

Eine neue Phylogenie der Vögel: Was sagen die Daten wirklich?

Judith Fehrer, Bergstr. 33, 79194 Gundelfingen

Zusammenfassung: Im Juli 2008 erschien in einem Artikel der Zeitschrift *Science* die bisher umfangreichste Phylogenie¹ der Vögel auf der Basis von DNA-Sequenzen¹. Deren Ergebnisse werden hier vorgestellt. An diesem Beispiel werden dann neu aufgetauchte Probleme der Datenanalyse besprochen. Diese könnten weitreichende Konsequenzen für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte weit voneinander entfernt stehender Familien haben. Trotz dieser möglicherweise schwerwiegenden Einschränkungen der phylogenetischen Analyse¹ wurden etliche Beziehungen der Vögel ermittelt, die einerseits sinnvoll erschienen, andererseits aber grundtypübergreifend waren.

Da solche Beobachtungen keine Einzelfälle sind, wird hier der Frage nachgegangen, was

molekulare Phylogenien¹ denn grundsätzlich aussagen. Letztlich handelt es sich dabei um die Interpretation von Ähnlichkeiten auf genetischer Ebene. Die spezifischen Muster der DNA setzen sich aber aus einer Mischung von einerseits „zufälligen“ und andererseits abstammungsbedingten Merkmalen (historischen Signalen) zusammen. Gleichzeitig sind sie auch noch von funktionellen Erfordernissen geprägt. Die Unterscheidung dieser Komponenten ist eine herausfordernde und bisher weitgehend ungelöste wissenschaftliche Aufgabe.

Dieser Artikel stellt erste gedankliche Ansätze zu einer alternativen Bewertung molekularer Phylogenien, aber auch deren möglicher Nutzbarmachung für die Beschreibung neuer Grundtypen vor.

„Eine phylogénomische Studie der Vögel enthüllt deren Evolutionsgeschichte“

So lautete der Titel einer kürzlich erschienenen Arbeit (HACKETT et al. 2008), die hier besprochen wird und als Ausgangspunkt für weitere Überlegungen dienen soll.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Vogelordnungen zueinander galten lange als ungelöst. In Körperbau und Verhalten sind die einzelnen Gruppen (z.B. Singvögel, Papageien, Eulen, Tauben) in der Regel zu unterschiedlich, um sie sinnvoll in eine Beziehung zueinander zu bringen, und Zwischenformen fehlen typischerweise. Das Problem ließ sich bisher auch durch molekulare Methoden nicht in den Griff bekommen (z.B. POE & CHUBB 2004, siehe auch FEHRER 2004). Als geklärt galten nur zwei Dinge: eine Unterteilung in Urkiefervögel (= Laufvögel und Steißhühner) und Neukiefervögel (= alle anderen) sowie innerhalb der Neukiefervögel eine Abtrennung der Hühner- und Gänsevögel (Galloanserae) vom Rest aller übrigen Arten. Dieser große Rest, auch Neoaves genannt, umfasst immer noch ca. 95% aller Vogelarten. Deren Beziehungen untereinander waren aber trotz vieler verschiedener Bemühungen unklar geblieben.

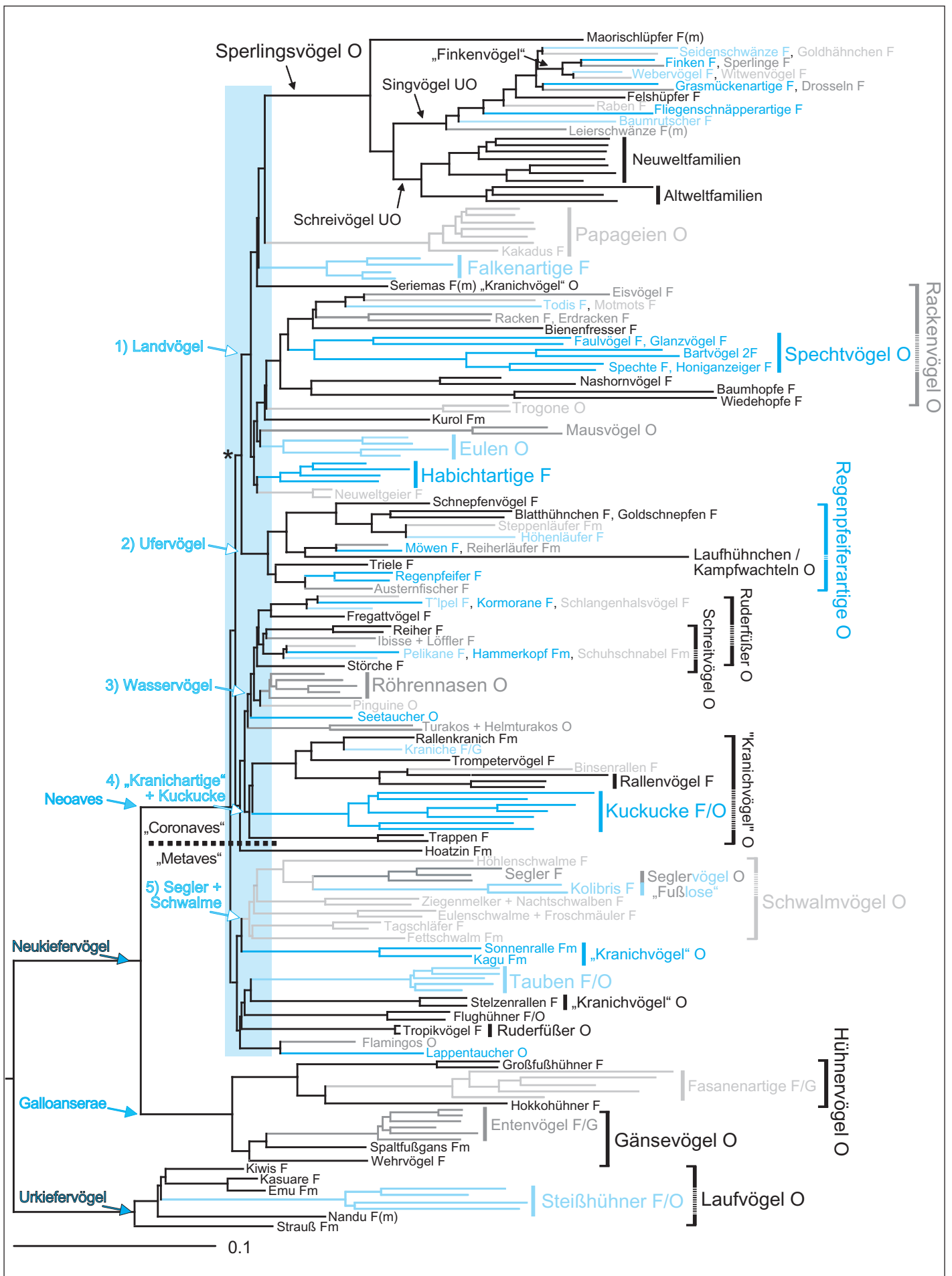
Der Fortschritt der Sequenzieretechniken und verbesserte Computerkapazitäten ermöglichen es, immer mehr DNA-Regionen von immer mehr Arten zu untersuchen. So wurde in einem Ver-

bundprojekt, an dem fünf Labors an elf US-amerikanischen Institutionen beteiligt waren, die enorme Menge von pro Art ca. 30 000 sequenzierten Nukleotiden¹ von 19 Genregionen für 169 Vögel produziert. Bei Hühnern, deren Genom² am besten

¹ Der Begriff **Phylogenie** bezeichnet sowohl die Stammesgeschichte als evolutionären Prozess als auch konkrete Verwandtschaftsverhältnisse von Organismen. Wenn zur Rekonstruktion solcher Beziehungen z.B. **DNA-Sequenzen** (d.h. die Abfolge der vier **Nukleotid**bausteine Adenin, Guanin, Cytosin und Thymin) benutzt werden, nennt man das Ergebnis der Analyse dieser Daten (d.h. der **phylogenetischen Analyse**) eine **molekulare Phylogenie**. Diese wird üblicherweise als Baumdiagramm (**phylogenetischer Baum**) dargestellt. Bei diesem handelt es sich um eine Hypothese der verwandtschaftlichen Beziehung der zu den Genen gehörenden Arten. Landläufig werden solche Bäume auch als „Stammbäume“ bezeichnet, was jedoch eine unzulässige Vereinfachung ist.

² Trotzdem ist der Begriff „phylogénomisch“ im Titel des Artikels etwas vollmundig, da er sich eigentlich auf den Vergleich ganzer **Genome** (also der kompletten Erbinformation, wie sie inzwischen schon für eine ganze Reihe von Organismen vorliegt) zur Analyse von Verwandtschaft bezieht. Ein Kommentar zu diesem Artikel in derselben Ausgabe der Zeitschrift *Science* (PENNISI 2008) diskutiert unter anderem, was eine Studie denn nun „phylogénomisch“ (im Gegensatz zu – wie bisher üblich – „phylogenetisch“) macht.

Außerdem machen **Gene** (DNA-Abschnitte, die die Information für die Herstellung von Proteinen oder RNA tragen), wie man inzwischen aus Genomprojekten weiß, bei den meisten Organismen nur einen relativ kleinen Teil des gesamten Erbguts aus. Es wird also trotz der enormen Datenmenge in Wirklichkeit nur ein sehr kleiner Ausschnitt des Organismus untersucht: etwa ein Promille aller Gene oder wenige hundertstel Promille der gesamten Erbinformation der Vögel.



Tab. 1: Zusammenstellung von in diesem Artikel erwähnten systematischen Kategorien (allgemeiner Oberbegriff: „Taxon“, Plural „Taxa“)

Systematische Kategorie	Beispiele
Ordnung	Sperlingsvögel, Röhrennasen, Ruderfüßer
Unterordnung	Singvögel, Schreivögel (Tyrannen)
Familie	Möwen, Eisvögel, Reiher
Unterfamilie	Eigentliche Kolibris, Schattenkolibris, Bussardartige, Milane
Gattung	Kreuzschnäbel, Girlitze, Grasmücken, Laubsänger
Art	Haussperling, Lachmöwe, Königspinguin, Stockente

bekannt ist, liegen die untersuchten Gene² auf 15 verschiedenen Chromosomen. Damit repräsentiert die Studie einen besseren Querschnitt des Erbguts als je zuvor.² Das Artenspektrum deckt alle (außer drei) Familien der Nicht-Singvögel und außerdem wesentliche Linien der Singvögel ab. Dies ist ebenfalls eine wesentlich vollständigere Kollektion als in jeder anderen phylogenetischen Studie der Vögel zuvor. Auch die Datenanalyse ist vorbildlich: Eine Reihe von Vorsichtsmaßnahmen wurde ergriffen, um methodische Fehler auszuschließen; insbesondere wurde der Einfluss einzelner Gene auf das Gesamtergebnis untersucht. Die Autoren geben an, nur gut abgesicherte und unabhängig von der Methodik gefundene Beziehungen überhaupt zu diskutieren, was allerdings im Detail nicht immer zutrifft (s.u.).

Zunächst bestätigen die neuen Ergebnisse (siehe Abb. 1) die oben erwähnten größeren Gruppierungen. Andererseits zeigen sie aber auch, dass sich die Neoaves nach wie vor durch extrem kurze interne Äste auszeichnen (vgl. den hellblaue unterlegten Bereich in Abb. 1). Dies wird üblicherweise als vielfache, sehr rasche Aufspaltung der verschiedenen Linien interpretiert. Im Gegensatz zu fast allen früheren Arbeiten erhielten HACKETT et al. (2008) jedoch zahlreiche aufgelöste (also baumartig statt buschartig verzweigte) Beziehungen, von denen viele außerdem sehr gut statistisch abgesichert waren. Einige der besonders herausragenden Ergebnisse sollen hier erwähnt werden.

Abb. 1: Phylogenetischer Baum von 169 Vogelarten, basierend auf 19 Genregionen (nach HACKETT et al. 2008, Abb. 3, verändert). Der Baum „wächst“ von links nach rechts, d.h. die Wurzel ist links zu sehen (zwischen den Ur- und Neukiefern), und die Astspitzen rechts repräsentieren die Arten. Der basale Bereich (sehr kurze horizontale interne Äste) der großen Gruppe der Neoaves ist farblich unterlegt. Die Pfeile links bezeichnen Cluster, die im Text diskutiert werden. Die mit * bezeichnete Linie ist der gemeinsame Ast von 1) und 2), der diese Cluster zu Schwestergruppen³ macht. Oben und rechts ist die Zuordnung zur jeweiligen systematischen Gruppe gezeigt. (Diese Zuordnungen, die sich bei verschiedenen Autoren etwas voneinander unterscheiden, folgen hier HACKETT et al. oder geben einigermaßen gängige Einteilungen wieder.) O = Ordnung, UO = Unterordnung, F = Familie, Fm = monotypische Familie (nur eine Art), F(m) = nur zwei Arten in der Familie, G = Grundtyp. Überlappende Ordnungen sind mit Klammern und unterbrochenen Linien gekennzeichnet. Die schwarze punktierte Linie gibt die von FAIN & HOUE (2004) vorgeschlagene Trennung der Neoaves in „Metaves“ (unterhalb der Linie) und „Coronaves“ (oberhalb davon) an. Verschiedene Farben dienen lediglich der besseren Übersicht.

1) Die größte Gruppe der Neoaves stellte ein gut abgesichertes Landvogelcluster dar, das aus den Sperlingsvögeln, die mehr als die Hälfte aller Vogelarten ausmachen, und mehreren morphologisch sehr diversen Gruppen bestand: den Spechtartigen, drei Gruppen von Taggreifvögeln, den Eulen, Rackenvögeln, Papageien, Mausvögeln und Trogonen. Überraschend wurde eine enge Beziehung sowohl der Papageien als auch der Falken zu den Sperlingsvögeln gefunden. Diese Assoziationen hingen aber von der verwendeten Baumkonstruktionsmethode ab und basierten nur auf 1-3 Genregionen, d.h. die anderen 16 der analysierten Gene zeigten diese Affinitäten *nicht*.

2) Als Schwestergruppe³ zu diesem Landvogelcluster wurden die Ufervögel (Ordnung der Regenfleiferartigen) identifiziert. Diese Gruppe umfasste auch die Laufhühnchen (auch Kampfwachteln genannt), die bisher wechselweise zu den Kranichvögeln, den Hühnervögeln oder auch in eine eigene Ordnung gestellt wurden. Die Schwesterbeziehung³ zwischen Land- und Ufervögeln beruhte aber nur auf einem einzigen Gen und war daher wenig aussagekräftig. Dagegen waren die Ufervögel als Gruppe gut abgesichert.

3) Das nächste Cluster bildeten die Wasservögel, die die meisten Hochseevögel (z.B. Tölpel, Fregattvögel, Kormorane, Pelikane, Albatrosse, Seetaucher, Pinguine) und dazu Schreitvögel wie Storch und Ibis umfassten. Dabei waren die traditionellen Ordnungen der Schreitvögel und Ruderfüßer (Pelikanverwandte) kräftig durcheinandergemischt. Zudem fiel eine Familie der Ruderfüßer, die Tropikvögel, ganz aus der Gruppe heraus. Wiederum fand sich nur ein Gen aus 19 analysierten, das für die Wasservögel – ohne Tropikvögel – als Einheit sprach (drei zusätzliche Gene, wenn jeweils nur ein weiteres Taxon aus der Gruppe herausfiel).

4) An der Basis der Wasservögel fanden sich zwei Cluster, die aus bodenbewohnenden und baumbewohnenden Familien zusammengesetzt waren. Dies waren einerseits die Turakos (tropische, mittelgroße, meist sehr bunte Vögel) und

³ Eine **Schwestergruppe** ist eine von zwei aus einem gemeinsamen Ast hervorgehenden Linien mit ihren dazugehörigen Arten. Zur Verdeutlichung für das genannte Beispiel ist der betreffende Ast in Abb. 1 mit * gekennzeichnet. Man spricht analog auch von **Schwesterbeziehungen** zwischen Arten oder Artengruppen.

Abb. 2: Kagu (*Rhynchoceros jubatus*);
Habitus (oben) und
mit ausgebreiteten
Flügeln (auch die
Haube ist gut zu
erkennen).



andererseits ein Cluster, das einen Teil der Kranichvögel (inkl. Trappen) und die Kuckucke enthielt. Diese heterogene Zusammenstellung war statistisch nicht sonderlich gut abgesichert und beruhte wiederum nur auf einem einzigen Gen, wobei nicht einmal damit *alle* Taxa in diese Gruppe fielen.

5) Segler und Kolibris waren eingebettet in fünf verschiedene Familien der Schwalme (nachtaktive Vögel mit weichem, tarnfarbenem Gefieder; der einzige in Europa vorkommende Vertreter ist der Ziegenmelker). Die statistische Absicherung der gesamten Gruppe war hoch, beruhte aber nur auf 3-4 Genen. Ebenfalls gut abgesichert und in diesem Fall auch auf zahlreichen Genen begründet war eine enge Beziehung der Segler und Kolibris zueinander. Trotz der enormen Unterschiede in

Körperbau, Färbung, Ernährungsweise etc. wurden Kolibris bereits von mehreren Autoren (wie auch von HACKETT und Kollegen) zu den Seglervögeln oder Apodiformes (= „Fußlose“) gestellt. Gelegentlich werden die Kolibris aber auch als eigenständige Ordnung aufgefasst.

Bemerkenswert war außer den bereits vorgestellten Gruppierungen auch die Schwesterbeziehung³ von Lappentauchern und Flamingos. Alle bis auf zwei Gene fanden diese Assoziation. Lappentaucher, zu denen z.B. der Haubentaucher gehört, und Flamingos gehören traditionell zu eigenständigen Ordnungen, die jeweils nur wenige Arten umfassen. Abgesehen von den Genen sind Ähnlichkeiten zwischen diesen beiden Gruppen kaum zu erkennen. Eine weitere interessante Schwesterbeziehung³, die sogar von allen 19 Genen unterstützt wurde, war die von Kagu (Abb. 2) und Sonnenralle (Abb. 3). Beide gehören zur Ordnung der Kranichvögel und sind die jeweils einzigen überlebenden Vertreter ihrer jeweiligen Familie. Auch diese Tiere ähneln einander nicht sonderlich. Außerdem sind sie geografisch weit voneinander getrennt: Der Kagu kommt nur auf Neukaledonien im südwestlichen Pazifik vor; die Sonnenralle lebt in Mittel- und im nördlichen Südamerika. Allerdings gibt es auch Fossilien von Gattungen aus Europa und Neuseeland, die für nahe verwandt gehalten werden, sodass eine früher weitere Verbreitung denkbar ist.

Ein besonders auffallendes Ergebnis der Studie ist, dass viele traditionelle Vogelordnungen nicht monophyletisch waren. Das heißt, sie gingen im Baum nicht auf einen *gemeinsamen* Vorfahren zurück, dessen Nachkommen *alle* zur selben Ordnung gehörten. So fanden sich z.B. die Steißhühner (Abb. 4) innerhalb der Laufvögel, die Seglervögel – wie bereits erwähnt – innerhalb der Schwalme; Spechtartige standen inmitten der Rackenvögel (zu denen u.a. Eisvogel, Bienenfresser und Wiedehopf gehören). Ruderfüßer und Schreitvögel waren kräftig durchmischt (s.o.), und die Kranichvögel bildeten, je nach Definition ihrer Ordnung, mindestens vier verschiedene Linien. Im letzteren Fall wäre es sicher sinnvoll, nur noch eine Kerngruppe von fünf Familien – Rallenkraniche, Kraniche, Trompetervögel, Binsenrallen und Rallenvögel – bei den Kranichvögeln zu belassen. Dagegen könnten Kagu und Sonnenralle (s.o.), zwei Arten von Seriemas (Abb. 5), die eine eigene Familie bilden, sowie die Stelzenrallen klar ausgeschlossen werden.

Dass das Zusammenfassen verschiedener Familien zur nächsthöheren Kategorie der Ordnung teilweise problematisch ist, und dass verschiedene Autoren zu unterschiedlichen Ergebnissen kommen, ist nicht neu. Die von HACKETT et al. (2008) vorgelegte Phylogenie fügt nun eine weitere Lesart der Zusammensetzung der Vogelordnungen hinzu. Im Vergleich mit drei wesentlichen Arbeiten zur Klassifikation der Vögel⁴ konnten nur

insgesamt sechs (von etwa 26) Vogelordnungen gefunden werden, deren Zusammensetzung in allen drei Werken deckungsgleich war und außerdem mit den Gruppierungen der neuen Phylogenie übereinstimmte.

Überhaupt ist ein sicheres Ausschließen (Falsifizieren) von vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen viel leichter, als Beziehungen zwischen Großgruppen zu etablieren.⁵ Dies gilt z.B. für die Trennung der Habicht- von den Falkenartigen. Auch eine Assoziation der Neuweltgeier (z.B. Kondor) mit Störchen, wie von einigen Autoren vorgeschlagen, bestätigte sich nicht. (Nähere Beziehungen der Neuweltgeier zu anderen Taggreifvögeln wurden bereits früher widerlegt.) Weiterhin sind die molekularen Daten für den Ausschluss einzelner oder mehrerer Familien aus bestimmten Ordnungen (z.B. der Tropikvögel aus den Ruderfüßern oder der Stelzenrallen aus den Kranichvögeln) ausgezeichnet geeignet. Auch für den geheimnisvollen Hoatzin ließ sich zwar nach wie vor keine näher verwandte Vogelgruppe finden, andererseits konnten diverse vermutete Zugehörigkeiten (z.B. zu den Turakos, den Kuckucksvögeln, den Tauben oder den Hühnervögeln) klar widerlegt werden. Zudem wurde auch die vor einigen Jahren von FAIN & HOUDE (2004) vorgeschlagene Trennung der Neoaues in Metaves („Zwischenvögel“) und Coronaves („Kronenvögel“)⁶ offenbar nur von zwei Genen nahegelegt. Eins der beiden hatten schon FAIN & HOUDE zur Erstellung ihres Stammbaums benutzt. Der auf 19 Genen beruhende Baum von HACKETT et al. (2008) zeigt die Metaves (mit Ausnahme des Hoatzin) ausgehend von einem gemeinsamen kurzen Ast, der aber keinerlei statistische Absicherung erhielt und daher vermutlich auf einem methodischen Fehler beruht.

Was bedeuten diese Befunde aus evolutionsbiologischer Sicht? HACKETT und Mitarbeiter gehen davon aus, dass eine evolutive Auffächerung der Vögel entlang ökologischer Gruppen (z.B. Land-, Ufer- und Wasservögel) stattgefunden hat. Dabei müsste allerdings eine Reihe von sehr komplexen

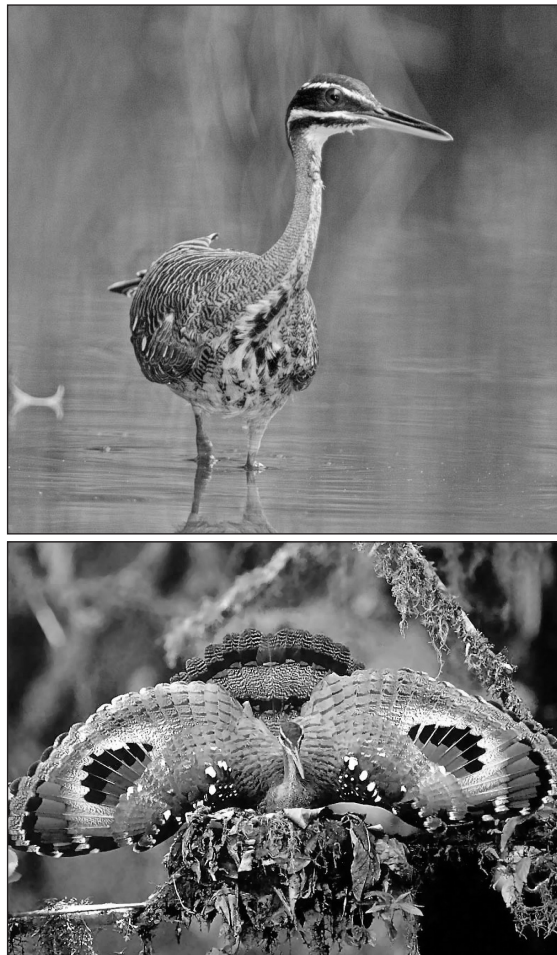


Abb. 3: *Sonnenralle* (*Eurypyga helias*): *Habitus* (oben) und mit ausgebreiteten *Flügeln*.

Anpassungen mehrfach (d.h. konvergent) entstanden sein, da z.B. Flamingos und Lappentaucher aus der Gruppe der Wasservögel herausfallen, oder Tauben und Kuckucke sich nicht im Landvogelcluster wiederfinden. Dies trifft auch auf paralleles Vorkommen bestimmter Lebensweisen im engeren Sinn zu. So gehören z.B. nachtaktive Vögel (Eulen, Schwalme), Raubvögel (Falken, Habichte, Fischadler, Eulen, Neuweltgeier, Seriemas) oder Hochseevögel (Albatrosse, Tropikvögel, Fregattvögel) jeweils unterschiedlichen Linien an. Ausgehend von der gezeigten Phylogenie müsste nun auch angenommen werden, dass tagaktive Kolibris und Segler von nachtaktiven Vorfahren abstammen. Diese Vorstellung ist allerdings evolutionstheoretisch sehr gewöhnungsbedürftig. Noch sperriger ist, dass sich die flugfähigen Steißhühner (Abb. 4) innerhalb der flugunfähigen Laufvögel entwickelt haben müssten. Daraus ergäben sich für die Evolution der Flugfähigkeit zwei alternative Folgerungen: 1) Sie ist mehr als einmal entstanden, im Fall der Steißhühner sogar innerhalb der Laufvögel. Von letzteren wird aber angenommen, dass sie *sekundär* flugunfähig sind, d.h. dass ihre Vorfahren fliegen konnten.⁷ 2) Sie ist bei Vögeln ursprünglich nur einmal entstanden, ging aber, wie in vielen anderen Vogelfamilien auch, sogar *innerhalb* der Laufvögel mehrfach unabhängig voneinander wieder verloren. Dieses Resultat steht in besonders

⁴ PETERS et al. (1931-1979), ein vielbändiges ornithologisches Standardwerk; SIBLEY & MONROE (1990), eine Klassifikation, die auf DNA-DNA Hybridisierungen beruht; und LIVEZEY & ZUSI (2007), eine neuere Arbeit, die fast 3000 morphologisch-anatomische Merkmale von 150 nezeitlichen Vögeln vergleicht.

⁵ Generell gelingt bei Theorien eine Falsifikation meist leichter. Das ist nicht nur in der Naturwissenschaft der Fall. So ist es zum Beispiel in einem Kriminalfall oft einfacher, einen bestimmten Verdächtigen als möglichen Täter auszuschließen, als jemanden beweiskräftig einer Tat zu überführen.

⁶ Deren Konzept war als evolutionsbiologisch griffiger Lehrstoff sehr rasch übernommen worden, da es zahlreiche ökologische Parallelen innerhalb der Vögel implizierte, die den parallelen Lebensformen der Beuteltiere Australiens und der Säugetiere (z.B. Beutelmaus/Maus, Beutelmarder/Marder, Beutelwolf/Wolf) verglichen werden konnten.

Abb. 4: *Grautinu*
(*Crypturellus*
cinereus) (Wikimedia
Commons)



krassem Widerspruch zu vielen anderen Daten, wie ein bekannter Ornithologe der Harvard-Universität in PENNISI (2008) kommentierte.

Grenzen phylogenetischer Analysen¹

Wie zuverlässig sind diese Ergebnisse als solche? Dazu zunächst einige neuere Erkenntnisse zur phylogenetischen Analyse und zur statistischen Absicherung von phylogenetischen Bäumen¹ bzw. deren Ästen.

Widersprüchliche Daten. Noch vor wenigen Jahren wurden größtenteils molekulare Phylogenien publiziert, die nur auf einem oder wenigen Genbereichen beruhten. Entweder war die Auflösung der Beziehungen der untersuchten Gruppe zufriedenstellend, oder man ging davon aus, dass mehr Daten von weiteren Genbereichen die fraglichen Verwandtschaftsverhältnisse schon noch klären würden (kritisch diskutiert in NAYLOR & BROWN 1998). Schon einige Jahre später stellte man aber fest, dass unterschiedliche Gene fast regelmäßig einander widersprechende Bäume produzierten (ROKAS et al. 2003).⁸ Im Zuge dieser Entwicklung gehen heute gar nicht mehr alle Forscher davon aus, dass mit mehr Daten der „Baum des Lebens“ überhaupt rekonstruierbar ist (PENNISI 2008) – eine vermutlich realistische Einschätzung und eine begrüßenswerte Anerkennung der Grenzen wissenschaftlicher Erkenntnis. Im Hinblick auf die Stammesgeschichte bleibt es nichtsdestoweniger ein Ziel, ganze Genome² miteinander zu vergleichen, weil es unter der Voraussetzung von Evolution schlichtweg der beste verfügbare Ansatz ist. Wenn also viele Genregionen sich in ihrer Aussage bezüglich der Beziehungen der sie tragenden Organismen gegenseitig widersprechen und man immer mehr zumindest teilweise widersprüchliche Daten hinzufügt, läuft das Ergebnis im Endeffekt auf eine diffuse „Gesamtähnlichkeit“ hinaus, die in dieser Weise von keinem einzigen individuellen Merkmalskomplex getragen wird. Das ist auch bei HACKETT et al. (2008) der Fall: Kein einziges der untersuchten Gene war für sich genommen in der Lage, alle Verzweigungen des Baums zu finden, der aus den 19 zusammengesetzten Datensätzen

berechnet wurde.

Statistisches Rauschen. Hinzu kommt, dass ein scheinbar starkes phylogenetisches Signal, das sich in reich verzweigten internen Ästen mit hoher statistischer Absicherung niederschlägt, auch ein Ergebnis rein stochastischer Prozesse sein kann, gerade wenn die Anzahl der Merkmale sehr hoch ist.⁹ Dies kann im Hinblick auf die „wirkliche“ Phylogenie irreführend sein (ROKAS & CARROLL 2006). Schlimmstenfalls wird also ab einer gewissen Menge an Daten (viele Merkmale/Genbereiche), besonders bei großer genetischer Distanz oder „sehr entfernter Verwandtschaft“ (NAYLOR & BROWN 1998), die statistische Absicherung zunehmend zu einer Funktion der Datenmenge. Das heißt, je mehr Daten man in die Analyse hineinsteckt, umso höher kann die Unterstützung einzelner Äste des „Gesamtbaums“ ausfallen, ohne dass es irgendeinen realen Bezug zur „wirklichen“ Phylogenie zu geben braucht.¹⁰ Das könnte auch bei zahlreichen Ästen des Baums in Abb. 1 der Fall sein, insbesondere bei Beziehungen, für die nur wenige – bzw. gegen die die meisten – Gene sprachen, und die trotzdem signifikante Unterstützung erhielten.¹¹

Dies könnte erklären, warum so viele Beziehungen, besonders im basalen Bereich der Neaves (Abb. 1, blau unterlegt) statistisch signifikant ausfielen, obwohl das Verhältnis der Astlängen

⁷ Die Wiedergewinnung einmal verlorener komplexer Fähigkeiten (z.B. der Sehfähigkeit bei blinden Höhlentieren oder der Flugfähigkeit bei inselbewohnenden, flügellosen Insekten) wird evolutionstheoretisch praktisch ausgeschlossen (vgl. WINKLER 2004, aber siehe auch WINKLER 2003).

⁸ Dies kann als komplexe Geschichte der Artbildung verstanden werden, deren Rekonstruktion u. U. sehr schwierig ist. (Bei Bakterien wird üblicherweise horizontaler Gentransfer als Erklärung herangezogen.) Andererseits wird inzwischen wegen der wachsenden Anzahl einander widersprechender Bäume bereits auf wissenschaftlichen Tagungen thematisiert, dass phylogenetische Studien fundamentale Probleme beinhalten könnten, die bisher weder erkannt noch gelöst sind.

⁹ **Merkmale** sind in diesem Fall einander entsprechende Positionen der DNA-Sequenzen verschiedener Arten. An manchen Positionen kommt vielleicht bei allen untersuchten Arten nur ein einziges Nukleotid vor – solche Positionen sind nicht informativ in Bezug auf die Verzweigungen des Baumes. Wenn an einer Position aber z.B. zwei verschiedene Nukleotide bei mindestens je zwei verschiedenen Organismen vorkommen, dann nennt man diese Position **phylogenetisch informativ**, da sie Gruppierungen von Arten erlaubt. Die vier Nukleotide (in diesem Fall sind das die **Merkmalszustände**) der DNA lassen sich aber durch Mutationen sehr leicht ineinander überführen. Daher sind bei zunehmender Unähnlichkeit der Sequenzen immer mehr Positionen von unabhängig aufgetretenen Mutationen betroffen, die nichts mit gemeinsamer Abstammung zu tun haben.

¹⁰ Die Implikationen, die diese Beobachtung generell für die Rekonstruktion von Verwandtschaftsverhältnissen aus molekularen Daten haben könnte, werden zur Zeit (mangels Alternativen?) noch weitgehend ignoriert oder sogar bekämpft. Allerdings ist dieses Problem auch noch nicht lange bekannt, da bis vor kurzem die Datenmengen noch sehr viel kleiner waren.

zueinander (sehr kurze interne gegen lange terminale Äste) ausgesprochen ungünstig war. Eine Reihe weiterer Beziehungen (z.B. innerhalb der Singvögel) könnte ähnlich gelagert sein. Erschwerend hinzu kommen bereits seit langem bekannte methodische Probleme der phylogenetischen Analyse (vgl. JUNKER & SCHERER 2006, S. 176ff). Zum Beispiel kann man aus Abb. 1 extrem unterschiedliche Häufungen von Mutationen in verschiedenen Linien ablesen, d.h. die Äste sind stark unterschiedlich lang (vgl. bei den Neoaves die Distanz aller Astspitzen von der blauen Zone). Manche Analyseverfahren sind aber gar nicht darauf eingerichtet, mit solchen Schwankungen umzugehen. Weiterhin kennzeichnend für die gezeigte Phylogenie sind auch zahlreiche lange Äste ohne weitere Aufspaltung. Lange, isolierte Äste haben aber eine starke Tendenz, rein zufällig miteinander zu gruppieren. HACKETT et al. (2008) vermuten, dass dies bei den Metaves der Fall sein könnte; es gibt aber auch anderswo in ihrem Baum vergleichbare Muster, z.B. innerhalb der Landvögel. Ohne die gute statistische Absicherung der meisten kurzen, internen Äste würde man aus diesem Baum (d.h. aus Verzweigungsmuster und Astlängenverhältnis) schließen, dass die Beziehungen der Neoaves untereinander nach wie vor im Wesentlichen ungeklärt sind. Die allermeisten Einzelergebnisse hängen also ausschließlich davon ab, ob und wie aussagekräftig die angewandten statistischen Verfahren tatsächlich sind.

Was bedeuten „sinnvolle“ phylogenetische Muster?

Trotz dieser möglicherweise schwerwiegenden Einschränkungen der phylogenetischen Analyse bleibt doch die Frage nach dem deutlich erkennbaren, nicht-zufälligen Muster mancher Beziehungen bestehen. Bei allen Widersprüchlichkeiten bei der Zusammenfassung von Familien zu Ordnungen – die übrigens nicht erst im Zeitalter der molekularen Systematik aufgetreten sind – muss man anerkennen, dass diese zwar teilweise subjektiv und im Wandel begriffen, aber doch kei-



Abb. 5: Rotfußseriema
(*Cariama cristata*)
(www.geometer.org)

neswegs willkürlich oder strukturlos sind. Laufvögel (mit oder ohne Steiþhühner), Ufervögel (mit oder ohne Laufhühnchen) oder Singvögel sind als Gruppen auch genetisch eindeutig wiederzufinden, obwohl sie wegen ihrer Diversität nur schwer als Einheiten vorstellbar sind, die sich ausschließlich mit Hilfe der derzeit bekannten Evolutionsmechanismen (z.B. Mutation, Selektion, Rekombination, Gendrift) aus einem gemeinsamen Vorfahren entfaltet haben. Darüber hinaus können z.B. auch die groben Gruppierungen der Land-, Ufer- oder Wasservögel (Abb. 1, 1-3) nicht einfach als zufällig abgetan werden. Es kann sich hier also nicht ausschließlich um Analyseartefakte handeln, da solche Muster offensichtlich intuitiv einigen Sinn machen.

Als verhältnismäßig gesichert können die Daten auch bei näher verwandten Organismen gelten. HACKETT et al. (2008) erwähnen explizit, dass – soweit untersucht – Vertreter derselben Familie ohne Ausnahme aus einem gemeinsamen Ast hervorgingen. Dies ist vor allem deshalb bemerkenswert, weil sich die Zusammenfassung von Familien zu Ordnungen in ihrer Phylogenie ungleich problematischer gestaltete. An dieser Stelle bietet sich ein Vergleich mit der durch die Kreuzbarkeit ihrer Vertreter definierten systematischen Kategorie des Grundtyps (siehe SCHERER 1993a) an – aufgrund der Kompatibilität des gesamten Erbguts bei artübergreifenden Kreuzungen ist die Verwandtschaft der beteiligten Organismen sehr wahrscheinlich. Mehrere Vogelgruppen wurden bisher als Grundtypen auf Familienebene beschrieben (Fasanenartige – KLEMM 1993, Entenvögel – SCHERER 1993b, Kraniche – FEHRER 1994, siehe Abb. 1). Dazu kommen einige weitere Beispiele (diverse Finkenvögel – FEHRER 1993, Taggreifvögel – ZIMBELMANN 1993, Kolibris – WELLER 1999), bei denen der Grundtyp jeweils auf der Ebene der Familie oder Unterfamili-

¹¹ Dabei ist noch interessant, dass in Publikationen häufig nur die Verzweigungsmuster von Bäumen (Kladogramme) zusammen mit der statistischen Absicherung der einzelnen Verzweigungen dargestellt werden, nicht aber die sehr viel aufschlussreicheren Originalbäume mit (horizontalen) Astlängen (Phylogramme). Die extrem kurzen internen Äste in Abb. 1 (z.B. die in winzigen Stufen aufeinanderfolgenden Abzweigungen an der Basis der Wasservögel) sind alle statistisch gut abgesichert, was zwar im Kladogramm (Abb. 2 in HACKETT et al. 2008) überzeugend aussieht, nicht jedoch, wenn man die Astlängen in ihrer Relation zueinander betrachtet (Abb. 3 in HACKETT et al. 2008, hier Abb. 1). Das bedeutet nicht, dass Kladogramme unzulässig wären, aber sie sind intuitiv sehr leicht misszuverstehen.

lie angesiedelt ist. Daher finden sich, soweit in HACKETT et al. (2008) enthalten, logischerweise auch Angehörige eines Grundtyps immer in gemeinsamen Clustern – ein weiterer Beleg dafür, dass an molekularen Phylogenien irgendetwas „dran sein“ muss.

Ähnlichkeiten – Hinweis auf Verwandtschaft oder Funktion?

Molekulare Phylogenien werden aus den Mustern der Merkmalszustände⁹ vergleichbarer DNA-Sequenzen bei verschiedenen Organismen berechnet. Sie beruhen also letztlich auf genetischer Ähnlichkeit. Wenn wir einmal von den reinen Analyse-schwierigkeiten absehen: Welche Faktoren beeinflussen eigentlich diese Sequenzen als solche?

Bei den der gezeigten Vogelphylogenie zugrundeliegenden Daten handelt es sich ausschließlich um Sequenzen von proteinkodierenden Genen (wenn auch überwiegend [zu ca. 75%] deren nicht-kodierende Intronbereiche analysiert wurden). Ihre zugehörigen Proteine sind am strukturellen Aufbau des Körpers beteiligt, stellen Stoffwechsel-enzyme dar oder haben Gen-regulatorische Funktionen. Sie unterliegen also funktionalen Zwängen. Auch wenn die Intronbereiche davon nicht im selben Maße betroffen sind, liegen sie dennoch auf demselben physikalischen DNA-Strang und sind daher höchstwahrscheinlich mit dem Schicksal der dazwischenliegenden, proteinkodierenden Exonbereiche eng verknüpft. Gleichzeitig sollen die Gene aber Aufschluss über die Verwandtschaft ihrer Träger geben. Welche Beziehung besteht also zwischen Funktion und historischem Signal (das aufeinanderfolgende Artbildungsprozesse rekonstruieren helfen soll), die beide irgendwie in denselben Genen niedergelegt sein sollen?

In einer schon etwas älteren Studie (NAYLOR & BROWN 1998) zur Stellung des Lanzettfischchens¹² scheiterten die Autoren daran, anhand kompletter mitochondrialer Genome dessen erwartete Beziehungen zu den Stachelhäutern (z.B. Seesterne, Seeigel) und Chordatieren (Manteltiere, Schädellose und Wirbeltiere) zu rekonstruieren. Daraufhin machten sie sich über die Zusammensetzung aus historischem Signal und möglichen anderen Komponenten in ihren Genen Gedanken. Sie benutzten dazu die *erwarteten* Abstammungsverhältnisse, um festzustellen, welche Nukleotidpositionen als phylogenetisch informativ⁹ angesehen werden könnten und welche nicht. Trotz der offensichtlichen Zirkularität dieses Ansatzes fanden sie eine Korrelation der so identifizierten Positionen mit konservativen molekularen Motiven, die für die Struktur und Funktion der Proteine besonders wichtig sind. Daraus schlossen sie, dass strukturelle und funktionelle Eigenschaften von Genprodukten die Zeit

auch dann noch überdauern, wenn das historische Signal (der Abstammung) schon längst verloren gegangen ist (quasi überschrieben wurde).¹³ Anders ausgedrückt: Ähnliche Proteinfunktionen korrelierten nicht mit der tatsächlich aus den Daten *errechneten*, sondern mit der aufgrund der Bauweise der Organismen *erwarteten* Verwandtschaft. Man könnte daher argumentieren, dass *gerade* Struktur und Funktion der Proteine mit Bau und Lebensweise der Organismen in enger Verbindung stehen, dass also die Gene unter Umständen eher deren Ähnlichkeiten bezüglich Gestalt und Stoffwechsel widerspiegeln als notwendigerweise Verwandtschaft zu implizieren. Auch die evolutionäre Entwicklungsbiologie hat in den letzten Jahren gezeigt, dass in ihrer Sequenz sehr ähnliche regulatorische Gene in denselben funktionalen Zusammenhängen (z.B. bei der Augenentwicklung von Insekten oder Wirbeltieren, vgl. ULLRICH et al. 2006) benutzt werden, wobei die endgültigen Strukturen (in diesem Fall Komplex- oder Linsenauge) ansonsten kaum Gemeinsamkeiten aufweisen.¹⁴

Aus ähnlichen Sequenzen bei verschiedenen Organismen werden je nach Kontext sowohl Funktion als auch Verwandtschaft abgeleitet.

Könnten wir es also bei molekularen Phylogenien mit einer Mischung sowohl aus durch Artbildung hervorgegangener als auch funktional bedingter Ähnlichkeit zu tun haben? Einerseits gibt es, insbesondere bei miteinander kreuzbaren Organismen, zweifellos abgestufte genetische Ähnlich-

¹² Das Lanzett„fischchen“ (*Branchiostoma lanceolatum*) ist kein Fisch, sondern galt lange als der älteste Vorläufer der Wirbeltiere (vgl. JUNKER 2006).

¹³ Zu ihrer Schlussfolgerung, solche Eigenschaften empirisch festzustellen und sie in neue Modelle der phylogenetischen Analyseverfahren gleich mit einzubeziehen, muss jedoch angemerkt werden, dass funktionelle Notwendigkeit *per se* kein Argument für Evolution ist, sondern im Gegenteil das Ähnlichkeitsargument als Beleg für Verwandtschaft auf den Kopf stellt: Die phylogenetische Analyse beruht ja gerade auf der Annahme weitgehend neutraler, also möglichst *nicht* von der Selektion betroffener Merkmale.

¹⁴ Aufgrund der Entdeckung gleicher Genschalter als Initiatoren der Augenentwicklung wurde vom Evolutionsbiologen GEHRING (2005) vorgeschlagen, Komplexauge und Linsenauge, die aufgrund ihrer fundamentalen baulichen Unterschiede immer als Paradebeispiele für analoge (d.h. funktionell ähnliche, aber nicht näher verwandte) Strukturen präsentiert wurden, doch lieber als homolog einzustufen und damit eine gemeinsame stammesgeschichtliche Entwicklung beider Augentypen zu postulieren. Was GEHRINGS mehr als zwanglose Neuinterpretation (zum genauen Gegenteil hin!) über die Verlässlichkeit von Vorhersagen aus der Evolutionstheorie aussagt, steht auf einem anderen Blatt. Allerdings schließen sich vernünftigerweise nicht alle Evolutionsbiologen seiner extremen Sichtweise an.

keiten, die Verwandtschaftsgrade und damit die Geschichte der Artbildung reflektieren können. Andererseits wird auch die *Funktion* bestimmter Genabschnitte zum großen Teil zuallererst aus ihrer Sequenzähnlichkeit mit Genen aus anderen Organismen erschlossen. Aus ähnlichen Sequenzen bei verschiedenen Organismen werden also je nach Kontext (d.h. typischerweise von Forschern mit unterschiedlicher Spezialisierung) *sowohl* Funktion *als auch* Verwandtschaft abgeleitet.

Ähnlichkeit ganz im Allgemeinen kann hauptsächlich zwei voneinander fundamental verschiedene Ursachen haben: gemeinsame Geschichte oder ähnliche Funktionalität.¹⁵ Ein Beispiel: Autos desselben Herstellers gleichen einander im Aufbau, in vielen Teilen und in der generellen Konstruktion, bedingt durch die Firmenstrategie und die dort angestellten Ingenieure. Aber auch Autos verschiedener Hersteller gleichen einander zunehmend in der Form, was auf Optimierungen im Windkanal zum Zweck der Treibstoffreduktion bzw. zum Erzielen höherer Geschwindigkeit zurückzuführen ist, also funktionale Gründe hat. Dabei können manche Aspekte von Konstruktion und Design im Automobilbau relativ frei gewählt werden, andere dagegen sind durch mechanische oder physikalische Gesetzmäßigkeiten, durch die Firmengeschichte, oder auch durch den Gesetzgeber in irgendeiner Weise eingeschränkt.

Vergleichbares trifft auf Organismen zu: In manchen Fällen gibt es für die Realisierung eines Merkmalskomplexes oder einer bestimmten Funktion vielleicht nur eine einzige optimale Lösung, die man dann in der Biologie als Homologie einordnen würde. In anderen Fällen könnten auch fundamental verschiedene Ansätze zur Erreichung des gleichen Ziels dienen (wie im Fall von Konvergenzen und Analogien).

Dasselbe ist auch auf genetischer Ebene denkbar: Wie die Phylogenie in Abb. 1 zeigt, *können* Vögel mit ähnlichen Lebensformen einander auch genetisch ähnlich sein, *müssen* dies aber nicht. Das heißt, manchmal wurde dieselbe interne „Lösung“ für eine besondere Aufgabe oder Anpassung verwendet, in anderen Fällen wurde dasselbe Ziel auf unterschiedlichen Wegen erreicht. Ähnlich wie bei der Autokonstruktion könnte man sich vorstellen, dass auch in genetischer Hinsicht bestimmte Eigenschaften unter den gegebenen Naturgesetzen und im entwicklungsbiologisch-physiologisch-ökologischen Gesamtkontext nur auf eine einzige Weise optimal realisierbar sind; in anderen Fällen gäbe es mehrere mögliche genetische Umsetzungen für dieselbe Aufgabe.

Ökologische Anpassungen treten sehr häufig unabhängig voneinander auf, was evolutionstheoretisch als konvergente oder parallele Evolution gedeutet und als Beleg für die Wirkung der natürlichen Selektion gewertet, also *funktional* begründet wird. Als Beispiele bei den Vögeln kön-

nen – außer den bereits genannten – zahlreiche Vogelfamilien mit oberflächlich ähnlichem Aussehen und ähnlicher Lebensweise dienen (Schwalben – Mauersegler, Flamingos – Löffler, Seetaucher – Lappentaucher, Kolibris – Nektarvögel u.v.a.), die nach übereinstimmender Ansicht nicht näher miteinander verwandt sind.

Wenn ähnliche ökologische Anpassungen bei Gruppen auftreten, die einander außerdem genetisch ähneln, geht man im Allgemeinen von echter Verwandtschaft aus. Aber ist das wirklich die einzig mögliche Interpretation? Hierzu zwei Beispiele:

1) Die flugunfähigen Laufvögel (u.a. Emu, Nandu und Strauß) waren einst klassische Beispiele für konvergente Evolution, d.h. ihre Ähnlichkeiten in Bau und Lebensweise wurden als unabhängig voneinander entstanden angesehen. Den Genen nach müssten sie sich aber innerhalb relativ kurzer Zeit aus einem gemeinsamen Vorfahren entwickelt haben. Sind Körperbau und Lebensweise nun konvergent entstanden oder nicht? In einer weiteren

Könnten sich nicht zumindest in manchen Fällen Ähnlichkeiten im Körperbau, in der Lebensweise, in den Körperfunktionen, in der Ernährungsweise oder der Art des Nahrungserwerbs auch in ähnlichen Genen widerspiegeln (d.h. die einzige optimale „Lösung“ darstellen)?

Publikation zu speziell dieser Vogelgruppe (HARSHMAN et al. 2008) plädiert dasselbe Autorenteam (d.h. HACKETT et al. 2008) für Konvergenz. Danach sei die Flugfähigkeit *innerhalb* der Laufvögel mindestens dreimal unabhängig voneinander verloren gegangen. (Das ist evolutionstheoretisch wahrscheinlicher, als ihren Wiedererwerb bei den Steißhühnern postulieren zu müssen.) Konsequenterweise hätten dann die vielen, auffälligen Gemeinsamkeiten, die mit der Flugunfähigkeit einhergehen, *nicht* denselben Ursprung. Vielleicht seien die verschiedenen *flugfähigen* Vorfahren einander ja morphologisch ähnlich gewesen (!). Also Ähnlichkeit, ohne wirklich verwandt zu sein, obwohl es ihre molekulare Phylogenie doch nahelegen scheint?

2) Als Finkenvögel bezeichnet man mehrere Familien körnerfressender Singvögel, die insgesamt etwa 20% aller Sperlingsvögel (und damit ca. 10% aller Vogelarten) ausmachen. Sie wurden lange als mehrfach unabhängig entstandene Ansammlung von Singvögeln betrachtet, die wenig

¹⁵ Zufällige Ähnlichkeit wie die von Doppelgängern wird hier außer acht gelassen (aber s.o. die Ausführungen zur Möglichkeit, dass auch rein stochastische Prozesse ein scheinbares phylogenetisches Signal hervorrufen können).

mehr gemeinsam haben als den kegelförmigen Schnabel, der sie als Körnerfresser kennzeichnet. Zwei dieser Gruppen, die Stieglitzverwandten und die Prachtfinken mit jeweils ca. 130 Arten, wurden als Grundtypen beschrieben (FEHRER 1993). Die vier in HACKETT et al. (2008) untersuchten Finkenfamilien, die vermutlich alle zu verschiedenen Grundtypen gehören, sind genetisch sehr ähnlich und ‚sitzen‘ auf einem gemeinsamen, sogar vergleichsweise langen und (natürlich) statistisch hochsignifikanten Ast. Sind die Finkenfamilien nun doch nahe verwandt, oder ist diese genetische Ähnlichkeit Ausdruck von etwas anderem? Könnten z.B. vergleichbare Erfordernisse für die Schnabelkonstruktion, für das Öffnen und Verdauen von Pflanzensamen und für ein entsprechendes Verhalten bei der Futtersuche nicht auch in ihrer genetischen Ausstattung eine Rolle spielen, also letztlich funktional bedingt sein?

Allgemeiner gefragt: Könnten sich nicht zumindest in *manchen* Fällen Ähnlichkeiten im Körperbau, in der Lebensweise, in den Körperfunktionen, in der Ernährungsweise oder in der Art des Nahrungserwerbs auch in ähnlichen Genen widerspiegeln (d.h. die einzige optimale „Lösung“ darstellen)? Für die Laufvögel, die Finkenvögel, die Ufervögel oder die Singvögel wäre das vorstellbar, ohne deswegen zwingend Verwandtschaft postulieren zu müssen.¹⁶

Was könnte die gezeigte Phylogenie über die Zugehörigkeit verschiedener Vogelgruppen zu Grundtypen aussagen?

Das Gleiche könnte für Kagu und Sonnenralle (Abb. 2 u. 3) gelten: Beiden gemeinsam sind 1) die schlechte Flugfähigkeit – der Kagu fliegt sogar trotz voll entwickelter Federn und relativ großer Flügel überhaupt nicht; 2) ein im Ruhezustand eher unscheinbares Gefieder, aber eine markante Musterrung der geöffneten Flügel, die z.B. bei der Balz zur Schau gestellt wird; und 3) der Besitz von Puderdaunen. Das ist eine besondere Art von Federn, die feinen Staub produzieren (eine Art Talkum zur Gefiederpflege), wie sie z.B. auch beim Nymphenstittich und anderen weit entfernt stehenden Arten vorkommen.

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die Assoziation der Segler und Kolibris mit den nachtaktiven Schwärmen. Allen gemeinsam sind sehr kurze, schwache, zum Laufen ungeeignete Beine. Die meisten sind außerdem ausgezeichnete Flieger und nehmen ihre Nahrung im Flug auf. Diese Merkmalskomplexe könnten sich durchaus in genetischen Ähnlichkeiten ausdrücken, wobei hier ähnliche Anforderungen auf ähnliche Weise gelöst wären. Dieser Gedanke würde auch die wesentlich stärkere Assoziation der Segler mit den

Kolibris erklären, ohne zwingend verwandtschaftliche Beziehungen annehmen zu müssen: Beide Gruppen haben zusätzlich einige Gemeinsamkeiten der Anatomie und des Stoffwechsels (WELLER 2004), obwohl die Unterschiede zwischen ihnen ansonsten recht drastisch sind und bei weitem überwiegen.

Allerdings muss hervorgehoben werden, dass solche Überlegungen bisher rein spekulativ sind und erst überprüft werden können, wenn in der Genomforschung und in der Entwicklungsbiologie die entsprechenden Merkmalskomplexe für eine größere Anzahl von Arten untersucht worden sind.

Erkennbarkeit von Verwandtschaft am Beispiel von Grundtypen

Wenn wir einmal davon ausgehen, dass Phylogenien aus einer Mischung von verschiedenartigen Signalen zusammengesetzt sind: Wie könnte man dann tatsächliche Verwandtschaft von funktionell bedingten (oder gar rein stochastisch hervorgerufenen) Assoziationen unterscheiden? Wie sich zeigen wird, ist dies eine alles andere als einfache Aufgabe.

Innerhalb von Grundtypen kann man, was aufgrund der Kreuzbarkeit ihrer Vertreter naheliegend ist, genetische Ähnlichkeit am ehesten als echte Verwandtschaft interpretieren.¹⁷ Da es sich aus dem gleichen Grund um relativ *enge* Verwandtschaft handeln sollte, scheint es naheliegend, dass sich die Gene der zugehörigen Arten in ihren *funktionellen* Eigenschaften nur sehr wenig unterscheiden. Wenn die *Genfunktionen* aber nahezu konstant sind und daher vermutlich nur sehr geringen Ein-

¹⁶ Dazu muss allerdings eingeräumt werden, dass bisher wenig über den direkten Einfluss der 19 für die konkrete Phylogenie verwendeten Gene auf morphologisch oder ökologisch relevante Strukturen bekannt ist. Ebenso wenig weiß man derzeit über Wechselwirkungen innerhalb des Erbguts (zumindest bei Vögeln). Es könnte aber gut möglich sein, dass man die Einzelteile des Systems nicht wirklich getrennt voneinander betrachten kann, da die nötige Einbettung und Feinabstimmung „genetischer Module für komplexe Merkmale“ im Erbgut eines funktionstüchtigen Organismus auch weitreichende, bisher weitgehend unbekannte „Nebeneffekte“ in Bezug auf andere Genorte haben könnte. In diesem Sinn könnte funktionelle Ähnlichkeit sich dann sogar in Genen widerspiegeln, die nicht offensichtlich oder nicht unmittelbar an der Entwicklung, Regulation oder Ausprägung bestimmter Merkmale oder Verhaltensweisen beteiligt sind.

¹⁷ Dies heißt allerdings nicht, dass die Beziehungen der Arten innerhalb von Grundtypen immer ohne weiteres zu rekonstruieren sind, da die Geschichte ihrer Entfaltung sehr komplex sein kann (zum Beispiel bedingt durch rasch aufeinanderfolgende Artaufspaltungen, polymorphe Stammformen, Hybridisierungsereignisse etc.). Außerdem ist noch unklar, ob und inwieweit die neueren methodischen Probleme phylogenetischer Analysen (s.o.) auch auf dieser Ebene (d.h. bei größerer genetischer Ähnlichkeit) bereits eine Rolle spielen.

fluss auf die Gensequenzen ausüben, kann man in solchen Fällen wahrscheinlich am ehesten davon ausgehen, dass abgestufte Sequenzähnlichkeit *im Wesentlichen* das historische Muster der Artbildung widerspiegelt. Es wäre daher wünschenswert, weitere durch Kreuzbarkeit verbundene Organismengruppen zu identifizieren, um eine bessere Grundlage für die Erkennung von echter Verwandtschaft zu schaffen. Bisher korrespondierten die bei Vögeln beschriebenen Grundtypen jeweils mit der systematischen Kategorie der Familie oder Unterfamilie. Das schließt allerdings nicht aus, dass gelegentlich ganze Ordnungen oder auch manchmal nur Gattungen den Grundtypkriterien entsprechen könnten. Was könnte die von HACKETT et al. (2008) gezeigte Phylogenie über die Zugehörigkeit verschiedener Vogelgruppen zu Grundtypen aussagen?

Wie bereits angemerkt, ist die Falsifikation von Beziehungen weitaus einfacher und verlässlicher als deren Etablierung. Bei der Beschreibung eines Grundtyps stellt sich manchmal die Frage, ob bestimmte Arten noch dazugehören oder nicht. Aufgrund ihrer Ähnlichkeit könnten sie mögliche Kandidaten sein, es sind aber keine Kreuzungen bekannt oder durchführbar. In solchen Fällen könnte – außer einer gründlichen Bearbeitung der systematischen Literatur – auch eine molekulare Phylogenie als Entscheidungshilfe dienen. Bei der Beschreibung der Entenvögel als Grundtyp (SCHERER 1993b) ergab sich die Frage nach der Stellung der Spaltfußgans, die dann aufgrund zahlreicher Befunde aus dem Grundtyp ausgeschlossen wurde. Abb. 1 zeigt für Wehrvögel, Entenvögel und Spaltfußgans drei lange Linien mit kurzen Zwischenästen; die Linie der Entenvögel fächert sich an der Spitze dann stark auf. Ähnliches gilt für die Fasanenartigen (ebenfalls ein Grundtyp [KLEMM 1993]) unter Ausschluss der Hokko- und Großfußhühner.¹⁸ Dies stützt die deutliche Trennung der beiden Grundtypen von den nächst ähnlichen Vogelgruppen. Auch die auf Grundtypebene getrennten Habichtartigen und Falkenartigen spiegeln sich in der molekularen Phylogenie wider. Ein Fehlen von Kreuzungen zwischen diesen beiden Gruppen dürfte daher mit ziemlicher Sicherheit nicht nur daran liegen, dass bisher keine nachgewiesen wurden, sondern dass Kreuzungen prinzipiell nicht möglich sind, weil die beiden Familien einander nur oberflächlich (funktionell bedingt?) ähnlich sind. Gesetzt den Fall, dass es für Falken- und Habichtartige noch keine Grundtypuntersuchungen gäbe, könnte man sich aufgrund der genetischen Ergebnisse in diesem Fall vermutlich die Mühe sparen, nach Kreuzungsnachweisen über die jeweilige Familie hinaus zu suchen. Wesentlich schwieriger als die Falsifikation von konkreten Beziehungen (obwohl auch diese allein schon hilfreich sein kann) ist aber, wie bereits erwähnt, der positive Nachweis von Verwandtschaftsbeziehungen.

In einer molekularen Phylogenie ist das Hervorgehen von Arten aus einem gemeinsamen Ast (Monophylie) zwar ein erstes wichtiges Indiz, stellt aber, wie wir gesehen haben, selbst bei hoher statistischer Absicherung möglicherweise kein hinreichendes Kriterium für echte Verwandtschaft dar. Man könnte nun vermuten, dass wenigstens innerhalb monophyletischer Gruppen die genetischen Distanzen zwischen tatsächlich verwandten Arten geringer wären als zwischen solchen, die nur scheinbar verwandt sind. Ein Blick auf Abb. 1 zeigt aber, dass dies nicht der Fall ist. Offensichtlich sind weder der Grad der Trennung zwischen verschiedenen Gruppen, noch die Bandbreite der Variation innerhalb einer Gruppe brauchbare Kriterien für die Abgrenzung von Grundtypen. Man beachte z.B. die enorme Variationsbreite (horizontale Astlängen) innerhalb der als Grundtyp beschriebenen Fasanenartigen, die fast ebenso so groß ist wie die aller Singvögel zusammen.¹⁹ Dabei muss man bedenken, dass die Einteilung in Klassifikationseinheiten (Familie, Ordnung etc.) ein Ausdruck subjektiv empfundener Gesamtähnlichkeiten innerhalb der betreffenden Kategorie (bzw. der Unterschiede zu anderen Gruppen derselben Kategorie) ist, bei der es keine festen Regeln gibt. Wenn also eine Artengruppe sehr von anderen abweicht, kann ihr durchaus der Rang einer Ordnung zuerkannt werden, selbst wenn es sich nur um wenige Vertreter (z.B. Flamingos oder Pinguine) handelt. Andererseits existieren z.B. allein innerhalb der Unterordnung der Singvögel ca. 80 verschiedene Familien, was ihrer gestaltlichen Variationsbreite in angemessener Weise Rechnung trägt. In unserem Zusammenhang bedeutet das, dass – soweit bisher untersucht – Grundtypeinteilung (durch Kreuzungen zwischen den Arten definiert) und traditionelle Klassifikation (im Wesentlichen morphologisch begründet) unabhängig voneinander einen vergleichbaren Grad an Ähnlichkeit erfassen.²⁰ Dieser scheint aber *keinen* Bezug zum Ausmaß molekulargenetischer Unterschiede zu haben. Wenn aber genetische Variabilität für sich genommen nicht als Kriterium für Verwandtschaft im Sinne des Grundtypkonzepts brauchbar ist:

¹⁸ MCCARTHY (2006) listet allerdings fünf verschiedene Bastarde zwischen Hokkohühnern und Fasanenartigen auf, die durch insgesamt drei Zitate belegt sind. Bei Kreuzungen mit derart weitreichenden Implikationen wären konkretere Belege wünschenswert. MCCARTHY hält diese Berichte aber für glaubwürdig und fasst daher Hokkohühner und Fasanenartige zu einer Einheit zusammen (siehe hierzu auch Fußnoten 19 und 23).

¹⁹ Gesetzt den Fall, es gäbe tatsächlich Hybride zwischen Fasanenartigen und Hokkohühnern (vgl. Fußnote 18), dann wäre die Diskrepanz zwischen genetischer Variabilität und Kreuzbarkeit noch wesentlich krasser: Die genetischen Distanzen zwischen diesen beiden Hühnergruppen entsprechen nämlich in etwa denen zwischen Pinguinen und Falken, Eulen und Störchen, oder so ziemlich jeder anderen beliebigen Zusammenstellung innerhalb der Neoaves.

Welche weiteren Möglichkeiten gibt es, echte Verwandtschaft zu erkennen oder zumindest Arbeits-hypothesen für weitere zu testende Grundtypen aufzustellen?

Wichtige Kriterien, die bei der Vorauswahl von Grundtyp-Kandidaten eine Rolle spielen, aber *nicht* zur Definition des Grundtyps gehören, sind gestaltliche und verhaltensbiologische Gemeinsamkeiten. Dies hat Berechtigung, da Hypothesenbildung oft außerhalb des wissenschaftlichen Rahmens abläuft: Während Analysen und Tests sich strikt an wissenschaftlichen Methoden zu orientieren haben, können die Ideen dafür, was untersucht werden kann und welche Hypothesen zu formulieren sind, sich unabhängig von einem vorhandenen Theorierahmen entwickeln.²¹ Solche Ausgangsannahmen müssen dann aber später genaueren Untersuchungen standhalten oder wieder verworfen werden. Die bisher gefundene weitgehende Übereinstimmung von morphologisch/verhaltensbiologisch beschriebenen mit über ihre Kreuzbarkeit definierten Organismengruppen legt nahe, dass eine gewisse „intuitive Erkennbarkeit“ komplexer Merkmalskombinationen gerade in Verbindung mit molekularen Phylogenien als fruchtbarer Ausgangspunkt für die Beschreibung weiterer Grundtypen dienen könnte. Dieser Gedanke entspricht in etwa einem Konzept, das gelegentlich bei der Beschreibung und Erkennung *heutiger* Arten Anwendung findet: der sogenannten Diagnostizierbarkeit.²²

Wie stellt sich nun die Situation dar, wenn wir Diagnostizierbarkeit im erweiterten Sinn als Kriterium zur vorläufigen Erkennung von Grundtypen heranziehen? Diese Vorgehensweise könnte durchaus erfolversprechend sein, wie folgende – natürlich sehr subjektive – Beobachtung zeigt: Die Aufbereitung des Artikels von HACKETT et al. (2008) für den Leserkreis von *Studium Integrale Journal* erforderte eine gewisse Beschäftigung mit der Systematik der Vögel, der Charakteristika der Familien und dem Aussehen ihrer Vertreter, insbesondere für in Europa nicht einheimische Familien. Dabei erschien einerseits die Annahme einer näheren Beziehung mancher aufgrund der Phylogenie als nahe verwandt deklarerter Arten als regelrechte Zumutung; in anderen Fällen dagegen erforderte die Erkennbarkeit bestimmter Vögel als zur gleichen Gruppe gehörig wenig Phantasie.

Zunächst einige Beispiele für „leichte Erkennbarkeit“: Offenbar sind auch für den Laien Kuckucke (trotz diverser Unterfamilien), Papageien (zwei Familien: Eigentliche Papageien und Kakadus), oder Tauben (mehr als 300 Arten in ca. 40 Gattungen) unschwer als irgendwie zueinander gehörig zu erkennen. Alle drei Gruppen sind im phylogenetischen Baum als gut abgegrenzte Einheiten zu finden, die keine offensichtlichen Beziehungen zu anderen Familien oder Ordnungen aufweisen. Für Grundtypstudien könnte es daher

interessant sein, bei diesen Gruppen das Kriterium der Kreuzbarkeit genauer zu untersuchen. Im Fall der Tauben scheint dies möglich; ebenso könnte man überprüfen, ob Verbindungen zwischen den Papageien und Kakadus nachgewiesen werden können. Falls ja, könnten hier zwei Beispiele für Grundtypen auf Ordnungsniveau vorliegen. Im Fall der Kuckucke, die genetisch wesentlich größere Distanzen zueinander aufweisen, dürfte die Kreuzbarkeit allerdings schwierig zu untersuchen sein, auch aufgrund der teilweise sehr verschiedenen Brutbiologie der Unterfamilien. Bei den Eulen (aufgetrennt in Schleiereulen und Eigentliche Eulen) zeigt die molekulare Phylogenie (Abb. 1) zwei tief gespaltene Äste, die den beiden Familien entsprechen, mit jeweils zwei untersuchten Vertretern. Hier wäre es naheliegend, Kreuzungen zwischen den Familien zu suchen, wobei unklar ist, ob es sich trotz der „intuitiven Erkennbarkeit“ der gesamten Gruppe der Eulen nicht vielleicht doch um zwei verschiedene Grundtypen handelt wie im Fall der Habicht- und Falkenartigen. Die phylogenetische Analyse hilft im Fall der Eulen *nicht*, die Familien schlüssig voneinander zu trennen. Ebenfalls aussichtsreich könnte eine Untersuchung der Steißhühner (auch Tinamus genannt, Abb. 4) sein. Ihre genetische Divergenz ist zwar ähnlich groß wie die der Fasanenartigen (denen sie oberflächlich gleichen), aber ähnlich wie diese lassen sich die aus Süd- und Mittelamerika stammenden Tiere recht gut in Gefangenschaft halten und könnten sich möglicherweise kreuzen lassen.²³

²⁰ Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass Kreuzbarkeit und morphologisch klare Erkennbarkeit hilfreiche Kriterien sind, um die Vielfalt der modernen Arten in zumindest *eine* „natürliche“ übergeordnete Kategorie zu fassen. (Abgesehen von der „Art“ sind taxonomische Kategorien ansonsten künstliche Hierarchieebenen, auch wenn man bestrebt ist, möglichst „natürliche“ – d.h. in der Regel die Evolution nachzeichnende – Gruppen zusammenzufassen.)

²¹ Z.B. stammt die Idee zum chemischen Aufbau des Benzolrings angeblich aus einem Traum Kekulé – was die Verlässlichkeit der Formel natürlich nicht berührt. Auch in der Taxonomie (= Wissenschaft von der Beschreibung der Arten) sollte man den Wert subjektiver Einschätzungen, die auf einem „Gefühl“ des Taxonomen für „seine“ seit langem untersuchte Gruppe beruhen, nicht unterschätzen.

²² Nach diesem Kriterium wird zur Erkennung einer Art eine einzigartige Merkmalskombination gefordert, die diese Art von allen anderen unterscheidet. Im Extremfall genügt ein einziges unterscheidendes Merkmal, das auch genetischer Art sein kann. Momentan spielt die Diagnostizierbarkeit vor allem im Artenschutz und bei der molekularen Identifikation von Arten („DNA barcoding“) eine praktische Rolle.

²³ In Bezug auf „intuitive Erkennbarkeit“ wäre sogar ein Grundtyp, der Großfußhühner, Hokkohühner und Fasanenartige umfasst, durchaus vorstellbar. Hier wäre es wichtig, experimentell nachzuhaken, insbesondere im Hinblick auf die bereits in der Literatur erwähnten Hybriden. Anhand der molekularen Phylogenie könnte man dann außerdem vermuten, dass nicht nur mit Hokkohühnern, sondern auch mit Großfußhühnern Kreuzungen möglich sein könnten.

Im Gegensatz zu den genannten Beispielen gibt es auch solche für „mangelnde Erkennbarkeit“, wo eine starke Diskrepanz zwischen der Zugehörigkeit zum selben Cluster in der molekularen Phylogenie und der allgemeinen Erscheinung der Arten zu bestehen scheint: Die Monophylie der Ufervögel (Abb. 1, 2) ist unter den umfassenderen Gruppierungen 1) bis 5) in Abb. 1 die am besten abgesicherte (alle Methoden, 16 von 19 Genen). Entsprechend ist der zu dieser Gruppe führende Ast in seiner Länge auch deutlich besser abgesetzt als in den restlichen vier Clustern. Die Regenpfeiferartigen sind auch als Ordnung eine der taxonomisch verhältnismäßig stabilen Gruppen.²⁴ Sollte man daher in diesem Fall familienübergreifende Kreuzungen versuchen, um einen Grundtyp der Regenpfeiferartigen zu beschreiben? Vermutlich wäre man damit schlecht beraten, denn Vögel wie Möwen, Schnepfen, Kiebitze oder Papageitaucher sind aufgrund ihrer allgemeinen Erscheinung nur mit sehr viel Phantasie als einheitliche Gruppierung zu erkennen. Aus dem gleichen Grund ist auch eine verwandtschaftliche Beziehung von Kagu (Abb. 2) und Sonnenralle (Abb. 3) schwer vorstellbar, obwohl die genetischen Daten sehr stark für echte Verwandtschaft zu sprechen scheinen: alle Gene unterstützen diese Assoziation, und der gemeinsame Ast hat eine lange Basis und trennt sich erst relativ spät, insbesondere im Vergleich mit den Kuckucken. Kreuzungsversuche sind aber vermutlich wenig aussichtsreich, obwohl beide Arten mitunter in Tiergärten und Vogelparks gehalten werden. Die Sperlingsvögel sind ein weiteres Beispiel für eine monophyletische Gruppe mit langem gemeinsamem Ast und vergleichsweise geringen genetischen Distanzen, die aber aufgrund ihrer enormen Vielgestaltigkeit als Grundtyp in dieser Form höchstwahrscheinlich nicht in Frage kommen.

Die aufgezählten Fälle sollen als konkrete Beispiele dienen, wie man das Kriterium der Diagnostizierbarkeit in Verbindung mit molekularen Phylogenien (und natürlich auch mit anderen Erkenntnissen aus der Systematik) anwenden könnte, um einerseits sinnvolle Bearbeitungen vorzunehmen und andererseits wenig aussichtsreiche Projekte zu vermeiden.

Abschließende Gedanken

Das Erforschen von Verwandtschaftsbeziehungen hat naturgemäß etwas Unbefriedigendes, da historische Prozesse nun einmal nicht reproduzierbar sind, wie es normalerweise in der Naturwissenschaft gefordert ist. Geschichte lässt sich eben weder direkt beobachten noch wiederholen, sondern höchstens anhand von Indizien und Belegen so gut wie möglich rekonstruieren. Konkrete Vorhersagen lassen sich kaum machen, da Konvergenzen oder Homologien nur anhand bereits

existierender (und letztlich nie wirklich bekannter) Phylogenien als solche erkannt werden können. Die Unterscheidung zwischen Verwandtschaft einerseits und funktionaler oder umweltbedingter Ähnlichkeit andererseits bleibt also generell eine Herausforderung für die Wissenschaft.

Wichtig wäre es daher, stichhaltige Hinweise für funktional bedingte Ähnlichkeit (auch) auf genetischer Ebene zu finden. Hier könnte sich in Zukunft ein breites Forschungsfeld auftun, da die Genomforschung und ebenso die evolutionäre Entwicklungsbiologie („Evo-Devo“), die das Zusammenspiel der Gene (und anderer Faktoren) mit der Ausprägung von äußeren Merkmalen untersucht, noch relativ am Anfang stehen. In der Evolutionsbiologie wird aufgrund der Voraussetzung von Evolution die Verwandtschaft aller Lebewesen angenommen; man *muss* also die „echten“ Beziehungen finden.²⁵ Wie oben ausgeführt, stößt dies mit zunehmender Datenmenge und zunehmender Unähnlichkeit der Organismen auf ernstzunehmende Probleme.²⁶ Andererseits haben die riesigen Datenmengen, die im Verlauf dieser Forschung gewonnen wurden, unsere Kenntnis zahlreicher Organismen, Funktionen und Mechanismen unbestreitbar enorm vergrößert und werden dies sicher auch in Zukunft tun.

Zum Schluss noch einige kritische Anmerkungen zu unserem Ausgangsartikel: Praktisch alle von HACKETT et al. (2008) präsentierten Ergebnisse waren inklusive der Schlussfolgerungen bereits bekannt. Die umfangreichste Einzelarbeit basierte

²⁴ Die Laufhühnchen, die mit den Ufervögeln in eine Gruppe fielen, werden hier nicht betrachtet, da sie ihre Position auch einem Analysefehler wegen des überlangen Astes verdanken könnten (s.o.).

²⁵ In molekularen Phylogenien ist daher das Auftauchen mehrerer langer, unverzweigter Linien, die alle mehr oder weniger demselben Punkt entspringen, sehr unbefriedigend, da sie kaum etwas aussagen. Ebenso erklärt sich aus der zwingenden Voraussetzung von genereller Verwandtschaft auch der Unwillen der Systematiker, deutlich „andersartige“ einzelne Arten – wie den momentan meist noch zu den Kuckucksvögeln gezählten Hoatzin oder den zu den Tauben gestellten, vor einigen hundert Jahren ausgerotteten Dodo (ein etwa metergroßer, flugunfähiger Vogel mit ca. 20 kg Gewicht und keineswegs taubenartigem Aussehen) – konsequenterweise in eigene Ordnungen zu stellen.

²⁶ Im Gegensatz zur Morphologie und anderen klassischen Gebieten kann die Molekularbiologie als einzige Disziplin wenigstens prinzipiell vergleichbare Merkmalskomplexe für alle Organismen liefern (z.B. Sequenzen essenzieller Gene, die allen Lebewesen gemeinsam sind). Sollte sich aber der Verdacht erhärten, dass die derzeitigen statistischen Verfahren bei genetisch sehr verschiedenen Organismen und größeren Datenmengen „falsche Positive“ liefern, könnte dieser Vorteil leicht gegenstandslos werden. Ebenfalls unklar ist, inwieweit gerade überlebenswichtige Gene, die sich keinen Funktionsausfall leisten können und die daher stark von der Selektion betroffen sind, für die Rekonstruktion von Verwandtschaft überhaupt brauchbar sind. Der Rest des Erbguts ist bei sehr unähnlichen Organismen wiederum praktisch unvergleichbar.

auf fünf Genregionen für 91 *gut ausgewählte* Arten und stammte aus einer Zusammenarbeit europäischer und südafrikanischer Autoren (ERICSON et al. 2006). Diese Studie zeigte sogar bereits die statistisch gute Absicherung derselben Beziehungen!²⁷ Einer der wesentlichsten Unterschiede ist, dass HACKETT et al. (2008) in einer der angesehensten Fachzeitschriften publizierten, während die Arbeit von ERICSON et al. (2006) in einer weit weniger gelesenen (deswegen aber nicht notwendigerweise schlechten) Zeitschrift erschien und einen weit weniger reißerischen Titel hatte. Das „Mehr“ bei HACKETT et al. (2008) – die korrekterweise die Arbeit von ERICSON et al. 2006 zitieren (und zahlreiche andere, weniger breit angelegte Studien, die genau dieselben Einzelbeziehungen bereits gefunden hatten) – erschöpft sich also nahezu in der reinen Datenmenge. Die Interpretationen bestehen im Wesentlichen aus evolutionsbiologischen Schnellschüssen, und die Frage nach möglichen Mechanismen, besonders in Bezug auf die evolutionstheoretisch „sperrigen“ Ergebnisse, wurde, wie oft üblich, gar nicht erst gestellt. Das könnte außer an der Seitenzahlbeschränkung hauptsächlich daran liegen, dass die Grundkenntnisse der Wissenschaft, was die Ausprägung von Merkmalskomplexen angeht, immer noch sehr rudimentär sind. Letztlich spekulieren HACKETT et al. (2008) also ähnlich wild, wie das oben im Hinblick auf mögliche Grundtyperkennung oder auf die Beziehung von Funktion und Verwandtschaft im Zusammenhang mit genetischer Ähnlichkeit geschah. Allerdings kann sich die Evolutionsbiologie als derzeit allgemein anerkannte Ursprungstheorie ein solches Vorgehen leisten.

Danksagung: Bei Reinhard JUNKER, Niko WINKLER, Siegfried SCHERER, Axel PRÄCKLEIN, Thomas JAHN, Hans-Rudolf GÜTTINGER und Detlef FEHRER möchte ich mich für Anmerkungen und Korrekturen zu diesem Artikel sehr herzlich bedanken.

Literatur

- ERICSON PGP, ANDERSON CL, BRITTON T, ELZANOWSKI A, JOHANSSON US, KÄLLERSJÖ M, OHLSON JI, PARSONS TJ, ZUCCON D & MAYR G (2006) Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 2, 543-547.
- FAIN MG & HOUE P (2004) Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution* 58, 2558-2573.
- FEHRER J (1993) Interspecies-Kreuzungen bei cardueliden Finken und Prachtfinken. In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin. pp 197-216.
- FEHRER J (1994) Schnelle Mikroevolution beim Grundtyp der Kraniche? *Stud. Int. J.* 1, 38-39.
- FEHRER J (2004) „Stammbusch“ der Vögel bleibt unauflösbar. *Stud. Int. J.* 11, 100.
- GEHRING WJ (2005) New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *J. Heredity* 96, 171-184.
- HACKETT SJ, KIMBALL RT, REDDY S, BOWIE RCK, BRAUN EL, BRAUN MJ, CHOJNOWSKI JL, COX WA, HAN K-L, HARSHMAN J, HUDDLESTON CJ, MARKS BD, MIGLIA KJ, MOORE WS, SHELTON FH, STEADMAN DW, WITT CC & YURI T (2008) A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763-1767.
- HARSHMAN J, BRAUN EL, BRAUN MJ, HUDDLESTON CJ, BOWIE RCK, CHOJNOWSKI JL, HACKETT SJ, HAN K-L, KIMBALL RT, MARKS BD, MIGLIA KJ, MOORE WS, REDDY S, SHELTON FH, STEADMAN DW, STEPPAN SJ, WITT CC & YURI T (2008) Phylogenomic evidence for multiple losses of flight in ratite birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 13462-13467.
- JUNKER R (2006) Einmal mehr: Morphologie und Moleküle im Konflikt. *Stud. Int. J.* 13, 101-102.
- JUNKER R & SCHERER S (2006) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. Gießen, 6. Aufl.
- KLEMM R (1993) Die Hühnervögel (Galliformes): Taxonomische Aspekte unter besonderer Berücksichtigung artübergreifender Kreuzungen. In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin. pp 159-184.
- LIVEZEY BC & ZUSI RL (2007) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves : Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zool. J. Linn. Soc.* 149, 1-95.
- MCCARTHY EM (2006) *Handbook of Avian Hybrids of the World*. Oxford University Press, New York.
- NAYLOR GJP & BROWN WM (1998) *Amphioxus* mitochondrial DNA, chordate phylogeny, and the limits of inference based on comparisons of sequences. *Syst. Biol.* 47, 61-76.
- PENNISI E (2008) Building the tree of life, genome by genome. *Science* 320, 1716-1717.
- POE S & CHUBB AL (2004) Birds in a bush: Five genes indicate explosive evolution of avian orders. *Evolution* 58, 404-415.
- PETERS JL et al. (1931-1979) *Check-list of Birds of the World*. In: PETERS JL et al. (eds), *Museum of Comparative Zoology*, Cambridge.
- ROKAS A, WILLIAMS BL, KING N & CARROLL SB (2003) Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature* 425, 798-804.
- ROKAS A & CARROLL SB (2006) Bushes in the tree of life. *PLoS Biol.* 4, 1899-1904.
- SCHERER S (1993a) Basic types of life. In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin. pp 11-30.
- SCHERER S (1993b) Der Grundtyp der Entenartigen (Anseriformes, Anatidae): Biologische und paläontologische Streiflichter. In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin. pp 131-158.
- SIBLEY CG & MONROE BL Jr. (1990) *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- ULLRICH H, WINKLER N & JUNKER R (2006) Zankapfel Auge – Ein Paradebeispiel für „Intelligent Design“ in der Kritik. *Stud. Int. J.* 13, 3-14.
- WELLER AA (1999) Schillerfarben und Schwirrflug – Faszination Kolibris (2). *Stud. Int. J.* 6, 69-76.
- WELLER AA (2004) Ursprung der Kolibris in der Alten Welt? *Stud. Int. J.* 11, 90-92.
- WINKLER N (2003) Drei Schritte vor – zwei zurück: Flügel bei Stabschrecken. *Stud. Int. J.* 10, 81-83.
- WINKLER N (2004) Einschränkung durch Evolution? *Stud. Int. J.* 11, 80-82.
- ZIMBELMANN F (1993) Grundtypen bei Greifvögeln (Falconiformes). In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin. pp 185-195.

²⁷ Im Grunde genommen feiert ein Großteil der Ornithologen seit dem Erscheinen des Artikels von HACKETT et al. (2008) die Aufklärung der Evolutionsgeschichte der Vögel nur aufgrund der hohen Statistikwerte auch winzigster Ästchen. Gerade diese könnten aber auf methodischen Fehlern beruhen und daher womöglich gar nichts über die Beziehungen der meisten Familien und Ordnungen zueinander aussagen (siehe Anmerkungen zur Statistik im Text).