

Zu den grundlegendsten Problemen der Paläontologie gehört das Identifizieren und die Eingliederung fossiler Funde in das natürliche System. Hier kann man, genau wie in der Neontologie, zwischen der α und β -Systematik im Sinne Mayrs unterscheiden [22]. In diesem Beitrag werden wir uns der β -Systematik widmen, d. h. der Situation, in der man nicht mehr einzelne Funde, sondern schon Taxa vor sich hat und man versucht, ihre systematischen Beziehungen aufzuklären.

Die Situation ist dabei folgende: 1. Es ist unbekannt, ob das Taxon, das man systematisch einzugliedern versucht, monophyletisch ist; man setzt es jedoch (zumindest vorläufig) voraus. 2. Es ist unbekannt, ob das System, in welches man das gegebene Taxon einzugliedern versucht, ein natürliches ist, d. h. die Phylogenese treu widerspiegelt; man nimmt es jedoch (zumindest vorläufig) an.

Von diesen zwei Prämissen ausgehend, versucht man, das gegebene Taxon in das System einzugliedern. Dabei steht die Frage nach den Methoden, mit denen dies geschieht, im Vordergrund. In der Praxis benutzen die meisten Paläosystematiker eine Kombination naiver kladistischer Methoden und der Methoden der sog. Evolutionssystematik. Dies sieht so aus, daß sie mit „primitiven“ und „progressiven“ Merkmalen arbeiten, diese aber nicht mit strikt definierten kladistischen Methoden auswerten, sondern nur subjektiv urteilen und sich dabei auf die „bewährten Erfolge“ vorhergehender Generationen stützen.

Das Resultat eines solchen Prozesses ist notwendigerweise nicht die Aufstellung einer natürlichen Phylogenese, sondern die Aufstellung morphologischer Reihen. Die meisten Paläontologen verwechseln diese morphologischen Reihen mit der Phylogenese. Eine genaue Unterscheidung zwischen den morphologischen Reihen und der Phylogenese ist die Voraussetzung für jede morphologisch-systematische Arbeit. Dies gilt besonders für die Paläontologie, da man es hier bei der systematischen Arbeit nur mit morphologischen (sensu lato) Merkmalen zu tun hat.

Bevor jedoch das Problem der Beziehung der morphologischen Reihen und der Phylogenese analysiert werden kann, müssen zunächst drei theoretisch-biologische Konzepte besprochen werden, die Konzepte der Lebensformen (1.), der Taxa (2.) und der adaptiven Zonen (3.).

1. Die Lebensform

Das Konzept der Lebensform ist gut bekannt und in der Ökologie viel diskutiert [2, 3, 8, 11, 16, 17, 29–32], es ist aber in der Paläontologie beinahe unbekannt. Allgemein

gesagt, ist eine Lebensform für die Autökologie dasselbe wie ein Taxon für die Systematik, d. h. eine Einheit der Klassifikation. Die autökologische systematische Klassifikation ist hierarchisch. Für die einzelnen Stufen der systematischen Hierarchie (dort Kategorien genannt) gibt es standardisierte und allgemein bekannte Bezeichnungen wie z. B. Genus, Familia usw. Da zwischen den Taxa einiger Kategorien (Genus, Familia, Phylum – vgl. [26]) und den Lebensformen ein enger Zusammenhang besteht, sollen die systematischen Bezeichnungen dieser Kategorien auch in der ökologischen Hierarchie angewendet werden und etwas über das „Gattungs-, Familien- usw. Niveau“ aussagen.

In ökologischen Termini ausgedrückt kann man eine Lebensform allgemein als eine durch die Art und Weise der Ausnutzung einer Energiequelle auf dem ökologischen Niveau charakterisierte supraindividuelle Einheit bezeichnen. Dementsprechend ist jede Lebensform durch die Art und Weise der Lokomotion sowie des direkten Nahrungserwerbs gekennzeichnet. Eine Lebensform auf der Familienstufe sind also z. B. in der Luft fliegende Tiere, die dort mit den Kiefern andere fliegende Organismen fangen; ein Beispiel einer Lebensform auf der Gattungsstufe sind z. B. springende Tiere, die ihre Nahrung nagend bearbeiten.

2. Das Taxon

Es ist offensichtlich, daß in jede der Lebensformen mehrere verschiedene Taxa gehören können; in die erstgenannte z. B. die Schwalben (Hirundinidae), die Segler (Apodidae), die Ziegenmelker (Caprimulgidae), die eoänen Aegialornithidae, die Fledermäuse (Chiroptera) u. a. m. In die zweitgenannte Lebensform gehören z. B. die Gattungen *Dipus*, *Dipodomys*, *Argyrolagus*, *Antechinomys*, *Notomys* usw. [46, 48].

In Termini der Logik ausgedrückt sind die Lebensformen sowie Taxa Mengen, und zwar Fuzzy-Mengen [26]. Wir können also die Beziehung zwischen den Lebensformen und den Taxa auf eine logische Basis stellen und sagen, daß eine Lebensform die Menge der Taxa ist, die ein und dieselbe Energiequelle auf dem ökologischen Niveau auf die gleiche Weise ausnutzen. Umgekehrt gilt, daß ein Taxon ein monophyletischer Teil einer Lebensform ist.

Dementsprechend sollen die den Lebensformen entsprechenden Taxa, d. h. die Taxa des Gattungs-, Familien- und Stammesniveau nicht wie allgemein üblich durch ihre morphophysiologischen Besonderheiten, sondern durch ihre Zugehörigkeit zu einer Lebensform und ihren phyletischen Ursprung charakterisiert werden. Es ist allerdings zu betonen, daß dies nur für die Taxa bestimmter Kategorien zutrifft. Die Taxa wie Spezies, Ordo, Classis usw. entsprechen keinen Lebensformen und werden auf andere Weisen charakterisiert [26].

¹ Vortrag im Rahmen des Gedenk-Kolloquiums „Wirbeltier-Evolution und Faunenwandel im Känozoikum“ aus Anlaß des 100. Geburtstages von Wilhelm Otto Dietrich im September 1981 in Berlin.

3. Die adaptive Zone

In engem Zusammenhang mit den Konzepten der Lebensformen und der Taxa steht das Konzept der adaptiven Zonen, das von Simpson [36] entwickelt wurde [12, 33, 37, 43, 44]. In unserer Beziehung kann man eine adaptive Zone einfach als eine Einheit der Klassifikation eines abstrakten phylogenetisch-ökologischen Raumes auffassen, die genau einer Lebensform entspricht. Hervorzuheben ist hier, daß die adaptiven Zonen in einer Beziehung zu den Lebensformen stehen, nicht zu den Taxa, wie es von Simpson angenommen wurde.

4. Die morphologische Reihe

Durch die Analyse der Konzepte von Lebensformen, Taxa und adaptiven Zonen sind wir zu folgendem Ergebnis gekommen: Wir haben einen phylogenetisch-ökologischen Raum, der in Termini der adaptiven Zonen zu beschreiben ist, weiter die ökologischen Typen der Organismen, die den einzelnen adaptiven Zonen entsprechen, d. h. die Lebensformen und endlich die Taxa, die als Durchschnitt der phyletischen Linien mit den adaptiven Zonen definiert sind.

Es ist selbstverständlich, daß jede adaptive Zone mehrmals unabhängig voneinander von verschiedenen phyletischen Linien besiedelt werden kann. Demzufolge unterscheiden sich die einzelnen Taxa, die ein und derselben adaptiven Zone angehören, in Details der Realisation der entsprechenden Adaptationen.

Verfolgt man nur ein einziges Merkmal, ist es verständlich, daß sich die Taxa einer Lebensform in einer morphologischen Reihe anordnen lassen, in der dieses Merkmal vom ursprünglichsten zum progressivsten Zustand scheinbar evoluiert. Diese Reihe ist außerdem gewöhnlich mit der Zeit des stratigraphischen Vorkommens der entsprechenden Taxa korreliert. Dies ist leicht verständlich, da die gegebene adaptive Zone fortschreitend mit neuen progressiven phyletischen Linien besiedelt wurde. Wenn man die Taxa nach der scheinbaren Evolution verschiedener Merkmale anordnet, erhält man die gleichen Ergebnisse.

Es gibt natürlich auch Fälle, daß in eine morphologische Reihe Taxa aus verschiedenen adaptiven Zonen aufgenommen werden. Diese Fälle brauchen hier jedoch nicht näher erörtert zu werden, da sich die Autoren solcher morphologischer Reihen gewöhnlich der Künstlichkeit ihrer Zusammensetzung explizite bewußt sind. Nur mit Hilfe kladistischer Methoden können solche morphologischen Reihen aufgebaut und als Phylogenien gedeutet werden. Die Kladistik wurde allerdings schon öfters berechtigt kritisiert, so daß hier nur auf dieser Literatur hingewiesen zu werden braucht [4, 15, 22, 23, 47, 51].

5. Die Problemstellung

Man steht also vor der Aufgabe, die Methoden zu erarbeiten, mit deren Hilfe man morphologische Reihen von Phylogenien unterscheiden kann. Die Problemstellung kann folgenderweise formuliert werden: Man nimmt vorläufig an (als eine Arbeitshypothese), daß die aufgestellte morphologische Reihe einer Phylogenese entspricht und will diese Hypothese verifizieren. Das ist allerdings nicht direkt möglich. Man kann lediglich ihre Unrichtigkeit nachzuweisen versuchen und nur, falls alle

Methoden, daß es sich tatsächlich um eine Phylogenese handelt. Dies allerdings mit dem Bewußtsein, daß immer ein Beweis dagegen gefunden werden kann.

6. Die Methode

Die Methode zur Unterscheidung von morphologischen Reihen und Phylogenien, die hier vorgeschlagen wird, besteht im Grunde genommen darin, daß man das klassifizierte Taxon nicht nur systematisch, sondern auch ökologisch klassifiziert und man dann beide Klassifikationen vergleicht. Dabei es ist notwendig, mit der Eingliederung des Taxons in die ökologische Klassifikation (Lebensform) zu beginnen. Erst danach sucht man nach Unterschieden zu anderen Taxa der gleichen Lebensform. Dabei ist zu beachten, daß es Merkmale gibt, die die Lebensform charakterisieren (vgl. [43, 44]). Wie schon erwähnt wurde, sind es diejenigen Merkmale, die die Art und Weise der Lokomotion sowie des direkten Nahrungserwerbs bestimmen. Wenn es bei diesen Merkmalen Unterschiede in der Realisation der entsprechenden Adaptation gibt, handelt es sich um eine Konvergenz. Zum Beispiel gehören Seetaucher (Gaviidae) und Lappentaucher (Podicipedidae) ein und derselben Lebensform im Familienniveau an, und sie wurden dementsprechend bis in das 20. Jh. hinein für nah verwandte Taxa gehalten (z. B. [1, 5–7, 14, 19–21]) und auch von vielen anderen Autoren nebeneinander in das System gestellt (z. B. [10, 24, 40, 42, 52–54]). Einer solchen Beziehungen widersprechen jedoch die Unterschiede im Lokomotionsapparat (z. B. [13, 38, 40, 42]) sowie in Organen des direkten Nahrungserwerbs (z. B. [9, 18]). Aus der Theorie der Phylogenese und der Evolution folgt dabei, daß Unterschiede dieser Art als Beweis der Konvergenz gedeutet werden dürfen. Das heißt, Seetaucher und Lappentaucher haben die gleiche adaptive Zone unabhängig voneinander besiedelt. Diese Schlußfolgerung wird auch durch deutliche Unterschiede in anderen Merkmalen unterstützt [25, 27, 34, 35, 45, 49, 50]. Diesen Feststellungen folgend, hat Verf. neuerdings [28] See- und Lappentaucher weit voneinander klassifiziert.

Die beschriebene Methode erlaubt, morphologische Reihen von der Phylogenese zu unterscheiden, beziehungsweise erlaubt zu entscheiden, welche der festgestellten Unterschiede zwischen zwei Taxa einer Lebensform als Beweise der Konvergenz und welche nur als Indizien der Konvergenz gedeutet werden dürfen. Die Methode ist in der Paläo- wie Neontologie anwendbar. In der Paläontologie sollten die aufgestellten Phylogenien auf diese Weise besonders sorgfältig geprüft werden, da wir es hier oft mit zeitlich vikariierenden Taxa zu tun haben, die ein und derselben Lebensform angehören. Aus der Kreidezeit sind z. B. mehrere Taxa bekannt geworden, die dieselbe adaptive Zone wie die See- und Lappentaucher besiedelt haben, mit diesen aber wohl nicht verwandt sind, wie z. B. *Hesperornithidae*, *Baptornithidae* und *Enaliornithidae*.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. *Jiří Mlíkovský*, Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Abteilung für Evolutionsbiologie, Na Folimance 5, 120 00 Praha 2 (CSSR)

- [1] Berlioz, J.: Systématique. In: Grassé, P.-P.; *Traité de zoologie*. 15: Oiseaux. Paris: Masson 1950.
- [2] Böker, H.: Einführung in die vergleichend-biologische Anatomie der Wirbeltiere. I. Jena: Fischer 1935.
- [3] Böker, H.: Einführung in die vergleichend-biologische Anatomie der Wirbeltiere. II. Jena: Fischer 1937.
- [4] Eichler, W.: Kritische Einwände gegen die Henningsche kladistische Systematik. *Biol. Rdsch.* 16 (1978) S. 175–183.
- [5] Evans, A. H.: *Birds*. London: Macmillan 1899.
- [6] Fürbringer, M.: *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*. Amsterdam: Holkema, Jena: Fischer 1888.
- [7] Gadow, H.: *Vögel*. II. Leipzig 1893.
- [8] Gams, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. *Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich* 63 (1918) S. 293–493.
- [9] Gardner, L. L.: The adaptive modifications and the taxonomic value of the tongue in birds. *Proc. U. S. nat. Mus.* 67 (1935) S. 1–33.
- [10] Gladkov, N. A.; Micheev, A. V.; Dement'ev, G. P.; Inozemcev, A. A.: *Pticy*. Moskva: Prosveščenie 1970.
- [11] Grant, V.: *The origin of adaptations*. New York: Columbia Univ. Press 1963.
- [12] Grand, V.: *Organismic evolution*. San Francisco: Freeman 1977.
- [13] Hudson, G. E.: Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. *Amer. Midl. Nat.* 18 (1937) S. 1–108. 108.
- [14] Huxley, T. H.: On the classification of birds, and on taxonomic value of the modification of certain of the cranial bones observable in that class. *Proc. zool. Soc. London* (1867) S. 415–472.
- [15] Inger, R. F.: The development of phylogeny of frogs. *Evolution* 21 (1967) S. 369–384.
- [16] Koepcke, H.-W.: Zur Analyse der Lebensformen. *Bonn. zool. Beitr.* 7 (1956) S. 151–185.
- [17] Koepcke, H.-W.: *Die Lebensformen*. Stuttgart 1971.
- [18] Korzun, L. P.: Rekonstrukcija nekotorych etapov evoljucii poganok i gagar. *Tez. Dokl. Vesojuzn. orn. Konf.* 7 (1977) 1, S. 9–11.
- [19] Lambrecht, K.: *Handbuch der Paläornithologie*. Berlin: Borntraeger 1933.
- [20] Lilljeborg, W.: Outlines of a systematic review of the class of birds. *Proc. zool. Soc. London* (1866). S. 5–20.
- [21] Linné, K.: *Systema naturae*. I. 10. Aufl. Holm: Salvius 1758.
- [22] Mayr, E.: *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill 1969.
- [23] Mayr, E.: Cladistic analysis or cladistic classification. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 12 (1974) S. 95–128.
- [24] Mayr, E.; Amadon, D.: A classification of recent birds. *Amer. Mus. Novit.* 1496 (1951) S. 1–42.
- [25] Mlíkovský, J.: Beiträge zur Evolution des Vogelgehirnes. Unveröff. Diplomarbeit. Halle: Martin-Luther-Universität 1977.
- [26] Mlíkovský, J.: *Obecné problémy evoluční systematiky*. Unveröff. Thesen. Praha: Karlsuniversität 1979.
- [27] Mlíkovský, J.: Das Vogelgehirn als systematisches Merkmal. *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg* (1982) im Druck.
- [28] Mlíkovský, J.: Towards a new classification of birds. *Abstr. Congr. int. orn.* 18 (1982) im Druck.
- [29] Raunkiaer, C.: Types biologiques pour la géographie botanique. *Overs. danske Vidensk. Selsk Forhandl.* 5 (1905) S. 347–437.
- [30] Remane, A.: Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Biol. gener.* 17 (1943) S. 164–182.
- [31] Rustamov, A. K.: K voprosu o ponjatii „žiznennaja forma“ v ekologii životnyh. *Zool. Ž.* 34 (1955) S. 710–718.
- [32] Sarova, I. Ch.: Žiznennye formy zuželic (Coleoptera: Carabidae). Moskva: Nauka 1921.
- [33] Severcov, A. S.: *Vvedenie v teoriju evoljucii*. Moskva: Izd. Moskovskogo univ. 1981.
- [34] Sibley, C. G.: The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. *Ibis* 102 (1960) S. 215–284.
- [35] Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E.: A comparative study of the egg-white proteins of Non-Passerine birds. *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.* 36 (1972) S. 1–276.
- [36] Simpson, G. G.: *Tempo and mode in evolution*. New Haven: Yale Univ. Press 1944.
- [37] Simpson, G. G.: *The major features of evolution*. New York: Columbia Univ. Press 1953.
- [38] Stegman, B. K.: O filogenetičeskich vzaimootnošenijach mezdu semejstvami Gaviidae i Podicipedidae. *Ornitologija* 11 (1974) S. 6–19.
- [39] Stolpe, M.: *Colymbus, Hesperornis, Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität. *Journ. Orn.* 83 (1935) S. 115–128.
- [40] Storer, R. W.: The classification of birds. In: Marshall, A. J.: *Biology and comparative physiology of birds I* (1960) S. 57–93.
- [41] Storer, R. W.: Evolution in diving birds. *Proc. int. orn. Congr.* 12 (1960) S. 694–707.
- [42] Stresemann, E.: *Aves*. Berlin: Borntraeger 1927–1934.
- [43] Tachtadžjan, A. L.: (1946) zit. nach Severcov 1981.
- [44] Tachtadžjan, A. L.: *Sistema i filogenija cvetkovych rastenij*. Moskva: Nauka 1966.
- [45] Technau, G.: Die Nasendrüse der Vögel. *Journ. Orn.* 84 (1936) S. 511–617.
- [46] Thenius, E.: *Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich Hominiden)*. Berlin: de Gruyter 1969.
- [47] Thenius, E.: Hennig's phylogenetische Systematik und paläontologische Befunde. *N. Jb. Geol. Paläont. MH* (1979) 9, S. 406–414.
- [48] Thenius, E.: *Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere*. Jena: Fischer 1980.
- [49] Timmermann, G.: *Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der Charadriiformes oder Regenpfeifer-vögel*. Teil 1. Mallophaga. Jena: Fischer 1957.
- [50] Tyler, C.: A study of the egg shells of the Gaviiformes, Procellariiformes, Podicipitiformes and Pelecaniformes. *J. Zool.* 158 (1969) S. 395–412.
- [51] Van Valen, L.: Why not to be a cladist. *Evol. Theory* 3 (1978) S. 285–299.
- [52] Wetmore, A.: A systematic classification for the birds of the world. Revised and amended. *Smithson. misc. Coll.* 99 (1940) 7, S. 1–11. *Coll.* 34 (1934) 13, S. 1–11.
- [53] Wetmore, A.: A systematic classification for the birds of the world. *Smithson. misc. Coll.* 99 (1940) 7, S. 1–11.
- [54] Wetmore, A.: A classification for the birds of the world. *Smithson. misc. Coll.* 139 (1960) 11, S. 1–11.

Jiří Mlíkovský

Zur Methodologie phylogenetischer Rekonstruktionen in der Paläontologie

Der Beitrag befaßt sich mit den Beziehungen, die zwischen morphologischen Reihen und der Stammesgeschichte bestehen. Es werden Überlegungen über die Konzepte 1. der Lebensform, 2. des Taxons und 3. der adaptiven Zone angestellt. In deren Ergebnis wird eine Methode vorgeschlagen, die es gestattet, zwischen morphologischen und stammesgeschichtlichen Reihen zu unterscheiden.

Иржи Мликовски

О методологии филогенетических реконструкций в палеонтологии

Статья занимается отношениями, существующими между морфологическими рядами в филогении. Приводятся рассуждения о концептах 1. жизненной формы, 2. таксона и 3. адаптивной зоны. В результате размышлений предлагается метод, который позволяет делать различия между морфологическими и филогенетическими рядами.

Jiří Mlíkovský

On the methodology of phylogenetical reconstructions in palaeontology

The present paper deals with relations concerning morphological lineages and phylogeny. Considerations are made on the concepts of 1. the living form, 2. the taxon and 3. the adaptive zone. As a result a method is proposed that makes it possible to distinguish between morphological and phylogenetical lineages.

Jiří Mlíkovský

De la méthodologie des reconstructions phylogénétiques en paléontologie

La communication traite des relations existant entre les séries morphologiques et la phylogénèse. L'auteur se livre à des considérations sur les concepts 1°, de la forme de vie, 2° du taxon et 3°, de la zone adaptative. Partant de ces considérations, il propose une méthode permettant de distinguer entre séries morphologiques et phylogénétiques.