- Baldauf, S. L. & Palmer, J. D. 1993. Animals and fungi are each other's closest relatives: Congruent evidence from multiple proteins. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 11558-11562.
- Dainton, M. & Macho, G. A. 1999. Did knuckle walking evolve twice? - *Journal of Human Evolution* 36: 171-194.
- Field, K. G.; Olsen, G. J.; Lane, D. J.; Giovannoni, S. J.; Ghiselin, M. T.; Raff, E. C.; Pace, N. R. & Raff, R. A. 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom. - *Science* 239: 748-753.
- Fürst von Lieven, A. 2003. Functional morphology and evolutionary origin of the three-part pharynx in nematodes. - *Zoology* 106: 183-201.
- Giribet, G.; Richter, S.; Edgecombe, G. D.; Wheeler, W. C. (2005): The position of crustaceans within Arthropoda - evidence from nine molecular loci and morphology. - *Crustacean Issues* 16: 307-352.
- Helbig, A. 1999. Einsatz molekularer Methoden zur Erforschung der Phylogenie der Vögel. - In: M. Schmitt (Hrsg.): *Phylogenetik und Moleküle.* Edition Archaea, Gelsenkirchen-Schwelm, S. 145-166.
- Horai, S.; Hayasaka, K.; Kondo, R.; Tsugane, K. & Takahata, N. 1995. Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 532-536.
- Kiontke, K.; Gavin, N. P.; Raynes, Y.; Roehrig, C.; Piano, F. & Fitch, D. H. A. 2004. *Caenorhabditis* phylogeny predicts convergence of hermaphroditism and extensive intron loss. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 9003-9008.
- Kiontke, K.; Hironaka, M. & Sudhaus, W. 2002. Description of *Caenorhabditis japonica* n. sp. (Nematoda: Rhabditida) associated with the burrower bug *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Cydnidae) in Japan. - *Nematology* 4: 933-941.
- König, C. 1982. Zur systematischen Stellung der Neuweltgeier (Cathartidae). - *J. Orn.* 123: 259-267.
- Mayr, E. 1984. *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung.* - 766 pp., Berlin, Heidelberg, New York (Springer)
- Mickoleit, G. 2004. *Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere.* - 671 pp., München (F. Pfeil)
- Müller, H. 2004. Zur phylogenetischen Bedeutung der Ontogenese des Schädels von *Hypogeophis rostratus* und *Gegeneophis ramaswamii* (Amphibia: Gymnophiona). - *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin* 42: 57-69.
- Remane, A. 1955. Morphologie als Homologienforschung. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges., Zool. Anz., Suppl.* 18: 159-183.
- Richmond, B. G. & Strait, D. S. 2001. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. - *Nature* 404: 382-385.
- Rokas, A.; Krüger, D. & Carroll, S. B. 2005. Animal evolution and the molecular signature of radiations compressed in time. - *Science* 310: 1933-1938.
- Rokas, A.; Williams, B. L.; King, N. & Carroll, S. B. 2003. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. - *Nature* 425: 798-804.
- Sato, A.; O'Huigin, C.; Figueroa, F.; Grant, B. R.; Grant, B. R.; Tichy, H. & Klein, J. 1999. Phylogeny of Darwin's finches as revealed by mtDNA sequences. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5101-5106.
- Schmidt-Rhaesa, A. 2004. Ecdysozoa versus Articulata. In: S. Richter & W. Sudhaus (Hrsg.): *Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa.* - *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* 43: 35-49.
- Scholtz, G. 2002. The Articulata hypothesis - or what is a segment? - *Organisms, Diversity & Evolution* 2: 197-215.
- Seibold, I. & Helbig, A. J. 1995. Zur systematischen Stellung des Fischadlers *Pandion haliaetus* nach mitochondrialen DNA-Sequenzen. - *Vogelwelt* 116: 209-217.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1987. Avian phylogeny reconstructed from comparisons of the genetic material, DNA. - In: Patterson, C. (ed.): *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge University Press, Cambridge etc., p. 95-121.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution.* - 976 pp. New Haven & London (Yale Univers. Press)
- Stackebrandt, E. 1999. Phylogenetische und molekular-ökologische Untersuchungen von Prokaryonten und der polyphasische Ansatz zu deren Klassifizierung. - In: M. Schmitt (Hrsg.): *Phylogenetik und Moleküle.* Edition Archaea, Gelsenkirchen-Schwelm, S. 31-64.
- Starck, D. 1965. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Gegenbaur bis heute. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* S. 51-67.
- Sudhaus, W. 2001. Menschenahne mit Knöchelgang. - *Naturw. Rdsch.* 54: 541-542.
- Sudhaus, W. & Rehfeld, K. 1992. *Einführung in die Phylogenetik und Systematik.* - 241 pp., Stuttgart etc. (G. Fischer)
- Wägele, J. W. 2000. *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik.* - 315 pp., München (F. Pfeil)
- Wahlert, G. von 2002: *An outline of an explanatory life history.* - *Bonner zool. Monogr.* 50: 169-210.
- Wingstrand, K. G. 1972: Comparative spermatology of a pentastomid, *Raillietiella hemidactyli*, and a branchiuran crustacean, *Argulus foliaceus*, with a discussion of pentastomid relationships. - *Kongl. Danske Vidensk. Selskab. Biolog. Skr.* 19: 1-72.

The architecture of the nervous system provides important characters for phylogenetic reconstructions: Examples from the Arthropoda

Steffen Harzsch

Max-Planck-Institute for Chemical Ecology, Department of Evolutionary Neuroethology, Beutenberg Campus, Hans-Knöll-Straße 8, D-07745 Jena, Germany, e-mail Sharzsch@ice.mpg.de, Phone: +49 3641 57 1406, Fax: +49 3641 57 1002

Abstract

Structure and development of the nervous system contribute important arguments to the revived debate on arthropod relationships ("neurophylogeny"). The current paper explores why, compared to many other organ systems or external features, the nervous system provides such a wealth of valuable characters that can be used for phylogenetic inferences. The nervous system displays a high degree of conservatism that makes it most suitable for a certain range of phylogenetic analyses such as determining the relationship of the major arthropod taxa. This contribution gives examples for morphological, biochemical, molecular, physiological and developmental aspects that were analysed to homologize identified neurons and more complex neuronal structures such as compartments of the brain or the ommatidia in the retina. The neurocharacters discussed here are in great conflict with the traditional phylogenetic relationships within the Arthropoda (Tracheata hypothesis) but instead support those molecular and morphological studies that argue in favour of a close relationship of Crustacea and Hexapoda (Tetraconata hypothesis). The present report indicates that it is essential at this point to re-examine the traditional morphological characters with regard to the new phylogenetic relationships suggested by the molecular data and nervous-system architecture in order to explore why the traditional morphological and recent molecular hypotheses on arthropod relationships are in such a great conflict.

Kurzfassung

Der Beitrag des Merkmalskomplex' Nervensystem für die phylogenetische Rekonstruktion: Beispiel Arthropoda

In der nach wie vor lebhaften Debatte um die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Arthropoda tragen Merkmale aus dem Komplex "Nervensystem" in den letzten Jahren viele neue Argumente bei. Für die Verknüpfung von Neuroanatomie und Phylogenie wurde jüngst der Begriff „Neurophylogenie“ geprägt. Im vorliegenden Beitrag wird versucht, diejenigen Charakteristika herauszuarbeiten, die das Nervensystem gegenüber anderen Organsystemen als besonders geeignete Quelle für neue Merkmale in der Arthropodenphylogenie erscheinen lassen. So scheint die Struktur des Zentralnervensystems in vielen Aspekten sehr konservativ zu sein, was insbesondere eine Betrachtung der Großgruppenphylogenie ermöglicht. Im Beitrag werden Beispiele für morphologische, biochemische, molekulare, physiologische und entwicklungsbiologische Charakteristika der neuronalen Strukturen gegeben, die genutzt werden können, um z. B. einzelne Neurone individuell zu identifizieren oder komplexere Strukturen wie z.B. Funktionseinheiten im Gehirn oder die Ommatidien im Komplexauge zu beschreiben und Homologiehypothesen herauszuarbeiten. Als besonders vielversprechende Themenkomplexe erweisen sich dabei bisher individuell identifizierte Neurone in den Bauchmarksganglien wie z.B. Motoneurone, Aspekte der Neurogenese im Bauchmark, Struktur und Entwicklung der Komplexaugen, Struktur der optischen Neuropile, des Zentralkomplex und des zentralen olfaktorischen Pfades. Die meisten der hier diskutierten neuronalen Merkmale stehen im Konflikt zur Tracheata-Hypothese und favorisieren an Stelle dieser die Tetraconata-Hypothese, nach der nur die Hexapoda und nicht Hexapoda + Myriapoda engstens mit den Crustacea verwandt sind. Mehrere der neuronalen Merkmale deuten auf eine Innengruppen Stellung der Hexapoda innerhalb der Crustacea hin, ähnlich, wie sie von den jüngsten molekularen Untersuchungen vorgeschlagen wird. Dieser Beitrag möchte dazu anregen, intensiv weitere morphologische Untersuchungen an anderen Organsystemen durchzuführen, um zu erkunden, warum die meisten traditionellen, Morphologie-basierten Hypothesen zu den phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Arthropoda in so krassem Widerspruch zu den jüngeren molekularen Untersuchungen stehen.

1. Introduction: criteria to compare the architecture of arthropod neurons

The Swedish neuroanatomist Bertil Hanström (1928) and his teacher Nils Holmgren (1916) were among the first authors to explore the relevance of brain architecture in understanding arthropod phylogeny. To my knowledge it was Dorothy Paul (1989,1990), a neurobiologist from the University of Victoria/Canada who brought together the topics "nervous system" and "phylogeny" to coin the term "neural phylogeny" which was analysed by a "neurophylogenist". Structure and development of the nervous system more than before contribute important arguments to the revived debate on arthropod relationships (reviews e. g. Arbas et al. 1991, Breidbach 1995, Kutsch and Breidbach 1995, Strausfeld et al. 1995, Wegerhoff and Breidbach 1995, Whittington 1996, Nilsson and Osorio 1997, Whittington and Bacon 1997, Strausfeld 1998, Strausfeld et al. 1998, Strausfeld and Hildebrand 1999, Paulus 2000, Dohle 2001, Harzsch 2001a, Richter 2002a, Harzsch 2003a, 2004a) so that arthropod "neurophylogeny" is now a well-established and active discipline (e.g.: Harzsch 2002a, 2003b, Fahrbach 2004, Loesel 2005, Harzsch et al. 2005a, Strausfeld 2005, Harzsch 2006). Many of the recent studies in this field rely on the foundations laid out by the remarkable paper by Wolfgang Kutsch and Olaf Breidbach (1994: Homologous structures in the nervous system of Arthropoda. *Adv. Insect. Physiol.* 24: 1-113) which is a milestone in the systematic comparison of

neuronal characters for analysing arthropod relationship. Within the Mandibulata, the concept of "individually identified neurons" has been established mainly by the analysis of the hexapod nervous system. In Hexapoda but also in Crustacea, neurons can be treated as individuals, which can be recognised from animal to animal of one species or even in the animals of different species (Burrows 1996). Kutsch and Breidbach (1994) have presented a catalogue of features that can be used to examine cellular characteristics of individually identifiable neurons in order to explore whether they are homologous between different arthropod taxa. Concerning neuronal structures, these authors distinguish between interspecific homology (comparison of neurons between the animals of different species) and serial homology (repetitive, equivalent neurons in the different segmental ganglia of the animals of one species). The catalogue of features set up by Kutsch and Breidbach (1994) includes:

- Morphological criteria: the position of the neuronal somata in relation to other structures within the ganglion such as fibre tracts, commissures, connectives, nerve roots.
- The number and course of the neurites with respect to the ganglionic framework.
- The size of the neuronal somata.
- The target organs that certain neurons innervate.
- Physiological criteria: such as the characterization of a neuron as inhibitory or excitatory, or as spiking versus

Table 1. Putative homologous neurons in the ventral nerve cord of Decapoda and Hexapoda that were identified individually. The homology of these cells within other Arthropoda is unclear in most cases.

Hexapoda	Decapoda	Comment	Sources
vMP2	D/K	early differentiating neuron	A (see below)
aCC	E	early diff. motoneuron & even skipped	A (see below)
pCC	M	early diff. motoneuron & even skipped	A (see below)
U/CQ	E'	early diff. motoneuron & even skipped	A (see below)
RP2	C	early diff. motoneuron & even skipped	A (see below)
MP4	S	unpaired motoneuron	Wh. et al. (1993), Geberding & S. (2001)
MP1	MP1	midline progeny	Gerberding & Scholtz (2001)
EL	EL	even skipped-immunoreactive	Duman-Scheel & Patel (1999)
AUN	AUN	even skipped-immunoreactive	Duman-Scheel & Patel (1999)
LE	LE	engrailed-immunoreactive	Duman-Scheel & Patel (1999)
Eca, p	Eca, p	engrailed-immunoreactive	Duman-Scheel & Patel (1999)
IC	IC	engrailed-immunoreactive	Du.-S. & P. (1999), Harzsch (2003b)
ASC	ASC	serotonin-immunoreactive	Harzsch & Wa. (2000), Harzsch (2003b)
PSC	PSC	serotonin-immunoreactive	Harzsch & Wa. (2000), Harzsch (2003b)
type 2	type 2	crustacean cardioactive peptide-immunoreactive	Dirksen et al. (1998)
CI1	CI	inhibitory motoneuron, GABAergic	Wiens & Wolf (1993),
CI2	SI	inhibitory motoneuron, GABAergic	see also Wolf & Harzsch (2002b)
CI3	OI	inhibitory motoneuron, GABAergic	Wiens & Wolf (1993)

Sources A = Thomas et al. (1988), Whittington et al. (1993), Duman-Scheel & Patel (1999); reviews Whittington (1995, 1996), Whittington & Bacon (1997)

non-spiking.

- Biochemical criteria: expression of specific neurotransmitters or neuron-specific markers.
- Molecular criteria: gene expression patterns, the expression of neurotransmitter receptors.
- Developmental criteria: the common ontogenetic origin of neurons from precursor cells through equivalent developmental programmes of gene expression and cell to cell interactions.

A general aspect of nerve cells is the expression of certain neurotransmitters, receptors, and other specific

molecular and biochemical markers. Although the cells in other tissues are characterized by similar biochemical or molecular factors, it is the nervous system in which these features today have been explored in greatest depth to identify cells individually. In the developing brain of the fruit fly *Drosophila melanogaster* for example each of the neuronal stem cells - the neuroblasts - is uniquely identifiable by the expression of a specific combination of several molecular markers (Fig. 1; reviews Urbach and Technau 2003, 2004). Another feature that distinguishes neurons from the cells in other tissues is their neurites, axons and dendrites that link the neurons to other areas of the nervous system (interneurons) or to target organs

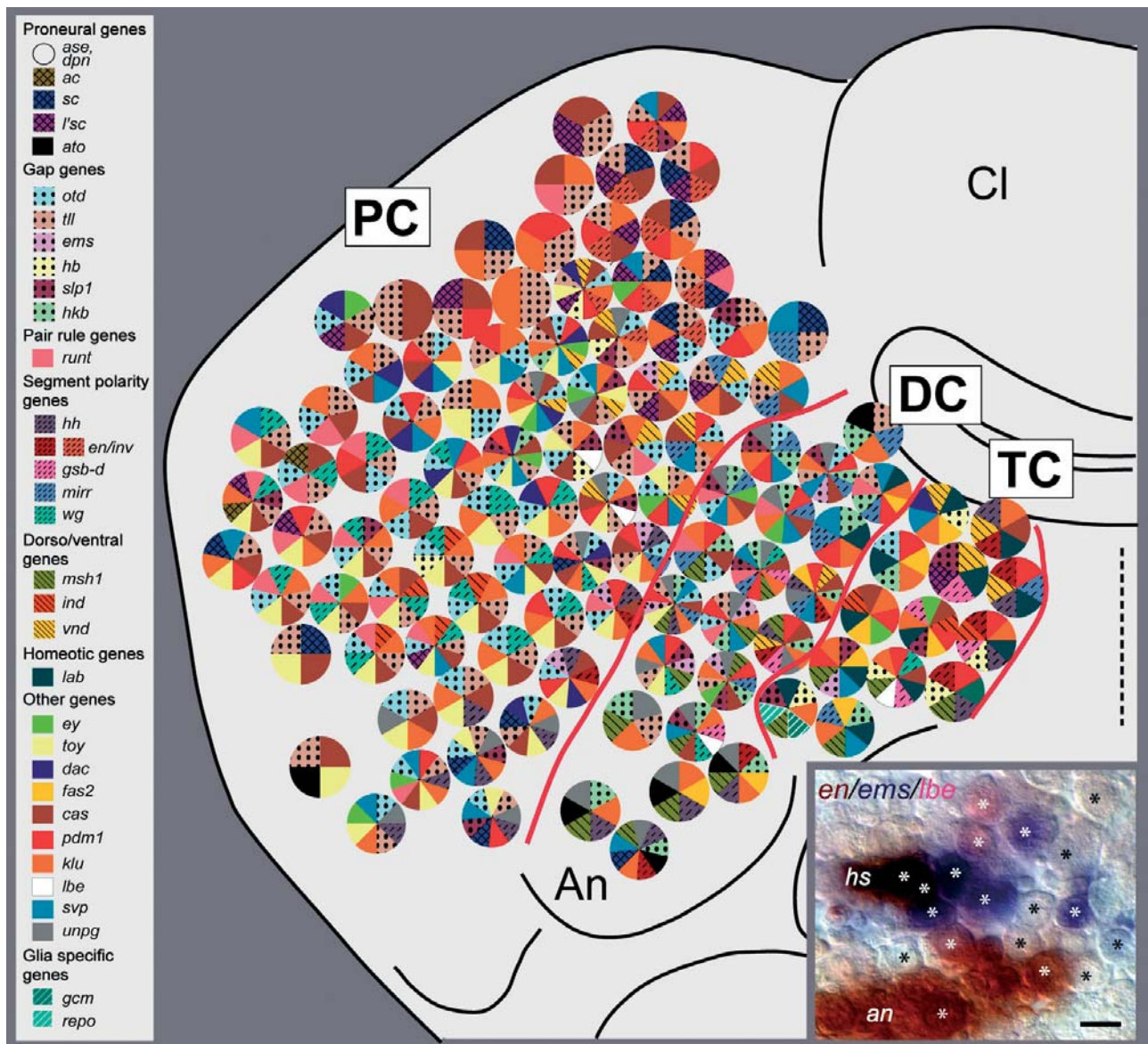


Fig. 1. Molecular markers expressed in identified brain neuroblasts (NB) of the fruit fly *Drosophila melanogaster* (reprinted from Urbach and Technau 2003, with permission). Semi-schematic presentation of the entire population of (about 100) NBs at about 35% of embryonic development (late stage 11). NBs are depicted as equal-sized circles at positions roughly corresponding to their positions in situ. More than 30 genes (as listed on the left) have been found to be specifically expressed in subsets of brain NBs. Note that each brain NB reveals an individual combination of marker gene expression, which allows addressing each NB uniquely. Red lines indicate the segmental boundaries between the trito- (TC), deuto- (DC), and protocerebrum (PC), the stippled line the ventral midline. The inset displays the central part of the procephalic NB pattern (encompassing the engrailed head spot (hs), engrailed antenna stripe (an), and surrounding NBs of a flat preparation, which was triple stained against Engrailed (en, brown), the gap gene empty spiracle (ems, blue) and the homeobox gene ladybird early (lbe, light pink). Note that the black-labeled NBs coexpress en and ems. White asterisks mark immunopositive, black asterisks immunonegative NBs in focus. An, CI, antenna, clypeolabral appendage, respectively. Scale bar inset: 10 μ m.

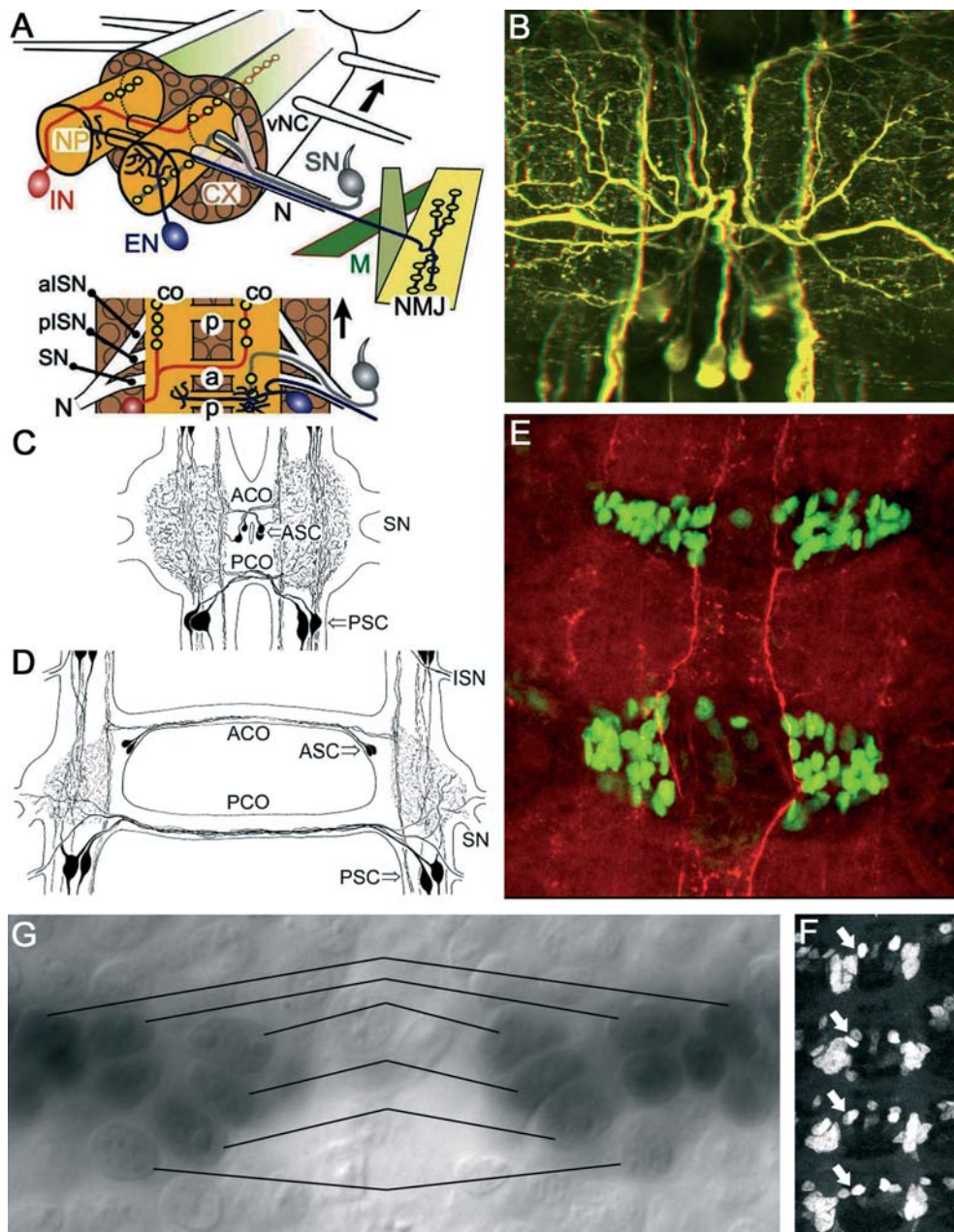


Fig. 2 A. The three-dimensional architecture of the ganglia in the ventral nerve cord provides a wealth of various landmarks for morphological descriptions of neurons. The images show a portion of the larval ventral nerve cord of the fruitfly *Drosophila melanogaster* viewed from a posterior dorsolateral position and cut off at the posterior end (reprinted from Landgraf et al. 2003, with permission). The peripheral cell body layer (cell cortex CX, brown) surrounds a region where axons and dendrites intermingle, the neuropil (NP, orange). Interneurons (IN, red) and efferent neurons (EN, blue) project from the cortex into the neuropil where they form arborisations and synapses (yellow dots); efferent neurons project from the neuropil through segmentally repeated nerves (N) into the periphery where motoneurons form neuromuscular junctions (NMJ) on their target muscles (M). Afferent sensory neurons (SN, gray) project from the periphery into the neuropil where they form synapses. The lower image shows a horizontal view of the same nerve cord showing subdivision of the neuropil into longitudinal connectives (co) and anterior (a) and posterior (p) commissures traversing the midline in each segment. The main paths into the segmental nerve (N) are the anterior (aISN) and posterior (pISN) root of the intersegmental nerve and the root of the segmental nerve (SN). **B.** Three histaminergic midline neurons in a thoracic ganglion of the marbled crayfish as examples for the concept of individually identifiable neurons (Harzsch, unpublished). Color-coded three dimensional image taken with a confocal laser-scan microscope, use red-green glasses to view. Note the bilateral symmetry of the main branches of the unpaired cell. **C, D.** Semi-schematic drawings of the serotonin-immunoreactive system in the thoracic ganglia of two branchiopod crustaceans, *Triops cancriformis* (C), and *Leptostheria dahalacensis* (D; reprinted from Harzsch and Waloszek 2000, with permission). The anterior (ASC) and posterior (PSC) pairs of serotonergic neurons can be homologized based on morphological criteria (see text for further details). Abbreviations: ACO - anterior commissure, ISN - intersegmental nerve root, PCO - posterior commissure, SN - segmental nerve root. **E.** Segmentally iterated clusters of engrailed expressing cells (green) in the embryonic ventral nerve cord of the American lobster *Homarus americanus* (modified from Harzsch 2002). Double-labeling with an antiserum against serotonin (red) to show the relation of engrailed cells and the ganglionic neuropil as well as longitudinal serotonergic fibers in the connectives. **F.** Engrailed expressing cells in the embryonic ventral nerve cord of the marbled crayfish (Vilpoux and Harzsch, unpublished). Arrows identify the pair of IC neurons (compare table 1). **G.** Engrailed expressing cells (putative neuronal stem cells) in the early embryonic ventral nerve cord of the marbled crayfish (Vilpoux and Harzsch, unpublished). Note the bilateral symmetry of the individually identifiable cells.

in the periphery (motoneurons; Fig. 2A). The complex layout of the neurites adds a broad range of characters that can be used for comparisons of neuronal morphology (Fig. 2B-D). The ventral nerve cord of arthropods is composed of segmentally repeated units, the ganglia. The neurons are embedded within the three-dimensional architecture of the ganglia and are located in a certain spatial relationship to a wealth of various landmarks such as the double commissures, the connectives, and the nerve roots (Fig. 2A; Landgraf et al. 2003). Based on a combination of physiological, biochemical, molecular and morphological features a number of neurons have been identified in the ventral nerve cord that were suggested to be homologous between different hexapod species (Kutsch and Breidbach 1994, Kutsch and Heckmann 1995) or between decapod crustaceans and hexapods (Table 1; review Harzsch 2003a). From their analysis of the nervous systems of various arthropods Kutsch and Breidbach (1994) gained the insight that compared to other organ system the design of the central nervous system shows a high degree of evolutionary conservation. They note: "In the periphery, position of sense organs, cuticle formation and even muscles can vary. This notion is true not only for successive segments along the body axis but also when comparing different individuals, at the level of the same segment. During evolution, the central nervous system altogether appears to be very stable, conservative, while the periphery is more variable." This conservatism makes the central nervous system more suitable for analysing aspects of deep arthropod phylogeny than many other organ systems or external features of the organisms which may have been exposed to selective evolutionary pressures more directly. The current paper will give examples in which the comparison of identified neurons was used in phylogenetic analyses. It also sets out to summarize the roles that composite, more complex structures of the nervous system such as compartments of the brain or the ommatidia in the retina play in the field of neurophylogeny. Finally, the impact of the developmental criterion for exploring homology will be discussed.

2. Molecular and biochemical identification of neurons

The neuronal expression of the segment polarity gene *engrailed* which is believed to play an important role in defining specific identities of developing neurons was studied immunohistochemically in crustacean embryos (Fig. 2E-G) and the pattern compared to insects (Patel et al. 1989, Condrón et al. 1994, Scholtz 1995a, b, Harzsch et al. 1998, Duman-Scheel and Patel 1999, Abzhanov and Kaufman 2000, Harzsch 2003b; reviews Dohle and Scholtz 1997, Scholtz 1997, Dohle et al. 2004). *Engrailed* expression is present in the neuronal somata but not in the neurites so that only the position of the somata within the ganglionic framework can be used as a morphological criterion for identifying the neurons in addition to the expression of the molecular marker. Double labelling of *engrailed* together with other substances such as the neurotransmitter serotonin can be used to highlight spe-

cific landmarks in the ganglia (Fig. 2E). In an examination of *engrailed*-expressing neurons in four representatives of the Malacostraca (Duman-Scheel and Patel 1999, Harzsch 2003b), a pair of neurons was identified (arrows in Fig. 2F) that is homologous to the IC neurons which are present e.g. in grasshoppers (Condrón et al. 1994). Duman-Scheel and Patel (1999) also proposed a homology of malacostracan and insect *engrailed*-positive LE and EC neurons (compare Table 1).

The biochemical identification of neurons in the ventral nerve cord by immunohistochemistry against neuropeptides (Agricola and Bräunig 1995, Dirksen 1998, Bräunig and Pflüger 2001, Pflüger and Stevenson 2005) and other neurotransmitters does not only provide data on the arrangement of the somata but also a wealth of morphological information on the complex architectural features of the neurites (Fig. 2B). In this case a combination of several characters can be used to homologize neurons between different taxa: the expression of specific molecules, the position of the soma, the layout of the dendrite and axon. In a series of reports, Harzsch and Waloszek have recently examined serotonin-immunoreactive neurons in the ventral nerve cord of a broad variety of different Euarthropoda against a phylogenetic background (Harzsch and Waloszek 2000, Harzsch 2003b, Harzsch 2004b; reviews Harzsch et al. 2005a, Harzsch 2006). Based on the catalogue of features by Kutsch and Breidbach (1994) these authors suggested (Harzsch and Waloszek 2000) that for example the serotonergic neurons in the three crustaceans *Leptostheria dahalacahensis*, *Triops cancriformis*, and *Artemia salina* (compare Fig. 2C, D) are homologous for the following reasons:

- The fact that these neurons synthesize serotonin identifies them individually and distinguishes them from the several hundreds of other neurons within the ganglia (biochemical criterion).
- The number of labelled somata within one hemiganglion is constant (four cells) and they are grouped in characteristic anterior and posterior pairs.
- Although there is some variation in the absolute position of the serotonergic somata within the ganglia their location relative to the ganglionic framework and landmarks such as the commissures and connectives is similar. Furthermore, the anterior cell pairs are always located in the anterior half of the ganglion while the posterior pairs are situated in the posterior half.
- All cells have a characteristic projection pattern of their neurites and send fibres ipsilaterally and contralaterally. The contralateral neurites of the anterior serotonergic neurons are always associated with the anterior commissure of the same ganglion and the posterior cells are always associated with the posterior commissure.

Based on comparative studies in which the information on more than a dozen of species was included these authors (Harzsch and Waloszek 2000, Harzsch 2003b) proposed that the ground pattern of serotonergic neurons in the crustacean ventral nerve cord displays the following characteristics:

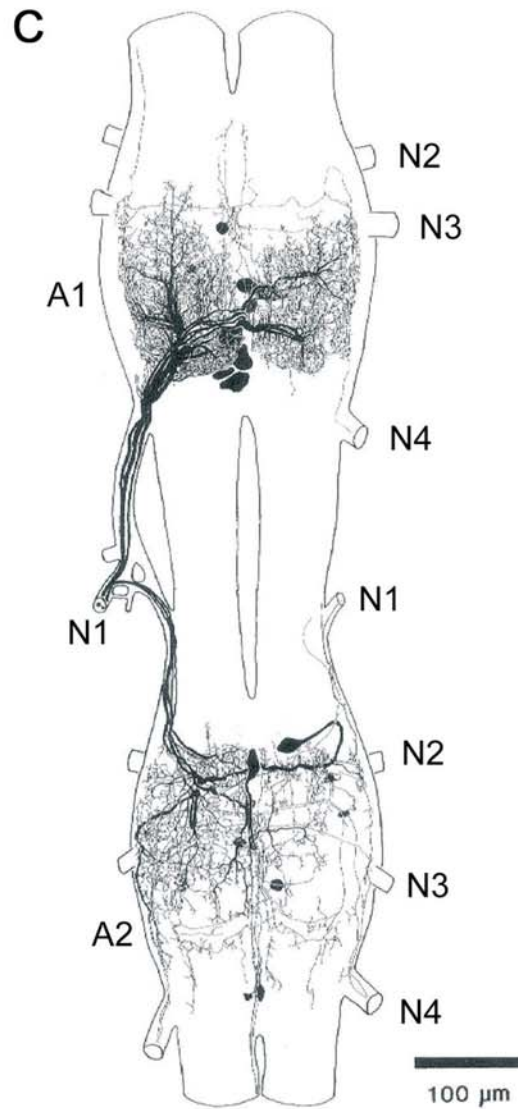
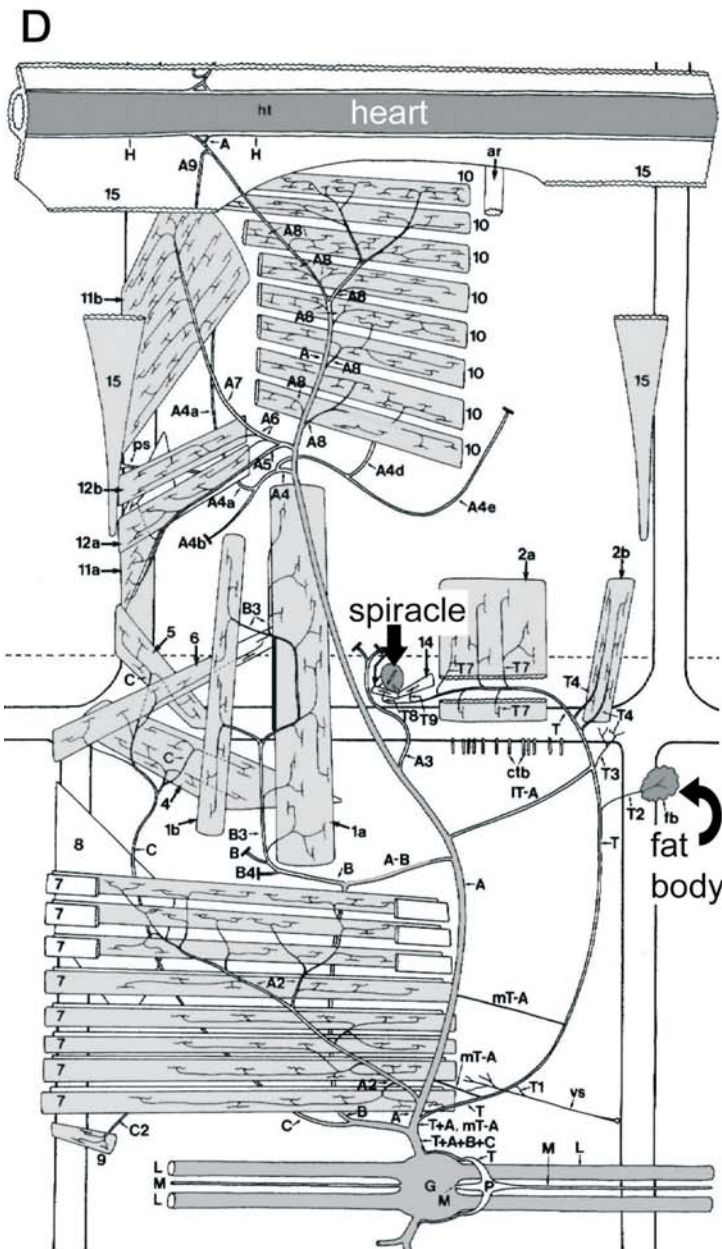
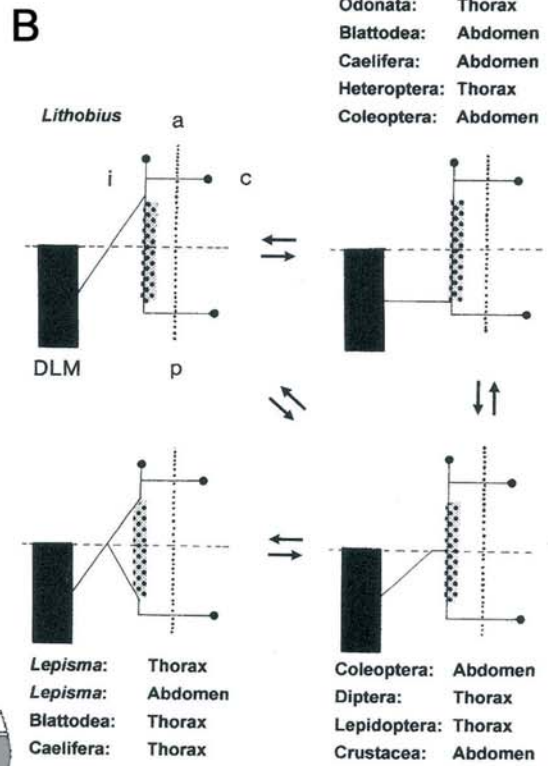
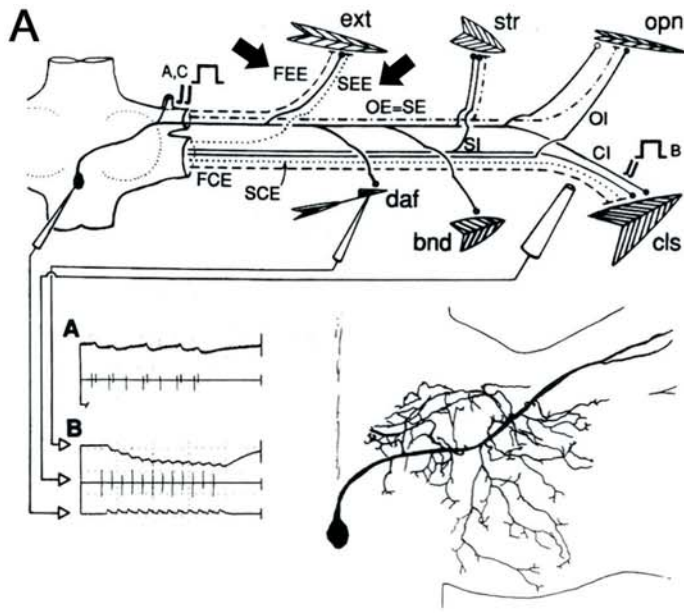


Fig. 3 A. Identification and central structure of a common inhibitory motoneuron (CI) to the right cheliped of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (reprinted from Wiens and Wolf 1993, with permission). The upper part of the figure shows the general relationships of the axons, nerves, nerve roots, and muscles. Recording and stimulation sites, and the arrangement of simultaneously recorded traces are also indicated. Muscles - ext, extensor, daf - distal accessory flexor, str - stretcher, bnd - bender, opn - opener, cls - closer. Axons: FCE, SCE - fast and slow closer excitators, FEE, SEE - fast and slow extensor excitators (labeled by arrows; note that these two axons exit the ganglion separately through the anterior and posterior nerve roots; see text for further details), OE-SE - shared opener-stretcher excitator. Recording trace A: Intracellular recording from a distal accessory flexor muscle fiber (top trace) and extracellular recording from an axon in the closer nerve (second trace) upon stimulation of the anterior root with stimulus voltage just at the threshold for CI's intermittent activation (for further details see Wiens and Wolf 1993). Recording trace B: As A, except that the stimulation was above threshold and delivered to the closer nerve. An intracellular recording (third trace) from the putative CI soma has been added, showing antidromic attenuated spikes associated 1:1 with axon spikes and IJPs. The traces shown represent an average over three responses. Furthermore, a camera lucida drawing of the dye-injected CI soma identified in this experiment is shown. **B.** Schematic representation of the innervation pattern (neural sets and nerve branches) of the dorsal longitudinal muscles (DLMs) in different Euarthropoda (for details see text; reprinted with permission from Heckmann and Kutsch 1995). Arrows mark the possibility of nerve pattern change resulting from a single transformation step. In the same animal different patterns may be realized, see e.g. the Caelifera: thorax versus abdomen. Abbreviations and legend: i - ipsi-lateral hemiganglion, c - contralateral hemiganglion, dotted line - indication of ganglionic midline, dashed line - indication of segmental border, dotted area - ipsi lateral connective, a - anterior ganglion, p - posterior ganglion, DLM - dorsal longitudinal muscles. **C.** Drawings (dorsal view) of the neural set supplying all dorsal longitudinal muscles (DLM) of the second abdominal segment of *Lithobius saccharina* (Chilopoda; for details see text; reprinted with permission from Heckmann and Kutsch 1995). Abbreviations: A 1, A 2 first and second abdominal ganglia, N1-4 - lateral nerve roots. **D.** Muscles and nerves of abdominal segment VI of *Sphodromantis viridis* (Hexapoda, Mantodea; reprinted from Klass 1999, with permission). Internal view of the left half of the segment, anterior is to the right. Areas from below to above: ventral midline with nerve cord (G - ganglion, L - connectives, M - median nerve), coxosternum (st), pleural membrane (pm), paratergite (plg; broken line = border to tergite) with spiracle (sp), tergite (tg), dorsal midline with heart (ht). For explanation of the other abbreviations see Klass (1999).

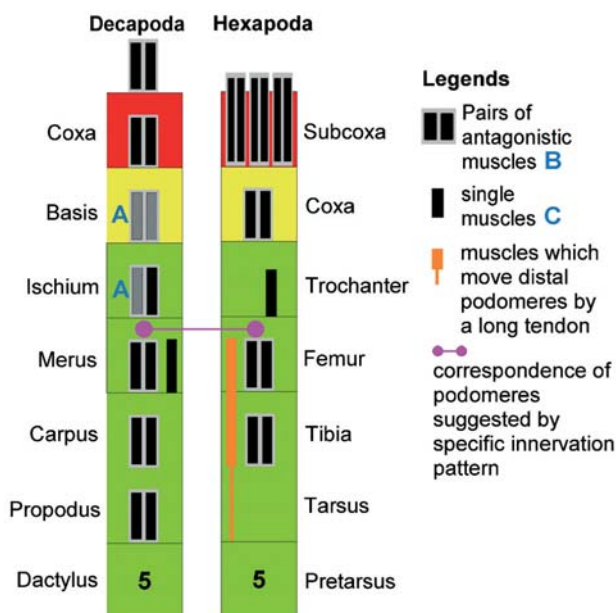


Fig. 4. Schematic representation of the muscle arrangement in the endopodites of Hexapoda and decapod Crustacea and an alternative hypothesis on the alignment of their limbs based on the correspondence of merus and femur as suggested by a specific innervation pattern (according to Wiens and Wolf 1993; figure modified from Wolf and Harzsch 2002a). Annotations (blue letters): A - muscles in grey are present in embryos of the American lobster *Homarus americanus* (Harzsch and Kreissl, unpublished results) but are abandoned during subsequent development. B - symbol represents pairs of single muscles, or pairs of groups of muscles, which act antagonistically (e.g. Evoy and Ayers 1982, Govind and Atwood 1982, Govind 1995); C - symbol represents single muscles or groups of muscles without antagonistic counterpart.

- The crustacean stem species did possess serotonergic neurons in every ganglion of the ventral nerve cord.
- There was a maximum of four serotonergic neurons per hemiganglion.
- When there were two or more cells these were grouped in characteristic anterior and/or posterior pairs
- At least some of the serotonin-immunoreactive neurons had contralaterally projecting neurites that travel via the commissure closest to the soma.

These data were then compared to representatives of the Hexapoda, Myriapoda and Chelicerata to gain a broader insight into the architecture of serotonergic neurons in Euarthropoda and to extract information on arthropod phylogeny (Harzsch 2004b; compare table 1). This comparison suggested the presence of homologous pairs of serotonergic neurons in the ventral nerve cord ganglia of Hexapoda and Crustacea whereas Myriapoda and Chelicerata displayed diverging patterns of this cell type. The impact of this study on our understanding of arthropod relationships is elaborated in the phylogenetic analysis at the end of this contribution.

3. Motoneurons

The axons of efferent neurons target peripheral organs which are located outside of the central nervous system such as glands, the gut, muscles or the fat body (Fig. 2A, 3A, D). A subpopulation of the efferent neurons are motoneurons that innervate the musculature e.g. of the body wall, the appendages, the heart or the spiracles. In Hexapoda and malacostracan Crustacea, each walking leg is supplied by a set of exactly three inhibitory motoneurons in addition to its excitatory innervation. Wiens and Wolf (1993) have shown that the inhibitory limb innervation in a crayfish displays striking similarities to that in Hexapoda down to the level of single identified cells. The sets

of inhibitors in these taxa share a number of morphological, physiological and biochemical characteristics which suggest homology (Fig. 3A; compare table 1):

- These neurons use gamma-aminobutyric acid (GABA) as their neurotransmitter.
- Physiological activity of the inhibitors induces a depolarization in the muscles that they target.
- The number of inhibitory leg motoneurons within one hemiganglion is constant (three cells).
- The somata share corresponding positions within the ganglionic framework.
- Their axons show a specific pattern of leaving the ganglia via the anterior or posterior nerve roots.

Information on inhibitory leg motoneurons so far is only available for malacostracan Crustacea but not for the other crustacean taxa. Nevertheless, apart from Hexapoda, the inhibitors have also been studied in a representative of the Myriapoda (Harzsch et al. 2005a) and the Chelicerata (Wolf and Harzsch 2002a, b). The available information indicates that the closest similarities exist between the inhibitory leg motoneurons of Malacostraca and Hexapoda. Although these comparisons so far are only of a limited phylogenetic value they may nevertheless serve as a sound basis to explore this topic in more depth and in a wider range of taxa.

The innervation pattern of particular excitatory motoneurons in crayfish and locusts provides new insights into the alignment of malacostracan crustacean and insect trunk limbs (Wiens and Wolf 1993, see also discussion in Wolf and Harzsch 2002a). Wiens and Wolf (1993) reported that the extensor muscles within the second podomeres of the endopodites (femur in locusts, merus in crayfish; Fig. 3A, 4) share an intriguing innervation pattern in that, in both animals, the two excitatory motoneurons (FEE, SEE; arrows in Fig. 3A) which target the extensor muscles exit the ganglion separately through the anterior and posterior nerve roots. This is in stark contrast to the excitatory innervation of all other podomeres, the excitors of which exit the ganglion via the same nerve root (Fig. 3A; Wiens and Wolf 1993). This pattern therefore suggests a homology of the extensor muscles located within the second podomeres of insect and malacostracan limbs (merus and femur; Fig. 4). The segmentation of ancestral insect trunk limbs has been the subject of a long debate (review in Bitsch 2001). Kristensen (1997), Willmann (1997) and Bitsch (2001) suggested the subcoxa, the coxa, and five podomeres (endopodite) to represent the insect ground pattern. Two major lines of argument have been proposed to align insect and malacostracan trunk limbs. Traditionally, the insect coxa has been homologised with the malacostracan coxa. This approach made it necessary to introduce a double trochanter in the insect limb (thereby increasing the number of podomeres to six) to make it match with malacostracan trunk limbs. However, recent accounts on this topic refute the existence of a double trochanter (Kristensen 1997, Willmann 1997, Bitsch 2001). Instead, Bitsch (2001) reviewed evidence that the insect

coxa (trunk limbs) must be homologised with the malacostracan basis and that the insect subcoxa corresponds to the malacostracan coxa. The morphological evidence and compelling developmental data for the existence of a podomere proximal to the coxa (the subcoxa) in adult insects was recently summarized by Deuve (2001). The innervation pattern of excitatory motoneurons supports such a close correspondence of limb segmentation in Malacostraca and Hexapoda (Fig. 4; Wiens and Wolf 1993, Wolf and Harzsch 2002a).

In addition to the leg motoneurons, comparative information is available on another class of motoneurons by the study of Heckmann and Kutsch (1995) who have explored the motor innervation of some body wall muscles, the dorsal longitudinal muscles (DLM) in *Lithobius forficatus* (Myriapoda, Chilopoda) and compared it to that in Hexapoda (Fig. 3B, C). Their study indicated that the set of motoneurons that innervate the DLM of one segment is split into two groups the somata of which are arranged in two adjacent neuromeres. Heckmann and Kutsch (1995) suggest this to be a plesiomorphic character of the Mandibulata. Considering detailed morphological characteristics several of the DLM motoneurons can be homologized across the Hexapoda. Also, the number of motoneurons that supply the dorsal longitudinal muscles in *L. forficatus* is close to that in Hexapoda and the neurons seem to be individually identifiable. However, the authors point out that their morphology is dissimilar to that of any of the known hexapod motoneurons and argue against a homology of hexapodan and chilopodan longitudinal muscle motoneurons. The same seems to apply to the motoneurons associated with the intersegmental dorso-ventral musculature which these authors have also analysed (Heckmann and Kutsch 1995). Apart from the architecture of the motoneurons the pattern by which the motoneuron axons that target the DLM exit the ganglia is also different between Hexapoda and *L. forficatus* whereas malacostracan crustaceans once again share considerable similarities with the Hexapoda. Similar to the inhibitory leg motoneurons, more detailed analyses of longitudinal muscle motoneuron architecture in a wider range of taxa will be necessary to fully exploit the neurophylogenetic potential of these structures. Klass (1999) has provided a thorough analysis of the musculature and nerve topography of abdominal segments III-VI of *Periplaneta americana* (Hexapoda, Blattaria) and *Sphodromantis viridis* (Hexapoda, Mantodea) and compared the pattern in these two species with information on other Neoptera (Fig. 3D). He points out the usefulness of the neuromuscular system as a character in phylogenetic analysis of the Dictyoptera. In conclusion, it appears that not only the architecture of single motoneurons but also the arrangement of muscles and the nerve topography can develop into extremely valuable character sets in the debate on arthropod phylogeny (compare Fanenbruck 2003).

4. The developmental criterion in neurophylogeny

In the field of neurophylogeny, developmental aspects such as the proliferation of neuronal stem cells (reviews Harzsch 2003a, Stollewerk et al. 2003, Whittington 2004, Harzsch et al. 2005, Stollewerk and Simpson 2005, Harzsch 2006, Stollewerk and Chipman 2006) and early axogenesis (Whittington 1996, Whittington and Bacon 1997, Gerberding and Scholtz 1999, 2001, Vilpoux et al. 2006) are important topics and have been explored against a phylogenetic background. Several recent reports on neurogenesis in less-well studied arthropod taxa now make it possible to compare these aspects across the Arthropoda in order to get an idea of the evolution of neurogenic mechanisms in this group. These include studies on Onychophora (Eriksson et al. 2003, Whittington 2006), Arachnida (Stollewerk et al. 2001, 2003, Stollewerk 2002, 2004), Xiphosura (Mittmann 2002), representatives of the Myriapoda (Whittington et al. 1991, Dove and Stollewerk 2003, Kadner and Stollewerk 2004, Chipman and Stollewerk 2006), and Crustacea (Gerberding 1997, Harzsch 2001b). Because this field has been extensively reviewed in recent years (Harzsch 2002a, 2003a, Stollewerk 2003, Dohle et al. 2004, Whittington 2004, Harzsch et al. 2005, Stollewerk and Simpson 2005, Harzsch 2006, Stollewerk and Chipman 2006, Whittington 2006) it will not be touched here.

As laid out above, Kutsch and Breidbach (1994) have suggested a developmental criterion for comparing neurons in order to test a homology hypothesis: "The common ontogenetic origin of neurons from precursor cells through equivalent developmental programmes of gene expression and cell to cell interactions". As we have seen, there are many examples for homologous neurons in the ventral ganglia of Malacostraca and Hexapoda but we cannot be sure yet if these cells evolved through homologous or non-homologous pathways or pathways the homology of which we cannot recognize at present due to the limited resolution achieved by our methods (see discussion in Scholtz 2001, Harzsch 2003a, Whittington 2004, Harzsch et al. 2005a, Harzsch 2006). There is no doubt that the common ontogenetic origin of any structure is a strong argument in favour of a homology hypothesis (but see Scholtz 2005 for a critical discussion of the developmental homology criterion). Yet, the question that arises is if corresponding developmental pathways are a condition to suggest homology for neurons or brain structures with a similar architecture and biochemical profile.

It is now well established that during arthropod development identical and most likely homologous structures can emerge although the initiating steps or the mode of generation of these structures are different (Scholtz 2005). In Insecta, the first steps of development are fairly dissimilar between taxa with a short, intermediate or long germ band (Patel 1994, Tautz et al. 1994). Nevertheless, ontogeny then channels into a highly stereotyped stage when the full segmental pattern becomes morphologically visible. In general, even in closely related arthropod groups, the molecular pathways that underlie segment formation show significant differences in addition to con-

served aspects (Hughes and Kaufmann 2002). Likewise, other authors have provided examples for several identified neuronal stem cell (neuroblasts) in two different insect species that share key features of identity, yet are generated by divergent pair-rule gene function (Broadus and Doe 1995). Another example is the germ band of malacostracan Crustacea with epimeric development, in which the arrangement of ectodermal cells in a regular grid-like matrix seems to be independent from the proliferation of ectodermal stem cells, the ectoteloblasts (Scholtz and Dohle 1996, Dohle and Scholtz 1997, Scholtz 1997, Dohle et al. 2004). The pattern of differential cleavage is similar in segments of non-teloblastic origin (the first two post-mandibular segments) and those that were generated by ectoteloblasts (Dohle and Scholtz 1988, 1997). What is more, the pattern of ectoteloblasts found in many eumalacostracans (a ring formed by 19 ectoteloblasts) has been modified in the freshwater crayfish (up to 40 ectoteloblasts) while in Amphipoda ectoteloblasts were completely reduced (Dohle and Scholtz 1997). Despite the completely different origin of the cells within the malacostracan germ band, the subsequent rounds of division are similar so that a corresponding pattern arises. Furthermore, the corresponding adult segments are without doubt homologous units throughout the Malacostraca. Scholtz (2005) lists many more examples for similar variations of developmental pathways from the level of the genome up to the level of tissue formation. The most important conclusion to be drawn from these findings is that diverging developmental pathways do not necessarily indicate a convergent evolution of the structures that they generate. Henceforth, differences in ontogeny are not *per se* an argument to refute a close phylogenetic relationship of two taxa (compare Scholtz 2005).

What is more, *vice versa*, one may ask if corresponding patterns of gene expression and gene cascades do necessarily show the common origin of an organ or body part as it was e.g. suggested for insect wings and crustacean gills (Averof and Cohen 1997). The correspondence of arthropod appendages and their segmental subdivision are long standing questions in the discussion on their phylogeny (Walossek and Müller 1998, Bitsch 2001, Walossek 1993, 1999, Wolf and Harzsch 2002a, Waloszek 2003). Developmental biologists have searched for answers to these questions by analysing the expression of *distal-less*, a gene that plays an important role in the proximal-distal axis determination of arthropod limbs (Panganiban 2000, Williams et al. 2002). Despite the fact that many aspects of *distal-less* expression and function during arthropod limb development are evolutionarily conserved, this approach now has proven to be of little use for exploring the evolutionary relationships of arthropod limbs. The expression pattern of this gene is too unspecific a marker and in addition, *distal-less* is also involved in the determination of proprioceptive elements within the limbs, a function that is superimposed on its action during axis-determination (Panganiban 2000). Williams et al. (2002) state: "... the proximal/distal domains for ... *distal-less* in early limb buds suggest that they are best viewed as functional domains which in no way map onto specific structures of adult morphology. In this sense, they cannot pro-

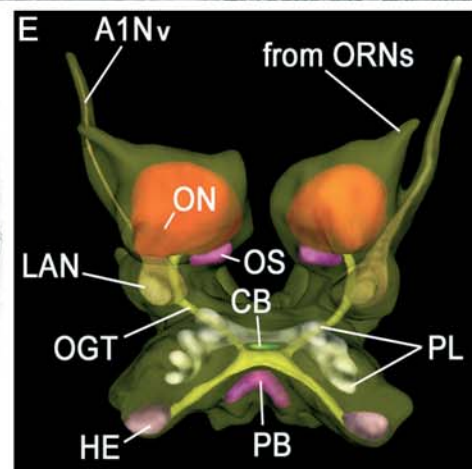
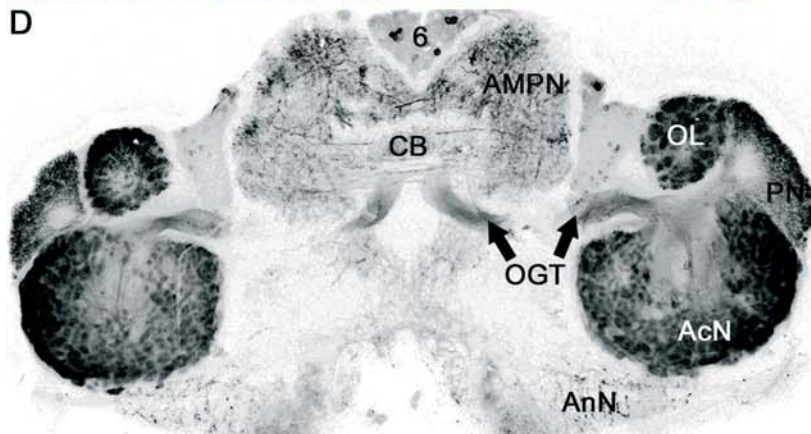
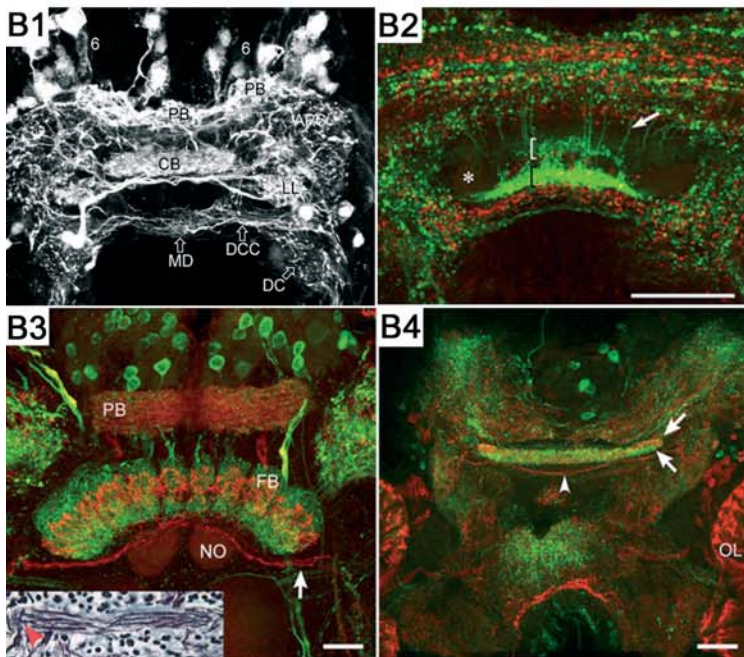
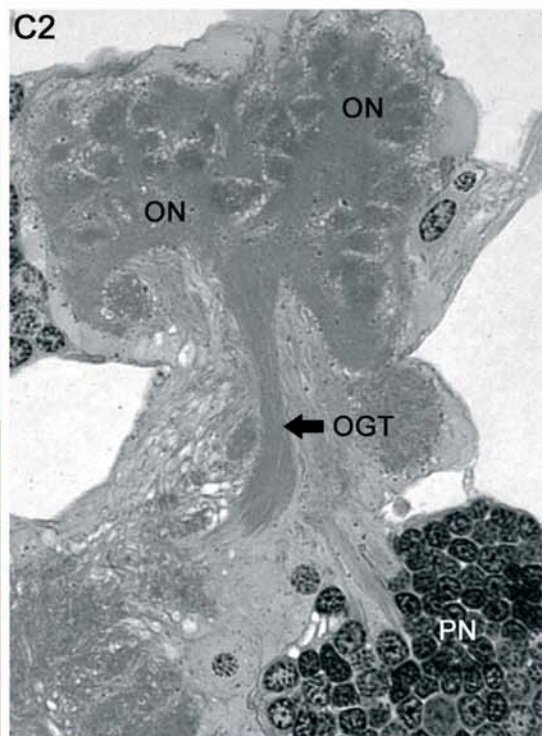
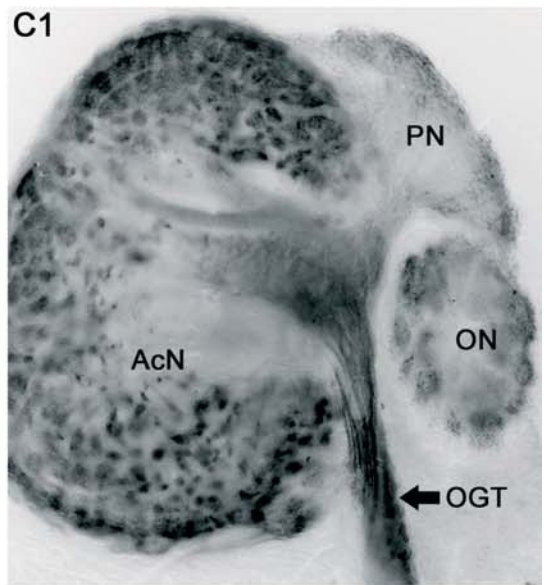
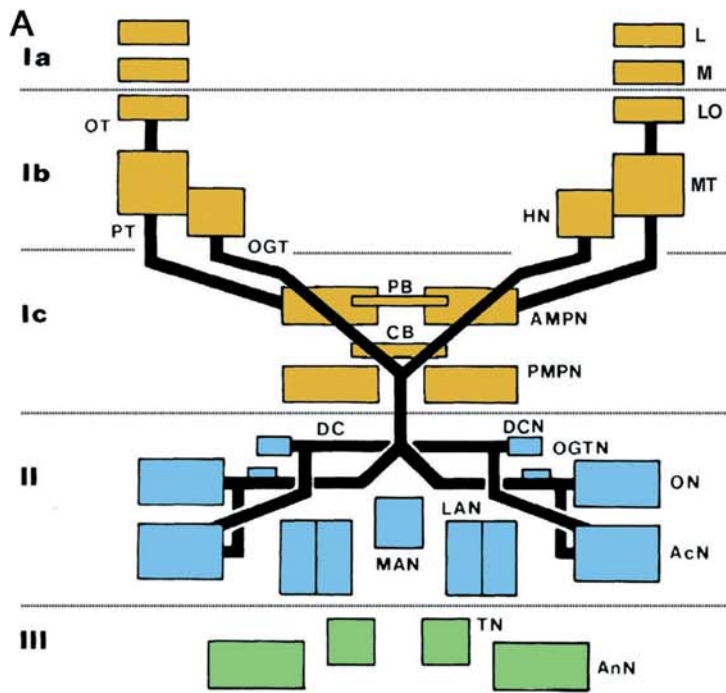


Fig. 5 A. Diagram of neuropil areas and major tracts in the brain of reptantian Crustacea (ground pattern; modified from Sandeman et al. 1992). The brain of malacostracan crustaceans is subdivided into three segmental units, the protocerebral-ocular segment (I), the deutocerebral (II), and the tritocerebral (III) segment. In many malacostracans, the protocerebrum is subdivided into a medial unit (I) the „medial protocerebrum“ whereas some of the protocerebral neuropils have been displaced into the paired eyestalks (I b) forming the „lateral protocerebrum“ (Sandeman et al. 1992, 1993, Sandeman and Scholtz 1995). The two optic neuropils are also located within the eyestalks and are formally attributed to the protocerebrum (I c).

Abbreviations: Optic ganglia: L Lamina (lamina ganglionaris), M Medulla (medulla externa). Lateral protocerebrum: Lo Lobula (medulla interna), MT Medulla terminalis, HN hemiellipsoid body. Median Protocerebrum: AMPN anterior medial protocerebral neuropil, PMPN posterior medial protocerebral neuropil, PB protocerebral bridge, CB central body. Deutocerebrum: ON olfactory lobe/neuropil, LAN lateral antenna I neuropil, MAN median antenna I neuropil, AcN accessory lobe/neuropil, DCN deutocerebral commissure neuropil, OGTN olfactory globular tract neuropil, PN cluster of projection neurons. Tritocerebrum: AnN antenna II neuropil, TN tegumentary neuropil. Tracts and commissures: PT protocerebral tract, OGT olfactory globular tract, DC deutocerebral commissure.

B. The central complex in representatives of the Mandibulata.

B1: brain of the brine shrimp *Artemia salina*. Anti-histamine immunoreactivity, confocal images (modified from Harzsch and Gloetzner 2002). Abbreviations: CB - central body, DC - deutocerebrum, DCC - deutocerebral commissure, LL - lateral lobes, MD - medial deutocerebral neuropil, PB - protocerebral bridge, 6 - cell cluster 6. B2: the central brain of the Sonoran desert centipede *Scolopendra polymorpha* (reprinted from Loesel et al. 2002, with permission). Double immunolabeling reveals a columnar array of fibers that are immunoreactive to the neuropeptide allatostatin (AS, green) that innervate the unique midline neuropil from its upper surface. Tachykinin-related peptide (TRP) immunoreactivity is shown in red. The square brackets show two layers within the midline neuropil. The arrow identifies a columnar fiber. The asterisk labels the tip of the medial lobe of the mushroom body. Neither a protocerebral bridge nor a lateral neuropil can be identified. B3: Alternating layers of allatostatin-like (green) and tachykinin-related peptide (red) immunoreactivity in the fan-shaped body (FB) of the cockroach *Periplaneta americana* (reprinted from Loesel et al. 2002, with permission). The layered protocerebral bridge (PB), the noduli (No), and tangential fibers (arrows) that supply the ellipsoid body ventrally are all TRP-immunopositive. A cluster of AS-immunoreactive (AS-ir) cells that supply the fan-shaped body is situated dorsal to the PB. Inset: Protocerebral bridge with its lateral neuropils (arrowhead) as revealed by Bodian staining. B4: Double immunolabeling reveals a lower AS-ir layer (green) and an upper TRP-ir (red) layer in the central body of the squat lobster *Munida quadrispina* (arrows; reprinted from Loesel et al. 2002, with permission). Arrowhead indicates TRP-ir tangential fibers supplying the central body from its ventral surface (OL, olfactory lobe). C: A comparison of the projection neuron system of the central olfactory pathway in the marbled crayfish (C1; immunolocalization of the neuropeptide SIFamide; Polanska and Harzsch unpublished) and the remipede crustacean *Godzillignomus frondosus* (C2; histological section; modified from Fanenbruck and Harzsch). In both species, olfactory projection neurons (PN) extend neurites into the olfactory neuropils (and accessory neuropils in the crayfish) and project their axons via the olfactory globular tract towards the protocerebrum. Abbreviations: see legend Fig. A. D: Immunolocalization of the neuropeptide SIFamide in the brain of the marbled crayfish (Polanska and Harzsch, unpublished) showing the major protocerebral and deutocerebral neuropils. Abbreviations: see legend to Fig. A. E: 3D rendering of the brain of the remipede crustacean *Godzillignomus frondosus* (reprinted from Fanenbruck et al. 2004, with permission) showing the arrangement of the olfactory neuropil (ON), olfactory globular tract (OGT), olfactory satellite neuropils (OS), lateral antennal neuropils (LAN), nerves of the first antenna (AINV), hemiellipsoid bodies (HE), central body (CB), protocerebral bridge (PB), the protocerebral lobes (PL), and corresponding clusters of neuronal somata (A, B, C, ORN - olfactory receptor neurons); orientation is according to the body axis not neuraxis with anterior to the top.

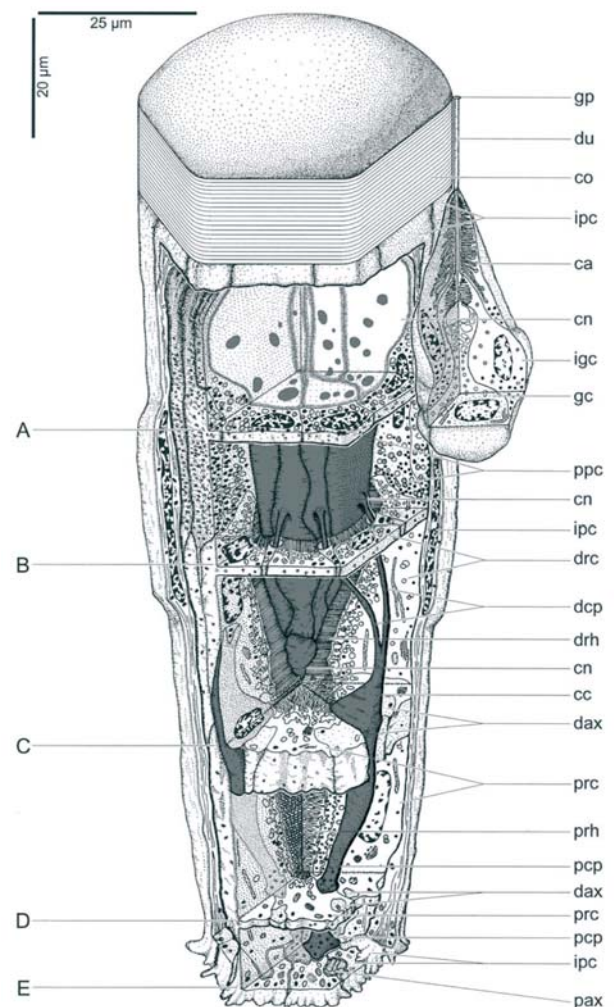


Fig. 6. *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda), compound eye (reprinted from Müller et al. 2003, with permission). Semi-schematic, longitudinal cutaway view of one median ommatidium plus one associated interommatidial gland. The basal lamina and subretinal structures are not shown. Cutaway sections are interrupted by several cross-sections of distinct ommatidial areas: A - nuclear region of the primary pigment cells (ppc) and the secretory gland cell (gc), B - beginning of the nuclear region of the distal retinula cells (drc), C - nuclear region of the cone cells (cc) near the tips of the proximal retinula cells (pro), D - proximal end of proximal rhabdom (prh) and E - basalmost portion. The entire or cut cone cells and the related cone compartments are highlighted by vex shading. Abbreviations: ca - canal cell, cn - crystalline cone, co - cornea, dax - distal retinula axon, dcp - distal process of cone cell, drh - distal rhabdom, du - cuticular gland ductule, gp - gland pore, ige - intermediary gland cell, ipc - interommatidial pigment cell, pax - proximal retinula axon, pcp - proximal process of cone cell.

vide direct data for drawing homologies between limbs." Henceforth, we conclude that corresponding patterns of molecular marker expression in various organisms may be misleading when considering the homology of the structures in question (see also Scholtz 2005). In our efforts to explore arthropod phylogeny, molecular developmental studies can supplement but not replace a sound evaluation of traditional morphological characters.

5. Neurophylogeny: the role of the brain

The arthropod brain is a complex assemblage of cell body clusters and various neuropil compartments that display conspicuous textures and are arranged in distinct spatial relationships (Fig. 5A, D; Strausfeld 1976). The brain therefore provides a wealth of morphological features that can be analysed on a different level than the architecture of single individually identifiable neurons as described above, and the information obtained from analysing brain design is an important supplement for the phylogenetic data obtained from the ventral nerve cord (reviews Strausfeld et al. 1995, Strausfeld 1998, Strausfeld et al. 1998, Harzsch 2004a, Fanenbruck and Harzsch 2005, Harzsch 2006). Recent examples for neuroanatomical studies with a phylogenetic motivation have focused on the brain layout

in Onychophora (Eriksson and Budd 2000, Eriksson et al. 2003, Strausfeld et al. 2006a, b), Tardigrada (Dewel and Dewel 1996, Dewel et al. 1999), Chelicerata (Breidbach and Wegerhoff 1993, Strausfeld and Barth 1993, Strausfeld et al. 1993, Breidbach et al. 1995, Mittmann and Scholtz 2003, Harzsch et al. 2005b), and remipede crustaceans (Fig. 5E; Fanenbruck et al. 2004, Fanenbruck and Harzsch 2005) as well as on structures such as the central complex (Fig. 5B; Utting et al. 2000, Harzsch and Glötzner 2002, Loesel et al. 2002, Loesel and Strausfeld 2004, Loesel 2004), the olfactory system of Mandibulata (Fig. 5C, D; Strausfeld and Hildebrand 1999, Schachtner et al. 2005) and structure and development of the optic ganglia (Harzsch et al. 1999, Harzsch and Walossek 2001, Harzsch 2002b, Wildt and Harzsch 2002, Sinakevitch et al. 2003, Strausfeld 2005, Harzsch et al., 2006b). The majority of these studies have not focussed on the identification of individual cells in the brain but rather on a comparison of certain classes of cells and their cytoarchitectural features, such as the interneurons associated with the central complex (Fig. 5B) or the projection neurons of the olfactory system. Furthermore, the arrangement of fibre tracts such as the olfactory-globular tract (Fig. 5C), the brain areas that these tracts connect, and the structure and chemical architecture of neuropil compartments such

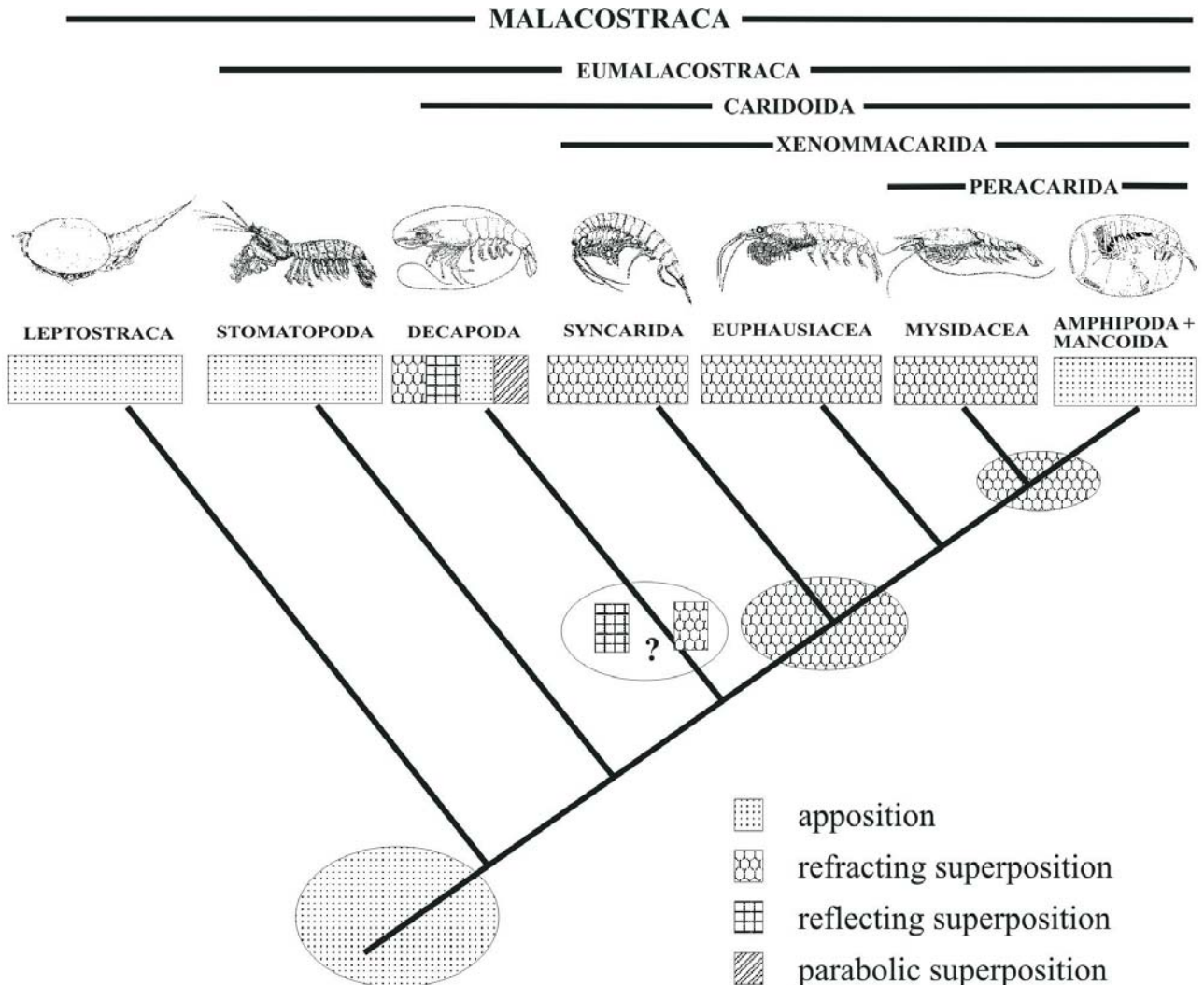


Fig. 7. Distribution and suggested evolution of optical designs of malacostracan crustaceans (reprinted from Richter 2002, with permission).

as layers in the central complex (Fig. 5B) or glomeruli in the olfactory pathway have been explored.

The input from the compound eyes of Euarthropoda is processed in several layered, retinotopic neuropils that are arranged and connected to each other in a complex pattern. The number and arrangement of these optic neuropils as well as their cytoarchitecture is very similar bet-

ween Hexapoda and malacostracan Crustacea whereas major differences exist between these two taxa on the one side and Myriapoda and Chelicerata on the other. This set of characters provides strong arguments for a close phylogenetic relationship of Hexapoda and Malacostraca (Harzsch 2002b, Sinakevitch et al. 2003, Strausfeld 2005). A conspicuous spindle-shaped heterolateral neuropil in

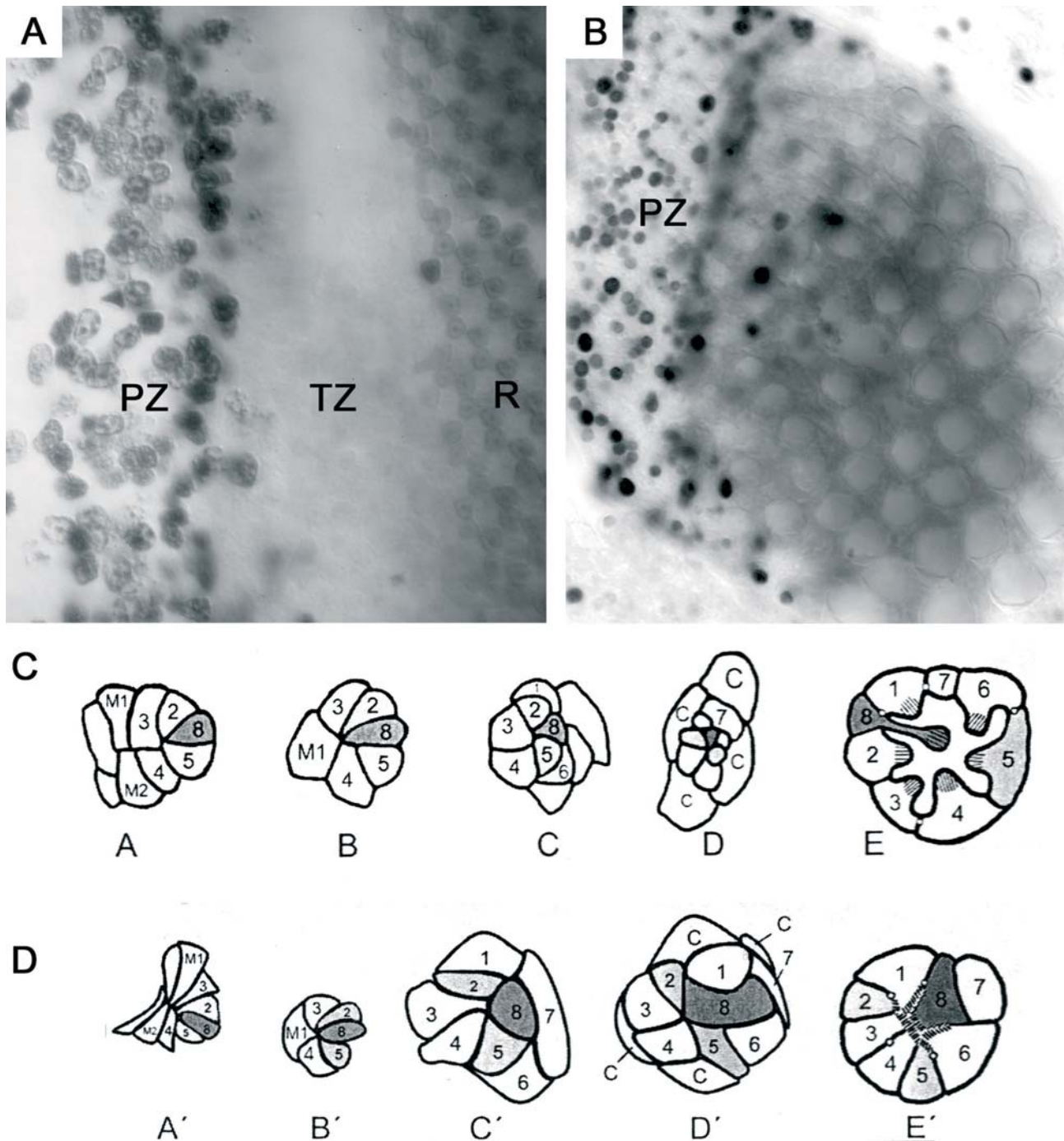


Fig. 8. Eye development in Crustacea and Hexapoda. **A:** developing eyes in an embryo of the American lobster *Homarus americanus* (Crustacea, Malacostraca) labeled with the proliferation marker bromodeoxyuridine (modified from Harzsch et al. 1999). A proliferation (PZ) with mitotic nuclei is separated from the differentiated retina (R) by a transition zone (TZ) in which the ommatidia are assembled. **B:** The proliferation zone at the eye margin of the dinosaur shrimp *Triops cancriformis* (Crustacea, Branchiopoda); whole mount of a BrdU labeled right eye (modified from Harzsch and Walossek 2000). **C, D.** Ommatidial development in the fruit fly *Drosophila melanogaster* (C) and the crustacean *Triops cancriformis* (D) displays many cytoarchitectural similarity reflecting the homology of crustacean and insect ommatidia (reprinted from Melzer et al. 2000, with permission). A-D and A'-D' are suggested to be evolutionarily conserved preclusters. E and E' show the mature retinula cell patterns. The numbers 1-8 identify the photoreceptor cells, M1 and M2 are the „mystery cells“, C are the crystalline cone cells.

the protocerebrum, which is commonly referred to as the "central body", is also an important structure in neurophylogenetic considerations (Utting et al. 2000, Harzsch and Glötzner 2002, Loesel et al. 2002, Loesel 2004, Harzsch et al. 2005b). The term "central complex" in the brain of the Mandibulata describes a complex assemblage of several neuropils: the protocerebral bridge, the central body with their associated neuron clusters, and other accessory neuropils such as the lateral lobes/ventral bodies/isthmus (Fig. 5B). The existence of a "central complex" is an apomorphy in the ground pattern of Tetraconata (Hexapoda + Crustacea; Dohle 2001) whereas Myriapoda and Chelicerata represent the plesiomorphic euarthropodan character state in which only the central body is present. The

organization of arthropod olfactory brain centres recently has been reviewed in the contribution by Schachtner et al. (2005). The first antennae of Mandibulata typically are associated with numerous olfactory receptor neurons. The antennal afferents project into bilateral specialized deutocerebral centres, the olfactory lobes, the neuropil of which is organized in conspicuous glomeruli in many representatives of the Tetraconata (Fig. 5C). Within the glomeruli, the afferents synapse with various olfactory interneurons and the different classes of interneurons bear many similarities between Crustacea and Hexapoda (Schachtner et al. 2005; but see Strausfeld and Hildebrand 1999 for a different view). Among these interneurons are olfactory projection neurons the axons of which form a conspicuous fibre tract (Fig. 5C)

which links the olfactory system to certain neuropils in the protocerebrum. This system of olfactory projection neurons is a feature that is only shared by Hexapoda, Malacostraca, and Remipedia and therefore has been taken as an important argument to suggest a close affinity of these three taxa (Fanenbruck et al. 2005, Fanenbruck and Harzsch 2005). Brain segmentation, the architecture of the various brain areas and their relevance for neurophylogeny has been thoroughly reviewed by Harzsch (2006) and will therefore not be further elaborated here. However, this topic is considered in more detail in the phylogenetic analysis at the end of this contribution.

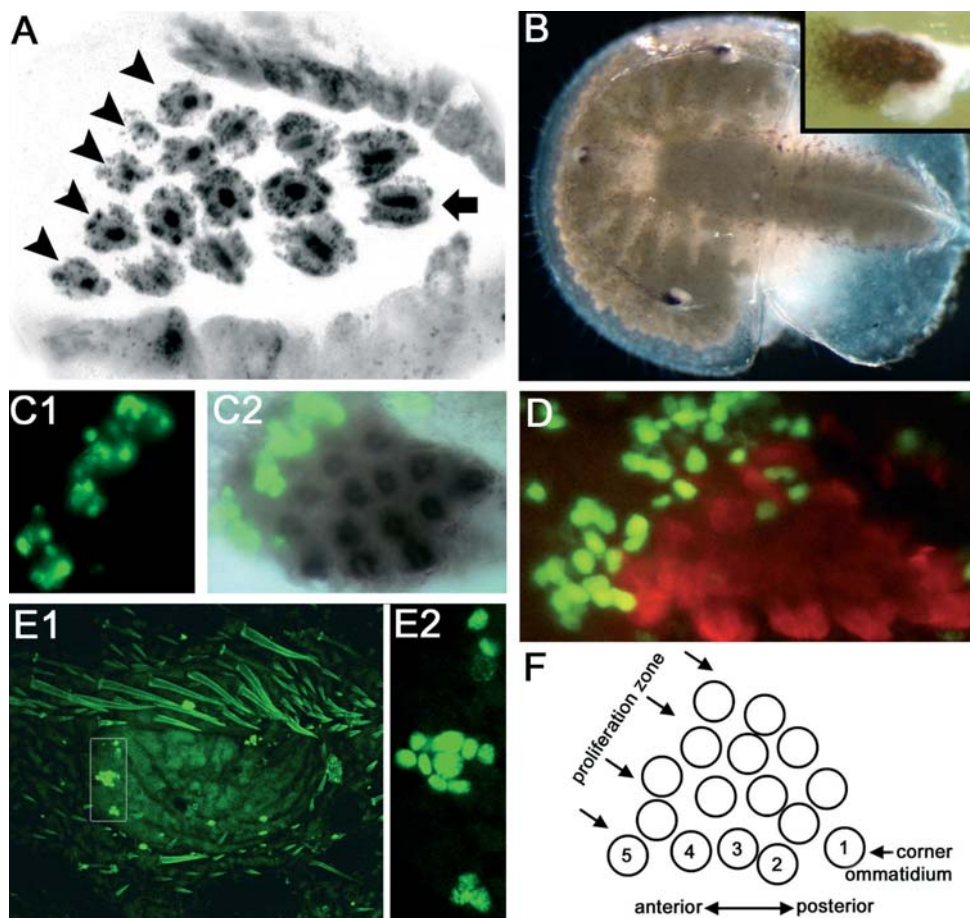


Fig. 9. Eye development in *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura; modified from Harzsch et al. 2006). **A.** Late trilobite larvae, whole-mount of a developing lateral eye, immunolocalization of opsin (confocal laser-scan images, anterior is to the left). Arrow point to the posterior ommatidium, which presumably is the oldest one in the eye field („corner ommatidium“). Arrowheads identify small ommatidia, which seem to be added anteriorly to the eye field. The roughly triangular eye field in this specimen contains 16 ommatidia. **B.** Dorsal view of a trilobite larva. The inset shows an unstained preparation of the left lateral eye. **C1, C2.** Late trilobite larvae, bromodeoxyuridine (BrdU)-labeled whole mounts of the lateral eyes to show proliferating cells (anterior is to the left). Double exposures in which the green fluorescent channel shows the BrdU labeled nuclei in a proliferation zone, and the bright field channel shows the brown pigment of the existing eye field. **C1** is a double exposure and **C2** the green channel only (BrdU) of the same specimen. **D.** Double labeling experiments of BrdU-incubated specimens in combination with anti-myosin III immunohistochemistry to show the spatial relation of the proliferation zone with the existing eye field (red: myosin III, green: BrdU). **E1, E2.** Pulse-chase experiments in which BrdU-labeled trilobite larvae were left to survive for three weeks and molt to the first juvenile stage before sacrifice. In an overview of the eye (**E1**), BrdU labeled cell nuclei are present after three weeks of survival (boxed area that is shown at a higher magnification in **E2**). These labeled nuclei are arranged in three clusters, which are spaced apart in regular intervals and probably represent ommatidia in which the cells have been integrated. Note the unspecific labeling of spines on the carapace ridge above the eye. **F.** Schematic model of eye growth in *L. polyphemus*. Starting from the corner ommatidium, rows (labeled with letters 2 to 5) of new ommatidia that originate in the proliferation zone are added to the anterior side of the eye. By this mechanism, a roughly triangular eye field emerges in which the ommatidia are arranged in an imperfect hexagonal pattern.

6. Structure of the lateral eyes

In general, the lateral eyes of Euarthropoda are an array of similar optical units, the ommatidia or ocelli. Each of these units is a complicated three-dimensional structure

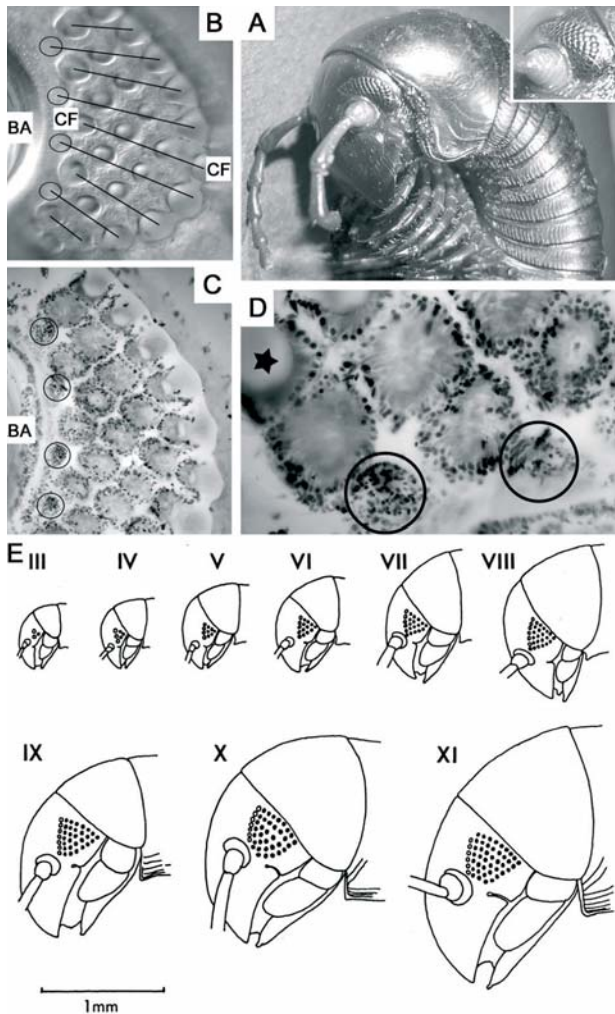


Fig. 10. Eye growth in Diplopoda. **A:** An adult specimen of the diplopod *Archispirostreptus gigas*. **B, C:** an eye field of a juvenile *A. gigas* with 35 ocellar ommatidia labeled with the proliferation marker bromodeoxyuridine (BrdU; for orientation of images compare with the adult specimen in **A**; from Harzsch et al. 2007). **B.** Specimen viewed with Normarski interference contrast to show the surface of the eye field. The black lines connect the ocellar ommatidia of one file. The central file (CF) with four mature units is on both sides is flanked by a file composed of three mature ocellar ommatidia plus a protoommatidium (see circles in **C**). **C.** The same specimens as in **B** viewed with bright field illumination to show the BrdU labeled nuclei. Circles identify protoommatidia which appear as clusters of numerous black labeled nuclei. A new row of protoommatidia is added to the eye field from the side where the base of the antenna (BA) adjoins the eye. Furthermore, all existing units within the eye field are surrounded by a distinct rim of mitotic cells. **D.** Higher magnification from **C**. Circles identify the protoommatidia which are being added to the side of the eye field. The protoommatidia at this stage are clusters of mitotic nuclei all of which appear to be of a uniform size. Note the mitotic cells which surround the base of existing ocellar ommatidia and are located within the layer of retinula cells. **E.** Development of the eye field in *Julus scandinavicus* from molt stadium III to XI (reprinted from Enghoff et al. 1993, with permission). New rows of units are added to the dorso-anterior side of the eye field at each molt.

composed of several different and highly specialized cell types that are arranged in a specific spatial relation (Fig. 6). For example, these units may contain several or all of the following cell types: corneagenous cells that generate the cornea, crystalline cone cells that give rise to the crystalline cone, distal and proximal retinula cells that form a rhabdom, gland cells, and several types of pigment cells. Due to the complex geometrical arrangement of these cells that form a functional optical unit the design of the arthropod visual system provides a wealth of morphological characters that play a key role for our understanding of the phylogenetic relationships within this group and the evolution of eye design (reviews e.g.: Paulus 1979, Elofsson 1992, Melzer et al. 1997, Gaten 1998, Richter 1999, Paulus 2000, Dohle 2001, Richter 2002a, b, Bitsch and Bitsch 2005, Harzsch et al. 2005a, Harzsch and Hafner 2006, Nilsson and Kelber 2007; see also Mayer 2006, Harzsch and Melzer 2006). Some authors have mapped the different kinds of optical design onto existing phylogenetic hypotheses in order to gain insight into the evolution of optical mechanisms within certain arthropod groups (Fig. 7; Gaten 1998, Richter 2002b). Other authors have analysed the eye morphology to extract characters for phylogenetic analyses (Paulus 2000, Dohle 2001, Bitsch and Bitsch 2005, Nilsson and Kelber 2007). There seems to be a consensus now that the eye architecture of Hexapoda and Crustacea share many evolutionarily conserved aspects (e.g. Melzer et al. 1997). The name "Tetraconata" has been suggested for a taxon that embraces the hexapods and crustaceans (Dohle 2001, Richter 2002a) in reference to the tetrapartite crystalline cone in the ommatidia as a synapomorphy of these groups. Nevertheless, the eye structure in Myriapoda is clearly different from that in Tetraconata and there is a dissent about how the myriapodan eye design is evolutionarily related to that of Hexapoda (Paulus 2000, Dohle 2001, Bitsch and Bitsch 2005, Harzsch et al. 2005a). A string of recent contributions by Müller and co-authors (Müller et al. 2003, Müller and Meyer-Rochow 2006, Müller and Rosenberg 2006) has contributed new arguments to this debate by providing a wealth of new information on the ultrastructure of myriapodan eyes that now allow a sound comparison of eye structure in representatives of this group with the Tetraconata. What is more, information on the development of the lateral eyes take a more and more important role in contributing informative character sets (Fig. 8-10; Harzsch et al. 1999, Melzer et al. 2000, Hafner and Tokarski 1998, 2001, Harzsch and Walossek 2001, Wildt and Harzsch 2002, Friedrich 2003, Harzsch et al. 2006, 2007, Harzsch and Hafner 2006).

7. Development of the lateral eyes

Among all arthropod species, the development of the visual system has been examined in greatest depth in the fruit fly *Drosophila melanogaster* (reviews e. g. Meinertzhagen 1973, Campos-Ortega 1980, Meinertzhagen and Hanson 1993, Wolff and Ready 1993, Bonini and Choi 1995, Heberlein and Moses 1995, Cutforth and Gaul 1997, Freeman 1997, Wolf et al. 1997, Moses 2002). The

newly hatched larvae of this species are equipped with a simple ocellar visual system called Bolwig's organ. The compound eyes develop later internally in the larvae and pupae from secondary embryonic fields that are set aside during early embryogenesis, the specialized eye-antennal imaginal discs which are monolayers of columnar epithelium buried deep inside the body and which in the beginning are not physically connected to the optic lobes (Ready et al. 1976, Green et al. 1993). The final array of ommatidia each of which is composed of a fixed set of cells arises by recruitment of imaginal disc cells into a lattice. The transition from an unpatterned epithelium into an array of periodic clusters in the developing retina is dependent on the morphogenetic furrow, a morphogenetic front that sweeps across the imaginal disc during the middle of the third larval instar in a posterior to anterior direction and which is accompanied by two successive waves of mitotic activity and initiates aggregation of proto-ommatidia (Ready et al. 1976, Wolff and Ready 1991). The first recognizable step of ommatidial assembly is the emergence of periodic rosette-like clusters of differentiating cells along the advancing front, each rosette consisting of a 4-5 cell core surrounded by a ring of 10-15 cells (Fig. 8C; Tomlinson 1985, Wolff and Ready 1991, 1993). Within the furrow, these rosettes open up and transform into arcs composed of 7-9 cells. The arcs give rise to stereotyped rudiments of the ommatidia, the five-cell preclusters which consist of a central reticular cell precursor (R8) and two pairs of peripheral cells (R2/5 and R3/4). The compound eye grows by accretion as new rows of ommatidia are added anteriorly to older ones. During subsequent development, the disc's square array will convert into the hexagonal lattice of the mature eyes which will become externally visible at the emergence of the adult from the pupa replacing the larval ocellar visual system (Wolff and Ready 1993).

It is important to note that some aspects of the indirect mode of eye formation in the fruit fly may be evolutionarily recent acquisitions related to the highly modified holometabolous developmental cycle of the Diptera, a rather derived taxon within the insects and may not represent the plesiomorphic (ancestral) condition within the Hexapoda (discussed in Friedrich and Benzer 2000, Friedrich 2003). Therefore, eye morphogenesis in flies has been compared to holometabolous insects with external eye imaginal discs such as the beetle *Tribolium castaneum* (Friedrich et al. 1996) or hemimetabolous insects like the dragonfly *Aeschna mixta* (Mouze 1972), the stick insect *Carausius morosus* (Malzacher 1968) and locusts and grasshoppers (Anderson 1978, Friedrich and Benzer 2000, Friedrich 2003) in order to gain insights into the extent to which the molecular control mechanisms of *D. melanogaster* eye development are embedded in derived patterning mechanisms (Friedrich 2003). In the holometabolous species much of the retina develops directly during embryogenesis and the eyes are present at hatching. New units originate from a growth zone at the rim of the developing retina and aggregate to form proto-ommatidia which are added to the retina (Mouze 1972, Anderson 1978, Friedrich and Benzer 2000, Friedrich 2003). Nevertheless, similar to the fruit fly, two mitotic bands are also present

in the growth zone of the grasshopper *Schistocerca americana* (Friedrich and Benzer 2000), the moth *Ephestia kuehniella* (Egelhaaf et al. 1988) as well as the external imaginal disc of the flour beetle *T. castaneum* (Friedrich et al. 1996). Moreover, many aspects of ommatidial assembly including the characteristic five-cell preclusters seem to be evolutionarily conserved between *D. melanogaster* and *T. castaneum* (Friedrich et al. 1996, Wolff and Ready 1993).

It has long been known that many aspects of the ommatidial design are virtually identical between Hexapoda and Crustacea (e.g. Melzer et al. 1997, Paulus 2000, Bitsch and Bitsch 2005) so that the name "Tetraconata" has been suggested for a monophylum that embraces these two taxa (Dohle 2001, Richter 2002) in reference to the tetrapartite crystalline cone in the ommatidia as a synapomorphy. Despite the fact that the ontogeny of *D. melanogaster* as a species with a holometabolous developmental cycle is hardly comparable with crustaceans with direct development there are nevertheless many conserved motifs in eye formation between insects and crustaceans in addition to some differences (Fig. 8; discussed by Hafner and Tokarski 2001, Harzsch and Hafner 2006). In malacostracan crustaceans, Elofsson and Dahl (Elofsson 1969, Elofsson and Dahl 1970) were the first who gave a detailed description of a proliferation zone arranged in a semicircle at the rim of the developing retina as the main source which generates the cellular material that will form the new eye elements in the developing visual system. This single proliferation zone has been characterized in more detail by Hafner and coworkers using classical histology (Hafner and Tokarski 1998, 2001) and by Harzsch and coworkers using in vivo incorporation of the proliferation marker bromodeoxyuridine (Fig. 8A, B; Harzsch and Dawirs 1995/1996, Harzsch et al. 1999, Harzsch and Walossek 2001, Wildt and Harzsch 2002). Hafner and Tokarski (2001) have reported several similarities in the patterns of cell proliferation in the retinal anlagen of insects and crustaceans. Next to the mitotic band in crustacean eyes, a morphogenetic zone is located, the transition zone in which new proto-ommatidia are formed which are added to the side of the retina (Fig. 8A; Harzsch et al. 1999, Melzer et al. 2000, Harzsch and Walossek 2001, Hafner and Tokarski 2001, Wildt and Harzsch 2002). Melzer et al. (2000) reported that the sequence of precluster emergence during retinal patterning of the branchiopod crustacean *Triops cancriformis* corresponds well with that seen in *D. melanogaster* (Fig. 8C, D). During embryogenesis of the crayfish and lobster however, Hafner and Tokarski (1998, 2001) found early clusters with 18-19 cells and a rosette organization comparable to that in *D. melanogaster* but not any five-cell preclusters. Rather, the next stage after the rosette pattern was clusters that had already the full number of 8 photoreceptors. These authors (Hafner and Tokarski 2001) have thoroughly described conserved motifs as well as differences in the process of ommatidial assembly in the crustacean transition zone *versus* the insect morphogenetic furrow.

The lateral eyes of Tetraconata consist of many single similarly structured optical units, the ommatidia that are composed of a small, strictly determined and evolutio-

narily conserved set of cells (the "tetraconatan" design; Dohle 2001). In contrast, each ommatidium of the xiphosuran *Limulus polyphemus* has a clearly different architecture than the tetraconatan ommatidia (corneal lens but no crystalline cone) and is composed of a variable number of more than 300 cells (reviews Fahrenbach 1975, Battelle 2006). The eyes of Myriapoda (millipedes and centipedes) are fields of optical units, the lateral ocelli, each of which is composed of up to several hundreds of cells (e. g. Paulus 2000, Müller et al. 2003, Müller and Meyer Rochow 2006, Müller and Rosenberg 2006; for the sake of brevity eye design of scutigermorph chilopods will not be touched here but the reader is referred Müller et al. 2003 and Harzsch et al. 2007). The pattern of eye growth in Diplopoda (millipedes) closely resembles that in Xiphosura in that new elements are added to the side of the eye and elongate the rows of earlier generated optical units (Figs. 9, 10; Enghof et al. 1993, Harzsch et al. 2006, 2007). Several characteristics of tetraconatan eye development such as band-shaped proliferation zones, transition zones or an equivalent of the morphogenetic furrow are not present in Diplopoda and Xiphosura. Along the same lines of argument, it has been firmly established that during growth of the eyes of Trilobita new elements were formed in a generative zone located along the eye margin (e. g. Clarkson 1975, 1979, Zhang and Clarkson 1990, Clarkson and Zhang 1991, Thomas 2005, Clarkson et al. 2006). From this generative zone, new small lenses were added to the growing eye. Because Trilobita, Xiphosura and Diplopoda share this growth pattern of a "row by row" accretion it has been proposed that this mechanism represents the plesiomorphic state in the euarthropod ground pattern of how the lateral eye is generated (Harzsch et al. 2005a, 2006a, b, Harzsch and Hafner 2006). This suggestion contradicts the prevailing hypothesis (Bitsch and Bitsch 2005) that the eyes of Diplopoda and Chilopoda are secondarily reconstructed insect eyes but instead is compatible with the Tetraconata hypothesis. Bearing in mind the profound differences in adult ommatidial architecture we now have evidence that also many aspects of eye development are different between Trilobita (Thomas 2005), Xiphosura (Harzsch et al. 2007), and Myriapoda (Harzsch et al. 2007) as representatives of the plesiomorphic character state, and the tetraconatan taxa:

- In Xiphosura and Trilobita the eyes grow throughout life of the animal by the addition of new units and growth of the existing ommatidia (Waterman 1954, Thomas 2005) suggesting a life-long activity of the proliferation zone as well as continuous intercalary growth of the ommatidia as has recently been shown to be the case in Diplopoda (Harzsch et al. 2007). In Tetraconata, once formed, the individual ommatidia do not grow any more.
- In Xiphosura and Diplopoda (and perhaps Trilobita), cell proliferation, differentiation and ommatidial assembly seem to be separated in time but spatially confined within the precursors of the optic units. In Tetraconata there is both a clear temporal and spatial separation of these processes. Proliferation and the initial steps of pattern formation take place in linear and parallel

mitotic and morphogenetic fronts (the mitotic waves and the morphogenetic furrow/transition zone).

- In *L. polyphemus*, each ommatidium is composed of a variable number of more than 300 cells (Fahrenbach 1975): about 100 distal infra-ommatidial pigment cells, about 100 cone cells, about 100 proximal pigment cells and many others. Among these is an average of 10-13 retinula cells, the range within the ommatidia of one animal being 4 to 20. Most of the ommatidia also contain a single eccentric cell but around 20% of the ommatidia contain two (Fahrenbach 1975). A similar variability in cell numbers has been reported from myriapod eyes (Müller et al. 2003, Müller and Meyer Rochow 2006, Müller and Rosenberg 2006). By contrast, each ommatidium of the tetraconatan design (Dohle 2001) has a small, strictly determined and individually identifiable set of cells. Clearly, the Tetraconata had to evolve mechanisms to generate an extremely precise array of ommatidia with a small, restricted set of cells each of which has a unique identity. The morphogenetic furrow with its molecular regulatory networks (reviews Meinertzhagen and Hanson 1993, Wolff and Ready 1993, Bonini and Choi 1995, Heberlein and Moses 1995, Cutforth and Gaul 1997, Freeman 1997, Wolf et al. 1997, Moses 2002) seems to be the answer of insects to face this challenge. The cellular composition of xiphosuran and myriapodan optical units, on the other hand, is much more variable and hence the processes of pattern formation may be less well regulated.

8. Phylogenetic analyses of neurocharacters

In the current review I have explored the extent to which the arthropod nervous system provides characters that are useful for reconstructing aspects of arthropod phylogenetic relationships. Attention has been paid particularly to those characters that have been analysed in a broad range of different arthropods and not only in model organisms (wide taxon sampling) and for which out-group comparisons are available. Apart from proposing homology hypotheses I have also attempted to describe the character states as apomorphic or plesiomorphic. Hanström (1928) was among the first neuroanatomists to present a phylogeny of the Arthropoda based on brain structure. In his phylogram (Fig. 11A) he depicts the proposed ground patterns of the different taxa in small pictograms. This motif of reconstructing ground patterns in pictograms ("neurograms") has been revived in several recent contributions (Fig. 11B; e.g. Fanenbruck et al. 2004, Harzsch 2004a, Fanenbruck and Harzsch 2005, Harzsch et al. 2005a, Strausfeld 2005). Neurocharacters have also been evaluated in cladistic analyses (Strausfeld 1998, Strausfeld et al. 1998, Strausfeld 2005, Strausfeld et al. 2006a, b). Harzsch (2006) has attempted to reconstruct the neuronal characters in the ground patterns of the various arthropod groups and to polarize the character states as apomorphic *versus* plesiomorphic. From these ground patterns a tentative hypothesis on arthropod relationships was suggested

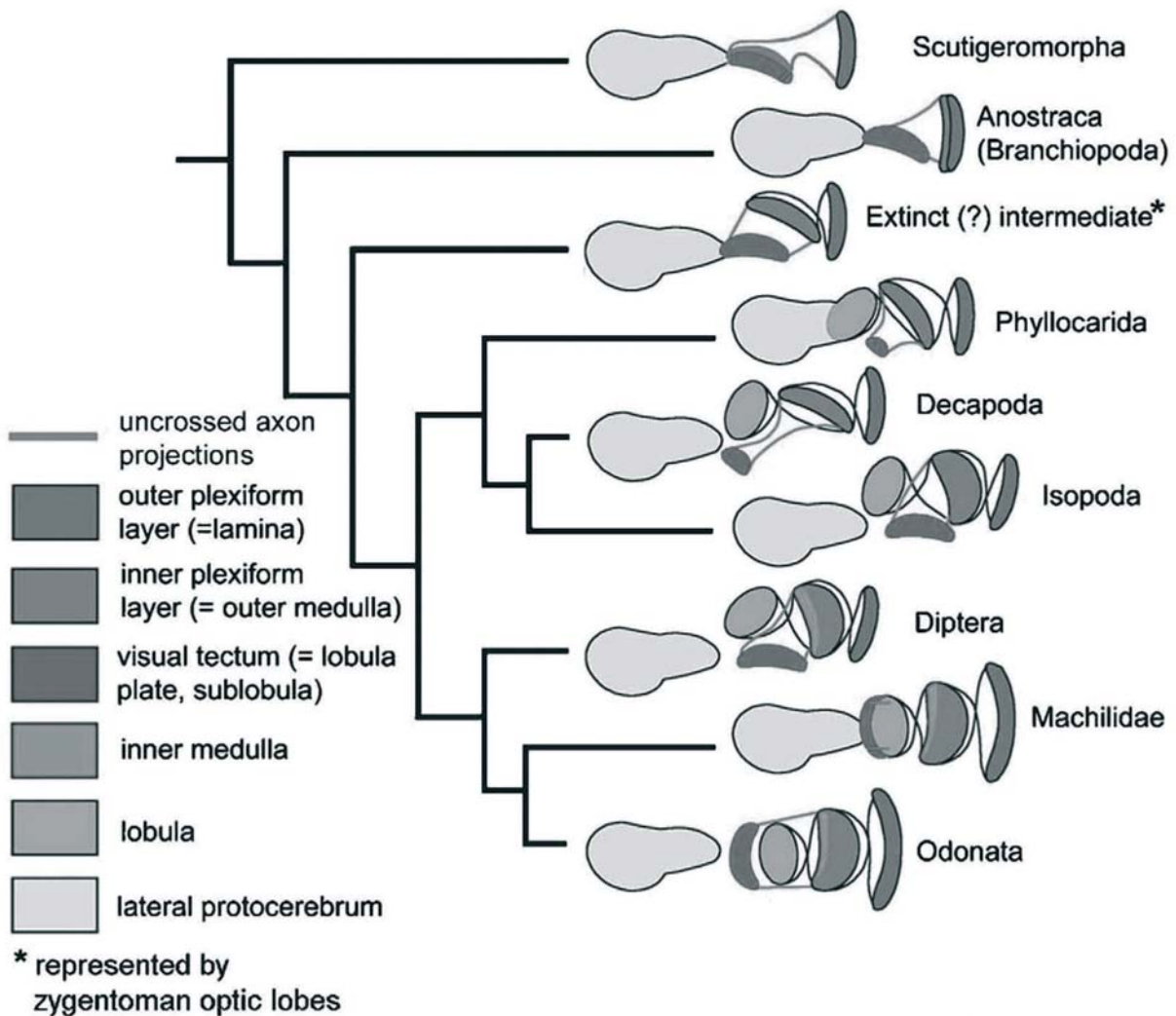
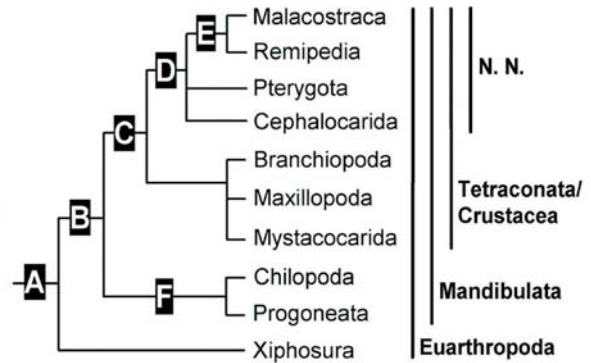
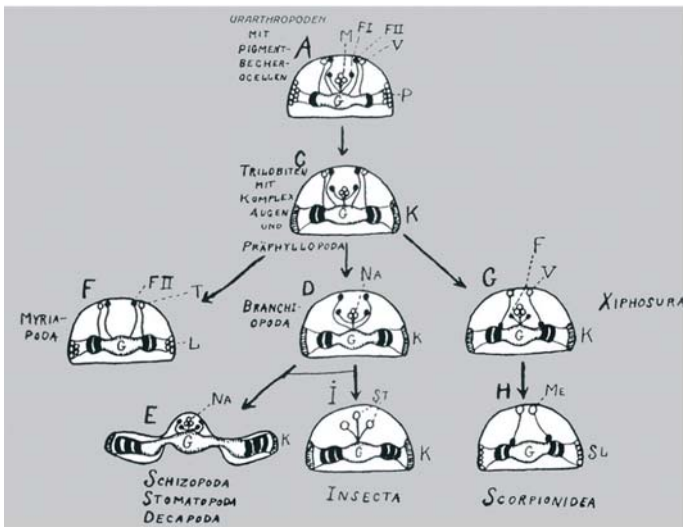


Fig. 11. A. Phylogeny of the Arthropoda based on neuronal characters, modified from Hanström (1928). **B.** Evolution of the optic neuropils in Mandibulata (for details see text; reprinted from Strausfeld 2005, with permission). **C.** Arthropod relationships as determined by the analysis of nervous system architecture and development (other morphological characters and fossil taxa are deliberately ignored; from Harzsch 2006). The reconstructed ground patterns of the various groups are indicated by letters A to F on the nodes. The characters states are listed in the text. This new analysis, as that of Hanström (1926; Fig. A) and Strausfeld (2005; Fig. B), provides morphological evidence for a paraphyly of both Tracheata and Crustacea (as we traditionally perceive these groups) but instead advocates the Tetraconata concept as laid out by Dohle (2001).

(Harzsch 2006; deliberately ignoring other morphological characters as well as fossil arthropods) which in many aspects reaches similar conclusions as the latest cladistic analysis of neurocharacters (Strausfeld 2005). Below, I present an updated version of this phylogenetic hypothesis (Fig. 11C). In summary, beginning with the studies by Holmgren (1918) and Hanström (1928) the characters derived from nervous system morphology are in great conflict with the traditional hypotheses on Arthropoda phylogeny (e. g. Kraus 1997, 2001, Klass and Christensen 2001, Bitsch and Bitsch 2004). Instead, they support those molecular (e.g. Shultz and Regier 2000, Cook et al. 2001, Friedrich and Tautz 2001, Giribet et al. 2001, Hwang et al. 2001, Peterson and Eernisse 2001, Regier and Shultz 2001a, b, Burmester 2002, Kusche et al. 2002) and morphological studies (e. g. Dohle 1997, 2001, Paulus 2000, Harzsch 2001a, Nielsen 2001, Richter 2002, Schram and Koenemann 2004) that argue in favour of the Tetraconata concept and suggest a paraphyly of the Tracheata and Crustacea as we traditionally perceive these taxa.

8.1 The ground pattern of Euarthropoda (node A in Fig. 11C)

Here, I will summarize those neuronal features that to date are good candidates of being part of the ground pattern of Euarthropoda (Fig. 11C, node A). The character status of most of these features as plesiomorphic or apomorphic is unclear yet. More characters will hopefully follow in the near future. Recently, a new interest has arisen into the brain design of Onychophora (Schürmann 1995, Eriksson and Budd 2000, Eriksson et al. 2003, Loesel and Strausfeld 2004), Pycnogonida (Manuel et al. 2006 *contra* Maxmen et al. 2005), and Tardigrada (Dewel et al. 1999) so that a polarization of these characters e. g. by comparison to Onychophora (Strausfeld et al. 2006a, b) will soon be possible.

- The anterior three neuromeres of the euarthropod nervous system are the protocerebrum (ocular segment), deutocerebrum (cheliceral segment in Chelicerata, first antennal segment in Mandibulata) and tritocerebrum (pedipalp segment in Chelicerata, second antennal segment in Crustacea, intercalary segment in Hexapoda). Most likely the esophagus did not pass between the deutocerebrum and the tritocerebrum but through the deutocerebral segment.
- Bilateral symmetrically arranged median eyes with histaminergic photoreceptors are present in the ground pattern, but the exact ultrastructure of these cannot be reconstructed to date. The axons of these photoreceptors project into a protocerebral neuropil, the median eye center, that is either bilaterally paired or medially fused ("ocellar ganglia" in Xiphosura; "nauplius-eye center" in Entomostraca; two small spherical neuropils associated with the protocerebral bridge in Malacostraca; "ocellar center" in Collembola; "ocellar plexus" in Pterygota). The median eye center is innervated by interneurons with somata in an anteriorly located medial cell cluster some of which are serotonergic

("dorsal median group" in Xiphosura; "anterior median cluster (cluster 6)" in Crustacea; "pars intercerebralis" in Hexapoda).

- The ground pattern of the Euarthropoda also includes a transverse median unpaired neuropil, the central body, enwrapped by layers of neuronal somata. The central body in addition is innervated by columnar neurons with somata in the anteriorly located median cell cluster that also houses the interneurons associated with the median eyes.
- Lateral eyes, which are composed of subunits comprising several hundreds of cells (most likely with a variable cell number) are part of the euarthropodan ground pattern. The photoreceptors in these lateral eyes are histaminergic.
- The lateral eyes are associated with two optic neuropils which are most likely linked by straight fibers and provide an input into the protocerebrum.
- During growth of the lateral eyes new elements are added to the side of the existing eye field and elongate the rows of earlier generated optical units ("row-by-row" type of development).
- Cell proliferation, differentiation and eye assembly seem to be separated in time but spatially confined within the circular precursors of the optical units.
- The individual optical units grow throughout life of the animals by the addition of new cells ("intercalary growth").
- A preoral frontal commissure is present which is composed of deutocerebral and tritocerebral fibers. It gives rise to nerves innervating the hypostome, esophagus and anterior part of the gut.
- Neurogenesis involves a generalized mitotic activity of the neuroectoderm that may be concentrated at invagination sites.
- In the ventral nerve cord, an anterior and a posterior cluster with a variable number (about a dozen) of serotonergic neurons are present in each hemineuromere, which are transversely linked by commissural fibers.

8.2 The ground pattern of Mandibulata (node B in Fig. 11C)

- Compared to the euarthropod ground pattern, the number of cells of which each eye subunit is composed is reduced, some cell types now occur in constant numbers and a crystalline cone is present in each eye unit (apomorphic).
- The visual input from the lateral eyes is processed in two motion detection neuropils, the outer plexiform layer (lamina) and the visual tectum (lobula plate, sublobula) linked by straight visual fibres (unclear character status, most likely plesiomorphic)
- The appendage associated with the deutocerebrum pro-

vides a sensory input that is mostly mechanosensory and to a lesser extent chemosensory (unclear character status).

- The appendage associated with the tritocerebrum provides a mostly mechanosensory input (unclear character status).
- In each hemineuromere of the ventral nerve cord, single cells or pairs of serotonergic neurons occur, the maximum number observed in one group being four neurons (apomorphic). These cells are individually identifiable in successive ganglia and from animal to animal.
- All other characters from the euarthropod ground pattern as plesiomorphic characters.

8.3 The ground pattern of the Tetraconata (node C in Fig.11C)

- Each ommatidium of the lateral eyes has a fixed architecture and is composed of a constant number of individually identifiable cells: two corneagenous cells, four crystalline cone cells, eight retinula cells as well as several pigment cells (apomorphic).
- In Tetraconata, once formed, the individual ommatidia do not grow any more (apomorphic).
- In the developing retina, there is both a clear temporal and spatial separation of cell proliferation, differentiation and ommatidial assembly (apomorphic). Proliferation and the initial steps of pattern formation take place in linear and parallel mitotic and morphogenetic fronts (the mitotic waves and the morphogenetic furrow/transition zone; "morphogenetic furrow" type of development; Harzsch and Hafner 2006).
- Presence of a central complex that includes:
 - The anterior medial cell cluster (plesiomorphic),
 - The protocerebral bridge (apomorphic),
 - The central body (plesiomorphic),
 - The paired lateral lobes linked by commissural fibers (apomorphic),
 - The paired lateral cell clusters slightly posterior to the central body (apomorphic).
- Neurogenesis: the restriction of neuronal production to a small number of specialized asymmetrically dividing and individually identifiable stem cells is an apomorphic character of Tetraconata.
- An anterior and a posterior pair of individually identifiable serotonergic neurons per hemiganglion (apomorphic).
- All other characters from the mandibulatan ground pattern as plesiomorphic characters.

8.4 Summary of the ground pattern of taxon N. N. (node D in Fig. 11C)

- Presence of an outer plexiform layer (lamina) as the most distal optic neuropil which is linked to the clearly separated inner plexiform layer (outer medulla, apomorphic) by the outer optic chiasm (apomorphic).
- Presence of a third optic neuropil, the protolobula (apomorphic) which is linked to the inner plexiform layer by the inner optic chiasma (apomorphic).
- The first pair of antennae provides a primarily chemosensory input to the deutocerebrum (apomorphic).
- The olfactory receptor neurons have acetylcholine as their transmitter and the afferent axons of the receptors penetrate into the ipsilateral olfactory lobe in a radial manner. They have uniglomerular terminations (apomorphic).
- Local interneurons in the olfactory system of these taxa include serotonergic giant neurons (apomorphic).
- The olfactory lobes are linked to a lateral component of the protocerebrum, the multi-lobed complex in Cephalocarida, the lateral protocerebrum with hemiellipsoid body in Remipedia and Malacostraca, and the lateral horn in Hexapoda. This link is established by a characteristic fiber tract (olfactory globular tract), which is composed of the axons of olfactory projection neurons of olfactory interneurons (all characters apomorphic).
- Presence of the lateral/mechanosensory antenna 1 neuropil in the deutocerebrum (apomorphic).
- All other characters from the ground pattern of the Tetraconata as plesiomorphic characters.

8.5 The ground pattern of Remipedia + Malacostraca (node E in Fig. 11C)

- The olfactory-globular tract has a characteristic cross over (chiasm) located dorsally close to the central body (apomorphic).
- All other characters from the ground pattern of the taxon N. N. as plesiomorphic characters.

8.6 The ground pattern of the Myriapoda (node F in Fig. 11C)

- Chilopoda and Diplopoda share a corresponding pattern of serotonergic neurons (apomorphic; cell groups b-e), the maximum number observed in one group being four neurons. These cells are individually identifiable in successive ganglia and from animal to animal.
- The median eye is reduced (apomorphic).
- The appendage associated with the deutocerebrum is reduced (apomorphic).
- All other characters from the ground pattern of Mandi-

bulata as plesiomorphic characters.

Acknowledgments

I wish to thank B. Beltz, B. Battelle, R. Elofsson, M. Fanenbruck, F. Haas, G. Mayer, R. Melzer, C. Müller, D. Sandeman, N. Strausfeld, D. Waloszek and H. Wolf for discussion on the arthropod nervous system and arthropod phylogeny. H. J. Harzsch is gratefully acknowledged for improving the English of the manuscript. My special thanks are due to R. Urbach, S. Richter and C. Müller for providing digital figure files. This contribution was supported by Deutsche Forschungsgemeinschaft Grant Ha 2540/6. S. H. is a Heisenberg Fellow of the Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Literature

- Agricola, H. J. & Bräunig, P. 1995. Comparative aspects of peptidergic signalling pathways in the nervous system of arthropods. In: Breidbach, O. & Kutsch, W., (eds.) The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach. Birkhäuser, Basel; pp. 303-328.
- Anderson, H. (1978) Postembryonic development of the visual system of the locust, *Schistocerca gregaria*. Patterns of growth and developmental interactions in the retina and optic lobe. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 45: 55-83.
- Arbas, E. A., Meinertzhagen, I. A. & Shaw, S. R. 1991. Evolution in nervous systems. *Annu. Rev. Neurosci.* 14: 9-38.
- Averof, M. & Cohen, S. M. (1997) Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature* 385: 627-630.
- Battelle, B. 2006. The eyes of *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura) and their afferent and efferent projections. *Arthropod Struct. Dev.*: in press
- Bitsch, J. (2001) The hexapod appendage: basic structure, development and origin. *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle série)* 37: 175-194.
- Bitsch, C. & Bitsch, J. 2004. Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. *Zoologica Scripta* 33: 511-550.
- Bitsch, C. & Bitsch, J. 2005. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: S. Koenemann (ed.) *Crustaceans & arthropod relationships*. pp. 185-214, New York (CRC Press, Taylor & Francis Book Inc.).
- Bonini, N. M. & Choi, K. W. (1995). Early decisions in *Drosophila* eye morphogenesis. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 5: 507-515.
- Bräunig, P. & Pflüger, H.-J. 2001. The unpaired median neurons of insects. *Adv. Insect Physiol.* 28: 186-266.
- Breidbach, O. 1995. Is the evolution of the arthropod brain convergent? In: Breidbach O. & Kutsch, W. (eds.) The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach. pp. 383-406, Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser).
- Breidbach, O. & Wegerhoff, R. 1993. Neuroanatomy of the central nervous system of the harvestman, *Rilaena triangularis* (HERBST 1799) (Arachnida; Opiliones) - Principal organization, GABA-like and serotonin-immunohistochemistry. *Zool. Anz.* 230: 55-81.
- Breidbach, O., Dirksen, H. & Wegerhoff, R. 1995. Common general morphological pattern of peptidergic neurons in the arachnid brain: crustacean cardioactive peptide-immunoreactive neurons in the protocerebrum of seven arachnid species. *Cell Tissue Res.* 279:183-197
- Broadus, J. & Doe, C. Q. (1995) Evolution of neuroblast identity: *seven-up* and *prospero* expression reveal homologous and divergent neuroblast fates in *Drosophila* and *Schistocerca*. *Development* 121: 3989-3996.
- Burrows, M. 1996. The neurobiology of an insect brain. pp. 1-682, Oxford (Oxford University Press).
- Burmester, T. 2002. Origin and evolution of arthropod hemocyanins and related proteins. *J. Comp. Physiol. (B)* 172: 95-107.
- Campos-Ortega J. A. 1980. On compound eye development in *Drosophila melanogaster*. In: R. K. Hunt (ed.) *Current topics in developmental biology* 15, pp. 347-371, New York (Academic Press).
- Chipman, A. D. & Stollewerk A. 2006. Specification of neural precursor identity in the geophilomorph centipede *Strigamia maritima*. *Dev. Biol.* 290: 337-50.
- Clarkson, E. N. K. 1975. The evolution of the eye in trilobites. *Fossils Strata* 4: 7-31.
- Clarkson, E. N. K. 1979. The visual system of trilobites. *Palaeontology* 16: 827-840.
- Clarksson, E., Levi-Setti, R. & Horvath, G. 2006. The eyes of trilobites, the oldest preserved visual systems. *Arthropod Struct. Dev.*: in press
- Clarkson, E. N. K. & Zhang, X.-G. 1991. Ontogeny of the carboniferous trilobite *Paladin eichwaldi shunnerensis* (King 1914). *Transact. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.* 82: 277-295.
- Condron, G. B., Patel, N. H. & Zinn, K. 1994. *Engrailed* controls glial/neuronal cell fate decisions at the midline of the central nervous system. *Neuron* 13: 541-554.
- Cook, C. E., Smith, M. L., Telford, M. J., Bastianello, A. & Akam, M. 2001. Hox genes and the phylogeny of the arthropods. *Curr. Biol.* 11: 759-763.
- Cutforth, T. & Gaul, U. 1997. The genetics of visual system development in *Drosophila*: specification, connectivity and asymmetry. *Curr. Opin. Neurobiol.* 7: 48-54.
- Deuve, T. 2001. The epipleural field in hexapods. *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle série)* 37: 195-232.
- Dewel, R. A. & Dewel, W. C. 1996. The brain of *Echiniscus viridissimus* (Heterotardigrada): a key to understanding the phylogenetic position of tardigrades and the evolution of the arthropod head. *Zool. J. Linnean Soc.* 116: 35-49.
- Diersch, R., Melzer, R. R. & Smola, U. 1999. Morphology of the compound eyes of two ancestral phyllopod, *Triops cancriformis* and *Lepidurus apus* (Notostraca: Triopsidae). *J. Crust. Biol.* 19: 313-323.
- Dohle, W. 1997. Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. In: Fortey R., A. & Thomas, R. H. (eds.) *Arthropod relationships*. pp. 305-316, London (Chapman and Hall).
- Dohle, W. 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name "Tetraconata" for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. *Ann. Soc. Entomol. France (NS)* 37: 85-103.
- Dohle, W., Gerberding, M., Hejnol, A. & Scholtz, G. 2004. Cell lineage, segment differentiation, and gene expression in crustaceans. In: Scholtz, G. (ed.) *Evolutionary developmental biology of Crustacea. Crustacean issues, Vol.15*: pp. 135-167, Lisse, Netherlands (A. A. Balkema).
- Dohle, W. & Scholtz, G. 1988. Clonal analysis of the crustacean segment: the discordance between genealogical and segmental borders. *Development* 104 suppl: 147-160.
- Dohle, W. & Scholtz, G. 1997. How far does cell lineage influence cell fate specification in crustacean embryos? *Semin. Cell Dev. Biol.* 8: 379-390.
- Dove, H. & Stollewerk, A. 2003. Comparative analysis of neu-

- rogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Development* 130: 2161-2171.
- Duman-Scheel, M. & Patel, N. H. 1999. Analysis of molecular marker expression reveals neuronal homology in distantly related arthropods. *Development* 126: 2327-2334.
- Egelhaaf, A., Altenfeld, H. & Hoffmann, H.-U. 1988. Evidence for the priming role of the central retinula cell in ommatidium differentiation of *Ephesia kuehniella*. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 197: 184-189.
- Elofsson, R. 1969. The development of the compound eyes of *Penaeus duorarum* (Crustacea: Decapoda) with remarks on the nervous system. *Z. Zellforsch.* 97: 323-350.
- Elofsson, R. 1992. To the question of eyes in primitive crustaceans. *Acta. Zool.* 73: 369-372.
- Elofsson, R. & Dahl, E. 1970. The optic neuropils and chiasmata of Crustacea. *Z. Zellforsch.* 107: 343-360.
- Engelhoff, H., Dohle, W. & Blower, J. G. 1993. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) - the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. - *Zool. J. Linn. Soc.* 109: 103-234.
- Eriksson, B. J. & Budd, G. E. 2000. Onychophoran cephalic nerves and their bearing on understanding of head segmentation and stem-group evolution of Arthropoda. *Arthropod. Struct. Dev.* 29: 197-209.
- Eriksson, B. J., Tait, N. N. & Budd, G. E. 2003. Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system. *J. Morphol.* 255: 1-23.
- Evoy, W. H. & Ayers, J. 1982. Locomotion and control of limb movements. In: Sandeman, D. C. & Atwood, H. L. (eds.) *The biology of Crustacea 4: neural integration and behavior*. pp. 62-106, New York, London (Academic Press).
- Fahrbach, S. E. 2004. What arthropod brains say about arthropod phylogeny. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101: 3723-3724.
- Fahrenbach, W. H. 1975. The visual system of the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. *Int. Rev. Cytol.* 41: 285-349.
- Fanenbruck, M. 2003. Die Anatomie des Kopfes und des cephalen Skelett-Muskelsystems der Crustacea, Myriapoda und Hexapoda: Ein Beitrag zum phylogenetischen System der Mandibulata und zur Kenntnis der Herkunft der Remipedia und Tracheata. PhD-thesis, Ruhr-Universität Bochum (Germany) <http://www-brs.ub.ruhr-uni-bochum.de/netahtml/HSS/Diss/FanenbruckMartin/>.
- Fanenbruck, M. & Harzsch, S. 2005. A brain atlas of *Godzillioognomus frondosus* Yager, 1989 (Remipedia, Godzilliidae) and comparison with the brain of *Speleonectes tulumensis* Yager, 1987 (Remipedia, Speleonectidae): implications for arthropod relationships. *Arthropod Struct. Dev.* 34: 343-378.
- Fanenbruck, M., Harzsch, S. & Wägele, J. W. 2004. The brain of Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationship. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101: 3868-3873.
- Freeman, M. (1997). Cell determination strategies in the *Drosophila* eye. *Development* 124: 261-270.
- Friedrich, M., 2003. Evolution of insect eye development: first insights from fruit fly, grasshopper and flour beetle. *Integr. Comp. Biol.* 43: 505-521.
- Friedrich, M. & Benzer, S. 2000. Divergent *decapentaplegic* expression patterns in the compound eye development and the evolution of insect metamorphosis. *J. Exp. Zool.* 288: 39-55.
- Friedrich, M., Rambold, T., Melzer, R. R. 1996. The early stages of ommatidial development in the flour beetle *Tribolium castaneum* (Coleoptera; Tenebrionidae). *Dev. Genes Evol.* 206: 136-146.
- Friedrich, M. & Tautz, D. 2001. Arthropod rDNA phylogeny revisited: a consistency analysis using Monte Carlo Simulation. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)* 37: 21-40.
- Gaten, E. 1998. Optics and phylogeny: is there an insight? The evolution of superposition eyes in Decapoda (Crustacea). *Contr. Zoology* 67: 223-235.
- Gerberding, M. 1997. Germ band formation and early neurogenesis of *Leptodora kindti* (Cladocera): first evidence for neuroblasts in the entomostracan crustaceans. *Invertebrate Reprod. Dev.* 32: 93-73.
- Gerberding, M. & Scholtz, G. 1999. Cell lineage in the midline cells in the amphipod crustacean *Orchestia cavimana* (Crustacea, Malacostraca) during formation and separation of the germ band. *Dev. Genes Evol.* 209: 91-102.
- Gerberding, M. & Scholtz, G. 2001. Neurons and glia in the midline of the higher crustacean *Orchestia cavimana* are generated via an invariant cell lineage that comprises a median neuroblast and glial progenitors. *Dev. Biol.* 235: 397-409.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D. & Wheeler, W. C. 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413: 121-122.
- Govind, C. K. (1995) Muscles and their innervation. In: Factor, J. R. (ed.) *Biology of the lobster Homarus americanus*. pp. 291-312, New York, London (Academic Press).
- Govind, C. K. & Atwood, H. L. (1982). Organization of neuromuscular systems. In: Atwood, H. L. & Sandeman, D. C. (eds.) *The biology of Crustacea 3: neurobiology: structure and function*. pp. 63-104, New York, London, Paris (Academic Press).
- Green, P., Hartenstein, A. Y. & Hartenstein, V. 1993. The embryonic development of the *Drosophila* visual system. *Cell Tissue Res.* 273: 583-598.
- Hafner, G. S. & Tokarski, T. R. 1998. Morphogenesis and pattern formation on the retina of the crayfish *Procambarus clarkii*. *Cell Tissue Res.* 293: 535-550.
- Hafner, G. S. and Tokarski, T. R. 2001. Retinal development in the lobster *Homarus americanus*: comparison with compound eyes of insects and other crustaceans. *Cell Tissue Res.* 305: 147-158.
- Hanström, B. 1928. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. pp. 1-623. Berlin, Heidelberg (Springer).
- Harzsch, S. 2001a. Entwicklung des Nervensystems der Crustacea: ein Beitrag zur Phylogenie der Arthropoda. Habilitationsschrift, Universität Bielefeld, pp. 1-296
- Harzsch, S. 2001b. Neurogenesis in the crustacean ventral nerve cord: homology of neuronal stem cells in Malacostraca and Branchiopoda? *Evol. Dev.* 3: 154-169
- Harzsch, S. 2002a. Neurobiologie und Evolutionsforschung: "Neurophylogenie" und die Stammesgeschichte der Euarthropoda. *Neuroforum* 4/02: 267-273.
- Harzsch, S. 2002b. The phylogenetic significance of crustacean optic neuropils and chiasmata: a re-examination. *J. Comp. Neurol.* 453: 10-21.
- Harzsch, S. 2002c. From stem cell to structure: neurogenesis in decapod crustaceans. In: K. Wiese (ed.) *The crustacean nervous system*. pp. 417-432, Berlin, Heidelberg (Springer).
- Harzsch, S. 2003a. Ontogeny of the ventral nerve cord in malacostracan crustaceans: a common plan for neuronal development in Crustacea and Hexapoda? *Arthropod Struct. Dev.* 32: 17-38.
- Harzsch, S. 2003b. Evolution of identified arthropod neurons: the serotonergic system in relation to *engrailed*-expressing cells in the embryonic ventral nerve cord of the American lobster *Homarus americanus* Milne Edwards, 1873 (Malacostraca, Pleocyemata, Homarida). *Dev. Biol.* 258: 44-56.
- Harzsch, S. 2003c. Introduction - Development of the arthropod nervous system: variations on a common theme? *Arthropod*

- Struct. Dev. 32: 3-4.
- Harzsch, S. 2004a. The arthropod tritocerebrum: a "non-*Drosophila*-centric" perspective. *Evol. Dev.* 6: 303-309.
- Harzsch, S. 2004b. Phylogenetic comparison of serotonin-immunoreactive neurons in representatives of the Chilopoda, Diplopoda and Chelicerata: implications for arthropod relationships. *J. Morphol.* 259: 198-213.
- Harzsch, S. 2006. Neurophylogeny: architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integr. Comp. Biol.* 2006 46: 162-194.
- Harzsch, S., Benton, J., Dawirs, R. R. & Beltz, B. 1999. A new look at embryonic development of the visual system in decapod crustaceans: neuropil formation, neurogenesis and apoptotic cell death. *J. Neurobiol.* 39: 294-306.
- Harzsch, S. & Dawirs, R. R. 1995/96. Maturation of the compound eyes and eyestalk ganglia during larval development of the brachyuran crustaceans *Hyas araneus* L. (Decapoda, Majidae) and *Carcinus maenas* L. (Decapoda, Portunidae). *Zoology* 99: 189-204.
- Harzsch, S. & Glötzner, J. 2002. An immunohistochemical study on structure and development of the nervous system in the brine shrimp *Artemia salina* Linnaeus, 1758 (Branchiopoda, Anostraca) with remarks on the evolution of the arthropod brain. *Arthropod Struct. Dev.* 30: 251-270.
- Harzsch, S. & Hafner, G. 2006. Evolution of arthropod eye development in arthropods: phylogenetic implications. *Arthropod Struct. Dev.* 43: 319-340.
- Harzsch, S. & Melzer, R. 2006. Editorial: origin and evolution of arthropod visual systems. *Arthropod. Struct. Dev.* 35: 209-210.
- Harzsch, S., Melzer, R. R. & Müller, C. H. G. 2007. Mechanisms of eye development and evolution of the arthropod visual system: the lateral eyes of Myriapoda are not modified insect ommatidia. *Org. Divers. Evol.*: in press
- Harzsch, S., Miller, J., Benton, J., Dawirs, R. & Beltz, B. 1998. Development of the thoracic neuromeres in two crustaceans with different styles of metamorphic development. *J. Exp. Biol.* 210: 2465-2479.
- Harzsch, S., Müller, C. H. G. & Wolf, H. 2005a. From variable to constant cell numbers: cellular characteristics of the arthropod nervous system argue against a sister-group relationship of Chelicerata and "Myriapoda" but favour the Mandibulata concept. *Dev. Genes. Evol.* 215: 53-68.
- Harzsch, S. & Waloszek, D. 2000. Serotonin-immunoreactive neurons in the ventral nerve cord of Crustacea: a character to study aspects of arthropod phylogeny. *Arthropod Struct. Dev.* 29: 307-322.
- Harzsch, S. and Waloszek, D. 2001. Neurogenesis in the developing visual system of the branchiopod crustacean *Triops longicaudatus* (LeConte, 1846): corresponding patterns of compound-eye formation in Crustacea and Insecta? *Dev. Genes Evol.* 211: 37-43.
- Harzsch, S., Wildt, M., Battelle, B. & Waloszek, D. 2005b. Immunohistochemical localization of neurotransmitters in the nervous system of larval *Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758 (Chelicerata, Xiphosura): evidence for a conserved architecture of the protocerebrum in Euarthropoda. *Arthropod Struct. Dev.* 34: 327-342.
- Heberlein, U. & Moses, K. 1995. Mechanisms of *Drosophila* retinal morphogenesis: the virtues of being progressive. *Cell* 81: 987-990.
- Heckmann, R. & Kutsch, W. 1995. Motor supply of the dorsal longitudinal muscles II: comparison of motoneurone sets in tracheata. *Zoomorphology* 115: 197-211.
- Holmgren, N. 1916. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 56: 1-315.
- Hughes, C. L. & Kaufman, T. C. 2002. Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. *Evol. Dev.* 4: 459-499.
- Hwang, U. W., Friedrich, M., Tautz, D., Park, C. J. & Kim, W. 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413: 154-157.
- Kadner, D. & Stollewerk, A. 2004. Neurogenesis in the chilopod *Lithobius forficatus* suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Dev. Genes Evol.* 214: 367-379.
- Klass, K.-D. 1999. The pregenital abdomen of a mantid and a cockroach: musculature and nerve topography, with comparative remarks on other Neoptera (Insecta: Dictyoptera). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl. Dtsch. Entomol. Z.* 46: 3-42.
- Klass, K. D. & Kristensen, N. P. 2001. The ground plan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. In: Deuve, T. (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)* 37: 265-581.
- Kraus, O. 1997. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey, R. A. & Thomas, R. H. (eds.) *Arthropod relationships.*, pp. 295-304, London (Chapman and Hall).
- Kraus, O. 2001. "Myriapoda" and the ancestry of Hexapoda. In: Deuve, T. (ed) *Origin of the Hexapoda*. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)* 37:105-127.
- Kristensen, N. P. 1997. The groundplan and basal diversification of the hexapods. In: Fortey, R. A. & Thomas, R. H. (eds.) *Arthropod relationships.*, pp. 282-293, London (Chapman and Hall).
- Kusche, H. & Burmester, T. 2001. Diplopod hemocyanin sequence and the phylogenetic position of the Myriapoda. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1566-1573.
- Kusche, K., Ruhberg, H. & Burmester, T. 2002. A hemocyanin from the Onychophora and the emergence of respiratory proteins. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99: 10545-10548.
- Kutsch, W. & Breidbach, O. 1994. Homologous structures in the nervous system of Arthropoda. *Adv. Insect Physiol.* 24: 1-113.
- Kutsch, W. & Heckmann, R. 1995. Homologous structures, exemplified by motoneurons of Mandibulata. In: Breidbach, O & Kutsch W. (eds.) *The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*. Birkhäuser, Basel; pp. 221-248.
- Landgraf, M., Sanchez-Soriano, N., Technau, G. M., Urban, J. & Prokop, A. 2003. Charting the *Drosophila* neuropile: a strategy for the standardized characterization of genetically amenable neurites. *Dev. Biol.* 260: 207-225.
- Loesel, R. 2004. Comparative morphology of central neuropils in the brain of arthropods and its evolutionary and functional implications. *Acta Biol. Hung* 55: 39-51.
- Loesel, R. 2005. The arthropod brain: retracing six hundred million years of evolution. *Arthropod Struct. Dev.* 34: 207-209.
- Loesel, R., Nässel, D. R. & Strausfeld, N. J. 2002. Common design in a unique midline neuropil in the brains of arthropods. *Arthropod Struct. Dev.* 31: 77-91.
- Loesel, R. & Strausfeld, N. J. 2003. Common design in brains of velvet worms and chelicerates and their phylogenetic relationships. In: Elsner, N. & Zimmermann, H. (eds.) *The neurosciences from basic research to therapy*. p. 677, Stuttgart (Thieme).
- Malzacher, P. 1968. Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*. *Z. Morph. Tiere* 62:103-161.
- Manuel, M., Jäger, M., Muriënne, J., Clabaut, C. & Le Guyader, H. 2006. Hox genes in sea spiders (Pycnogonida) and the homology of arthropod head segments. *Dev. Genes Evol.* 216: 481-491.
- Maxmen, A., Browne, W. E., Martindale, M. Q. & Giribet, G.

2005. Neuroanatomy of sea spiders implies an appendicular origin of the protocerebral segment. *Nature* 437: 1144-1148.
- Meinertzhagen, I. A. 1973. Development of the compound eye and optic lobes of insects. In: Young, D. (ed.) *Developmental neurobiology of arthropods*. pp. 51-104, London (Cambridge University Press).
- Meinertzhagen, I. A. & Hanson, T. E. 1993. The development of the optic lobe. In: M. Bate, M. & Martinez-Arias, A. (eds.) *The development of Drosophila melanogaster*. pp. 1363-1491, Cold Spring Harbor (Laboratory Press).
- Melzer, R. R., Diersch, R., Nicastro, D. & Smola, U. 1997. Compound eye evolution: highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium. *Naturwissenschaften* 84: 542-544.
- Melzer, R., Michalke, C. & Smola, U. 2000. Walking on insect paths: early ommatidial development in the compound eye of the ancestral crustacean *Triops cancriformis*. *Naturwissenschaften* 87: 308-311.
- Mayer, G. 2006. Structure and development of onychophoran eyes - what is the ancestral visual organ in arthropods? *Arthropod Struct. Dev.* 34: 231-246.
- Mittmann, B. 2002. Early neurogenesis in the horseshoe crab and its implication for arthropod relationships. *Biol. Bull.* 203: 221-222.
- Mittmann, B. & Scholtz, G. 2003. Development of the nervous system in the "head" of *Limulus polyphemus* (Chelicerata: Xiphosura): morphological evidence for a correspondence between the segments of the chelicerae and of the (first) antennae of Mandibulata. *Dev. Genes Evol.* 213: 9-17.
- Moses, K. 2002. *Drosophila* eye development. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, pp. 1-277.
- Mouze, M. 1972. Croissance et métamorphose de l'appareil visuel des Aeschnidae (Odonata). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1: 181-200.
- Müller, C. H. G., Rosenberg, J., Richter, S. & Meyer-Rochow, V. B. 2003. The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural re-investigation that adds support to the Mandibulata-concept. *Zoomorphol.* 122: 191-209.
- Müller, C. H. G. & Meyer-Rochow, V. B. 2006. Fine structural organization of the lateral ocelli in two species of Scolopendra (Chilopoda: Pleurostigmophora): an evolutionary evaluation. *Zoomorphology* 125: 13-26.
- Müller, C. H. G. & Rosenberg, J. 2006. Homology of lateral ocelli in the Pleurostigmophora? New evidence from the retinal structure of some lithobiomorph species (Chilopoda: Lithobiidae). *J. Morphol.*: in press
- Nielsen, C. 2001. *Animal evolution - Interrelationships of the living phyla*. 2nd edition. pp. 1-563, Oxford, New York (Oxford University Press).
- Nilsson, D. & Kelber, A. 2007. A functional analysis of compound eye evolution. *Arthropod. Struct. Dev.*: in press
- Nilsson, D. & Osorio, D. 1997. Homology and parallelism in arthropod sensory processing. In: Fortey, R. A. & Thomas, R. H. (eds.) *Arthropod relationships*. pp. 333-348, London (Chapman and Hall).
- Panganiban, G. 2000. Distal-less function during *Drosophila* appendage and sense organ formation. *Dev. Dyn.* 218: 554-562.
- Patel, N. H. 1994. The evolution of arthropod segmentation: insights from comparisons of gene expression patterns. *Development Suppl.* 10: 201-207.
- Patel, N. H., Kornberg, T. B. & Goodman, C. S. 1989. Expression of *engrailed* during segmentation in grasshopper and crayfish. *Development* 107: 201-212.
- Paul, D. H., 1990. Neural phylogeny - its use in studying neural circuits In: (Wiese, K., Krentz, K. W.-D., Tautz, J., Reichert, H. & Mulloney, B. (eds.) *Frontiers in Crustacean Neurobiology*. pp. 537-54, Basel (Birkhäuser Verlag).
- Paul, D. H. 1989. A neurophylogenist's view of decapod crustacea. *Bull. Mar. Sci.* 45: 487-504.
- Paulus, H. F. 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta, A. P. (ed.) *Arthropod phylogeny*. pp 299-383, New York (van Nostrand).
- Paulus, H. F. 2000. Phylogeny of the Myriapoda - Crustacea - Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *J. Zool. Systemat. Evol. Res.* 38: 189-208.
- Peterson, K. J. & Eernisse, D. J. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol. Dev.* 3: 170-205.
- Pflüger, H.-J. & Stevenson, P. A. 2005. Evolutionary aspects of octopaminergic systems with emphasis on arthropods. *Arthropod Struct. Dev.* 34:379-396
- Ready, D. F., Hanson, T. E. & Benzer, S. 1976. Development of the *Drosophila* retina, a neurocrystalline lattice. *Dev. Biol.* 53: 217-240.
- Regier, J. C. & Shultz, J. W. 2001a. Elongation factor-2: a useful gene for arthropod phylogenetics. *Mol. Phylogen. Evol.* 20:136-148.
- Regier, J. C. & Shultz, J. W. 2001b. A phylogenetic analysis of Myriapoda (Arthropoda) using two nuclear protein-encoding genes. *Zool. J. Linnean Soc.* 132: 469-486.
- Richter, S. 1999. The structure of the ommatidia of the Malacostraca (Crustacea) - a phylogenetic approach. *Verh. Nat. Ver. Hamburg (NF)* 38: 161-204.
- Richter, S. 2002a The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. *Org. Divers. Evol.* 2: 217-237.
- Richter, S. 2002b. Evolution of optic design in the Malacostraca (Crustacea). In: K. Wiese (ed.): *The crustacean nervous system*. pp. 525, Berlin, Heidelberg (Springer Verlag).
- Sandeman, D. & Scholtz, G. 1995. Ground plans, evolutionary changes and homologies in decapod crustacean brains. In: Breidbach, O. & Kutsch, W. (eds.) *The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*. pp. 329-348, Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser).
- Sandeman, D. C., Sandeman, R. E., Derby, C. & Schmidt, M. 1992. Morphology of the brain of crayfish, crabs, and spiny lobsters: a common nomenclature for homologous structures. *Biol. Bull.* 183: 304-326.
- Sandeman, D. C. & Scholtz, G. 1995. Ground plans, evolutionary changes and homologies in decapod Crustacea. In: Breidbach O, Kutsch W (eds.) *The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*, Basel (Birkhäuser)
- Sandeman, D. C., Scholtz, G. & Sandeman, R. E. 1993. Brain evolution in decapod Crustacea. *J. Exp. Zool.* 265: 112-133.
- Schachtner, J., Schmidt, M. & Homberg, U. 2005. Organization and evolutionary trends of primary olfactory centers in Tetraconata (Crustacea+Hexapoda). *Arthropod Struct. Dev.* 34: 257-299.
- Scholtz, G. 1995a. Head segmentation in Crustacea-an immunocytochemical study. *Zoology* 98: 104-114.
- Scholtz, G. 1995b. Expression of the *engrailed* gene reveals nine putative segment-anlagen in the embryonic pleon of the freshwater crayfish *Cherax destructor* (Crustacea, Malacostraca, Decapoda). *Biol. Bull.* 188: 157-165.
- Scholtz, G. 1997. Cleavage, germ band formation and head segmentation: the ground pattern of the Euarthropoda. In: Fortey R. A. & Thomas, R. H. (eds.) *Arthropod relationships*. pp. 317-332, London (Chapman and Hall).
- Scholtz, G. 2001. Evolution of developmental patterns in arthropods - the analysis of gene expression and its bearing on morphology and phylogenetics. *Zoology* 103: 99-111.

- Scholtz, G. 2005. Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology. *Theory Biosci.* 124: 121-143
- Scholtz, G. & Dohle, W. 1996. Cell lineage and cell fate in crustacean embryos—a comparative approach. *Int. J. Dev. Biol.* 37: 211-220.
- Schürmann, F. W. 1995. Common and special features of the nervous system of Onychophora: a comparison with Arthropoda, Annelida and some other invertebrates. In: Breidbach, O. & Kutsch, W. (eds.) *The nervous systems of invertebrates: an evolutionary and comparative approach.* pp. 139-158, Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser)
- Schram, F. R. & Koenemann, S. 2004. Are crustaceans monophyletic? In: Cracraft, J. & Donoghue, M. J. (eds.) *Assembling the tree of life.* pp. 319-329, New York (Oxford University Press)
- Shultz, J. W. & Regier, J. C. 2000. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1011-1019
- Sinakevitch, I., Douglass, J. K., Scholtz, G., Loesel, R. & Strausfeld, N. J. 2003. Conserved and convergent organization in the optic lobes of insects and isopods, with reference to other crustacean taxa. *J. Comp. Neurol.* 467: 150-172.
- Stollewerk, A. 2002. Recruitment of cell groups through *Delta/Notch* signalling during spider neurogenesis. *Development* 129: 5339-5348.
- Stollewerk, A. 2004. Secondary neurons are arrested in an immature state by formation of epithelial vesicles during neurogenesis of the spider *Cupiennius salei*. *Front. Zool.* 2004 1: 3
- Stollewerk, A., Chipman, A. D. 2006. Neurogenesis in myriapods and chelicerates and its importance for understanding arthropod relationships. *Integr. Comp. Biol.* 46: 195-206.
- Stollewerk, A., Simpson, P. 2005. Evolution of early development of the nervous system: a comparison between arthropods. *Bioessays* 27: 874-83.
- Stollewerk, A., Tautz, D. & Weller, M. 2003. Neurogenesis in the spider: new insights from comparative analysis of morphological processes and gene expression patterns. *Arthropod Struct. Dev.* 32: 5-16.
- Stollewerk, A., Weller, M. & Tautz, D. 2001. Neurogenesis in the spider *Cupiennius salei*. *Development* 128: 2673-2688.
- Strausfeld, N. J. 1976. *Atlas of an insect brain.*, Heidelberg, New York, Berlin (Springer Verlag).
- Strausfeld, N. J. 1998. Crustacean-insect relationships: the use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. *Brain Behav. Evol.* 52: 186-206.
- Strausfeld, N. J. 2005. The evolution of crustacean and insect optic lobes and the origin of chiasmata. *Arthropod. Struct. Dev.* 34: 235-256.
- Strausfeld, N. J. & Barth, F. G. 1993. Two visual systems in one brain: neuropils serving the principal eyes of the spider *Cupiennius salei*. *J. Comp. Neurol.* 328: 43-62.
- Strausfeld, N. J., Buschbeck, E. K. & Gomez, R. S. 1995. The arthropod mushroom body: its functional roles, evolutionary enigmas and mistaken identities. In: Breidbach, O. & Kutsch, W. (eds.) *The nervous system of invertebrates: an evolutionary and comparative approach.* pp. 349-406 Basel, Boston, Berlin: (Birkhäuser).
- Strausfeld, N. L., Hansen, L., Li, Y. & Gomez, R. S. 1998. Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies. *Learning Mem.* 5:11-37.
- Strausfeld, N. J. & Hildebrand, J. G. 1999. Olfactory systems: common design, uncommon origins? *Curr. Opin. Neurobiol.* 9: 634-640.
- Strausfeld, N. J., Strausfeld, C., Stowe, S., Rowell, D., Loesel, R. 2006a. Arthropod phylogeny: onychophoran brain organization suggests an archaic relationship with a chelicerate stem lineage. *Proc. Biol. Sci.* 273(1596):1857-1866.
- Strausfeld, N. J., Strausfeld, C., Stowe, S., Rowell, D., Loesel, R. 2006b. The organization and evolutionary implications of neuropils and their neurons in the brain of the onychophoran *Euperipatoides rowelli*. *Arthropod. Struct. Dev.* 35: 169-196.
- Strausfeld, N. J., Welzzen, P. & Barth, F. G. 1993. Two visual systems in one brain: neuropils serving the principal eyes of the spider *Cupiennius salei*. *J. Comp. Neurol.* 328: 63-75.
- Tautz, D., Friedrich, M. & Schröder, R. 1994. Insect embryogenesis - what is ancestral and what is derived? *Development Suppl.* 10: 193-199.
- Thomas, A. T. 2005. Developmental palaeobiology of trilobite eyes and its evolutionary significance. *Earth-Sci. Rev.* 71: 77-93.
- Tomlinson, A. 1985. The cellular dynamics of pattern formation in the eye of *Drosophila*. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 89: 313-331.
- Urbach, R. & Technau, G. M. 2003. Early steps in building the insect brain: neuroblast formation and segmental patterning in the developing brain of different insect species. *Arthropod. Struct. Dev.* 32: 103-124.
- Urbach R, Technau G. M. 2004. Neuroblast formation and patterning during early brain development in *Drosophila*. *BioEssays* 26: 739-751.
- Utting, M., Agricola, H. J., Sandeman, R. & Sandeman, D. 2000. Central complex in the brain of crayfish and its possible homology with that of insects. *J. Comp. Neurol.* 416: 245-261.
- Vilpoux K, Sandeman, R. & Harzsch, S. 2006. Early embryonic development of the central nervous system in the Australian crayfish and the Marbled crayfish (Marmorokrebs). *Dev. Genes Evol.* 216: 209 - 223.
- Walossek, D. 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils Strata* 32: 1-202.
- Walossek, D. 1999. On the Cambrian diversity of Crustacea. In: Schram F. R., von Vaupel Klein, J. C. (eds.) *Crustaceans and the biodiversity crisis.* pp 3-27, Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Leiden, Boston (Brill-Verlag).
- Waloszek, D. 2003. Cambrian "Orsten"-type preserved arthropods and the phylogeny of Crustacea. Proceedings of the 18th International Congress of Zoology, University of Athens, Sept. 4.-9-2000, pp. 69-87, Sofia, Moskow (Pensoft Publishers).
- Walossek, D. & Müller, K. J. 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" Fossils. In: Edgecombe, G. D. (ed.) *Arthropod fossils and phylogeny.* pp. 185-231, New York (Columbia University Press).
- Waterman, T. H. 1954. Relative growth and the compound eye in Xiphosura. *J. Morphol.* 95: 125-158.
- Wegerhoff, R. & Breidbach, O. 1995. Comparative aspects of the chelicerate nervous system. In: Breidbach O. & Kutsch W. (eds.) *The nervous systems of invertebrates: an evolutionary and comparative approach.* pp. 159-180, Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser Verlag).
- Whittington, P. M. 1996. Evolution of neuronal development in arthropods. *Semin. Cell. Dev. Biol.* 7: 605-614.
- Whittington, P. M. 2004. The development of the crustacean nervous system. In ed. G. Scholtz, G. (ed.) *Evolutionary developmental biology of Crustacea, Crustacean issues Vol.15.* pp.135-167, Lisse, Netherlands. (A. A. Balkema)
- Whittington, P. M. 2006. The evolution of arthropod nervous systems: Insights from neural development in the Onychophora and Myriapoda. In: Strausfeld, N. J. (ed.) *Evolution of*

- nervous systems in invertebrates, vol. 2. Series: Kaas, J. H. (ed.) Evolution of nervous systems: a comprehensive reference. New York (Elsevier).
- Whittington, P. M. & Bacon, J. P. 1997. The organization and development of the arthropod ventral nerve cord: insights into arthropod relationships. In: Fortey, R. A. & Thomas, R. H. (eds.): Arthropod relationships. pp. 295-304. London, (Chapman and Hall).
- Whittington, P. M., Meier, T. & King, P. 1991. Segmentation, neurogenesis and formation of early axonal pathways in the centipede, *Ethmostigmus rubripes* (Brandt). Roux's Arch Dev Biol 199: 349-363.
- Wiens, T. J. & Wolf, H. 1993. The inhibitory motoneurons of crayfish thoracic limbs: identification, structures, and homology with insect common inhibitors. J. Comp. Neurol. 336: 261-278.
- Wildt, M. & Harzsch, S. 2002 A new look at an old visual system: structure and development of the compound eyes and optic ganglia of the brine shrimp *Artemia salina* Linnaeus, 1758 (Branchiopoda, Anostraca). J. Neurobiol. 52: 117-132.
- Willmann, R. 1997. Advances and problems in insect phylogeny. In: Fortey, R. A. & Thomas, R. H. (eds.) Arthropod relationships. pp. 270-279, London (Chapman and Hall).
- Williams, T. A., Nulsen, C. & Nagy, L. M. 2002. A complex role for *distal-less* in crustacean appendage development. Dev. Biol. 241: 302-312.
- Wolf, H. & Harzsch, S. 2002a. Evolution of the arthropod neuromuscular system. 1: Arrangement of muscles and excitatory innervation in the walking legs of the scorpion *Vaejovis spinigerus* (Wood, 1863) (Vaejovidae, Scorpiones, Arachnida). Arthropod Struct. Dev. 31: 185-202.
- Wolf, H. & Harzsch, S. 2002b. Evolution of the arthropod neuromuscular system. 2: Inhibitory innervation of the walking legs of the scorpion *Vaejovis spinigerus* (Wood, 1863) (Vaejovidae, Scorpiones, Arachnida). Arthropod Struct. Dev. 31: 203-215.
- Wolff, T. & Ready, D. F. 1991. The beginning of pattern formation in the *Drosophila* compound eye: the morphogenetic furrow and the second mitotic wave. Development 113: 841-850.
- Wolff, T. & Ready, D. F. 1993. Pattern formation in the *Drosophila* retina. In: Bate, M. & Martinez-Arias, A. (eds.) The development of *Drosophila melanogaster*. pp. 1277-1325, Cold Spring Harbor (Cold Spring Harbor Laboratory Press)
- Wolff, T. Martin, K. A., Rubin, G. M. & Zipursky, S. L. 1997. The development of the *Drosophila* visual system. In: Cowan, W. M., Jessell, T. M & Zipursky, S. L. (eds.) Molecular and cellular approaches to neural development. pp. 474-508, Oxford (Oxford University Press).
- Zhang, X. G., Clarkson, E. N. K. 1990. The eyes of Lower Cambrian eodiscid trilobites. Palaeontology 33: 911-932.

The contribution of fossils to the reconstruction of the higher-level phylogeny of birds

Gerald Mayr

Forschungsinstitut Senckenberg, Sektion für Ornithologie, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt/M., Germany; e-mail: Gerald.Mayr@senckenberg.de

Abstract

Only a phylogeny based on morphological characters allows the assignment of fossil taxa which so far played a subordinate role in the reconstruction of the phylogenetic relationships within birds. However, although fossils are not compulsory for the reconstruction of the phylogeny between extant taxa, stem lineage representatives can contribute to phylogenetic hypotheses on widely divergent groups of birds, in particular if they exhibit bauplan characteristics which were reduced or transformed in the crown group but are present in its sister taxon. In the present study, the significance of two such "missing links" is exemplified. The †Palaelodidae confirm recent analyses which resulted in sister group relationship between flamingos (Phoenicopteriformes) and the morphologically very different grebes (Podicipediformes) by combining derived skull features of flamingos with leg adaptations for hindlimb propulsion found in grebes. The †Plotopteridae display a mosaic of derived characters of penguins (Spheniscidae) and the Suloidea (boobies, gannets, cormorants, and anhingas), and gave rise to a novel hypothesis concerning the phylogenetic relationships of penguins.

Zusammenfassung

Nur ein auf morphologischen Merkmalen basierender Stammbaum erlaubt die Zuordnung fossiler Taxa, welche bisher eine untergeordnete Rolle in der Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Vögel spielten. Obgleich Fossilien nicht obligatorisch für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen heutigen Taxa sind, können Stammgruppenvertreter zu phylogenetischen Hypothesen bezüglich morphologisch sehr unterschiedlicher rezenter Taxa beitragen, wenn sie Bauplanmerkmale aufweisen, die in der Kronengruppe reduziert oder transformiert wurden, aber in ihrer Schwestergruppe noch vorhanden sind. Die Bedeutung solcher „missing links“ wird anhand von zwei Taxa illustriert. Die †Palaelodidae bestätigen neue Analysen, die in einem Schwestergruppenverhältnis zwischen Flamingos (Phoenicopteridae) und den morphologisch sehr unterschiedlichen Lappentaucher (Podicipedidae) resultierten, indem sie abgeleitete Schädelmerkmale von Flamingos mit Anpassungen kombinieren, welche bei Lappentauchern für einen Antrieb im Wasser mit den Beinen dienen. Die †Plotopteridae zeigen eine mosaikhafte Verteilung von abgeleiteten Merkmalen von Pinguinen (Spheniscidae) und den Suloidea (Tölpel, Kormorane und Schlangenhalsvögel), die eine neue Hypothese zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Pinguine anregen.

Introduction

The phylogenetic relationships within Aves are still very controversial, and although there are ongoing efforts to analyze large morphological and molecular data sets (Livezey & Zusi 2001, Cracraft et al. 2004) little consensus has been reached. Even some of the more recent studies proceed from poorly established "orders" (e.g., Cracraft 2001, Cracraft et al. 2004), whose monophyly has not been well supported and which go back to classifications of the 19th century. New impetus came from the introduction of molecular techniques into avian systematics. However, the often-cited DNA-DNA hybridization studies of Sibley & Ahlquist (1990) have repeatedly been criticized for methodological reasons (e.g., Houde 1987, Lanyon 1992,

Harshman 1994), and analyses of gene sequences yield remarkably different results depending on the kind of data evaluated and the way how it is analyzed (e.g., Espinosa de los Monteros 2000, Mindell et al. 1997, Mayr et al. 2003, Cracraft et al. 2004, Fain & Houde 2004). Often these trees seem to reflect the phylogeny of the analyzed gene rather than that of the studied taxa. Results of molecular analyses are particularly convincing if independent analyses of different genes support the same clades, but this is the case for only few avian groups.

In contrast to the situation in mammalian phylogeny, fossils so far played a subordinate role in discussions on avian higher level-phylogeny. Very few fossil members of crown group Aves were found in Cretaceous deposits (Hope 2002), whereas stem group representatives of most

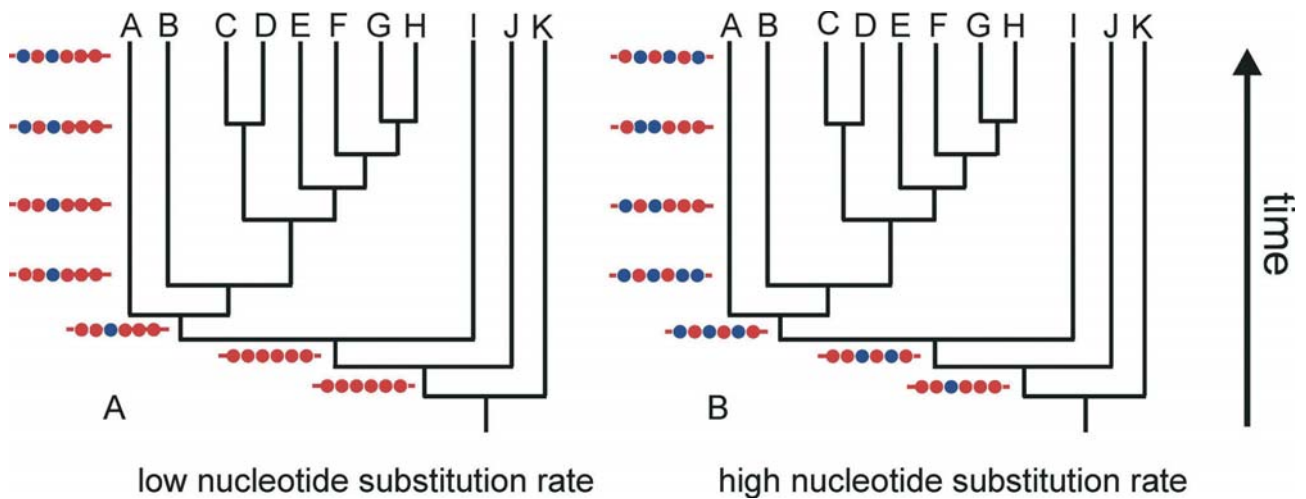


Fig. 1. Hypothetical phylogeny of eleven taxa. The blue dots indicate apomorphic nucleotide substitutions. **A.** A low nucleotide substitution rate is assumed, with little time to accumulate phylogenetically informative nucleotide substitutions on the short basal internodes. **B.** A high nucleotide substitution rate is assumed, and a phylogenetic signal is blurred by random substitutions on the long stem lineages leading to the extant taxa.

extant avian "orders" are known from the early Eocene (e.g., Mayr 2005a). Taken literally, the fossil record of birds thus indicates that the basal divergences within Aves occurred in a relatively short period in the early Paleogene, in which case the higher-level phylogeny of birds would be characterized by short internodes between the basal divergences and long stem lineages leading to the extant taxa. If true, this poses some problems for phylogenetic analyses based on gene sequences, because in the case of a gene with a low nucleotide substitution rate there would have been little time to accumulate phylogenetically informative nucleotide substitutions on the short basal internodes (Fig. 1A). On the other hand, if a "fast evolving" gene with a high substitution rate is studied, a phylogenetic signal may be blurred by random nucleotide substitutions on the long stem lineage leading to the extant taxa (Fig. 1B).

Of course, analyses of morphological data face the same problem. However, morphological characters in general are more complex than nucleotide substitutions, and few morphological characters may thus have a greater phylogenetic significance than few nucleotide substitutions (since only few genes are included in most molecular analyses, it is unlikely that these code for any morphological characters). In addition, analysis of morphological characters allows the consideration of stem group representatives which do not yet exhibit all apomorphic bauplan characteristics of the crown group and thus help to overcome the problem of long stem lineages. In the following, two examples of such "missing links" between avian higher-level taxa are presented which bear on the phylogenetic relationships of flamingos and penguins, respectively (the terms used below for the extant taxa refer to the Pan-Monophylum).

Flamingos (Phoenicopteriformes) and grebes (Podicipediformes)

One of the most surprising findings of recent molecular analyses is sister group relationship between flamingos (Phoenicopteriformes) and grebes (Podicipediformes) (Fig. 2). The flamingo-grebe clade was initially proposed from analyses of DNA sequence and hybridization data (van Tuinen et al. 2001), and subsequently supported by analyses of additional genes (Chubb 2004, Cracraft et al. 2004) and morphological data (Mayr 2004). It is one of the few examples where molecular studies congruently support a novel grouping, which was not suggested before by morphological data.

Flamingos and grebes are very different in their external appearance and way of living. Whereas flamingos are long-legged filter feeders, grebes are diving birds which use their short legs for propulsion (del Hoyo 1992, Llimona & del Hoyo 1992). However, sister group relationship between these two taxa is also well-supported by morphological data, and apomorphies of the clade (Phoenicopteriformes + Podicipediformes) include the presence of fused thoracic vertebrae, an unusually high



Fig. 2. **A.** Greater Flamingo (*Phoenicopterus ruber*). **B.** Great grebe (*Podiceps major*). Photos: Johannes Ferdinand.

number of cervical vertebrae, eleven primaries (except for storks, Ciconiidae, all other birds have nine or ten primaries), a calcium phosphate layer covering the eggshell, and a taxon of Cestodes which is exclusively shared by flamingos and grebes (Mayr 2004).

Because of the great morphological dissimilarity of the two taxa, detailed comparisons in order to evaluate a closer relationship were not made by earlier authors. This is so much the more surprising, as there is a fossil avian taxon which can be considered a "missing link" between flamingos and grebes. This taxon, the †Palaelodidae, is known since more than 150 years from the Paleogene and Neogene of Europe and has an abundant fossil record (e.g., Cheneval 1983). Its assignment to the Phoenicopteriformes has never been doubted and, among other features, is supported by a very deep lower jaw suggesting the existence of a "primitive filter-feeding apparatus" (Cheneval & Escuillié 1992: 209) (Fig. 3). By contrast, being proportionally shorter than that of crown group Phoenicopteridae with a mediolaterally compressed distal end and a plantarly deflected trochlea for the second toe, the foot bones of †palaelodids "show many similarities with those of a foot-propelled diving bird such as *Podiceps* [Podicipedidae]" (Cheneval & Escuillié 1992).

†Palaelodids not only bridge the morphological gap between extant grebes and flamingos, but provide infor-

mation on the course of evolution not available from study of the extant taxa. Just looking at the latter and without knowing the sister taxon of the flamingo-grebe clade, it would hardly be possible to make statements on the stem species of (Pan-)Phoenicopteriformes. However since both grebes and †Palaelodidae are aquatic birds which use their hindlimbs for propulsion, it is most parsimonious to assume that the stem species of (Pan-)Phoenicopteriformes also was an aquatic bird which used its hind limbs for propulsion in the water (Mayr 2004). Species on the stem lineage of the Phoenicopteridae then entered a new ecological zone, as filter feeders in shallow waters.

†Plotopteridae and penguins (Spheniscidae)

Penguins (Spheniscidae) exhibit a highly derived morphology which makes it difficult to evaluate their phylogenetic affinities with morphological data (Fig. 4). By many earlier authors they were considered to be most closely related to tubenoses and allies (Procellariiformes) and loons (Gaviiformes) (Cracraft 1985, Sibley & Ahlquist 1990, McKittrick 1991, van Tuinen et al. 2001, Mayr & Clarke 2003), but the evidence for either hypothesis is very weak (Mayr 2005b).

Molecular analyses do not show congruent results concerning the affinities of penguins (see the review in

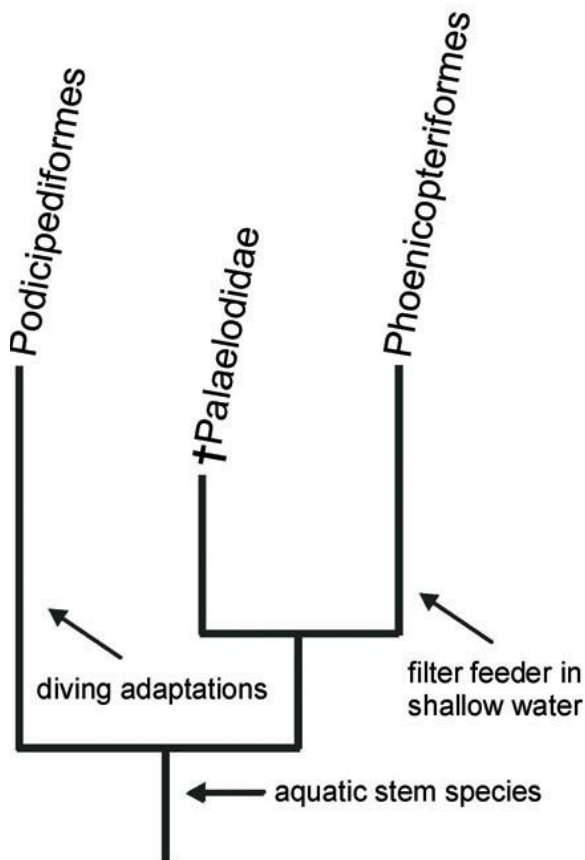


Fig. 3. Phylogenetic relationships between †Podicipediformes, Palaelodidae, and Phoenicopteriformes, with skulls in comparison. **A.** Lesser flamingo (*Phoeniconaias minor*, Phoenicopteridae). **B.** *Palaelodus* sp. (†Palaelodidae; uncatalogued specimen from Alliers in France in the collection of Forschungsinstitut Senckenberg). **C.** Great crested grebe (*Podiceps cristatus*, Podicipedidae). Note that the upper beak and part of the cranium in B are reconstructed. Scale bars equal 10 mm.



Fig. 4. Immature (left) and adult (right) Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*), Seno Otway, Chile. Photo: Eun-Joo Shin.

Mayr 2005b), but with regard to the following remarks it is noteworthy that in a recent analysis of the beta-fibrinogen gene by Fain & Houde (2004) penguins were shown to be the sister taxon of a clade including the "pelecaniform" *Fregatidae* (frigatebirds) and *Suloidea* (gannets and boobies [*Sulidae*], cormorants [*Phalacrocoracidae*], and anhingas [*Anhingidae*]) (Fig. 5).

Evidence for this latter hypothesis comes from a fossil taxon of flightless, wing-propelled diving birds, the †*Plotopteridae*, which are known from the late Eocene to early Miocene of Japan and North America. †*Plotopterids* and penguins share a highly derived wing morphology including a thin, sheet-like, and greatly expanded scapula, a peculiar humerus with a strongly flattened and ventrally protruding distal end, as well as a flattened and greatly expanded radius and ulna, the latter bearing a row of marked pits for the attachment of feather quills (Mayr 2005b; Fig. 6). The derived similarities between †*Ploto-*

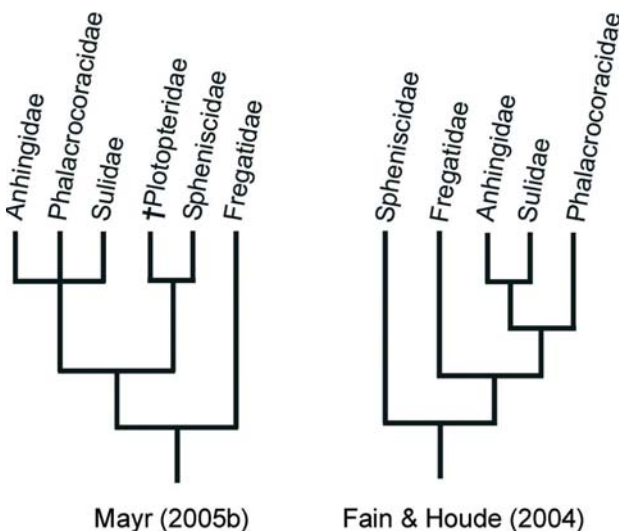


Fig. 5. Two phylogenetic hypotheses on the relationships between penguins and the *Suloidea*. **A.** After Mayr (2005b). **B.** After Fain & Houde (2004). Note that the former study has been submitted before the latter was published and that the results of both studies are thus independently obtained.

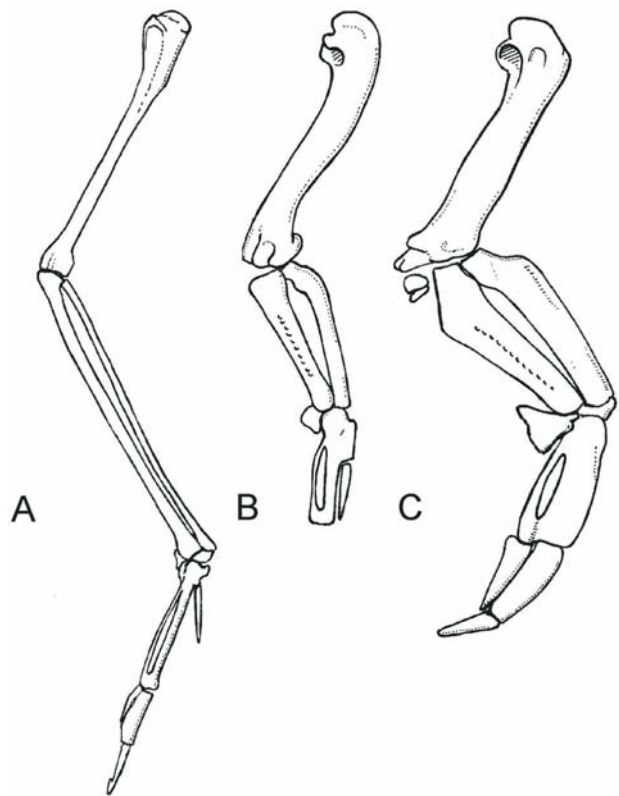


Fig. 6. Right wing in comparison. **A.** *Phalacrocorax carbo* (*Suloidea*, *Phalacrocoracidae*). **B.** *Copepteryx hexeris* (†*Plotopteridae*). **C.** *Eudyptula minor* (*Spheniscidae*). Not to scale and slightly schematic; in B the distal phalanges are not shown; from Mayr (2005b), modified.

pteridae and crown group *Spheniscidae* are not restricted to the wing skeleton and both taxa also share, for example, a greatly abbreviated tarsometatarsus in which the distal vascular foramen is distally open or completely absent (Fig. 7).

The similarities between †*plotopterids* and penguins, which are especially evident if †*plotopterids* are compared with stem lineage representatives of the *Spheniscidae* (Fig. 7, Mayr 2005b), were however attributed to convergence, and †*plotopterids* were considered to be most closely related to the pelecaniform anhingas (Olson 1980, Olson & Hasegawa 1979, 1996).

However, assignment of †*plotopterids* to "pelecaniform" birds does not necessarily preclude them from being the sister taxon of penguins, and cladistic analysis of morphological data supports sister group between *Suloidea* and the clade (†*Plotopteridae* + *Spheniscidae*) (Mayr 2005b; Fig. 5). Penguins and members of the *Suloidea* share greatly reduced external narial openings, opisthocoelous thoracic vertebrae, a very large patella which bears a marked furrow/canal for the tendon of the ambiens muscle, a single-lobed glandula nasalis with only a single efferent ductus, and a layer of amorphous calcium carbonate covering the eggshell (Mayr 2005b). The young of penguins and "pelecaniform" birds are further fed down the gullet of the adults, which was considered "a good synapomorphy" for "Pelecaniformes" by Cracraft (1985: 841).

†*Plotopteridae* were not recognized as stem lineage representatives of the *Sphenisciformes* because they share

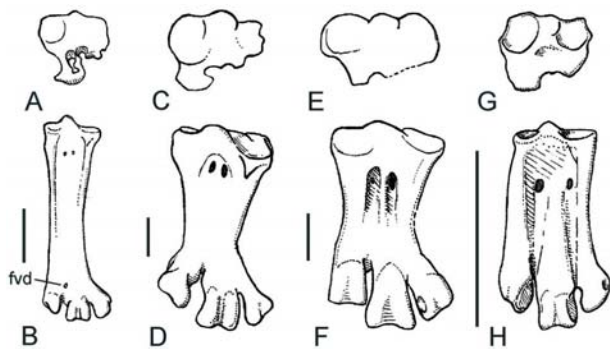


Fig. 7. Dorsal aspect (B, D, F, H) and proximal end in proximal view (A, C, E, G) of right tarsometatarsus in comparison. **A, B.** Miocene giant anHINGA *MacranHINGA paramensis* (Suloidea, AnHINGidae). **C, D.** Plotopterid *Copepteryx hexeris* (+Plotopteridae). **E, F.** Late Eocene *Palaeudyptes marplei* (Spheniscidae). **G, H.** Extant *Eudyptula minor* (Spheniscidae). Scale bars equal 2 cm. Abbreviation: fvd - distal vascular foramen. From Mayr (2005b), modified.

with Suloidea several derived characters which are absent in crown group Spheniscidae, including a marked nasofrontal hinge and derived coracoid/furcula and furcula/sternum articulations (see Mayr 2005b). However, several traits of the peculiar penguin morphology are known to be of neotenic origin and neoteny may also account for many differences between crown group penguins and the Suloidea (Mayr 2005b).

Conclusion

Only a phylogeny which is based on morphological characters allows the assignment of fossil taxa, which is important not only because there is an increasing number of well-preserved fossil birds. Stem lineage representatives can also contribute to phylogenetic hypotheses on widely divergent taxa if they exhibit old bauplan characteristics, which were reduced or transformed in the crown group but are present in its sister taxon.

Although fossils are not compulsory for the reconstruction of phylogenetic relationships between extant taxa, they may provide important clues for detection of sister group relationship between morphologically divergent modern groups. One of the most instructive examples therefore is sister group between crocodiles and birds which can be shown by study of crown group Aves and Crocodylia, but would probably not have become universally accepted without fossil taxa such as *Archaeopteryx* and sphenosuchians (stem group representatives of Crocodylia).

Morphological characters further raise questions concerning character transformations and allow plausible assessment of convergence, as correlation with behavioral and ecological traits is often only feasible for morphological characters. For example, grebes and loons share similar derived transformations of the hindlimbs which can be explained with the fact that both taxa use their feet for propulsion in the water. By contrast, given the very different way of living of grebes and flamingos, it is much more difficult to explain by convergence the above-listed

derived morphological similarities shared by these taxa.

Unquestionably, molecular analyses are an important tool for the reconstruction of the higher-level phylogeny of birds. However, it is to be hoped that in future phylogenetic analyses the consideration of morphological data and fossils is intensified for a more comprehensive understanding of avian phylogeny and evolution.

Acknowledgements

I thank R. Willmann for inviting me to take part at the Phylogenetisches Symposium in Göttingen and A. Manegold for critical comments on an earlier version of the manuscript.

References

- Cheneval, J. 1983. Révision du genre *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863 (Aves, Phoenicopteriformes) du gisement aquitain de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France). - *Géobios* 16: 179-191.
- Cheneval, J., & Escuillié, F. 1992. New data concerning *Palaelodus ambiguus* (Aves: Phoenicopteriformes: Palaelodidae): Ecological and Evolutionary Interpretations. - In: Campbell, K. E. (ed.) Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb. - Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 36: 209-224.
- Chubb, A. 2004. New nuclear evidence for the oldest divergence among neognath birds: the phylogenetic utility of ZENK (i). - *Molecular phylogenetics and evolution* 30: 140-151.
- Cracraft, J. 1985. Monophyly and phylogenetic relationships of the Pelecaniformes: a numerical cladistic analysis. - *Auk* 102: 834-853.
- Cracraft, J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. - *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 459-469.
- Cracraft, J., Barker, F. K., Braun, M., Harshman, J., Dyke, G. J., Feinstein, J., Stanley, S., Cibois, A., Schikler, P., Beresford, P., García-Moreno, J., Sorenson, M. D., Yuri, T., & Mindell, D. P. 2004. Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life. - In: Cracraft, J., & Donoghue, M. (eds.) *Assembling the tree of life*: 468-489. New York (Oxford University Press).
- del Hoyo, J. 1992. Family Phoenicopteridae (flamingos). - In: del Hoyo, J., Elliot, A., & Sargatal, J. (eds.) *Handbook of the birds of the world*, vol. 1: 508-526. Barcelona (Lynx Edicions).
- Espinosa de los Monteros, A. 2000. Higher-level phylogeny of Trogoniformes. - *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 20-34.
- Fain, M. G., & Houde, P. 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds. - *Evolution* 58: 2558-2573.
- Harshman, J. 1994. Reweaving the tapestry: What can we learn from Sibley and Ahlquist (1990)? - *Auk* 111: 377-388.
- Hope, S. 2002. The Mesozoic radiation of Neornithes. In: Chiappe, L. M., & Witmer, L. M. (eds.) *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*: 339-388. Berkeley (University of California Press).
- Houde, P. 1987. Critical evaluation of DNA hybridization studies in avian systematics. - *Auk* 104: 17-32.
- Lanyon, S. M. 1992. Review of Sibley and Ahlquist 1990. - *Condor* 94: 304-307.
- Llimona, F., & del Hoyo, J. 1992. Family Podicipedidae (grebes). - In: del Hoyo, J., Elliot, A., & Sargatal, J. (eds.) *Handbook*

- of the birds of the world, vol. 1: 174-196. Barcelona (Lynx Edicions).
- Livezey, B. C., & Zusi, R. L. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. - *Netherlands Journal of Zoology* 51: 179-205.
- Mayr, G. 2004. Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae). - *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 157-169.
- Mayr, G. 2005a. The Paleogene fossil record of birds in Europe. - *Biological Reviews* 80: 515-542.
- Mayr, G. 2005b. Tertiary plotopterids (Aves, Plotopteridae) and a novel hypothesis on the phylogenetic relationships of penguins (Spheniscidae). - *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43: 61-71.
- Mayr, G., & Clarke, J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. - *Cladistics* 19: 527-553.
- Mayr, G., Manegold, A., & Johansson, U. 2003. Monophyletic groups within "higher land birds" - comparison of morphological and molecular data. - *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 41: 233-248.
- McKittrick, M. C. 1991. Phylogenetic Analysis of Avian Hindlimb Musculature. - University of Michigan, Museum of Zoology, Miscellaneous Publications 179: 1-85.
- Mindell, D. P., Sorenson, M. D., Huddleston, C. J., Miranda, H. C. Jr., Knight, A., Sawchuk, S. J., & Yuri, T. 1997. Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA. - In: Mindell, D. P. (ed.) *Avian molecular evolution and systematics*: 213-247. Ann Arbor (Academic Press).
- Olson, S. L. 1980. A new genus of penguin-like peleciform bird from the Oligocene of Washington (Pelecaniformes: Plotopteridae). - *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions to Science* 330: 51-57.
- Olson, S. L., & Hasegawa, Y. 1979. Fossil counterparts of giant penguins from the North Pacific. - *Science* 206: 688-689.
- Olson, S. L., & Hasegawa, Y. 1996. A new genus and two new species of gigantic Plotopteridae from Japan (Aves: Plotopteridae). - *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 742-751.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. - 976 pp., New Haven (Yale University Press).
- Van Tuinen, M., Butvill, D. B., Kirsch, J. A. W., & Hedges, S. B. 2001. Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. - *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1345-1350.
- indicates that most divergences within crown group Aves occurred around or after the K/T-boundary.
- Slack et al. (2006) described the earliest known fossil representatives of (Pan-) Sphenisciformes, from the Paleocene of New Zealand. Concerning the hypothesis outlined above, it is noteworthy that these birds, which were assigned to the new taxon Waimanu, still exhibit a foramen vasculare distale on the tarsometatarsus. Unfortunately, their significance with regard to the affinities of the Plotopteridae has not been discussed by the authors.
- Ericson, P. G. P., Anderson, C. L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U. S., Källersjö, M., Ohlson, J. I., Parsons, T. J., Zuccon, D. & Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology letters*. DOI: 10.1098/rsbl.2006.0523.
- Slack, K. E., Jones, C. M., Ando, T., Harrison, G. L., Fordyce, R. E., Arnason, U. & Penny, D. 2006. Early Penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1144-1155.

Addendum

After submission of the manuscript, two papers were published which directly bear on the subject of the present study:

Ericson et al. (2006) published a molecular analysis based on five nuclear genes and including representatives of most extant higher-level taxa, which resulted in a well-resolved tree-topology. This analysis supported monophyly of the flamingo-grebe clade, penguins occurred in an unresolved polytomy, together with loons, "peleciform", procellariiform and "ciconiiform" birds. Calibration of this tree topology with a large number of stratigraphically and phylogenetically well-documented fossils

Plant morphology as the cornerstone to the integration of fossils and extant taxa in phylogenetic analyses

Harald Schneider

Albrecht-von-Haller Institut für Pflanzenwissenschaften, Georg-August Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany. E-mail: hschnei3@gwdg.de

Abstract

Integration of fossils into phylogenies based mainly on extant taxa, is of special interest if we want to address not only the relationships among extant taxa, but also understand the evolutionary processes shaping the tree of life. Two approaches are explored to integrate fossils in reconstructions of the phylogeny of vascular plants. The first approach compiles all evidence in a single matrix (supermatrix) and all characters are treated as equally weighted in combined analyses. In the second approach, the phylogeny of vascular plants is reconstructed in two steps. In the first step, separate phylogenetic analyses of a DNA nucleotide data set and a morphological data set are used to reconstruct the phylogeny of these plants. The DNA data set comprises exclusively extant taxa, whereas the morphological data set consists of extant and fossilized taxa. In the second step, a supertree is reconstructed based on the results of the two separate analyses. In comparison, the supertree approach seems to better represent the results of the combined data set. I finally discuss the different aspects of the processes required to integrate fossils into phylogenies.

Zusammenfassung

Die Integration von Fossilien in Phylogenie-Rekonstruktionen, die vorwiegend auf rezenten Taxa fußen, ist von besonderem Interesse für Forschungsarbeiten, die nicht nur die Beziehungen innerhalb lebender Taxa aufklären wollen, sondern auch die Mechanismen und Prozesse der Evolution untersuchen wollen. In der vorgelegten Arbeit werden zwei Ansätze zur Integration von Fossilien am Beispiel der Rekonstruktion der Phylogenie der Gefäßpflanzen angewandt. Im ersten Ansatz werden alle Merkmale zu einer Matrix vereinigt (Supermatrix), wobei alle Merkmale als gleich gewichtet in die kombinierte Analyse einfließen. Im zweiten Ansatz werden Daten, die auf DNS-Sequenzen beruhen, und morphologische Daten in getrennten Matrizen erfasst und getrennt analysiert. Der auf DNS-Daten beruhende Datensatz umfasst nur rezente Taxa, während der auf morphologischen Strukturen beruhende Datensatz sowohl rezente als auch ausgestorbene Taxa umfasst. Die phylogenetischen Hypothesen, die in der unabhängigen Analyse der beiden Datensätze gewonnen wurden, werden mit Hilfe des "Supertree"-Verfahrens zusammengefasst. Im Vergleich zeigt sich, dass der zweite Ansatz eine bessere Erfassung der vorliegenden Information erlaubt. Im weiteren werden eine Reihe von Aspekten zur Vorgehensweise bei solchen integrativen Studien diskutiert.

Introduction

In recent years, we have seen incredible progress in our understanding of the global phylogeny of green plants (e.g., Delwiche et al., 2004; Lewis & McCout, 2004; Palmer et al. 2004; Pryer et al. 2004a, b; Soltis & Soltis, 2004; Soltis et al. 2004a). These advancements have mainly been caused by the application of phylogenetic analyses employing DNA sequence data. The rapid increase of studies based exclusively on molecular evidence correlates with a notable decline of studies considering morphological data to reconstruct phylogenies. This trend may be justified by the impressive improvements

provided by DNA based studies as mentioned above. In this context, it is not surprising that several well-established scientists have argued that morphology should be rejected as evidence for phylogenetic studies (e.g., Chase et al. 2005). Such opinion has provoked a general discussion on the role of morphology in phylogenetic reconstructions. Some authors have provided convincing arguments for preferring molecular evidence, whereas other authors have maintained that morphology plays still an important role in 21st century phylogenetics as it always done (Hillis & Wiens, 2000; Jenner, 2004; Lee, 2004, 2006; Olmstead and Scotland, 2005; Scotland et al., 2003; Smith and Turner, 2005; Wiens, 2004). The ongoing controversy is published in some of the most influential journals in

evolutionary biology such as "Systematic Biology" and "Taxon". The importance of this issue is further illustrated by the number of participants at the 47. Phylogenetischer Symposium held in November 2005 in Göttingen which was organized to infer the value of morphology in current phylogenetic research. This study is based on my presentation at this meeting and reflects the contributions of other authors and discussions during and after this meeting.

Several major arguments need to be considered if the value of morphology in phylogenetic studies has to be evaluated. First, the overwhelming amount of evidence generated in DNA based studies. This pattern is particular evident in whole genome sequencing projects. Sequencing of whole genomes is often seen as the Holy Grail in phylogenetics, since these data are expected to provide sufficient evidence to enable to reconstruct the relationships among major lineages of organisms such as the deep relationships among land plants (Boore, 2006; Kelch et al. 2004; Raubeson and Jansen 2005). However, some authors urged to be cautious with results based on whole genomes from very few taxa (Soltis et al., 2004b). The quantitative superiority of DNA sequence data is especially prominent in organisms with relatively low morphological complexity and most advocates of strictly molecular based phylogenies study the evolution of taxa in which morphological matrices often include not much more than 100 easily obtained characters. Secondly, ambiguous homology assessments are rather common in morphological studies and proposed alternative phylogenetic hypotheses reflect different interpretation of morphological evidence. Ambiguous homology is also a problem in the alignment of DNA sequences but this is often easier to solve considering the vast amount of information present in the genome. It is nearly always possible to generate data from different genomic markers to avoid ambiguity in the alignment. Thirdly, DNA sequence data are often confronted with particular inconsistencies such as long-branch attraction, heterotachy and compositional bias (Desluc et al. 2005). Some of these problems are restricted to molecular data, whereas others are considered to be more common in studies using molecular rather than morphological evidence. As an example, long-branch attraction may be also a problem in morphological studies focusing on very distantly related lineages. Fourth, rampant homoplasy is often a serious problem in lineages undergoing relative recent radiation in very similar habitats. In general, this problem is more frequently considered in morphological studies than in those based on DNA sequences.

Less often than expected, authors argue for a "partnership" of both kinds of evidence (Hillis and Wiens, 2004; Jenner, 2004). Both, molecular and morphological evidence, can be considered in combined analyses. This total evidence approach was favoured by some authors in the late 1990's (e.g., de Queiroz et al. 1996). Today, the generation of DNA sequence data is inexpensive and fast and therefore it is often much quicker to create a suitable molecular data set than to compile a corresponding morphological data set. The later process requires a lot of expertise that need to be gained during many years of exhaustive studying of the organisms as well as of the

pertinent literature. As an alternative to the total evidence approach, we need to consider the independent analyses of DNA based and morphology based data sets. Comparison of the obtained phylogenetic evidence will allow us to identify inconsistencies which are likely to appear in both kinds of data sets. This approach can be applied to settle ongoing controversies about the interpretation of morphological data. As an example, two conflicting phylogenetic hypotheses concerning the staghorn fern genus *Platynerium* were generated in independent cladistic analyses using morphological evidence (Hennipman & Roos, 1982; Hoshizaki, 1972). Independent analyses of DNA sequences showed that one of the two hypotheses were based on misinterpretations of the homology of several anatomical and morphological characters (Kreier & Schneider, 2006). In this context, supertree approaches may be considered because they provide us with advanced approaches to infer the consensus of phylogenetic hypotheses obtained by independent analyses of data differing in the explored markers (e.g., DNA sequences versus morphology) and taxon comparison (Bininda-Emonds, 2004).

As long as we are mainly interested in relationships among extant taxa, we may be able to ignore morphological evidence. In contrast, morphology is crucial in studies inferring the evolution of organisms through time because only morphology allows us to integrate the fossil record into our phylogenetic reconstructions. In general, fossilized DNA fragments are extremely rare and provide information only for relatively recent evolutionary events (Gugerli et al., 2005). Information given by the fossil record may be captured by ad-hoc assignments of the fossils to extant lineages but it is more desirable to integrate the fossils into the phylogenetic analyses. These studies are confronted with several critical issues that are mainly caused by the incompleteness of the fossil record (Kemp, 1999). The organismic incompleteness of the fossil record effect accuracy of phylogenetic analyses because only a relative small subset of all characters of an organism is preserved (e.g., Kemp, 1999, O'Leary, 2001). Therefore, only a minority of characters observed in extant taxa can be scored for the fossil taxa. The interpretation of the preserved characters often need particular expertise on the fossilization process to recognize misleading artefacts and to reconstruct poorly preserved structures (Kemp, 1999). Despite this issues, the integration of fossil evidence appears desirable especially in studies inferring macroevolutionary processes (Wagner, 2000).

In this study, I explore aspects of the integration of fossils in studies inferring the early diversification of vascular plants. Although our understanding of the phylogenetic relationships among the major lineages of vascular plants has much improved in the last ten years, hypotheses concerning the relationships among major lineages of these plants are still controversially discussed. Cladistic studies based mainly on fossils found evidence for three lineages of vascular plants (Kenrick & Crane, 1997a, b). This result was subsequently confirmed in phylogenetic studies using DNA sequence data with or without considering morphological evidence (e.g., Nickrent et al., 2000; Pryer et al. 2001). The major new finding of these

tree bisection and reconnection (TBR), and MultTrees. Bootstrap analyses are calculated with 1000 bootstrap-replicates, 10 RAS and TBR. All characters were treated as equal weighted and unordered. The morphological data set was analysed separately and combined with the molecular data set.

In addition, I performed a supertree analysis using the matrix representation with parsimony (MRP) approach (Baum & Reagan, 2004). The matrix was compiled based on the phylogenetic hypotheses presented in Pryer et al. (2001) and Kenrick and Crane (1997). To avoid overlapping characters, I chose the phylogenetic hypothesis which is exclusively based on DNA sequence data presented in Pryer et al. (2001). Thus, only the tree including fossils is based on morphological evidence. In the case of the molecular based phylogenetic hypothesis, only nodes with bootstrap support above 90% were scored for the phylogenetic hypothesis generated exclusively with DNA sequence data. In contrast, all nodes were scored in the case of the morphology based study of Kenrick and Crane (1997). Fossil taxa integrated in the supermatrix analyses described above where part of different morphological data sets in Kenrick & Crane (1997). Thus, several trees were scored but most species of these studies were ignored.

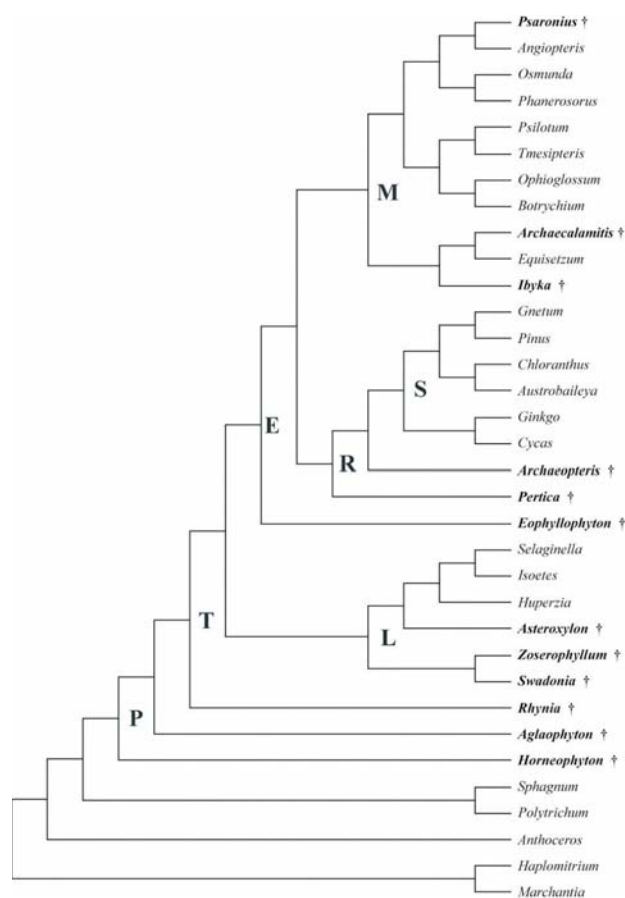


Fig 2. Results of the supertree analyses based on phylogenetic hypotheses obtained from Pryer et al. (2001) and Kenrick and Crane (1997). Fossils are printed in bold and marked with †. Letters mark major nodes: E = euphyllophytes, L = lycophytes, M = monilophytes, P = polysporangiophytes, R = radiophytes, S = seed plants, T = tracheophytes.

Results

MP analyses of the morphological data set with the fossil taxa included resulted in 561 most parsimonious trees with the following statistics: length = 375 steps, CI = 0.5222, HI = 0.4478, RI = 0.8365, RC = 0.4729. The same analyses but without the fossil taxa resulted in 5 most parsimonious trees with the following statistics: length = 366 steps, CI = 0.5521, HI = 0.4479, RI = 0.8245, RC = 0.4663 (results not shown). MP analyses of the combined data set with the fossil taxa included resulted in 315 most parsimonious trees with the following statistics: length = 10571 step, CI = 0.3256, HI = 0.6744, RI = 0.5060, RC = 0.1837. The same analyses but without the fossil taxa resulted in 1 most parsimonious tree with the following statistics: length = 10562, CI = 0.3253, HI = 0.6747, RI = 0.5020, RC = 0.1821 (Fig. 1). The four indices are nearly not effected by the inclusion of fossils, whereas the number of parsimonious trees increased considerably in independent analyses of morphological evidence but also in the combined molecular and morphological data analyses. Separate analyses of morphological evidence resulted in similar topologies as the combined analyses of morphology + molecular data. Lycophytes, monilophytes, and seed plants were found as monophyla in all analyses, but the relationships among the lineages within the monilophytes and seed plants differ considerably between exclusively morphological evidence based analyses and combined analyses. These differences were not influenced by the inclusion/ exclusion of fossil taxa. As an example, the horsetails (*Equisetum* + *Archaeocalamitis*) are found to be sister to the whisk ferns (*Psilotum* + *Tmesipteris*) in studies considering morphology only, but the whisk ferns are sister to the ophioglossoid ferns (*Botrychium* + *Ophioglossum*) in the combined analyses. The exclusion of fossil taxa such as *Archaeomalamites* did not effect this incongruence between reconstructions based exclusively on morphology and reconstructions considering both morphology and DNA sequence data. The inclusion of the fossils resulted in the collapse of the basal nodes in the monilophytes that lacked bootstrap support in the combined analyses without fossils.

The supertree analyses resulted in a single most parsimonious tree with a length of 37 steps. The tree is completely resolved (Fig. 2). The fully resolved tree is similar to results of the combined data set, but differ in the relationships of the horsetails clade (*Equisetum* relatives) which are found to be sister to all other monilophytes and includes also the Devonian fossil *Ibyka*. A second difference is found at the base of the seed plant lineage. The supertree recovered the radiophytes. This lineage includes the seed plants and their ancestors that lacked seeds but shared the anatomical structure of the stele including secondary growth. *Pertica* is a homosporous plants, whereas *Archaeopteris* shares the heterosporous reproduction with seed plants. In the analysis based on the combined data set, *Archaeopteris* was sister to the seed plants with considerable bootstrap support (94%) but *Pertica* was part of a polytomy formed together by the seed plant lineage + *Archaeopteris*, the monilophytes, and the Devonian fossil

Eophyllophyton, which is sister to all other euphyllophytes in the supertree analyses.

Discussion

Different approaches have been proposed to integrate the fossil record into phylogenetic analyses. In the most straightforward approach, fossil taxa are scored together with extant taxa and treated equally in the same matrix. Structures missing in the fossil record are handled as missing information. This approach ignores the strong imbalance of information given for living and fossil taxa (O'Leary, 2001). In these kind of analyses, the fossils will unlikely overcome relationships indicated by information given in the fossil record. However, it is generally assumed that the relationship between taxon incompleteness and informativeness is unpredictable (e.g., Wilkinson, 1995; Kearney, 2002) and instead the proportion of complete characters may be the critical factor (Wiens, 2003). Incomplete taxa can rescue phylogenetic analyses from inconsistencies such as long-branch attraction in model-based approaches (Wiens, 2005). Some evidence has been reported for a correlation between the ability to rescue the phylogenetic reconstruction and the incompleteness of the data given for the fossil taxon by breaking long-branches. In the current study, the fossil *Archaeocalamites* was included as the sister to the extremely isolated recent genus *Equisetum*. The large number of apomorphic character states in morphological and molecular data sets isolating *Equisetum* from all other extant vascular plants, make this lineage a candidate for long-branch attraction in any phylogenetic analyses considering only extant taxa. However, the inclusion of the fossil *Archaeocalamites* did not alter any result concerning the relationships of horsetails to other land plants. In the second approach, the matrix is reduced to characters preserved in the fossil record. This approach is hampered by several issues. Firstly, only a very small part of all characters of an organism is preserved in the fossil record with the exception of a few notably well-preserved fossils. Secondly, the fossils of the lineage under investigation may differ strongly in the parts of the body and/or in the kind of preservation (Kemp, 1999). Thus, the matrix may still include a high portion of missing information. It is, therefore, expected that studies employing this approach result in poorly resolved topologies without statistical support for the proposed phylogenetic hypotheses. A third approach was employed in several recent studies focusing on the evolution of bats (Springer et al. 2001; Teeling et al. 2005). Morphological data sets including extant and fossil taxa were analysed using maximum parsimony as constraint by scaffolds reflecting the results of independent DNA based phylogenetic analyses (Springer et al. 2001; Teeling et al. 2005). The first of these three approaches is frequently employed in studies integrating the fossil record into phylogenetic inference. In this paper, I have used a fourth approach which was not applied in studies integrating fossils in phylogenetic inference. Supertree approaches are designed to generate a consensus tree that maximizes the information given in

independent data sets and to determine the congruence respectively incongruence among the considered data set (Binninda-Emonds, 2004). Based on the original goal of supertree approaches, they are superb tools to calculate the consensus trees of independent analyses of data sets based exclusively on extant or on extant and fossil taxa. The presented results show that a supertree approach may be the best available method to combine the information given in different studies on early divergence of vascular plants. However, several methods have been proposed to generate supertrees (Binninda-Emonds 2004) and it is necessary to infer the benefits and pitfalls of each suggested supertree approach.

In general, all four approaches suggested to integrate fossils and extant taxa have their own restrictions and their results need to be handled with caution. Two of the suggested approaches, phylogenetic scaffolds and total evidence, are strongly biased towards the results obtained by analyses of extant taxa. At least one of the approaches, reducing evidence to characters preserved in fossils, fails to explore most of the accessible information. Supertrees may provide an interesting alternative in this context but this approach requires detailed studies on its theoretical and practical aspects.

One further aspect requires to be discussion concerning procedures to integrate fossils into phylogenetic analyses. The integration of fossils into phylogenetic analyses allows us to infer the congruence of the sequence of divergence events of all lineages in a tree and their estimated age based on their first appearance in the fossil record. Several tests for congruence of a given phylogenetic hypothesis and the stratigraphic pattern have been proposed (e.g., Wagner 2000) but methods are required to implement the age of particular lineages in the tree reconstruction process. Methods based on stratigraphic evidence will be inconsistent if one or more lineages of the inferred phylogeny represent ghost-lineages - i.e. lineages of old age but lack of any fossil evidence.

Integration of fossils is a critical component in studies aiming to reconstruct the deep phylogeny of lineages and the establishment of body plans and other morphological traits. Extant taxa show often very different and clearly distinguished body plans. Taxa with intermediate character states - so-called non-missing links, are nearly always missing among extant organisms. Their absence leads to some ambiguity about the mode of evolution and may be partly responsible for ongoing discussions between supporters of gradually shift or saltations in the evolution of life (Arthur, 1997; Bateman & DiMichele, 2002). A good example of this situation is seen in the early evolution of vascular plants. Extant vascular plants share three apomorphic character states: (1) polysporangiate sporophytes, (2) dominance (in size and life span) of the diploid generation, and (2) differentiation of vascular tissue. No intermediate forms are found for character one and three among extant taxa and the appearance of both apomorphies appear sudden and correlated. A more detailed scenario appears if Late Silurian and Early Devonian fossils (Fig. 4A-C) are integrated in the phylogenetic reconstruction. The sister taxa of extant vascular plants, the genera *Rhynia* and *Huvenia*, possessed vascular tissue, but the



Fig. 3. Three extant representatives of the monilophyte lineage: (A) *Equisetum* sp., (B) *Psilotum nudum*, and (C) *Dipteris conjugata*. The genus *Equisetum* is the only extant member of the horsetail lineage (Equisetopsida), which is known in the fossil record since the Late Devonian. This lineage was extremely diverse in the Late Paleozoic (Carboniferous and Permian) and in the Early Mesozoic (Triassic). Relationships of *Psilotum* were controversial for a long time because its highly simplified morphology led to erroneous hypotheses in which this taxon was interpreted as a member of the Devonian stem group of vascular plants although we lack any fossil record for this taxon in the Late Paleozoic and the whole Mesozoic. *Dipteris* is a representative of the leptosporangiate ferns, which form the most species rich lineage among extant monilophytes. *Dipteris* belongs to a particular lineage within the leptosporangiate ferns, the Gleicheniales, which are represented in the phylogenetic reconstructions (Fig. 1, 2) with the genera *Gleichenia* and *Phaneroglossis*. *Dipteris* represents a lineage of leptosporangiate ferns with a rich fossil record in the Mesozoic but a very restricted distribution range (SE Asia to Australasia). Image C was provided by E. Seubert.

Fig. 4. Reconstructions of fossils integrated in the presented phylogenetic studies. A-C show well-studied fossils from the 400-million-year-old Rhynie chert biota. A, *Horneophyton ligneri*, drawing based on the reconstruction by D. A. Eggert. B, *Aglaophyton major*, drawing based on the reconstruction by D. S. Edwards. C, *Rhynia gwynne-vaughanii*, drawing based on the reconstruction by D. S. Edwards. D, *Archaeopteris halliana*, drawing originally published in “Der Stammbaum des Lebens“ (poster), Planet Poster Editions, Göttingen. All drawings were prepared by R. Willmann, Göttingen.

Integration of these stem group representatives of all vascular plants allows the inference of the early steps in the evolution of this plant lineage because their inclusions alters significantly our understanding of the innovation of morphological characters such as vascular tissue and seeds. *Archaeopteris halliana* is often regarded as the first modern tree. This taxon belongs to the same lineage as the seed plants and shares with these the same kind of secondary growth, but the seed plants reproduce via released spores. The lack of seeds is one of the most interesting features that occurred from the Late Devonian to the Mississippian.



sister clades to the clade comprising all extant tracheophytes and *Rhynia* + *Huebia*, the genera *Aglaophyton* and *Horneophyton* lacked vascular tissue but shared the differentiation of polysporangiate sporophytes with *Rhynia*. Thus, the fossil record suggest a sequence in which polysporangiate sporophytes were established first and differentiation of vascular tissue evolved later. The fossil record does not allow us to interpret the evolution of the establishment of the second character - dominance of the diploid generation - because only exceptionally preserved fossil beds provide sufficient information to reconstruct the life cycle of Silurian or Devonian land plants (Taylor et al. 2005). A second example for the importance of fossils in studies focusing on the evolution of complex traits is given within the ancestors of the seed plants (Fig. 4D). The earliest members of this lineage appear to be homosporous plants with secondary growth such as *Pertica*. Heterospory evolved in this lineage perhaps several time and the ancestors of plants with seeds had an heterosporous reproduction systems with megaspores not retained to the sporophyte. By integrating more fossils, it was possible to develop convincing scenarios about the evolution from homosporous plants to plants with seeds via intermediate states with more or less complex heterospory (Bateman and DiMichele, 1994).

Conclusion

Supermatrix, supertree, as well as other approaches to integrate the fossil record into phylogenetic analyses are valuable but still poorly explored research tools. Supertrees may be of particular value because they are not hampered by inconsistencies that are important in other approaches. In general, integration of fossils is the key to a more sophisticated and particularized understanding of plant evolution (Crane et al. 2004).

Acknowledgements

I thank R. Willmann and T. Hörnschemeyer for inviting me to participate in the symposium "47. Phylogenetisches Symposium" held in November 2005 and for their patience and encouragement during manuscript preparation. I am very grateful to K. M. Pryer (Duke University, USA) and A. R. Smith (University of California, USA) for allowing me to use data from a publication in preparation (Schneider H, Smith AR, Pryer KM, in prep.) which was one of the matrices used in this study. I acknowledge grant support from the NSF (DEB-0089909) and DFG. I am grateful to Ro. Wilson for her helpful comments on this manuscript.

References

- Angielczyk, K. D., Fox, D. I. 2006. Exploring new uses for measures of fit of phylogenetic hypotheses to the fossil record. *Paleobiology* 32: 147-165.
- Arthur, W. 1997. The origin of animal body plans: a study of evolutionary developmental biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bateman, R. M., DiMichele, W. A. 1994. Heterospory: the most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom. *Biological Reviews* 69: 345-417.
- Bateman, R. M., DiMichele, W. A. 2002. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. pp. 109-159 In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA (eds.) *Developmental Genetics and Plant Evolution*. Taylor and Francis, London.
- Baum, B. R., Ragan, M. A. 2004. The MRP method. pp. 17-34 In: Binninda-Emonds ORP (ed.) *Phylogenetic Supertrees: Combining information to reveal the tree of life*. Computational Biology Series Vol 4. Kluwer, Dordrecht.
- Binninda-Emonds, O. R. P. 2004. New uses for old phylogenies. pp. 3-14 In: Binninda-Emonds ORP (ed.) *Phylogenetic Supertrees: Combining information to reveal the tree of life*. Computational Biology Series Vol 4. Kluwer, Dordrecht.
- Boore, J. L. 2006. The use of genome-level characters for phylogenetic reconstruction. *Trends in Ecology and Evolution*.
- Burleigh, J. G., Mathews, S. 2004. Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants: implications for resolving the seed plant tree of life. *American Journal of Botany* 91: 1599-1613.
- Chase, M. 2005. Relationships between the families of flowering plants. pp. 7-24 In: Henry RJ (ed.) *Plant Diversity and Evolution. Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. CABI Publishing, Cambridge, USA.
- Crane, P. R., Herendeen, P., Friis, E. M. 2004. Fossils and plant phylogeny. *American Journal of Botany* 91: 1683-1699.
- De Queiroz, A., Donoghue, M. J., Kim, J. 1996. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 25: 657-681.
- Delwiche, C. F., Andersen, R. A., Bhattacharya, D., Mishler, B. D., McCourt, R. M. 2004. Algal evolution and the early radiation of green plants. pp. 121-137. In: Cracraft J, Donoghue MJ (eds.) *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, Oxford.
- Desluc, F., Brinkmann, H., Philippe, H. 2005. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Reviews Genetics* 6: 361-375.
- Gugerli, F., Parducci, L., Pettit, R. J. 2005. Ancient plant DNA: review and prospects. *New Phytologist* 166: 409-418.
- Hennipman, E., Roos, M. C. 1982. A monograph of the fern genus *Platyserium* (Polypodiaceae). *Verhandelingen der Koninklijke Nederlands Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks* 80: 1-126.
- Hillis, D. M., Wiens, J. J. 2000. Molecules versus morphology in systematics. pp. 1-19 In: Wines JJ (ed.) *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Hoshizaki, B. J. 1972. Morphology phylogeny of *Platyserium* species. *Biotropica* 4: 93-117.
- Jenner, R. A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in the new millennium. *Systematic Biology* 53: 333-342.
- Kearney, M. 2002. Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: mistaken assumptions and conclusions. *Systematic Biology* 51: 369-381.
- Kelch, D. G., Driskell, A., Mishler, B. D. 2004. Inferring phylogeny using genomic characters: a case study using land plant plastomes. pp. 3-12. In: Goffinet B, Hollowell V, Magill R (eds.) *Molecular Systematics of Bryophytes*. Missouri Botanic Garden Press, St. Louis.
- Kemp, T. S. 1999. *Fossils and Evolution*. Oxford University Press.
- Kenrick, P., Crane, P. R. 1997a. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. *Smithsonian Institution*

- Press, Washington, DC.
- Kenrick, P., Crane, P. R. 1997b. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33-39.
- Kreier, H.-P., Schneider, H. 2006. Phylogeny and biogeography of the staghorn fern genus *Platynerium* (Polypodiaceae, Polypodiidae). *American Journal of Botany* 93: 217-225.
- Lee, M. S. Y. 2004. Molecular and morphological data sets have similar numbers of relevant characters. *Taxon* 53: 1019-1022.
- Lee, M. S. Y. 2006. Morphological phylogenetics and the universe of useful characters. *Taxon* 55: 5-7.
- Lewis, L. A., McCourt, R. M. 2004. Green algae and the origin of land plants. *American Journal of Botany* 91: 1535-1556.
- Maddison, D. R., Maddison, W. P. 2000. *MacClade 4.05*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.
- Nickrent, D. L., Parkinson, C. L., Palmer, J. D., Duff, R. J. 2000. Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and earliest land plants. *Molecular Biology and Evolution* 17: 1885-1895.
- O'Leary, M. A. 2001. The phylogenetic position of cetaceans: further combined data analyses, comparisons with the stratigraphic record and a discussion of character optimization. *American Zoologist* 41: 487-506.
- Olmstead, R. G., Scotland, R. W. 2005. Molecular and morphological datasets. *Taxon* 54: 7-8.
- Palmer, J. D., Soltis, D. E., Chase, M. W. 2004. The plant tree of life: an overview and some points of view. *American Journal of Botany* 91: 1437-1445.
- Pryer, K. M., Schneider, H., Magallon, S. 2004a. The radiation of vascular plants. pp. 138-153. In: Cracraft J, Donoghue MJ (eds.) *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, Oxford.
- Pryer, K. M., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Wolf, P. G., Junt, J. S., Sipes, S. D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Wolf, P. G., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R. 2004b. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate diversification. *American Journal of Botany* 91: 1582-1598.
- Raubeson, L. A., Jansen, R. K. 2005. Chloroplast genomes of plants. pp. 25-44 In: Henry RJ (ed.) *Plant Diversity and Evolution. Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. CABI Publishing, Cambridge, USA.
- Renzaglia, K. S., Duff, R. J., Nickrent, D. L., Garbary, D. J. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, B* 355: 768-793.
- Rothwell, G. W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of plant phylogeny. *Botanical Review* 65: 188-218.
- Schneider, H., Pryer, K. M., Cranfill, R., Smith, A. R., Wolf, P. G. 2002. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. pp. 330-363. In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA (eds.) *Developmental genetics and plant evolution*. Taylor and Francis, London.
- Scotland, R. W., Olmstead, R. G., Bennett, J. R. 2003. Phylogenetic reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology* 52: 539-548.
- Shaw, J., Renzaglia, K. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany* 91: 1557-1581.
- Smith, N. D., Turner, A. H. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54: 166-173.
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Savolainen, V., Hilu, K., Qiu, V.-L., Chase, M. W., Farris, J. S., Stefanovic, S., Rice, D. W., Palmer, J. D. & Soltis, P. S. 2004b. Genome-scale data, angiosperm relationships, and 'ending incongruence': a cautionary tale in phylogenetics. *Trends in Plant Sciences* 9: 477-483.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E. 2004. The origin and diversification of angiosperms 91: 1614-1626.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E., Chase, M. W., Endress, P. K., Crane, P. R. 2004a. The diversification of flowering plants. pp. 154-167. In: Cracraft J, Donoghue MJ (eds.) *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, Oxford.
- Springer, M. S., Teeling, E. C., Madsen, O., Stanhope, M. J., de Jong, W. W. 2001. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 6241-6246.
- Swofford, D. L. 2000. *PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods)*, version 4. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.
- Taylor, T. N., Kerp, H., Hass, H. 2005. Life history biology of early land plants: deciphering the gametophytic phase. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102: 5892-5897.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S. J., Murohy, W. J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-584.
- Wagner, P. J. 2000. Phylogenetic analyses and the fossil record: tests and inferences, hypotheses and models. In: Erwin DH, Wing SL (eds.) *Deep Time, Paleobiology's perspective*. *Paleobiology* 26 Suppl.: S341-S371.
- Wiens, J. J. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 52: 528-538.
- Wiens, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53: 653-661.
- Wiens, J. J. 2005. Can incomplete taxa rescue phylogenetic analyses from long-branch attraction? *Systematic Biology* 54: 731-742.
- Wilkinson, M. 1985. Coining with abundant missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Systematic Biology* 44: 501-514.

Die Bedeutung von Fossilien für phylogenetische Rekonstruktionen

Jes Rust

Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Germany, e-mail: jrust@uni-bonn.de

Abstract

Usually, modern taxa are the starting point in phylogenetic reconstructions, while fossils can be placed only subsequently on a stem lineage. Nevertheless, fossils are of great importance for phylogeny because the main aim of phylogeny is the reconstruction of the phylogenetic relationships of *all* organisms, whether they are extant or fossil. For many taxa the fossil record is complete enough for answering numerous questions in phylogeny. Fossils are also of crucial importance for the calibration of molecular clocks. While in some cases there are still considerable discrepancies between molecularly determined splitting ages and the oldest fossil record of a taxon, there is a marked agreement of both data sets in other cases. Fossils are also of importance for phylogenetic hypotheses founded solely on recent organisms. Examples are assessments of character states, clarification of the phylogenetic relationship of highly derived living taxa, and the detection of character combinations unknown today. Additionally, they are of importance for the reconstruction of the time sequence of character evolution. The stratigraphic sequence of the appearance of fossil and modern taxa is an independent data set, that can be used for phylogenetic reconstructions, but the required methodological as well as theoretical foundations still have to be established. In the future, phylogeny will greatly benefit from the integration of its subdisciplines. The combination of morphological characters of living and fossil organisms together with molecular and genetic data will play a significant role.

Zusammenfassung

Den Ausgangspunkt für phylogenetische Verwandtschaftsanalysen bilden heute in der Regel die rezenten Organismen, während die Fossilien erst nachträglich als Stammlinienvertreter berücksichtigt werden. Dennoch sind die Fossilien für die Stammesgeschichtsforschung unverzichtbar, da ihr Ziel die Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen *aller* Organismen ist, egal ob sie rezent oder fossil sind. Der Fossilbericht ist für sehr viele Taxa vollständig genug, um zahlreiche phylogenetische Fragestellungen beantworten zu können. Von besonderer Bedeutung sind Fossilien nach wie vor für die Eichung molekularer Uhren. Während in manchen Fällen noch erhebliche zeitliche Diskrepanzen zwischen molekularen Aufspaltungsaltern und ältesten Fossilnachweisen bestehen, wurden beide Datensätze in anderen Fällen bereits weitgehend angenähert. Fossilien können auch für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Organismen von Bedeutung sein, etwa bei der Bewertung des Status eines Merkmals, bei der Klärung der Verwandtschaft hochgradig abgeleiteter rezenter Taxa oder durch den Nachweis von heute unbekanntem Merkmalskombinationen. Wichtig sind sie ferner für die Analyse der sequenziellen Chronologie der Evolution komplexer Merkmale. In der stratigraphischen Abfolge des Erscheinens fossiler und rezenter Taxa steckt ein unabhängiger Datensatz, der für phylogenetische Rekonstruktionen genutzt werden kann. Die dafür notwendigen methodischen und theoretischen Grundlagen sind aber noch Gegenstand zukünftiger Forschung. Die Zukunft der Phylogenie wird maßgeblich von der Annäherung ihrer verschiedenen Teildisziplinen profitieren. Dabei werden morphologische Merkmale von rezenten und fossilen Organismen zusammen mit genetischen und molekularen Daten gemeinsam eine tragende Rolle spielen.

Einleitung

Fossilien galten lange Zeit als die wichtigste oder sogar die einzige Informationsquelle für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte. Der Fossilbericht sollte, nach weit verbreiteter Ansicht, die Vorfahren rezenter Organismen gleichsam real abbilden und zugleich den stammesge-

schichtlichen Ursprung heutiger Taxa in ihrem historischen Ablauf widerspiegeln (Forey 2004). Dieses Primat der Bedeutung von Fossilien für die Stammesgeschichtsforschung hat sich mit der Einführung der Phylogenetischen Systematik durch Willi Hennig (1950, 1966, 1969)

einschneidend und nachhaltig verändert. Ausgangspunkt der phylogenetischen Forschung wurde nun ausschließlich das System der rezenten Organismen. Nur unter der Voraussetzung, dass geeignete Merkmale (Autapomorphien) überliefert sind, sollen Fossilien nachträglich als Stammlinienvertreter (u.a. Ax 1984, 1995) heutiger monophyletischer Taxa berücksichtigt werden können "... like hanging ornaments on the branches of a Christmas tree", wie es der Paläontologe T. S. Kemp (1999: 110) einmal beschrieben hat.

Dieser radikale Wandel in der Bewertung von Fossilien für die stammesgeschichtliche Forschung führte unter Paläontologen teilweise zu einer kritischen Distanz gegenüber der Phylogenetischen Systematik (z.B. Boucot 1979, Thenius 1979, Erben 1990, siehe auch Forey 2004). Die Fokussierung auf die rezenten Organismen ist dabei offenbar vielfach als „Abwertung“ des Fossilberichtes missverstanden worden. Diese Einschätzung ist zweifellos unberechtigt, denn Fossilien bleiben nach wie vor die einzigen unmittelbaren historischen Zeugnisse der Stammesgeschichte, und sie allein geben ihr eine konkrete zeitliche und räumliche Dimension. Seitens einer Stammesgeschichtsforschung, welche die Rekonstruktion der stammesgeschichtlichen Entwicklung *aller* Organismen umfasst, ist deshalb nie bestritten worden, dass die Paläontologie grundlegende und entscheidende Beiträge zur Phylogenetik liefert. Dies ist vor allem vor dem Hintergrund der Einbettung der Phylogenetik in die Evolutionsforschung von großer Bedeutung. Eine reduktionistische Sichtweise, die als primäre Zielsetzung der Phylogenetik allein die Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Organismen ansieht, führt hier zu immensen Informationsverlusten und wird sich weitgehend auf die Prüfung und den Vergleich einer beliebig großen Anzahl von alternativen Mustern zeitlich dimensionsloser Verwandtschaftshypothesen beschränken müssen.

Fossilien liefern, genau wie rezente Organismen, in der Hauptsache nichts anderes als morphologische Daten, ergänzt um zeitliche Informationen. Die verbreitete Trennung der Frage nach dem Nutzen morphologischer Daten von der Frage nach dem Nutzen von Fossilien für phylogenetische Rekonstruktionen ist deshalb allenfalls methodisch zu begründen und scheint eher wissenschaftshistorische, vielleicht auch wissenschaftssoziologische Wurzeln zu haben. Dass Fossilien in der Regel unvollständiger erhalten sind als rezente Organismen, schränkt ihre Nutzung für phylogenetische Rekonstruktionen sicherlich oft ein. Dies sollte aber für eine umfassende Stammesgeschichtsforschung, die sich auf die gesamte organismische Vielfalt der Geschichte des Lebens bezieht, nicht von Belang sein. Niemand käme auf die Idee, archäologische Grabungsstätten aufzugeben, nur weil sie die Existenz früher Kulturen nicht vollständig überliefern. Hinzu kommt, dass das Inventar morphologischer Merkmale für eine Reihe fossiler Taxa durchaus sehr umfangreich und komplex ist und daher hochauflösende phylogenetische Rekonstruktionen zulässt. So ist z.B. das phylogenetische System der Dinosauria nach Pisani et al. (2002) wesentlich besser aufgelöst als jenes vieler rezenter Taxa der Säugetiere. Schließlich sind zahlreiche rezente Organismen nicht besser oder sogar schlechter untersucht als

Fossilien (Wägele 2005) und in anderen Fällen entsprechen sich die morphologischen Datensätze weitgehend, wie es z.B. bei vielen Muscheln, Schnecken und Korallen der Fall ist.

In den letzten Jahren wurde neben der Bedeutung von Fossilien zunehmend der Nutzen morphologischer Daten für phylogenetische Rekonstruktionen insgesamt in Frage gestellt. Allein molekulare Daten sollten danach im Stande sein, das Aufspaltungsmuster des "tree of life" befriedigend aufzulösen. Scotland et al. (2003: 543) stellen z.B. fest: "We disagree that morphology offers any hope for the future to resolve phylogeny at lower or higher taxonomic levels", und wenig später kommen sie zu folgendem Schluss (2003: 545): "We view any attempt to include more morphological data in phylogeny reconstruction as inherently problematic." Mit solchen Aussagen wird die neontologische gleichermaßen wie die paläontologische Morphologie ins Abseits der phylogenetischen Forschung gestellt. Natürlich gibt es gegen diese Ansicht eine Vielzahl von Argumenten, die bereits anderenorts ausführlich erörtert wurden (z.B. Jenner 2004, Smith & Turner 2005). Im Hinblick auf die Bedeutung von Fossilien für die Phylogenetik ist aber eine Erwiderung von Wiens (2004) interessant, der den Überlegungen von Scotland et al. (2003) u. a. folgendes entgegenhält (S. 653): "The most compelling reason to continue to collect morphological data long into the future is to resolve the phylogenetic relationships of fossil taxa and their relationships to living taxa". Ausgangspunkt seiner Überlegung ist dabei die Tatsache, dass heute wahrscheinlich weniger als 1% aller jemals existierenden Organismen vorkommen (Novacek & Wheeler 1992; nach Sepkoski 1992 könnten es 2-4% sein, siehe auch Benton 2001a). Dies bedeutet, dass der Fossilbericht eine enorm große Vielfalt an Organismen und damit an morphologischen Daten bereithält, die für die Stammesgeschichtsforschung genutzt werden können. Worin dieser Nutzen liegen kann, wird im Folgenden beispielhaft anhand einiger wichtiger Aspekte erläutert. Auf manche Bereiche, wie z.B. die Bedeutung von Fossilien für die phylogentische Biogeographie (siehe z.B. Lieberman 2002) oder "ancient DNA" (siehe z.B. Hofreiter et al. 2001) kann im vorliegenden Rahmen nicht eingegangen werden.

Die Vollständigkeit des Fossilberichtes

Für die Beurteilung der Bedeutung paläontologischer Daten für die Phylogenetik ist es notwendig, die Qualität und Vollständigkeit des Fossilberichtes richtig einschätzen zu können. Dabei ist die zentrale Frage, ob der Fossilbericht *angemessen* ist; d.h., ob er vollständig genug ist, um spezifische phylogenetische Fragestellungen beantworten zu können. Die oft vertretene pauschale Einschätzung, dass die Fossilüberlieferung zeitlich und räumlich lückenhaft ist und Fossilien oft schlecht erhalten sind, hilft hier offensichtlich nicht weiter. Kein Paläontologe würde jemals behaupten, dass der Fossilbericht vollständig sei, und selbst für Fossilgruppen mit einer guten Überlieferung sind die Schwachstellen in der Regel seit langem gut bekannt. So ist zum Beispiel die frühe Radia-

tion der Tetrapoden für das untere Karbon (ca. 363-333 Ma) nur sehr schlecht durch Fossilfunde dokumentiert. Schon der berühmte Wirbeltierpaläontologe A. S. Romer hat auf diese Lücke hingewiesen und lange nach Fossilmaterial gesucht, weshalb dieser Abschnitt auch als "Romer's gap" bezeichnet wird (Coates & Clack 1995). Wegen der großen Bedeutung dieses Zeitraumes, mit einer Dauer von ca. 15 Ma, für die Evolution der Tetrapoden und den Übergang zum Leben auf dem Festland, können indes schon wenige gut erhaltene Einzelfunde wertvolle Informationen liefern (z.B. Clack 2002). Inzwischen sind mindestens vier Fundstellen mit verwertbarem Fossilmaterial bekannt (Carroll 2002). Neuere Untersuchungen an Wirbeltieren und Arthropoden weisen darauf hin, dass es sich bei "Romer's gap" um ein reales erdgeschichtliches Ereignis handelt, das durch eine deutliche Reduktion des Sauerstoffgehaltes der Atmosphäre gekennzeichnet war, das die Besiedlung des Festlandes, insbesondere durch größere Organismen, verhindert hat (Ward et al. 2006).

Eine vergleichbare Lücke im Fossilbericht betrifft auch die Insekten, von denen mehrere devonische und eine Fülle von oberkarbonischen Funden überliefert sind, wäh-

rend aus dem Unterkarbon bislang keine Fundstelle mit Körperfossilien bekannt sind. Auch fossile Spuren von Pflanzen-Insekten-Interaktionen sind aus dieser Zeit nur wenig verbreitet (Labandeira 2006). Ähnlich wie bei den Tetrapoden haben während des Unterkarbons auch bei den Insekten einschneidende evolutive Übergänge stattgefunden, insbesondere die Eroberung des Luftraumes durch die Pterygota. Nur das bislang älteste geflügelte Insekt (*Delitzschala bitterfeldensis*, Abb. 1a, b) datiert in das allerhöchste Unterkarbon (tieferes Namurium). Es stammt aus einer Bohrung bei Bitterfeld aus einer Bohrtiefe von 517 m (Brauckmann & Schneider 1996). Noch ein wenig älter ist vermutlich ein Flügelrest eines Vertreters der Neoptera aus dem unteren Namur von Tschechien (Prokop et al. 2005). Aus dem älteren Devon sind bisher nur ursprüngliche, ungeflügelte Insekten sowie eine einzelne dicondyle Mandibel bekannt geworden (z.B. Grimaldi & Engel 2005). Für ein besseres Verständnis der Radiation der Pterygota wären deshalb weitere Funde aus dem Unterkarbon von entscheidender Bedeutung.

Die Insekten liefern aber zugleich ein Beispiel für die Tatsache, dass sich die Qualität und Quantität des Fossil-

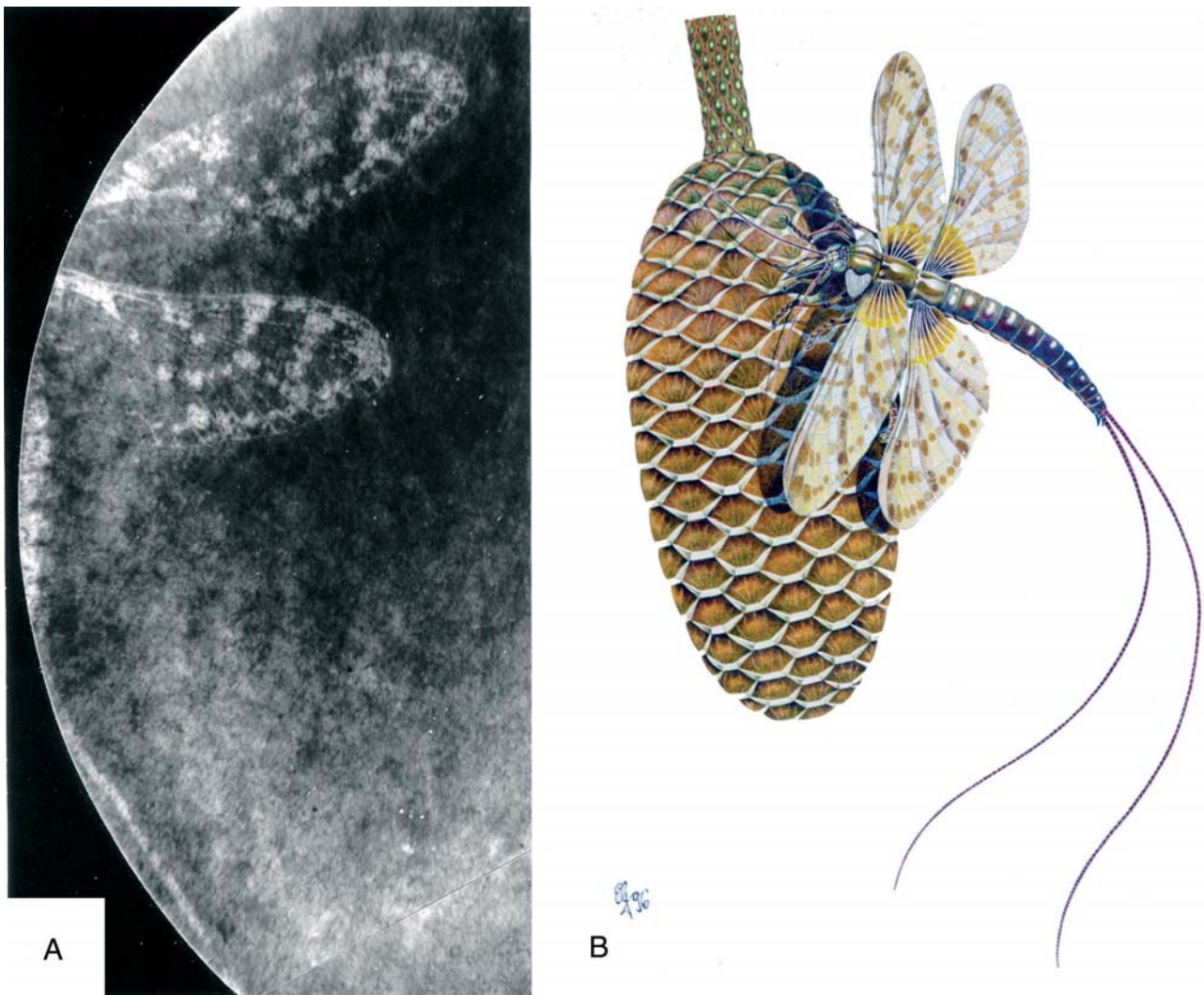


Abb. 1. *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann & Schneider 1996 (Holotypus), der älteste sichere Vertreter der geflügelten Insekten (Pterygota) aus dem höchsten Unterkarbon von Bitterfeld (ca. 320 Ma). **A.** Spaltfläche des Bohrkerns aus 517 m Tiefe mit Abdomen, Cerci und Flügelpaar des Insektes (Länge des Vorderflügels ca. 1 cm; Photo J. Schneider, Institut für Geologie, TU Bergakademie Freiberg). **B.** Rekonstruktion von *Delitzschala bitterfeldensis* an dem Zapfen eines Schuppenbaumes (Zeichnung E. Gröning, Institut für Geologie und Paläontologie, TU Clausthal-Zellerfeld).

berichtetes auch für kritische Zeitabschnitte oft nur innerhalb weniger Jahre dramatisch verbessern kann. Noch 1969 musste W. Hennig feststellen (S. 77): „Einer der beklagenswertesten Mängel in unseren Kenntnissen der Stammesgeschichte der Insekten ist das fast völlige Fehlen von Fossilfunden aus der Kreidezeit.“ Heute gehört die Kreide zu den besonders gut dokumentierten Abschnitten der Insektenevolution mit Zehntausenden von Fossilfunden aus der Unter- und Oberkreide, aus Bernsteinen sowie Sedimentablagerungen (Abb. 2) und mit über 40 bedeutenden Fundstellen auf allen Kontinenten (siehe Eskov 2002).

In den vergangenen Jahren wurden umfangreiche quantitative, statistische Untersuchungen des generellen Fossilberichtes durchgeführt, deren zum Teil widersprüchliche Ergebnisse jedoch noch Gegenstand aktueller paläontologischer Forschung sind (z.B. Peters 2005). Nach Benton (2003) gibt es gegenwärtig zwei Lager, von denen das eine annimmt, dass der Fossilbericht die Geschichte des Lebens in seinen wesentlichen Zügen abbildet (z.B. Sepkoski et al. 1981, Benton 1995, 1999, Benton et al. 2000, Foote 1997, Foot & Sepkoski 1999, Fountaine et al. 2005, Kidwell & Holland 2002, Valentine 1990), während die andere Gruppe der Ansicht ist, dass der Fossilbericht durch lückenhafte Beprobung sowie durch die geologisch bedingte Verfügbarkeit entsprechender Sedimente (z.B. durch Meeresspiegelschwankungen) so stark beeinflusst ist, dass biologische Signale (darunter auch Massensterben) nur vorgetäuscht bzw. überprägt werden (z.B. Alroy et al. 2001, Crampton et al. 2003, Peters & Foote 2001, 2002, Smith 2001, Smith & Peterson, 2002, Wang & Dodson 2006). Auf methodische Unzulänglichkeiten derartiger Korrelationen von Sedimentvorkommen mit dem Fossilbericht hat indes schon Benton (2003) hingewiesen. Viele dieser Untersuchungen beziehen sich auf den flachmarinen Lebensraum, da hier die Zahl der Fossilien, bedingt durch die Ausbildung von Hartteilen (z.B. bei Korallen, Muscheln, Schnecken und Brachiopoden), in der Regel höher ist als in anderen Gebieten. Dass Meeresspiegelschwankungen gerade in fossilreichen Flachmeersedimenten kurzzeitige Aussterbeereignisse vortäuschen können, ist indes schon länger bekannt, da bei einer marinen Regression das Volumen von potentiell fossilführenden Ablagerungen natürlich deutlich abnimmt. Von Bedeutung ist ferner die Wahl des stratigraphischen Ausschnittes und der systematische Rang der untersuchten Fossilien. Wenn etwa das Sedimentvorkommen über zu große stratigraphische Einheiten erfasst und zu Gattungen in Beziehungen gesetzt wird, liegt der Anfang und das Ende des Nachweises einer Gattung immer innerhalb des gewählten stratigraphischen Intervalls. Durch diesen methodischen Fehler wird sich zwangsläufig eine scheinbar enge Abhängigkeit des Fossilberichtes von dem Vorkommen geeigneter Sedimente ergeben. Schwankungen des Meeresspiegels sind zudem viel zu kurzzeitig, um längerfristige Entwicklungen der Diversität, wie sie sich im Fossilbericht ganz unterschiedlicher Organismengruppen abzeichnen, oder den Einfluss der großen Massensterben, die zusätzlich durch eine Fülle unabhängiger Daten z.B. aus der Geologie und Geochemie gestützt werden, zu überprägen.



Abb. 2. Riesenzikade (Auchenorrhyncha: Cicadomorpha: Palaeontinidae) mit Erhaltung der Farbmusterung aus den Plattenkalken der Crato-Formation (Untere Kreidezeit, ca. 120 Ma, Spannweite 7 cm) von Nordost-Brasilien (Photo G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart).

Die Stabilität des Fossilberichtes ist in mancherlei Hinsicht überraschend. So haben sich z.B. die bekannten zeitlichen Diversitätsmuster der Organismen, meistens angegeben in Anzahl der Familien, entlang der geologischen Zeitachse gegenüber den ersten Synthesen (z.B. Valentine 1969, Sepkoski et al. 1981) bis heute nur unwesentlich verändert, obwohl zahlreiche neue Funde hinzugekommen sind (Jablonski 1999). Andererseits wird unsere Kenntnis des Fossilberichtes durch jede neue Fundstelle und oft auch nur durch einzelne Neufunde ständig bereichert. Man bedenke etwa, welchen enormen Zuwachs an stammesgeschichtlichen Informationen die erst 1984 entdeckte, unterkambrische Lagerstätte von Chengjiang in China geliefert hat. Inzwischen sind weit über 100 Arten von verschiedenen Fundstellen dieser Region beschrieben worden und der Strom an herausragend erhaltenen Fossilien reißt nicht ab (siehe z.B. Hou Xiang-Guang et al. 2004). Aber auch neue Einzelfossilien von scheinbar sehr gut bekannten Fundstellen können wichtige stammesgeschichtliche Erkenntnisse liefern und zur Bildung neuer phylogenetischer Hypothesen beitragen. In jüngerer Zeit hat etwa die Interpretation eines Arthropodenfundes aus dem unterdevonischen Hunsrückschiefer als Stammgruppenvertreter der Hexapoda (*Devonohexapodus bocksbergensis*, Abb.3 a) durch Haas et al. (2003) für Diskussionen um den Ursprung und den Grundplan der Hexapoda, die Monophylie der Tracheata und die Besiedlung des Festlandes durch Arthropoden gesorgt (z.B. Harzsch 2004, Pisani et al. 2004, Willmann 2005, Haas 2005). Eine genauere phylogenetische Interpretation dieses Fundes wird erst nach Abschluss der Nachuntersuchungen von weiteren, sehr ähnlichen Funden (Abb. 3 b, c) aus dem Hunsrück-Schiefer möglich sein, die zur Zeit vom Verfasser am Institut für Paläontologie in Bonn durchgeführt werden. Unabhängig davon, ob sich die Interpretation von Haas et al. (2003) bestätigen wird, zeigt dieses Beispiel, wie wichtig es ist, Fossilien in stammesgeschichtliche Analysen einzubeziehen.

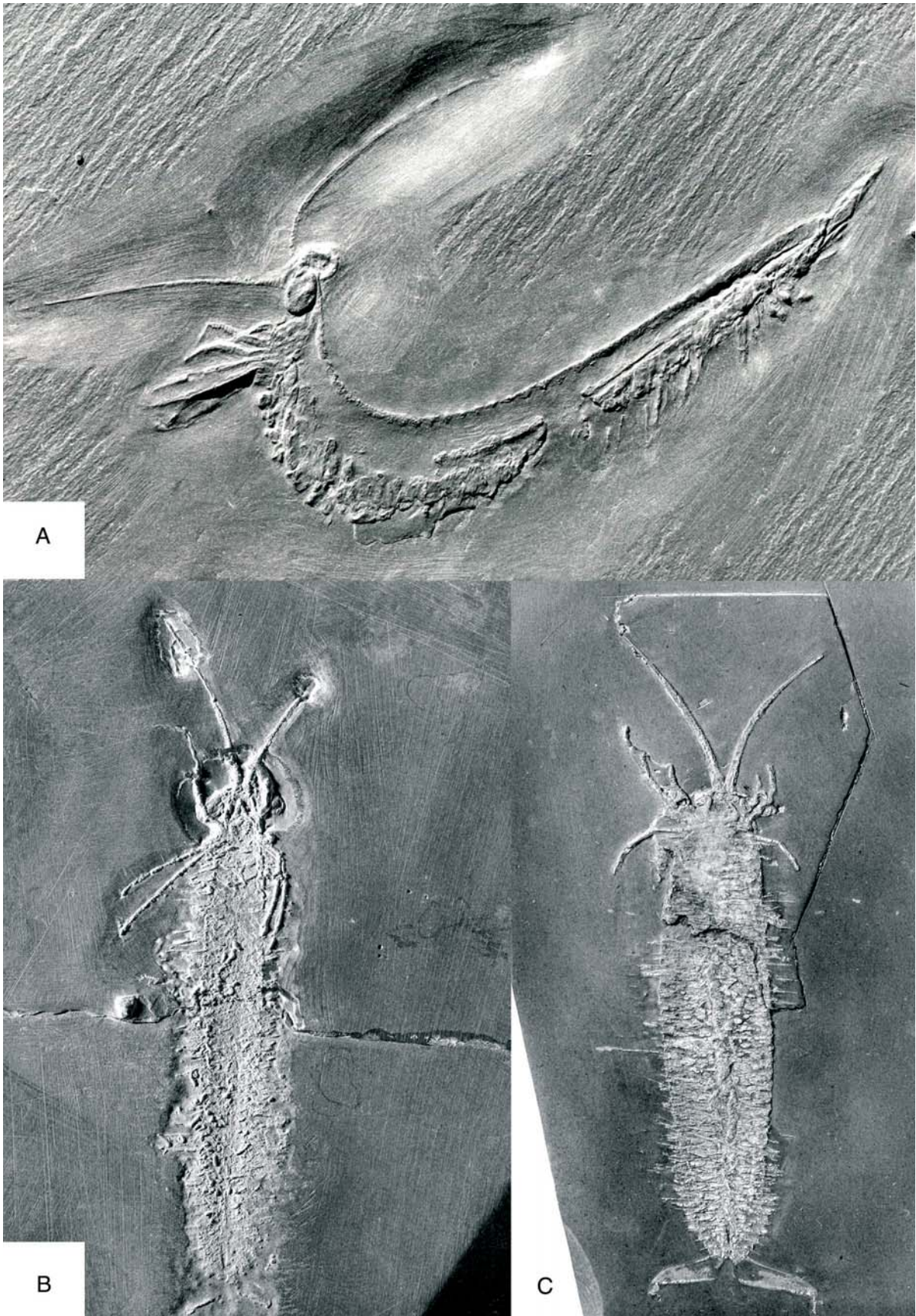


Abb. 3. Fossilfunde von ursprünglichen Euarthropoden aus dem Unteren Devon (ca. 400 Ma) des Hunsrück-Schiefers. **A.** *Devonohexapodus bocksbergensis* Haas et al. 2003, ein mutmaßlicher Stammlinienvertreter der Hexapoda (Holotypus, Länge ca. 7,5 cm, Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde, Stuttgart). **B.** *Wingertshellicus backesi* Briggs & Bartels 2001, ein Euarthropode, dessen systematische Zuordnung noch ungeklärt ist (Länge 13,4 cm, Sammlung des Naturhistorischen Museums Mainz, Landessammlung für Naturkunde, PWL 1999/4-LS). **C.** Holotypus von *Wingertshellicus backesi* Briggs & Bartels 2001 (Länge 13,3 cm, Sammlung des Naturhistorischen Museums Mainz, Landessammlung für Naturkunde, PWL 1993/354-LS, alle Photos G. Oleschinski, Institut für Paläontologie, Universität Bonn).

Fossilien und Molekulare Uhren

Die Diskussion um die Vollständigkeit des Fossilberichtes hat durch die Technik der molekularen Datierung von Monophyla mit Hilfe der sogenannten „molekularen Uhr“ neue Impulse bekommen. In vielen Fällen haben die molekularen Datierungen den zeitlichen Ursprung übergeordneter Taxa gegenüber den ältesten Fossilnachweisen sehr weit nach hinten verlegt oder sogar fast verdoppelt (z.B. Bilateria, Angiospermen, moderne Vögel und Säuger, siehe z.B. Benton 2003, Benton & Ayala 2003). So liegen etwa für den Ursprung der Bilateria molekulare Datierungen vor, die eine Zeitspanne von ca. 1.200 bis ungefähr 600 Ma umfassen, während die ältesten Fossilnachweise bislang auf etwa 600 Ma datiert werden (z.B. Levinton 2001, Budd & Jensen 2003). Diese Diskrepanz zwischen den Datensätzen kann bislang nicht befriedigend aufgelöst werden (Bromham 2003, 2006). Wenn die frühen, molekular ermittelten Entstehungsalter übergeordneter Taxa der Metazoa richtig sind, bleiben nur zwei Alternativen zur Deutung des Fossilberichts. Sollte die Fossilüberlieferung vollständig sein, in dem Sinne, dass keine oder nur wenige neuen Erkenntnisse zu erwarten sind, könnte das Fehlen früher Fossilnachweise von Teilgruppen der Metazoa unter anderem durch eine kryptische Lebensweise, die Kleinheit der Organismen (z.B. interstitielle Formen), eine eingeschränkte Verbreitung oder das Fehlen jeglicher überlieferungsfähiger Hartteile erklärt werden (z.B. Cooper & Fortey 1998). Es scheint plausibler zu sein, von der Unvollständigkeit des Fossilberichtes auszugehen. In diesem Fall könnten die Organismen zu klein oder zu anfällig für die Fossilisation gewesen sein oder die geeigneten Sedimente fehlen, wurden bislang nicht entdeckt oder sind durch tektonische Ereignisse vollständig zerstört worden. Diese Ansicht wird offenbar von der Mehrheit molekularer Analytiker vertreten (siehe Benton 2003).

Schließlich besteht noch die Möglichkeit, dass der Fossilbericht bereits vollständig genug ist, um den Ablauf der Evolution einschließlich des Ursprungs der übergeordneten Taxa tatsächlich widerzuspiegeln. Dies würde bedeuten, dass das methodische Inventar der molekularen Analyse noch nicht ausgereift ist und auch dafür gibt es Hinweise. Die molekulare Uhr läuft innerhalb einzelner Abstammungslinien offensichtlich unregelmäßig schnell (z.B. Pereira & Baker 2006). Die Substitutionsrate kann sich etwa während Radiationsphasen, durch starken bzw. geringen Selektionsdruck, durch Schwankungen der Populationsgröße oder unterschiedliche Generationszeiten (z. B. innerhalb der Hominidae) verändern (z.B. Bromham & Penny 2003, Rokas et al. 2005, Elango et al. 2006). Auch zwischen verschiedenen Abstammungslinien kann die Geschwindigkeit variieren und einzelne Gene weisen z. B. innerhalb der Arthropoden und Säuger unterschiedliche Substitutionsraten auf (Ayala 1997). Weiterhin können der Stoffwechselumsatz, die Körpergröße, das Temperaturregime sowie die Speziationsrate die molekulare Evolutionsrate beeinflussen (z.B. Soltis et al. 2002, Gillooly et al. 2005, Thomas et al. 2006, Wright et al. 2006). Fehler, die durch diese Faktoren in die Datierungen eingehen, können mit Hilfe verschiedener methodischer Ansätze

korrigiert werden, aber die Effektivität dieser Methoden ist bislang nicht hinreichend geprüft worden (Welch & Bromham 2005).

Fossilien liefern neben geologischen Ereignissen (z.B. Bildungsalter von Inseln) den wichtigsten unabhängigen Datensatz, um die molekulare Uhr zu kalibrieren. Diese ist damit in hohem Maße von der Qualität und kritischen Analyse des Fossilberichtes, aber auch von einer präzisen stratigraphischen Einstufung der Fossilfunde abhängig. Fossilien liefern natürlich immer nur ein Minimalalter für die Aufspaltung zweier evolutiver Linien. Das Aufspaltungsereignis selbst hat in jedem Fall früher stattgefunden. Deshalb wird man stets bemüht sein, jeweils solche Fossilien für die Kalibrierung zu wählen, die einer Aufspaltung möglichst nah stehen. Solche basalen Taxa sind aber in der Regel nur schwer einem bestimmten Monophylum zuzuordnen, denn „basal“ bedeutet ja nichts anderes, als dass der fossile Organismus nur durch wenige bzw. mindestens eine einzige Autapomorphie des entsprechenden Monophylums ausgewiesen sein muss. Die zeitliche Auflösung eines Aufspaltungsereignisses an Hand der Stammlinie, die zu dieser Aufspaltung führt, würde einen äußerst vollständigen Fossilbericht voraussetzen. Theoretisch wäre hier der letzte gemeinsame Vorfahre eines Monophylums zu suchen, also eine Art, die alle Synapomorphien des entsprechenden Monophylums in sich vereint, bzw. ein Taxon, das dieser Art möglichst nahe steht und gleichzeitig keine Autapomorphien aufweist. Eine präzise Aussage über den wirklichen Zeitpunkt der Aufspaltung wäre dann aber immer noch nicht möglich. Zudem hat man es in der Realität immer mit Fossilien zu tun, die mit mehr oder weniger großer zeitlicher Distanz vor einem Aufspaltungsereignis existiert haben und zusätzlich noch mehr oder weniger zahlreiche Autapomorphien aufweisen. Sie können also günstigstenfalls helfen, ein solches Ereignis gleichsam einzukreisen, wenn zusätzlich mindestens ein basaler Vertreter der nach der Aufspaltung entstandenen Taxa fossil bekannt ist. Gerade der Fossilbericht der frühen Abschnitte einer Stammlinie kann aber besonders schwach sein. Dies ist vor allem dann der Fall, wenn sich erst später im Verlauf der Evolution bedeutende Radiationen ereigneten, die sich in einer deutlichen Verbesserung der Fossilüberlieferung niederschlagen können. Dabei muss jedoch beachtet werden, dass eine hohe Diversität nicht automatisch mit einer hohen Fossilisationsrate gleichzusetzen ist (vergl. Budd & Jensen 2003).

Ein gutes Beispiel ist der Fossilbericht der modernen Vögel. Eine Reihe von molekularen sowie paläobiogeographischen Untersuchungen legen den Ursprung der Neornithes in die Kreide (70-120 Ma), während das älteste sichere Fossil je nach Autor aus dem Paleozän (60 Ma) oder aus der höheren Kreide (~ 70-80 Ma) stammen soll (z.B. Cracraft 2001, Feduccia 2003, Dyke & Van Tuinen 2004, Fountaine et al. 2005). Mutmaßliche kreidezeitlichen Fossilien der Neornithes sind zum einen ausgesprochen selten (nach Fountaine et al. 2005 etwa 22-23 Arten), zum anderen sind sie schlecht erhalten, bestehen oft nur aus isolierten Knochen und können nicht oder nur unzulänglich an Hand phylogenetisch verwertbarer Merkmale interpretiert werden (Dyke & Van Tuinen 2004). Mitunter handelt es sich auch nur um Fußspuren, die nicht

mit Sicherheit zu deuten sind (z.B. Lockley & Rainforth 2002). Erst in jüngster Zeit sind Fossilfunde aufgetaucht bzw. nachuntersucht worden, die einen kretazischen Ursprung der Neornithes mit größerer Sicherheit belegen: Ein noch nicht befriedigend analysierter, aber gut erhaltener mutmaßlicher Vertreter der Gaviidae aus der Antarktis, der wahrscheinlich kretazischen Alters ist (Chatterjee 2002), ein Vertreter der Anatidae, der ebenfalls aus der Antarktis stammt (Maastricht, 66-68 Ma) und dessen phylogenetische Position durch 20 Synapomorphien abgesichert werden konnte (Clarke et al. 2005), ein Angehöriger der Anseriformes aus der Kreide (Maastricht) der Mongolei (Kurochkin et al. 2002) und vier herausragend erhaltene Skelette von Pinguinen aus dem unteren Paläozän (ca. 61 Ma) von Neuseeland, die zugleich einen vertrauenswürdigen Kalibrierungspunkt für die Phylogenie der Vögel geliefert haben (Slack et al. 2006). Nach dieser Untersuchung lag die basale Aufspaltung der Neornithes in der unteren Oberkreide, d.h. moderne Vögel hätten mit ursprünglichen Vögeln und Flugsauriern gemeinsam gelebt (Abb. 4 a, b; siehe auch Pereira & Baker 2006).

Die basale Radiation der modernen Vögel hat also offenbar bereits vor den dramatischen Ereignissen an der Kreide/Tertiär-Grenze stattgefunden und nicht erst danach (z.B. Feduccia 2003). Die Diversität der modernen Vögel war aber vermutlich in dieser frühen Phase noch gering, denn Fossilfunde von basalen Taxa der modernen Vögel aus der Kreide bleiben eine Seltenheit. Dies gilt umso mehr, als aus der Kreide eine Vielzahl von sehr gut erhaltenen und sehr vollständigen Fossilien von ursprünglichen Vögeln bekannt sind und es gibt kein Grund anzunehmen, dass die modernen Vögel ein schlechteres Fossilisationspotential hatten (Fountaine et al. 2005) und deshalb an den Fundorten fehlen.

Das Beispiel der Stammesgeschichte der Vögel zeigt, wie wichtig eine Zusammenarbeit von Paläontologie und Biologie für die Rekonstruktion des zeitlichen Verlaufes der Phylogenie ist. Slack et al. beschreiben dies folgendermaßen (2006: 1153): "Traditionally, there has been an apparent conflict between paleontological and molecular estimates of divergences for both mammals and birds. In contrast, we see important interactions between molecular and paleontological information; collaborative work is important. We need to integrate studies on paleontology (including footprints), DNA sequences (nuclear and mitochondrial), ecology, and physiology to develop testable models of past extinctions and radiations."

Paläontologen, die den Fossilbericht einer bestimmten Gruppe sehr gut kennen, können in der Regel mehrere geeignete Kalibrierungspunkte für die Eichung einer molekularen Uhr vorschlagen und auch Aussagen über das Maß der Sicherheit solcher Punkte machen. Ähnlich wie bei der Analyse mehrerer verschiedener Gene oder der Einbeziehung möglichst vieler Taxa einer Organismengruppe, werden die Ergebnisse dabei besser abgesichert und lassen eine wesentlich kritischere Prüfung der Resultate zu (siehe z.B. Reisz & Müller 2004, Müller & Reisz 2005). Die Befürchtung mancher Autoren, dass der Einsatz multipler Kalibrierungspunkte wegen der Unsicherheiten des Fossilberichtes die Ungenauigkeit der Resultate nur noch vergrößern würde (z.B. Hedges & Kumar



Abb. 4. Nach neuen Fossilfunden und Analysen mit molekularen Uhren bevölkerten Mitglieder von Stammgruppen der modernen Vögel in der Kreidezeit die Erde gemeinsam mit Altvögeln und Flugsauriern. **A.** *Primozygodactylus major* Mayr 1998, ein Stammgruppen-Vertreter der Spechtvögel aus dem Eozän (47 Ma) der Grube Messel bei Darmstadt (Sammlung des Forschungsinstitutes Senckenberg, Frankfurt a. M., Holotypus, Me 1758; Photo S. Tränkner, Forschungsinstitut und Museum Senckenberg, Frankfurt a. M.). **B.** *Scaphognathus crassirostris* ein Langschwanz-Flugsaurier (Rhamphorhynchoidea) aus dem jurassischen Solnhofener Plattenkalk. Das Bonner Exemplar wurde 1831 von Georg August Goldfuß in einer für die Paläobiologie revolutionären Arbeit beschrieben. Goldfuß erkannte, dass Flugsaurier eine Behaarung besaßen und warmblütig waren. Die Publikation enthält die erste Rekonstruktion eines ausgestorbenen Tieres in seinem Lebensraum (Schädellänge 11,5 cm, Original, Sammlung des Institutes für Paläontologie, Universität Bonn, Photo G. Oleschinski, Bonn).

2004), ist unter diesen Umständen völlig unbegründet und führt zum Verlust wichtiger Informationen, zumal es mittlerweile Verfahren gibt, um die relative Sicherheit von Kalibrierungspunkten zu ermitteln (z.B. Near et al. 2005). Wenn molekulare Alter kalkuliert werden, die Hinweise auf eine größere Lücke im Fossilbericht geben, können Paläontologen in manchen Fällen sogar Aussagen darüber treffen, wo eine gezielte Suche von Fossilien aussichtsreich wäre. Dies kann durch die Rekonstruktion der paläogeographischen Situation, die Kenntnis geeigneter Lebens- und Ablagerungsräume sowie die Zuordnung entsprechender heutiger Sedimentvorkommen ermöglicht werden. In der engeren Zusammenarbeit zwischen Molekularbiologen und Paläontologen liegt deshalb ein noch

weitgehend ungenutztes Potential, um die zeitliche Auflösung phylogenetischer Hypothesen kritisch zu prüfen und zu verbessern.

Die Bedeutung von Fossilien für die Phylogenie der rezenten Organismen

Wie bereits in der Einleitung beschrieben wurde, hat sich die Bedeutung von Fossilien für die Stammesgeschichtsforschung mit der Einführung der Phylogenetischen Systematik nachhaltig verändert. Den Ausgangspunkt für Verwandtschaftsanalysen sollen allein die rezenten Organismen bilden, da sie im Vergleich mit Fossilien ein Vielfaches an verwertbaren Merkmalen liefern. Nur wenn der Fossilbericht lückenlos und die Fossilien mit sämtlichen morphologischen Details überliefert wären, könnte die Stammesgeschichte zumindest für manche Organismengruppen in ihrem historischen Ablauf von der Vergangenheit in die Gegenwart rekonstruiert werden. Es ist leicht einzusehen, dass dies kaum jemals möglich sein wird, und es stellte sich die Frage, ob man bei der Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Organismen nicht ganz auf die Fossilien verzichten kann.

Nachdem sich bereits Hennig (1950, 1966, 1969) und eine Reihe weiterer Autoren ausführlich mit dieser Frage befasst hatten, war es vor allem eine Publikation des Paläontologen Colin Patterson mit dem Titel "Significance of fossils in determining evolutionary relationships" von 1981, die zu einer verstärkten Diskussion um die Bedeutung von Fossilien in der phylogenetischen Forschung führte. Im ersten Teil der Arbeit analysiert Patterson (1981) die unterschiedlichen Arten der evolutionären Beziehungen von Organismen. Während in der Phylogenetischen Systematik nur solche Taxa anerkannt werden, die auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen und durch den Besitz von Synapmorphien ausgezeichnet sind, waren viele Fossilgruppen paraphyletisch und natürlich nicht durch gemeinsame abgeleitete Merkmale ausgezeichnet. Dies beruhte größtenteils auf traditionellen Vorstellungen von Abstammung als direkter Vorfahren-Nachfahren Beziehung auch zwischen höheren Taxa, die in der Paläontologie weit verbreitet waren. Danach sollten allein die Fossilien die Abstammungslinien der rezenten Organismen dokumentieren; die Säugetiere wären z.B. aus Abstammungslinien der „Therapsiden“ hervorgegangen, die ihrerseits Nachfahren der „Pelycosaurier“ waren. Diese Vorstellung von Abstammung hat natürlich mit phylogenetischer Verwandtschaft im Sinne Hennigs nichts zu tun und die daraus resultierenden paraphyletischen Gruppen sind aus dem Phylogenetischen System zu entfernen. Hennig hat 1969 das Konzept der Stammgruppe eingeführt, um zu ermöglichen, dass Fossilien rezenten Gruppen zugeordnet und damit in das Phylogenetische System integriert werden können. Patterson (1981: 209) leitet aus diesem Konzept einige „erreichbare Ziele“ ab, die mit Hilfe von Fossilien untersucht werden können (z.B. die Ermittlung der Minimalalter von Gruppen, die zeitliche Abfolge des Auftretens von abgeleiteten Merkmalen der Kronengruppe, Klärung bei Fragen der Homologisierung). Dies führt schließlich zu der für ihn

entscheidenden Frage (Patterson 1981: 209-210): "But do such reinterpretations ever lead to reversals of decisions on relationship: in other words, do fossils ever contradict hypotheses based on Recent organisms?"

Patterson (1981) ging dieser Frage nach, indem er zuerst für seinen eigenen Forschungsbereich, die Fische, Beispiele zu finden versuchte. Nur im Falle der Lungenfische und *Latimeria* (Actinistia) gestand er Fossilien einen geringen Beitrag zu, aber nur, wenn die vorliegenden phylogenetischen Hypothesen schwach begründet sind. In der Hoffnung auf bessere Beispiele ließ Patterson ein Schreiben mit seinen Erfahrungen unter seinen Kollegen am Natural History Museum zirkulieren, mit der Bitte, ihrerseits Beispiele dafür zu nennen, dass der Fossilbericht für die Phylogenie der rezenten Organismen von Bedeutung ist. Antwort erhielt er von Spezialisten für Foraminiferen, Pflanzen, Brachiopoden, Mollusken, Echinodermen und Säugetiere. Die Beispiele waren für Patterson nicht überzeugend und er kam zu dem Schluss (1981: 218): "... that instances of fossils overturning theories of relationship based on Recent organisms are very rare, and may be nonexistent. It follows that the widespread belief that fossils are the only, or best, means of determining evolutionary relationships is a myth." Diese Schlussfolgerung aus der Feder eines Paläontologen hat vielfach zu der Ansicht geführt bzw. bestehende Vorbehalte verstärkt, dass Fossilien bei phylogenetischen Analysen grundsätzlich vernachlässigt werden können, da sie offenbar keinen Beitrag zur Phylogenie rezenter Organismen liefern können.

Es muss an dieser Stelle nochmals betont werden, dass dieser Meinung ein reduktionistischer Ansatz zugrunde liegt, der rein methodische Aspekte über die wissenschaftlichen Ziele der phylogenetischen Forschung stellt. Ax hat das Ziel der Phylogenetischen Systematik wie folgt charakterisiert (1984: 209): „Sie strebt die Aufdeckung und Wiedergabe der phylogenetischen Verwandtschaft aller Organismen zueinander an, unabhängig davon, ob sie heute als evolutionäre Arten existieren oder nur aus vergangenen Erdperioden in Form fossiler Fragmente bekannt sind.“ Tatsächlich gibt es keinen Grund, warum sich die Stammesgeschichtsforschung auf einen willkürlichen Zeitquerschnitt - die Gegenwart - beschränken und die unendliche organismische Vielfalt der Vergangenheit außer Acht lassen sollte. Vor diesem Hintergrund ist es für die *Bedeutung* von Fossilien für die Phylogenie völlig ohne Belang, ob sie bestehende Hypothesen zur Verwandtschaft rezenter Organismen verändern oder zur Klärung der Verwandtschaft rezenter Organismen beitragen. Im Gegensatz zur Schlussfolgerung von Patterson (1981) gibt es tatsächlich mehrere Beispiele (siehe unten), die zeigen, dass Fossilien andere Einsichten in Hypothesen über die Verwandtschaft rezenter Organismen beisteuern können, aber die Bedeutung von Fossilien für die Phylogenie verändert sich dadurch in keiner Weise und wird schon gar nicht in irgend einer Form "erhöht". Dass die lebenden Organismen ein wesentlich breiteres Merkmalspektrum als die Fossilien aufweisen, ist in der Regel selbstverständlich und aus methodischen Gründen ist es gerechtfertigt, dass die rezenten Organismen den Ausgangspunkt der phylogenetischen Rekonstruktion bilden. Dass dies für die interne Phylogenie von ausgestorbenen

Taxa (z.B. Trilobita, Ammonoidea, Graptolithina) nicht zutrifft, muss hier nicht betont werden, auch wenn bei ihrer phylogenetischen Systematisierung genau wie mit rezenten Organismen zu verfahren ist.

Nach Erscheinen der Arbeit von Patterson (1981) wurde in verschiedenen Untersuchungen gezeigt, dass Fossilien alternative Hypothesen zu Verwandtschaftsbeziehungen rezenter Organismen liefern können. Eine der am häufigsten zitierten Arbeiten ist die Analyse rezenter und fossiler Vertreter der Amniota durch Gauthier et al. (1988). Die Analyse der rezenten Taxa allein ergab, dass die Säuger die Schwestergruppe von Vögeln + Krokodilen sind. Nach Einbeziehung von 24 fossilen Taxa veränderte sich die Beziehung der rezenten Gruppen dahin, dass die Säuger nun die Schwestergruppe aller übrigen Teilgruppen der Amniota bildeten. Forey (2001) hat diese Ergebnisse, die über das hier beschriebene Resultat natürlich hinausgehen, ausführlich diskutiert (siehe auch Donoghue et al. 1989, Eernisse & Kluge 1993, Laurin 2004), und 2004 hat er für sein eigenes Arbeitsgebiet, die Fische, drei Beispiele genannt, in denen Verwandtschaftshypothesen über rezente Taxa durch die Einbeziehung von Fossilien abgewandelt werden (Wilson 1992, Arratia 1997, Murray & Wilson 1999). Nach Engel (2001a, b) liefert die hochdiverse Bienenfauna des Baltischen Bernsteins zwingende Argumente für eine einmalige Evolution der sozialen, corbiculaten Bienen; ein Ergebnis, dass allein anhand der rezenten Formen kaum zu begründen wäre. Für Pflanzen haben zuletzt Crane et al. (2004) eine Reihe von Beispielen geliefert, die die Bedeutung von Fossilien für die Phylogenie unterstreichen (siehe auch Doyle & Donoghue 1987).

Fossilien können darüber Aufschluss geben, ob abgeleitete Merkmalszustände rezenter Organismen als Synapomorphie oder Konvergenz zu bewerten sind und dadurch zu einer kritischen Prüfung oder Veränderung von Verwandtschaftshypothesen beitragen. Dies ist insbesondere bei dem Verlust oder der Reduktion von Strukturen der Fall. So kann z.B. die Verkürzung des Flagellums der Geißelantenne der Ephemeroptera und Odonata nicht als Synapomorphie der „Palaeoptera“ bewertet werden (z.B. Hennig 1969, Willmann 1998, Ax 1999), wenn Fossilfunde von Libellen (z.B. *Namurotypus* aus dem Oberen Karbon) und Eintagsfliegen (z.B. *Prottereisma* aus dem Perm) berücksichtigt werden, da das Flagellum bei ihnen noch deutlich verlängert ist. Das borstenförmige Flagellum der rezenten Taxa ist also unabhängig in beiden Linien entstanden. Ein anderes Beispiel ist die Bewertung des Fehlens eines freien Ovipositors bei den Weibchen der Embioptera und Dermaptera als Synapomorphie. Auch hier können Fossilfunde (z.B. Dermaptera mit langem Ovipositor aus dem Jura) zeigen, dass diese Übereinstimmung auf Konvergenz beruht (Willmann 1990).

Auch wenn sich rezente Organismen aufgrund einer Vielzahl von Autapomorphien bzw. reduzierten oder überprägten Synapomorphien so stark von ihren nächstverwandten Taxa unterscheiden, dass eine Verwandtschaftshypothese nicht oder nur sehr schwach begründet werden kann, können Fossilien entscheidende Hinweise für phylogenetische Beziehungen liefern. Dies gilt z.B. für die Wale, deren Stellung im phylogenetischen System

der Säugetiere aufgrund ihrer hochgradig abgewandelten Morphologie und Lebensweise lange Zeit unklar war. Fossilfunde von frühen Vertretern der Wale zeigen indes, dass die Wale mit einer ausgestorbenen Gruppe terrestrischer, räuberischer Säugetiere, den Mesonychidae, ein Schwestergruppenpaar bilden und beide sind mit den Artiodactyla nächstverwandt (z.B. Gatesy & O'Leary 2001). Diese Zuordnung ist natürlich nur anhand von Fossilmaterial zu belegen und führt zu einer phylogenetischen Hypothese, die sich von der Aussage, dass Wale die Schwestergruppe der Paarhufer bilden, grundlegend unterscheidet. Dies hat insbesondere Konsequenzen für unsere Vorstellungen zur frühen Evolution der Wale, u.a., weil die Rekonstruktion des Grundmusters des letzten gemeinsamen Vorfahren zu einer völlig unterschiedlichen Morphologie und Lebensweise führen würde.

Schon früher ist hervorgehoben worden, dass Fossilien durch unbekannte, an rezenten Organismen nicht überlieferte Merkmalskombinationen neue stammesgeschichtliche Zusammenhänge offenbaren können (z.B. Forey & Fortey 2001). Ein aktuelles Beispiel liefern fossile Stammlinienvertreter der Mammalia aus der Oberkreide der Mongolei, die an der Hinterextremität einen Sporn aufweisen, der mit dem Giftsporn der rezenten Monotremata-Männchen homologisiert werden kann (Hurum et al. 2006). Damit wird dieses Merkmal, dass nach Ax (2001) die beste Autapomorphie der Monotremata darstellt, für die Begründung ihrer Monophylie hinfällig. Es handelt sich vielmehr um eine Neubildung, die bereits früh in der Evolution der Säugetiere schon vor der Aufspaltung in die Teiltaxa ihrer Kronengruppe aufgetreten ist.

Fossilien können zudem Merkmale zeigen, die von heutigen Kronengruppen-Vertretern gänzlich unbekannt sind. Der letzte gemeinsame Vorfahre von rezenten Teilgruppen der Bivalvia ((Pholadoidea + Myoidea) + (Gastrochanoidea + Hiatelloidea)) (nach Morton 1996) liefert zum Beispiel keinen Hinweis darauf, dass es Stammlinienvertreter dieser Gruppe gab, die vor allem in der höheren Kreide von Korallen ähnlichem Wuchs waren. Es sind sogenannte Rudisten (Hippuritoida), die eine Wuchshöhe von zum Teil über 1,5 m erreichen konnten und die wichtigsten Riffbildner dieser Zeit waren (Abb. 5). Phylogenetische Rekonstruktionen rezenter Organismen lassen nur die Rekonstruktion eines hypothetischen, letzten gemeinsamen Vorfahren zu sowie die pauschale Aussage, dass die entsprechenden abgeleiteten Merkmale vorher, d.h. auf der Stammlinie des Taxons, entstanden sein müssen. Wenn es sich z.B. bei allen rezenten Vertretern eines Taxons um große Organismen handelt, so ist mit Recht anzunehmen, dass auch der letzte gemeinsame Vorfahre groß gewesen ist. Dies muss aber nicht für die Mehrheit der Stammlinienvertreter gelten, die z.B. eine hohe Diversität von kleinen planktonischen oder interstitiellen Organismen aufweisen können. In diesem Fall können Fossilien zeigen, dass das Merkmal „großer Organismus“ einen abgeleiteten Zustand darstellt, der erst sehr spät in der Stammesgeschichte des Taxons erworben wurde.

Eine wichtige Funktion von Fossilien im Rahmen der Stammesgeschichtsforschung ist ihr Potential, eine sequenzielle Chronologie der Evolution von komplexen Merkmalen liefern zu können. Ein prominentes Beispiel

aus jüngerer Zeit ist die Evolution der Vögel. Durch eine Vielzahl von zum Teil spektakulär erhaltenen Fossilfunden wurde es möglich, die Entwicklung ihrer wesentlichen Autapomorphien, z.B. Federn und Flugvermögen, entlang ihrer Stammlinie chronologisch sequenziell aufzulösen (z.B. Clarke & Middleton 2006). Die Funde dieser sogenannten "non avian dinosaurs" zeigen nicht nur überraschende morphologische Details, sondern ermöglichen darüber hinaus neue Vorstellungen zu den ökologischen Rahmenbedingungen der basalen Radiation der Vögel.

Kehren wir zu der Eingangs erwähnten Fragestellung von Patterson (1981: "... do fossils ever contradict hypotheses based on Recent organisms?") zurück, so zeigen die hier erläuterten Beispiele eindeutig, dass Fossilien in der Tat zu neuen Einsichten über die Verwandtschaft rezenter Organismen führen können. Auch in Zukunft wird dies aber nicht die vorrangige „Aufgabe“ von Fossilien im Rahmen der Stammesgeschichtsforschung sein. Aus heutiger Sicht ist es viel wichtiger, alle verfügbaren Datensätze zu berücksichtigen und kritisch zu evaluieren, ob sie nun von rezenten oder fossilen Organismen stammen. In Anlehnung an Patterson (1981) wäre aktuell zu fragen: "Do molecular data ever contradict hypotheses on morphological data?" Die Antwort müsste vermutlich in allen Fällen "Ja" lauten, und ähnlich wie bei Patterson's Bemühungen um Aufklärung wäre es wahrscheinlich schwierig, Beispiele zu finden, in denen molekulare Daten nicht zu neuen Verwandtschaftshypothesen geführt haben, die aufgrund morphologischer Daten erhoben wurden. Wenn dies tatsächlich so ist, sollte die Prüfung aller verfügbaren Datensätze sowie die Weiterentwicklung der Theorien und Methoden die dringlichste Aufgabe sein.



Abb. 5. *Sabinia* sp. ein Rudist aus der Oberkreide von Friaul. Diese ausgestorbenen Muscheln waren die wichtigsten Riffbildner in der Oberkreide. Sie konnten eine Wuchshöhe von über 1,5 m erreichen. (Höhe 12 cm, Photo G. Oleschinski, Institut für Paläontologie, Universität Bonn).

Die Zeit als unabhängiger Datensatz?

Wenn der Fossilbericht so unvollständig wäre, wie von manchen Neontologen vorausgesetzt wird, dann sollte es eine Reihe von Beispielen geben, in denen Vertreter einer Kronengruppe vor den Stammlinienvertretern in der Fossilüberlieferung in Erscheinung treten. Dies ist aber offensichtlich nur höchst selten und bei sehr schlechtem Fossilbericht der Fall. Budd & Jensen (2003) haben entsprechende Nachweise für alle Kronengruppen der Bilateria ausgewertet und konnten, bei aller Unsicherheit der Bewertung mancher Fossilien, kein einziges Beispiel finden, in dem die Kronengruppenformen vor den Stammlinienformen auftreten. Auch wenn konkrete Analysen für die meisten Taxa noch ausstehen, so zeigen doch vorläufige Übersichten, dass ein solches „vertauschtes Erscheinen“ im Fossilbericht auch bei untergeordneten Taxa eher die Ausnahme als die Regel darstellt. Offensichtlich spiegelt der Fossilbericht den Ablauf der Stammesgeschichte also doch in weitaus vollständigerem Maße wider, als bislang angenommen wurde. Dies könnte bedeuten, dass das absolute Alter oder auch die relative stratigraphische Zuordnung von Taxa als unabhängiger Datensatz für phylogenetische Analysen verwendet werden kann, und es gibt in der Paläontologie verschiedene Ansätze, die genau von dieser Überlegung ausgehen.

Phylogenetische Dendrogramme und das chronologische Auftreten von Taxa in einer stratigraphischen Sequenz können in unterschiedlichem Maße übereinstimmen bzw. voneinander abweichen. Hier gibt es verschiedene Methoden, den Grad der Kongruenz beider Datensätze zu ermitteln (z.B. Benton 1999, 2001b, 2003). Schwieriger ist die Frage, wie die phylogenetische Information, die im sequenziellen Erscheinen von Taxa im Fossilbericht gespeichert ist, in eine Verwandtschaftshypothese eingebracht werden kann. Auf dem Niveau von Arten können phylogenetische Beziehungen in Ausnahmefällen durch die Korrelation von stratigraphischem Vorkommen und morphologischem Wandel unmittelbar erfasst werden. Gingerich (1976: 15-16) hat diese Methode als „Stratophänetik“ bezeichnet. Das Verfahren an sich ist schon sehr alt und findet sich im Prinzip schon in Hilgendorf's Arbeit über die Gastropoden des Steinheimer Beckens von 1866. Dabei soll die Phylogenie der Organismen durch die lückenlose feinstratigraphische Erfassung von „Schichtpopulationen“ und die quantitative Analyse ausgewählter morphologischer Merkmale („Phänetik“) in Form von Vorfahren-Nachfahren Beziehungen unmittelbar abgebildet werden (siehe Dayrat 2005). Die Bedingungen für die notwendige hohe Auflösung des Fossilberichtes sind allerdings nur in seltenen Fällen gegeben. Meistens handelt es sich um weitgehend abgeschlossene intrakontinentale Becken (z.B. Gingerich 1976) oder ehemalige Seen (z.B. Willmann 1981), die eine sehr vollständige Sedimentabfolge und hervorragende Fossilisationsbedingungen aufweisen. Die Ausweitung dieser Methode auf eine globale Dimension (z.B. in der Mikropaläontologie, siehe Beispiele in Forey 2004) hat sich nicht durchsetzen können, da hier zu viele unkontrollierbare Faktoren Einfluss nehmen können (Zu- und Abwanderung, Unklarheit bei der Bewertung von Merkmalen, Konvergenz, Sicher-

stellung der Isochronie von phylogenetischen Entwicklungen etc.). Auch die Anwendung der Stratophänetik auf Taxa oberhalb des Artniveaus (z.B. Gingerich 1984 für Primaten) hat bislang keine weite Verbreitung gefunden.

Der größte Nutzen der zeitlichen Information, den die Stratigraphie liefert, besteht in der Unabhängigkeit der dabei gewonnenen Daten vom Evolutionsprozess. Fisher (1994) sah darin die Möglichkeit, Verwandtschaftshypothesen einem unabhängigen Test zu unterziehen und entwickelte eine Methode, die er „Stratokladistik“ nannte (siehe auch Clyde & Fisher 1997, Fox et al. 1999). Dabei werden die stratigraphischen gemeinsam mit den morphologischen Daten in einer Matrix zusammengestellt. In der folgenden Parsimonieanalyse werden phylogenetische Dendrogramme miteinander verglichen, die auf beiden Datensätzen beruhen. Schließlich wird das Dendrogramm mit der geringsten Anzahl zusätzlich notwendiger Merkmalsänderungen gewählt, wobei ad hoc Hypothesen über Homoplasien und die Unvollständigkeit des Fossilberichtes minimiert werden sollen. Stratigraphische Parsimonie bedeutet dabei die geringste Anzahl von Überschneidungen der stratigraphischen Einheit im Bezug zu ermittelten Topologie. Es bleibt allerdings fraglich, wie zusätzlich notwendige Merkmalsänderungen für morphologische Merkmale („morphologische Kosten“) im Verhältnis zu zusätzlich notwendigen Merkmalsänderungen für stratigraphische Merkmale („stratigraphische Kosten“) in der Parsimonieanalyse zu bewerten sind (Grantham 2004a).

Die Nutzung von „stratigraphischen Einheiten“ als Merkmal wird als wesentliche Schwachstelle dieser Methode diskutiert. Morphologische Merkmalsausprägungen stehen in einer hierarchischen Beziehung zueinander, während dies für die linear verlaufende Zeit nicht gilt (siehe auch Forey 2004: 173). Es scheint daher völlig subjektiv zu sein, wie groß bzw. fein die stratigraphische Einheit für eine stratokladistische Analyse zu wählen ist. Smith (2000) ist der Ansicht, dass das Ergebnis der Analysen von der stratigraphischen Auflösung nachhaltig beeinflusst wird. Je feiner die stratigraphischen Einheiten gewählt werden, umso größer wird ihr Gewicht in der Analyse, während der Einfluss der morphologischen Daten abnimmt (siehe aber Fisher et al. 2002). Hier ist hervorzuheben, dass es sich bei den stratigraphischen Einheiten nicht um absolute Zeitspannen handelt, sondern in der Regel um biostratigraphische Einheiten, die durch bestimmte Ereignisse (in der Regel das erste und letzte Erscheinen eines fossilen Taxons im Fossilbericht) begrenzt werden. Solche biostratigraphischen Einheiten haben ganz überwiegend eine überregionale und vielfach eine globale Bedeutung, das heißt, die zeitliche Verbreitung eines Taxons (oder einer bestimmten Faunen- oder Florengemeinschaft) ging mit weit verbreiteten Umweltveränderungen einher, die sich in der Sedimentabfolge als klar abgrenzbare Einheiten ausprägen. Solange stratokladistische Analysen sich im Rahmen dieser Einheiten bewegen, ist der Einwand einer willkürlichen oder subjektiven Gliederung der Zeit (Smith 2000) unbegründet, denn biostratigraphischen Einheiten können nicht beliebig in immer feinere Zeithorizonte unterteilt werden (siehe Alroy 2002).

Die stratokladistische Methode geht von der Annahme

aus, dass die stratigraphische Abfolge des Erscheinens fossiler Taxa den Nachweis von Vorfahren-Nachfahren Sequenzen zulässt. Durch die Ausweisung von Vorfahren soll die Präzision von phylogenetischen Hypothesen erhöht und die Zahl von gleich sparsamen Hypothesen reduziert werden können (siehe z.B. Bodenbender & Fisher 2001: 366). Nach einer Untersuchung von Foote (1996) ist die Wahrscheinlichkeit, dass Vorfahren-Nachfahren Paare im Fossilbericht auftreten, überraschend hoch (vergl. z.B. Willmann 1988). Für die bedeutenden Gruppen der fossilen marinen „Wirbellosen“ liegt die Wahrscheinlichkeit, dass eine fossile Art der direkte Vorfahre einer anderen fossilen Art ist, bei 1-10% oder höher, unabhängig von Annahmen über den Speziationsmodus (Aufspaltung ohne Erlöschen der Stammart, Aufspaltung mit Erlöschen der Stammart, phyletische Transformation). In mehreren stratokladistischen Untersuchungen werden einzelne oder mehrere fossile Taxa ausdrücklich als Vorfahren ausgewiesen (z.B. Bodenbender & Fisher 2001 für die ausgestorbenen Blastoidea, eine Teilgruppe der Echinodermata; Bloch et al. 2001 für die Carpolestidae, eine ausgestorbene Teilgruppe der Säuger; Finarelli & Clyde 2004 für die Hominoidea und deMaintenon 2005 für drei Gastropoden-Gattungen der Columbelloidea). Ausschlaggebend ist dabei die stratigraphische Position des Vorfahren-Taxons sowie das Fehlen von autapomorphen Merkmalen. Teilweise beruht der „Vorfahren-Status“ wahrscheinlich auf schlechter Fossilhaltung. Dies ist für die stratokladistische Analyse der Hominoidea anzunehmen (Finarelli & Clyde 2004), in der das besonders schlecht überlieferte Taxon *Kenyapithecus wickeri* vermutlich wegen fehlender Autapomorphien und seiner stratigraphischen Position als „Vorfahre“ der modernen Hominoiden ausgewiesen ist. Im Falle der Carpolestidae (Bloch et al. 2001) ist die Auflösung des Fossilberichtes sehr hoch und die Ergebnisse der stratokladistischen Analyse sind jenen einer stratophänetischen Analyse sehr ähnlich. Wie bereits vorher beschrieben wurde, ist es hier möglich, die Entwicklung bestimmter Merkmale anhand der Abfolge von Schichtpopulationen über die Zeit mehr oder weniger lückenlos zu verfolgen. Dabei zeigt sich, dass manche der vorab beschriebenen Arten Chronospezies sind, die nun in der Analyse in einer Vorfahren-Nachfahren Beziehung zueinander stehen, ohne dass ein Aufspaltungsereignis nachgewiesen werden kann. Der „Vorfahren-Status“ bezieht sich hier also auf eine stratigraphische Abfolge von Populationen.

Eine Bewertung der Qualität der stratokladistischen Methode ist schwierig, da kaum unzweifelhafte phylogenetische Hypothesen vorliegen, die mit einem hochauflösenden Fossilbericht gekoppelt sind. Fox et al. (1999) haben deshalb in einem Computer gestützten Modell 50 hypothetische Verwandtschaftsdiagramme, eine Matrix mit morphologischen Merkmalen sowie stratigraphische Verteilungen erstellt, um zu untersuchen, ob traditionelle phylogenetische Methoden oder stratokladistische Methoden eine bessere Annäherung an die Computer erstellte Phylogenie ermöglichen. Das Ergebnis war, dass mit der stratokladistischen Methode in 42% aller Fälle, mit der traditionellen Methode aber nur in 18% aller Fälle die richtige Phylogenie identifiziert werden konnte. Auch bei

der Simulation von erheblichen stratigraphischen Lücken bzw. einem sehr unvollständigen Fossilbericht lag die stratokladistische Methode vorn.

Wesentlich komplexer als die Stratokladistik ist die „Stratolikelihood-Methode“, die Wagner (1998) entwickelt hat (siehe auch Wagner 2001). Genau wie bei Maximum-Likelihood Verfahren in der molekularen Phylogenie muss aber auch hier die Wahrscheinlichkeit einer Verwandtschaftshypothese in Bezug zu einem Modell der Merkmalsevolution abgeschätzt werden. Das Ergebnis wird dabei stark von der Qualität des Modells beeinflusst. Genau hier liegt ein wichtiger Kritikpunkt an der Stratolikelihood-Methode. Es müssen möglichst realistische Modelle der Merkmalsevolution vorliegen, um die wahre Phylogenie rekonstruieren zu können und dies ist nicht der Fall (siehe z.B. Huelsenbeck & Rannala 1997, Forey 2004). Auch Wagner (1998, 1999) hat indes seine Methode mit Hilfe von Simulationen getestet und ist zu dem Schluss gekommen, dass die Stratolikelihood-Methode die Ergebnisse von traditionellen Parsimonie-Analysen und jene der Stratokladistik übertrifft.

Unabhängig von den erfolgversprechenden Tests der Stratokladistik und der Stratolikelihood-Methode (für neuere Aspekte siehe Eastbrook & McMorris 2006) sind eine Reihe von grundlegenden Fragen zur Integration von stratigraphischen Daten in phylogenetische Analysen noch ungeklärt. Die Verlässlichkeit des Fossilberichtes spezifischer Taxa, die Zuverlässigkeit phylogenetischer Methoden oder die Gewichtung von stratigraphischen Daten gegenüber morphologischen Daten sind nur einige wichtige Aspekte. Hier ist ohne Zweifel ein lohnendes Forschungsfeld gleichermaßen für Paläontologen und Biologen.

Fazit und Ausblick

Die Stammesgeschichtsforschung umfasst die Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen *aller* Organismen, und vor diesem Hintergrund ist die Einbeziehung von Fossilien in die Phylogenetik unverzichtbar. Der Fossilbericht ist bei allen qualitativen und quantitativen Unzulänglichkeiten angemessen, um einen wesentlichen Beitrag zu grundlegenden Fragen zu leisten. In der molekularen Phylogenie wird bei dem Einsatz von molekularen Uhren sogar implizit vorausgesetzt, dass der Fossilbericht vollständig genug ist, um verlässliche Daten zu liefern. Fossilien liefern aber nicht nur die wichtigsten Informationen für die zeitliche Dimension der Stammesgeschichte, sondern sie können auch unsere Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Organismen verändern. Im zeitlich geordneten Erscheinen von Taxa, wie es in der Stratigraphie dokumentiert wird, steckt offensichtlich ein phylogenetisches Signal. Wie dieses Signal jedoch zu bewerten ist und wie stratigraphische Daten in die Phylogenie eingebracht werden können, ist noch nicht befriedigend geklärt. Hier bedarf es weiterer grundlegender theoretischer und methodischer Überlegungen. Von zentraler Bedeutung wird weiterhin sein, in welcher Form und wie weit sich die zahlreichen, an der phylogenetischen Forschung beteiligten wissenschaftli-

chen Teildisziplinen zukünftig annähern und kooperieren werden. Grantham (2004a, b) hat die dabei möglichen Beziehungen ausführlich dargestellt. Einmal mehr sollte dabei die Evolutionsforschung als gemeinsames Dach aller beteiligten Disziplinen eine zentrale Rolle spielen. In der Morphologie hat diese Sicht eine lange Tradition, aber auch in der modernen Genetik ist die Forderung nach einer möglichst breiten Einbindung phylogenetischer Erkenntnisse verbreitet. So schreiben z.B. Delsuc et al. (2005: 373): "... the reconstruction of the topology of the organismal phylogeny is not in itself the ultimate goal. The challenge is to understand the evolutionary history of organisms and their genomes, the functions of their genes, and how this relates to their interactions with the environment." Seitens der Paläontologie gilt es, die evolutionäre Paläobiologie zu stärken, ohne dabei die stratigraphisch orientierte paläontologische Forschung zu vernachlässigen, die wichtige Impulse aus der Geologie bezieht.

Dank

Mein Dank gilt R. Willmann (Göttingen) für die Einladung zum 47. Phylogenetischen Symposium. P. D. Gingerich (Michigan, Bonn) sowie M. Sander und S. Wedmann (beide Bonn) danke ich für kritische Anmerkungen und Diskussionen zu einzelnen Punkten des Manuskriptes. C. Brauckmann, E. Gröning (beide Clausthal-Zellerfeld), G. Bechly (Stuttgart), S. Schaal (Frankfurt a. M.) und G. Oleschinski (Bonn) danke ich für zusätzliche Abbildungen.

Literatur

- Alroy, J. 2002. Stratigraphy in phylogeny reconstruction. - reply to Smith (2000). - *J. Paleont.*, 76: 587-589.
- Alroy, J., Marshall, C. R., Bambach R. K., Bezusko, K., Foote, M., Fürsich, F. T., Hansen, T. A., Holland, S. M., Ivany, L. C., Jablonski, D., Jacobs, D. K., Jones, D. C., Kosnik, M. A., Lidgard, S., Low, S., Miller, A. I., Novack-Gottshall, P. M., Olszewski, T. D., Patzkowsky, M. E., Raup, D. M., Roy, K., Sepkoski, J. J. Jr., Sommers, M. G., Wagner, P. J., Webber, A. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. - *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98: 6261-6266.
- Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. - *Palaeoichthyol.*, 7: 5-168.
- Ayala, F. J. 1997. Vagaries of the molecular clock. - *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 94: 7776-7783.
- Ax, P. 1984. *Das Phylogenetische System*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Ax, P. 1995. *Das System der Metazoa I*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Ax, P. 1999. *Das Phylogenetische System der Metazoa II*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Ax, P. 2001. *Das Phylogenetische System der Metazoa III*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Benton, M. J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. - *Science*, 268: 52-58.
- Benton, M. J. 1999. The history of life, large data bases in palaeontology. - In: D. A. T. Harper (ed.) - *Statistical Methods in Palaeobiology*: 249-283, Wiley, London.
- Benton, M. J. 2001a. Patterns of Diversity. - In: D. E. G. Briggs

- & P. R. Crowther (eds) - Palaeobiology II: 211-220, Blackwell Publishing.
- Benton, M. J. 2001b. Finding the tree of life: matching phylogenetic trees to the fossil record through the 20th century. - Proc. R. Soc. London, B 268: 2123-2130.
- Benton, M. J. 2003. The quality of the fossil record. - In: P. C. J. Donoghue & M. P. Smith (eds) - Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record: 66-90, Taylor & Francis, London.
- Benton, M. & Ayala, F. J. 2003. Dating the tree of life. - Science, 300: 1698-1700.
- Benton, M. J., Wills, M. A. & Hitchin, R. 2000. Quality of the fossil record through time. - Nature, 403: 534-537.
- Bloch, J. I., Fisher, D. C., Rose, K. D. & Gingerich, P. D. 2001. Stratocladistic analysis of Paleocene Carpolestidae (Mammalia, Plesiadapiformes) with description of a new Late Tiffanian genus. - J. Vertebr. Paleont., 21(1): 119-131.
- Bodenbender, B. E. & Fisher, D. C. 2001. Stratocladistic analysis of Blastoid phylogeny. - J. Paleont., 75(2): 351-369.
- Boucot, A. 1979. Cladistics: is it really different from classical taxonomy?. - In: J. Cracraft & N. Eldredge (eds) - Phylogenetic Analysis and Paleontology: 199-210, Columbia University Press, New York.
- Brauckmann, C. & Schneider, J. 1996. Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1996 (1): 17-30.
- Bromham, L. 2003. What can DNA Tell us About the Cambrian Explosion? - Integr. Comp. Biol., 43: 148-156.
- Bromham, L. 2006. Molecular Dates for the Cambrian Explosion: Is the Light at the End of the Tunnel an Oncoming Train? - Palaeontologia Electronica, Vol. 9 (1), 3 S.
- Bromham, L. & Penny, D. 2003. The Modern Molecular Clock. - Nature Reviews Genetics, 4: 216-224.
- Budd, G. E. & Jensen, S. 2003. The limitations of the fossil record and the dating of the origin of the Bilateria. - In: P. C. J. Donoghue & M. P. Smith (eds) - Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record: 190-223, Taylor & Francis, London.
- Carroll, R. 2002. Early land vertebrates. - Nature, 418: 35-36.
- Chatterjee, S. 2002. The morphology and systematics of *Polarornis*, a Cretaceous loon (Aves: Gaviidae) from Antarctica. - In: Z. Zhou & F. Zhang (eds) - Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1-4 June 2000: 125-155, Science Press, Beijing.
- Clack, J. A. 2002. An early tetrapod from "Romer's Gap". - Nature, 418: 72-76.
- Clarke, J. & Middleton, K. 2006. Bird evolution. - Current Biology, 16 (10): R350-RR354.
- Clarke, J. A., Tambussi, C. P., Norlega, J. I., Erickson, G. M. & Ketchum, R. A. 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. - Nature, 433: 305-308.
- Clyde, W. C. & Fischer, D. C. 1997. Comparing the fit of stratigraphic and morphologic data in phylogenetic analysis. - Paleobiology, 23: 1-19.
- Coates, M. I. & Clack, J. A. 1995. Romer's Gap - tetrapod origins and terrestriality. - In: M. Arsenault, H. Lelièvre & P. Janvier (eds) - Studies on early vertebrates: 373-388, Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Sér. 4), 17 C.
- Cooper, A. & Fortey, R. 1998. Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse. - Trends Ecol. Evol., 13: 151-156.
- Cracraft, J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. - Proc. R. Soc. Lond. B, 268: 459-469.
- Crampton, J. S., Beu, A. G., Cooper, R. A., Jones, C. M., Marshall, B. & Maxwell, P. A. 2003. Estimating the Rock Volume Bias in Paleobiodiversity Studies. - Science, 301: 358-360.
- Crane, P., Herendeen, P. & Friis, E. M. 2004. Fossils and Plant Phylogeny. - Am. J. Botany 91 (10): 1683-1699.
- Dayrat, B. 2005. Ancestor-descendant relationships and the reconstruction of the Tree of Life. - Paleobiology, 31 (3): 347-353.
- Delsuc, F., Brinkmann, H. & Philippe, H. 2005. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. - Nature Reviews Genetics, 6: 361-375.
- DeMaintenon, M. J. 2005. Phylogenetic relationships of the tropical American Columbellid Taxa *Conella*, *Eurypyrene*, and *Parametaria* (Gastropoda: Neogastropoda). - J. Paleont., 79(3): 497-508.
- Donoghue, M. J., Doyle, J. A., Gauthier, J., Kluge, A. G. & Rowe, T. 1989. The Importance of Fossils in Phylogeny Reconstruction. - Annual Rev. Ecol. Syst., 20: 431-460.
- Doyle, J. A. & Donoghue, M. J. 1987. The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. - Rev. Palaeobot. Palynol., 50: 63-95.
- Dyke, G. J. & van Tuinen, M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. - Zool. J. Linnean Soc., 141: 153-177.
- Eastbrook, G. F. & McMorris, F. R. 2006. The compatibility of stratigraphic and comparative constraints on estimates of ancestor-descendant relations. - Systematic and Biodiversity, 4(1): 9-17.
- Eernisse, D. J. & Kluge, A. G. 1993. Taxonomic Congruence versus Total Evidence, and Amniote Phylogeny Inferred from Fossils, Molecules, and Morphology. - Mol. Biol. Evol., 10 (6): 1170-1195.
- Elango, N., Thomas, J. W., NISC Comparative Sequencing Program & Yi, S. 2006. Variable molecular clocks in hominoids. - Proc. Nat. Acad. Sci., 103 (5): 1370-1375.
- Engel, M. 2001a. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). - Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 259: 1-192.
- Engel, M. (2001b): Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. - Proc. Nat. Acad. Sci., 98 (4): 1661-1664.
- Erben, H. K. 1990. Evolution. - Haeckel-Bücherei, Bd. 1, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Eskov, K. Yu. 2002. Geographical History of Insects. - In: A. Rasnitsyn & L. J. Quicke (eds) - History of Insects: 427-435, Kluwer Academic Publishers.
- Feduccia, A. 2003. "Big bang" for Tertiary birds? - Trends in Ecol. Evol., 18 (4): 172-176.
- Fisher, D. C. 1994. Stratocladistics: morphological and temporal patterns and their relation to phylogenetic process. - In: L. Grande & O. Rieppel (eds) - Interpreting the Hierarchy of Nature: From Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories: 133-171, Academic Press, San Diego, CA.
- Fisher, D. C., Foote, M., Fox, D. L. & Leighton, L. R. 2002. Stratigraphy in phylogeny reconstruction: comment on Smith (2000). - J. Paleont., 76: 585-586.
- Finarelli, J. A. & Clyde, W. C. 2004. Reassessing hominoid phylogeny: evaluating congruence in the morphological and temporal data. - Paleobiology, 30(4): 614-651.
- Foote, M. 1996. On the probability of ancestors in the fossil record. - Paleobiology, 22 (2): 141-151.
- Foote, M. 1997. Estimating taxonomic durations and preservation probability. - Paleobiology, 23: 278-300.
- Foote, M. & Sepkoski, J. J. Jr. 1999. Absolute measures of the completeness of the fossil record. - Nature, 398: 415-417.
- Forey, P. L. 2001. Les fossiles et la systématique. - Biosystema, 19: 1-28.

- Forey, P. L. 2004. Systematics and Paleontology. - In: D. M. Williams & P. L. Forey (eds) - Milestones in Systematics: 149-180, The Systematics Association Special Volume Ser. 67, CRC Press.
- Forey, P. L. & Fortey, R. A. 2001. Fossils in the Reconstruction of Phylogeny. - In: D. E. G. Briggs & P. R. Crowther (eds) - Palaeobiology II: 515-519, Blackwell Publishing.
- Fountaine, T. M. R., Benton, M. J., Dyke, G. J. & Nudds, R. L. 2005. The quality of the fossil record of Mesozoic birds. - Proc. R. Soc., B, 272, 1560: 289-294.
- Fox, D. L., Fisher, D. C. & Leighton, L. R. 1999. Reconstructing phylogeny with and without temporal data. - Science, 284: 1310-1314.
- Gatesy, J. & O'Leary, M. 2001. Deciphering whale origins with molecules and fossils. - Trends in Ecol. & Evol., 16 (10): 562-570.
- Gauthier, J., Kluge, A. G. & Rowe, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. - Cladistics, 4: 105-209.
- Gillooly, J. F., Allen, A. P., West, G. B. & Brown, J. H. 2005. The rate of DNA evolution: Effects of body size and temperature on the molecular clock. - Proc. Nat. Acad. Sci., 102 (1): 140-145.
- Gingerich, P. D. 1976. Cranial anatomy and evolution of North American Plesiadapidae (Mammalia, Primates). - University of Michigan Papers on Paleontology, 15: 1-140.
- Gingerich, P. D. 1984. Primate evolution: evidence from the fossil record, comparative morphology, and molecular biology. - Yearbook of Physical Anthropology, 27: 57-72.
- Grantham, T. A. 2004a. The role of fossils in phylogeny reconstruction: Why is it so difficult to integrate paleobiological and neontological evolutionary biology? - Biology and Philosophy, 19: 687-720.
- Grantham, T. A. 2004b. Conceptualizing the (Dis)unity of Science. - Philosophy of Science, 71: 133-155.
- Grimaldi, D. & Engel, M. S. 2005. Evolution of the Insects. - 755 S., Cambridge University Press.
- Haas, F. 2005. *Devonohexapodus bocksbergensis* is a stem group hexapod - a reply to R. Willmann. - Org. Divers. Evol., 5: 315-316.
- Haas, F., Waloszek, D. & Hartenberger, R. 2003. *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the Lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. - Org. Divers. Evol., 3: 39-54.
- Harzsch, S. 2004. Phylogenetic Comparison of Serotonin-Immunoreactive Neurons in Representatives of Chilopoda, Diplopoda, and Chelicerata: Implications for Arthropod Relationships. - J. Morphol., 259: 198-213.
- Hedges, S. B. & Kumar, S. 2004. Precision of molecular time estimates. - Trends in Genetics, 20 (5): 242-247.
- Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. - Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. - University of Illinois Press, Urbana, Chicago, London.
- Hennig, W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. - E. Kramer, Frankfurt a. M.
- Hilgendorf, F. 1866. Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. - Monatsber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, S. 474-504, Berlin.
- Hofreiter, M., Serre, D., Poinar, H. N., Kuch, M. & Pääbo, S. 2001. Ancient DNA. - Nature Reviews Genetics, 2: 353-359.
- Hou Xian-Guang, Aldridge, R. J., Bergström, J., Siveter, D. J., Siveter, D. J. & Feng Xiang-Hong 2004. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China. - Blackwell Publishing.
- Huelsenbeck, J. P. & Rannala, B. 1997. Maximum likelihood estimation of phylogeny using stratigraphic data. - Paleobiology, 23: 174-180.
- Hurum, J., Luo, Z.-X. & Kielan-Jaworowska, Z. 2006. Were mammals originally venomous? - Acta Palaeontol. Pol., 51 (1): 1-11.
- Jablonski, D. 1999. The Future of the Fossil Record. - Science, 284: 2114-2116.
- Jenner, R. A. 2004. Accepting Partnership by Submission? Morphological Phylogenetics in a Molecular Millennium. - Syst. Biol., 53 (2): 333-342.
- Kemp, T. S. 1999. Fossils and Evolution. - 284 S., Oxford University Press.
- Kidwell, S. M. & Holland, S. M. 2002. The Quality of the Fossil Record: Implications for Evolutionary Analyses. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 33: 561-588.
- Kurochkin, E. N., Dyke, G. J. & Karhu, A. A. 2002. A New Presbyornithid Bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia. - Am. Mus. Nov., 3386: 1-11.
- Laurin, M. 2004. The Evolution of Body Size, Cope's Rule and the Origin of Amniotes. - Syst. Biol., 53 (4): 594-622.
- Levinton, J. S. 2001. Genetics, Paleontology, and Macroevolution. - Cambridge Univers. Press (2nd ed.).
- Lieberman, B. S. 2002. Phylogenetic biogeography with and without the fossil record: gauging the effects of extinction and paleontological incompleteness. - Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol., 178: 39-52.
- Lockley, M. G. & Rainforth, E. C. 2002. The track record of Mesozoic birds and pterosaurs: an ichnological and paleoecological perspective. - In: L. M. Chiappe & L. M. Witmer (eds) - Mesozoic Birds: Above the heads of dinosaurs: 405-418, Univ. of California Press, Berkeley.
- Morton, B. 1996. The evolutionary history of the Bivalvia. - In: J. Taylor (ed.) - Origin and evolutionary radiation of the Mollusca: 337-359, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Müller, J. & Reisz, R. R. 2005. Four well-constrained calibration points from the vertebrate fossil record for molecular clock estimates. - BioEssays, 27: 1069-1075.
- Murray, A. M., & Wilson, M. V. H. 1999. Contributions of fossils to the phylogenetic relationships of the percopsiform fishes (Teleostei: Paracanthopterygii): order restored. - In: G. Arratia & H. P. Schultze (eds) - Mesozoic Fishes. 2. Systematic and the Fossil Record: 397-411, Friedrich Pfeil, München.
- Near, T. J., Meylan, P. A. & Shaffer, H. B. 2005. Assessing Concordance of Fossil Calibration Points in Molecular Clock Studies: An Example Using Turtles. - Amer. Natur., 165 (2): 137-146.
- Novacek, M. J. & Wheeler, Q. D. 1992. Extinct taxa - accounting for 99.999...% of the earth's biota. - In: M. J. Novacek & Q. D. Wheeler (eds) - Extinction and phylogeny: 1-16, Columbia University Press.
- Patterson, C. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 195-223.
- Pereira, S. L. & Baker, A. J. 2006. A Mitogenomic Timescale for Birds Detects Variable Phylogenetic Rates of Molecular Evolution and Refutes the Standard Molecular Clock. - Mol. Biol. Evol., 23 (9): 1731-1740.
- Peters, S. E. 2005. Geologic constraints on the macroevolutionary history of marine animals. - Proc. Nat. Acad. Sci., 102: 12326-12331.
- Peters, S. E. & Foote, M. 2001. Biodiversity in the Phanerozoic, a reinterpretation. - Paleobiology, 27: 583-601.
- Peters, S. E. & Foote, M. 2002. Determinants of extinction in the fossil record. - Nature, 416: 420-424.
- Pisani, D., Poling, L. L., Lyons-Weiler, M. & Hedges, S. B. 2004. The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods. - BMC Biol., 2004, 2: 1-10
- Pisani, D., Yates, A. M., Langer, M. C. & Benton, M. J. 2002. A genus-level supertree of the Dinosauria. - Proc. R. Soc.

- London, B, 269: 915-921.
- Prokop, J., Nel, A. & Hoch, I. 2005. Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeoptera). - *Geobios*, 38: 383-387.
- Reisz, R. R. & Müller, J. 2004. Molecular timescales and the fossil record: a paleontological perspective. - *Trends in Genetics*, 20 (5): 237-241.
- Rokas, A., Krüger, D. & Carroll, S. B. 2005. Animal Evolution and the Molecular Signature of Radiations Compressed in Time. - *Science*, 310: 1933-1938.
- Scotland, R. W., Olmstead, R. G. & Bennett, J. R. 2003. Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. - *Syst. Biol.*, 52 (4): 539-548.
- Sepkoski, J. J. Jr., Bambach, R. K., Raup, D. M. & Valentine, J. W. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. - *Nature*, 293: 435-437.
- Sepkoski, J. J. Jr. 1992. Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity. - In: N. Eldredge (ed.) - *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis: 77-100*, Columbia University Press, New York.
- Slack, K. E., Jones, C. M., Ando, T., Harrison, G. L., Fordyce, R. E., Arnason, U. & Penny, D. 2006. Early Penguin Fossils, Plus Mitochondrial Genomes, Calibrate Avoan Evolution. - *Mol. Biol. Evol.*, 23 (6): 1144-1155.
- Smith, A. B. 2000. Stratigraphy in phylogeny reconstruction. - *J. Paleont.*, 74: 763-766.
- Smith, A. B. 2001. Large-scale heterogeneity of the fossil record, implications for Phanerozoic biodiversity studies. - *Phil. Trans. R. Soc., B*, 356: 1-17.
- Smith, A. B. & Peterson, K. J. 2002. Dating the time of origin of major clades, molecular clocks and the fossil record. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 30: 65-88.
- Smith, N. D. & Turner, A. H. 2005. Morphology's Role in Phylogeny Reconstructions: Perspectives from Paleontology. - *Syst. Biol.*, 54 (1): 166-173.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E., Savolainen, V., Crane, P. R. & Barraclough, T. G. 2002. Rate heterogeneity among lineages of tracheophytes: Integration of molecular and fossil data and evidence for molecular living fossils. - *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 99 (7): 4430-4435.
- Thenius, E. 1979. Hennig's phylogenetische Systematik und paläontologische Befunde. - *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1979(7): 406-414.
- Thomas, J. A., Welch, J. J., Woolfit, M. & Bromham, L. 2006. There is no universal molecular clock for invertebrates, but rate variation does not scale with body size. - *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 103 (19): 7366-7371.
- Valentine, J. W. 1969. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time. - *Palaeontology*, 12: 684-709.
- Valentine, J. W. 1990. The fossil record: a sampler of life's diversity. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B*, 330: 261-268.
- Wägele, J.-W. 2005. *Foundations of Phylogenetic Systematics*. - Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Wagner, P. J. 1998. A likelihood approach for evaluating estimates of phylogenetic relationships among fossil taxa. - *Paleobiology*, 24: 430-449.
- Wagner, P. J. 1999. The Utility of Fossil Data in Phylogenetic Analyses. - *Am. Malacological Bull.*, 15: 1-31.
- Wagner, P. J. 2001. Rate heterogeneity in shell character evolution among lophospiroid gastropods. - *Paleobiology*, 27(2): 290-310.
- Wang, S. C. & Dodson, P. 2006. Estimating the diversity of dinosaurs. - *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 103 (37): 13601-13605.
- Welch, J. J. & Bromham, L. 2005. Molecular dating when rates vary. - *Trends in Ecol. Evol.*, 20 (6): 320-327.
- Wiens, J. J. 2004. The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction. - *Syst. Biol.*, 53 (4): 653-661.
- Willmann, R. 1981. Evolution und stratigraphische Bedeutung der neogenen Süßwassergastropoden von Rhodos und Kos/Ägäis. - *Palaeontographica*, A 174: 10-235.
- Willmann, R. 1988. Makroevolution aus paläontologischer Sicht. - *Sber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, (N. F.)* 28: 137-162.
- Willmann, R. 1990. Die Bedeutung paläontologischer Daten für die zoologische Systematik. - *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 83: 277-289.
- Willmann, R. 1998. Advances and problems in insect phylogeny. - In: Fortey, R. & Thomas, R. (eds): *Arthropod Relationships*, S. 269-279; Chapman & Hall.
- Willmann, R. 2005. Reinterpretation of an alleged marine hexapod stem-group representative. - *Org. Divers. Evol.*, 5: 199-202.
- Wilson, M. V. H. 1992. Importance for phylogeny of single and multiple stem-group fossil species with examples from freshwater fishes. - *Syst. Biol.*, 41: 462-470.

Species, Phylogeny and Evolution

Spezies, Phylogenie und Evolution

SPE

Espèces, Phylogénie et Évolution

Herausgeber

Zentrum Biodiversitätsforschung und für Ökologie der Universität Göttingen

Zoologisches Museum & Abteilung Morphologie, Systematik und
Evolutionsbiologie der Universität Göttingen

Schriftleitung: Prof. Dr. Rainer Willmann

Johann-Friedrich-Blumenbach-Institut für Zoologie & Anthropologie
und Zoologisches Museum Berliner Str. 28, D 37073 Göttingen

Herausbergremium

Dr. Sven Bradler, Göttingen (Insecta)
Dr. Christian Fischer, Göttingen (Evolutionsbiologie; Arthropoden)
Dr. Matthias Glaubrecht, Museum für Naturkunde, Berlin, Germany (Evolutionsbiologie,
Mollusken, Geschichte der Biologie)
Prof. Dr. Thomas Friedl, Göttingen (Algen und Protisten)
Prof. Dr. Robbert S. Gradstein, Göttingen (Systematik und Evolution der Pflanzen)
PD Dr. Thomas Hörnschemeyer, Göttingen (Phylogenetische Systematik, Insecta)
Prof. Dr. Peter Kappeler, Göttingen (Evolution und Verhalten der Primaten)
Prof. Dr. Michael Kessler, Göttingen (Botanik, Biogeographie)
Dr. Stephanie Plön, Port Elizabeth Museum, Südafrika (marine Säugetiere)
Prof. Dr. Joachim Reitner, Göttingen (Geobiologie)
Prof. Dr. Jes Rust, Bonn (Paläontologie)
PD Dr. Harald Schneider, Natural History Museum, London (Pflanzen-systematik)
Dr. Gert Tröster, Göttingen (Morphologie der Tiere)

Redaktion: Dr. F. Welter-Schultes

Manuskripte sind an den Schriftleiter zu senden



Sponsored by Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Göttingen, Germany

Universitätsverlag Göttingen
Druck: Hubert & Co, Göttingen
Printed in Germany
ISBN 978-3-938616-76-5, ISSN 1864-211X

Inhalt

Themenheft Phylogenetisches Symposium Göttingen:
Der Stellenwert der Morphologie in der
heutigen Phylogenetischen Systematik

Dohle, W. Reflexionen zum Phylogenetischen Symposium mit dem Thema „Der Stellenwert der Morphologie in der heutigen Phylogenese-Rekonstruktion“	3
Tautz, D. Morphologie versus DNA-Sequenzen in der Phylogenie-Rekonstruktion	9
Sudhaus, W. Die Notwendigkeit morphologischer Analysen zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte	17
Harzsch, S. The architecture of the nervous system provides important characters for phylogenetic reconstructions: Examples from the Arthropoda	33
Mayr, G. The contribution of fossils to the reconstruction of the higher-level phylogeny of birds	59
Schneider, H. Plant morphology as the cornerstone to the integration of fossil and extant taxa in phylogenetic systematics	65
Rust, J. Die Bedeutung von Fossilien für phylogenetische Rekonstruktionen	75

