

Sekundarstufe II - Evolution

Stammbaumrekonstruktionen sind das Ergebnis naturwissenschaftlichen Erkenntnisgewinns

Auch die phylogenetische Systematik folgt in ihrem Erkenntnisgewinn dem Weg der Naturwissenschaften. Beobachtungen führen zu einer verallgemeinerten Aussage über einen Sachverhalt. Diese begründete Aussage kann auch als vorläufige Antworten auf Fragen an die Natur verstanden werden, sie stellt somit eine wissenschaftliche Hypothese dar, die Voraussagen zulässt und getestet werden kann.

Natürliche Verwandtschaftsverhältnisse im Sinne der phylogenetischen Systematik werden in Form von Stammbäumen rekonstruiert. Stammbäume sind als Hypothesen zu verstehen, also als vorläufige Antworten auf Fragen nach den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Organismen. Synapomorphien sind die entscheidenden Übereinstimmungen zwischen Organismen, auf deren Basis ein Stammbaum errichtet werden kann. Damit eine Ähnlichkeit zwischen Organismen als Synapomorphie bestätigt werden kann müssen folgende beide Punkte geklärt werden:

1. Handelt es sich bei der nachgewiesenen Übereinstimmung um eine Plesiomorphie oder eine Apomorphie? Hier kann der Außengruppenvergleich zur Klärung beitragen.
2. Stellt sich heraus, dass die Übereinstimmung eine Apomorphie darstellt, ist noch zu klären ob es sich dabei um eine Synapomorphie (einmalige Evolution des Merkmals) oder Konvergenz (mehrfach unabhängige Evolution des Merkmals) handelt. Wenn eine Klärung dieser Frage über eine Prüfung durch die Homologiekriterien nicht gelingt, können wir mit dem Prinzip der sparsamsten Erklärung eine Entscheidung treffen.

Das **Prinzip der sparsamsten Erklärung** (*Sparsamkeitsprinzip, Prinzip der Denkökonomie, Principle of Parsimony*) ist ein methodologisches Hilfsmittel, das zum Vergleich von Hypothesen Verwendung findet. Dieses Prinzip soll bei der Lösung folgender Frage helfen:

Wenn sich zwei oder mehrere Hypothesen dazu eignen, einen Sachverhalt zu erklären, welcher dieser Hypothesen soll dann der Vorzug vor den anderen möglichen Hypothesen gegeben werden?

Der Theologe und Philosoph WILLHELM OCKHAM (ca. 1280–1349) hat diese Frage folgendermaßen beantwortet:

„Wenn sich ein Phänomen durch mehrere Hypothesen erklären lässt, so ist der „sparsamsten“ der Vorzug zu geben, sofern nicht andere Befunde dagegen sprechen.“ („*pluralitas non est ponenda sine necessitate*“ = „man soll also nicht ohne Notwendigkeit eine Vielheit annehmen, wenn man auch mit weniger auskommt.“)

Das Prinzip der sparsamsten Erklärung bedeutet aber nicht, dass die Bevorzugung der einfachsten Erklärung dasselbe ist wie die Annahme, dass ein einfacherer Prozess wahrscheinlicher sei als ein umständlicher. Verlangt wird eine „Minimalerklärung“: Was ist an Annahmen mindestens notwendig, damit eine beobachtete Erscheinung vollständig und widerspruchsfrei erklärt wird.

Die Gültigkeit des Prinzips der sparsamsten Erklärung kann nicht bewiesen werden. Es hat sich aber im Gebrauch bewährt.

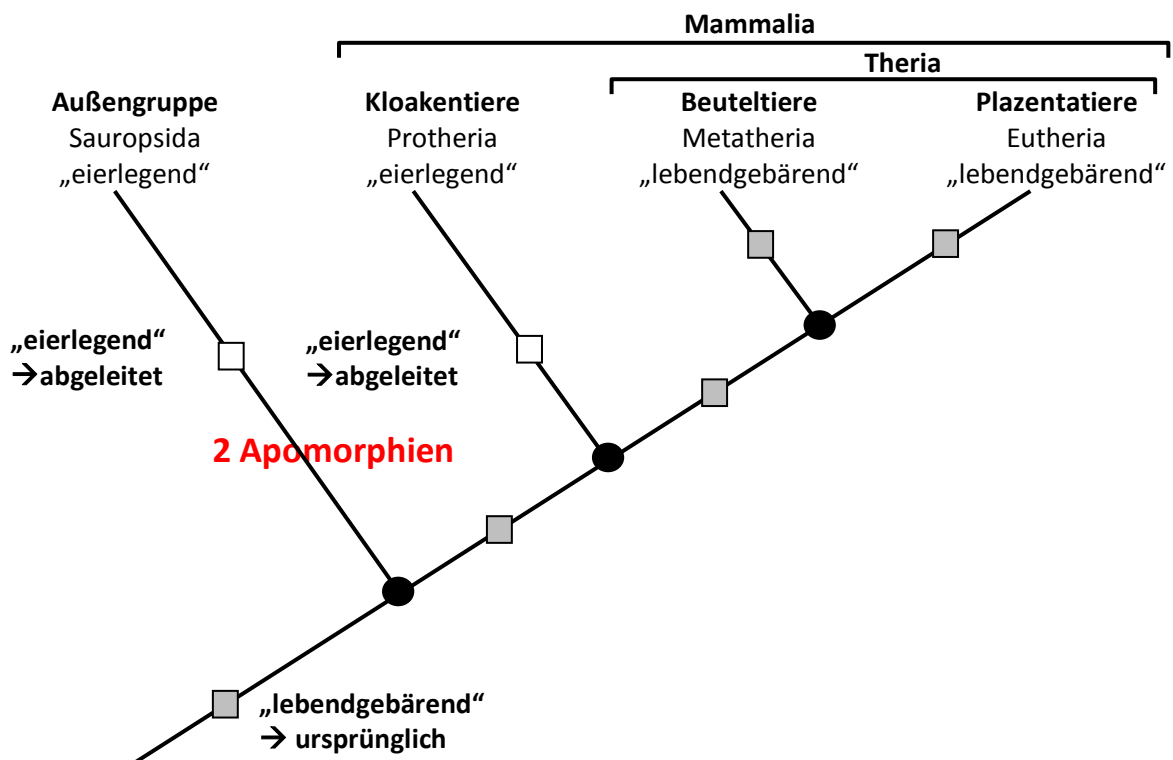
Für unseren Sachverhalt bedeutet dies folgendes:

Die Alternativen „einmalige Evolution eines Merkmals“ (Synapomorphie) oder „mehrfach unabhängige Evolution eines Merkmals“ (Konvergenz) führen zwangsläufig zu verschiedenen Verwandtschaftshypothesen. Im Sinne des Prinzips der sparsamsten Erklärung würde man diejenige Verwandtschaftshypothese als die Wahrscheinlichste ansehen, welche die geringste Anzahl an Evolutionsereignissen benötigt um die Verteilung **aller** Merkmale zu erklären. Damit wird die Entscheidung, ob ein Merkmal als Synapomorphie oder Konvergenz angesehen werden soll, durch eine Plausibilitätsabwägung bestimmt.

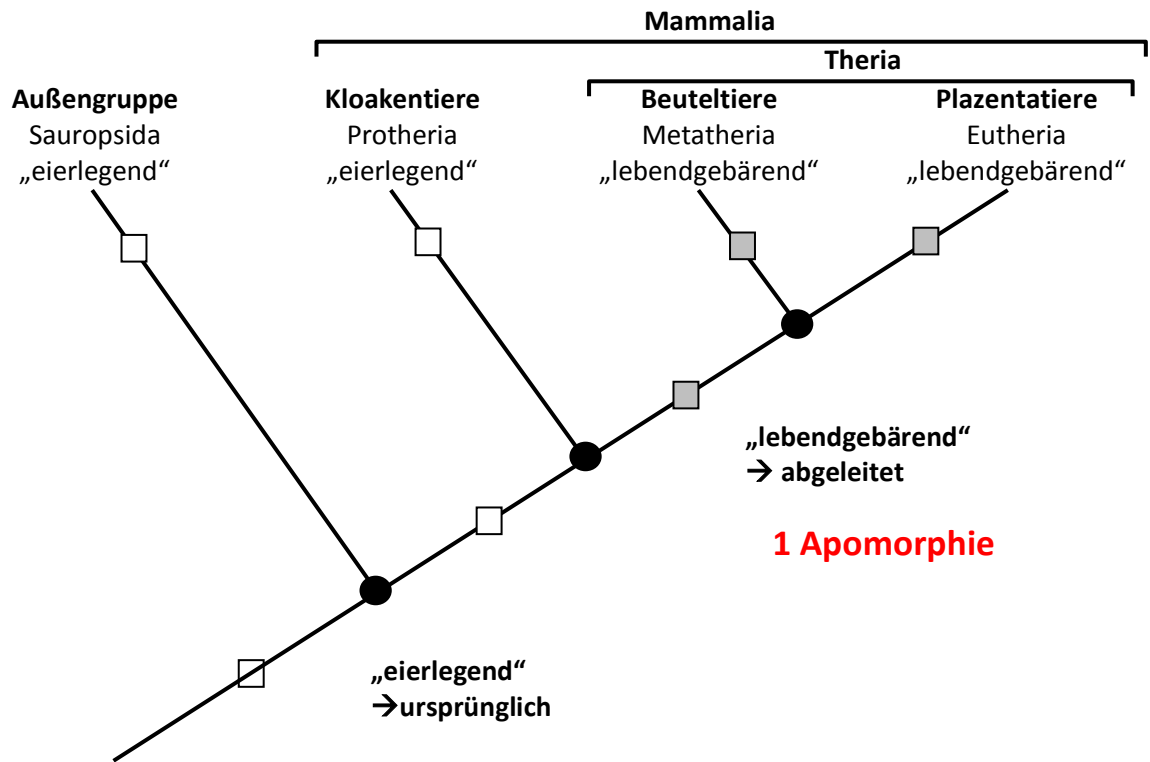
Sekundarstufe II - Evolution

Das Prinzip der sparsamsten Erklärung rechtfertigt auch folgende Entscheidung: Ist ein Monophylum durch mehrere Synapomorphien identifiziert und stellt man nun eine apomorphe Übereinstimmung eines Taxons mit einem Taxon außerhalb des Monophylums fest, so wird man den Synapomorphien mehr Gewicht zumessen und die apomorphe Übereinstimmung als Konvergenz betrachten.

Das Beispiel der eierlegenden und lebendgebärenden Säugetiere (Mammalia) wurde bereits in der Datei „321 Phylogenetische Systematik“ thematisiert. Hier soll es nochmal dazu dienen das Prinzip der sparsamsten Erklärung zu verdeutlichen. Wäre das Merkmal lebendgebärend ursprünglich (s. Stammbaumhypothese 1), so müsste das Merkmal eierlegend zweimal unabhängig voneinander (konvergent) entstanden sein. Nimmt man das Merkmal eierlegend als ursprüngliches Merkmal an (s. Stammbaumhypothese 2), so lässt sich der Stammbaum der Mammalia mit nur einer Apomorphie erklären. Im Sinne des Prinzips der sparsamsten Erklärung würde man diejenige Verwandtschaftshypothese als die Wahrscheinlichste ansehen, welche die geringste Anzahl an Evolutionsereignissen benötigt.



Stammbaumhypothese 1

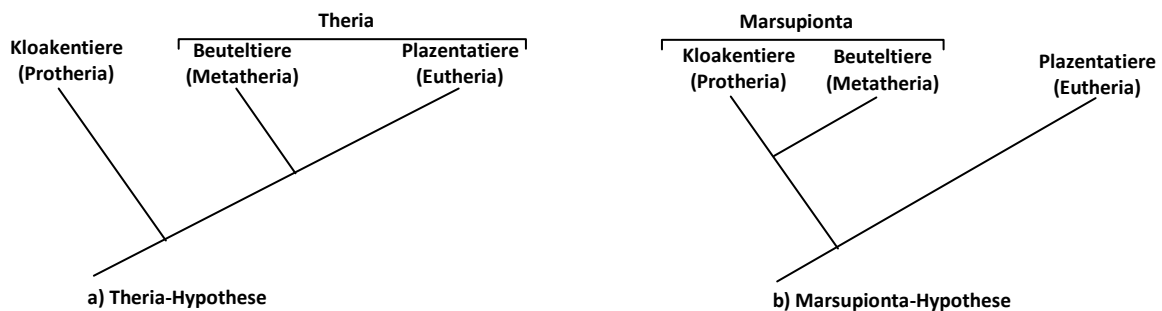


Stammbaumhypothese 2

Sekundarstufe II - Evolution

Aufgabe:

Die heute lebenden Mammalia sind eindeutig durch Apomorphien als Abstammungsgemeinschaft gekennzeichnet. Prinzipiell sind 3 mögliche Verwandtschaftshypothesen denkbar, von denen für unser Beispiel aber nur zwei abgebildet sind. (siehe Abb. a und b)



Die Abstammungsgemeinschaft der Mammalia wird in beiden Hypothesen nicht bestritten. Es stellt sich nun aber die Frage, welche der beiden Schwestergruppenverhältnisse Protheria-Theria oder Marsupionta-Eutheria zu favorisieren ist.

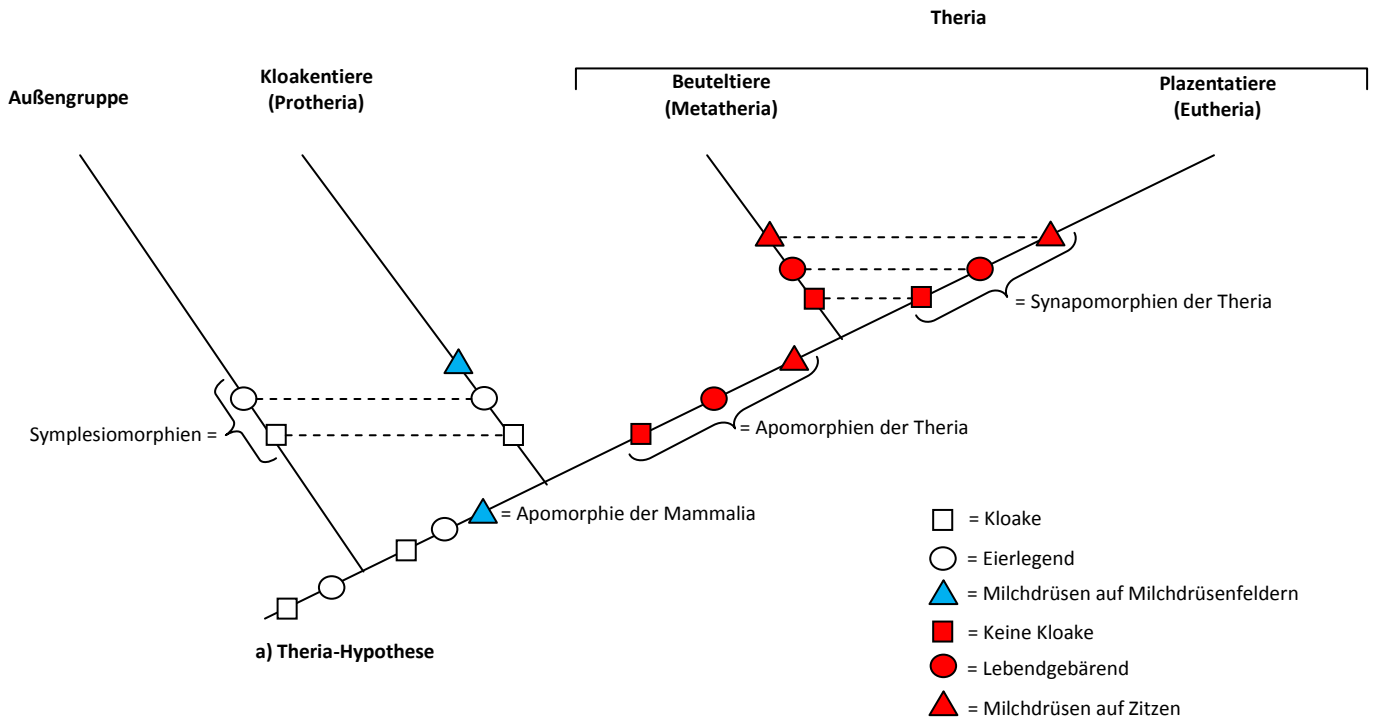
Beurteilen Sie die beiden Stammbäume vor dem Hintergrund des Prinzips der sparsamsten Erklärung. Gehen Sie dabei in zwei Schritten vor:

1. Zeichnen Sie die beiden oben genannten Hypothesen jeweils auf ein DIN A4 Blatt und ergänzen Sie die dann die jeweiligen Apomorphien und Plesiomorphien mit selbstgewählten Signaluren. Berücksichtigen Sie dabei auch die Außengruppe. Begründen Sie mit Hilfe der angegebenen Merkmale die Monophylie der Theria und die der Marsupionta.
2. Zeichnen Sie die beiden Hypothesen noch einmal auf jeweils ein DIN A4 Blatt und ergänzen sie die Abbildungen mit den Merkmalen der jeweils anderen Hypothese. Welche Konsequenzen für die Bewertung der Merkmale hat dies? Überlegen Sie dabei welche Merkmale als Konvergenzen interpretiert werden müssen.

Begründen Sie, welchen Stammbaum Sie für plausibler halten

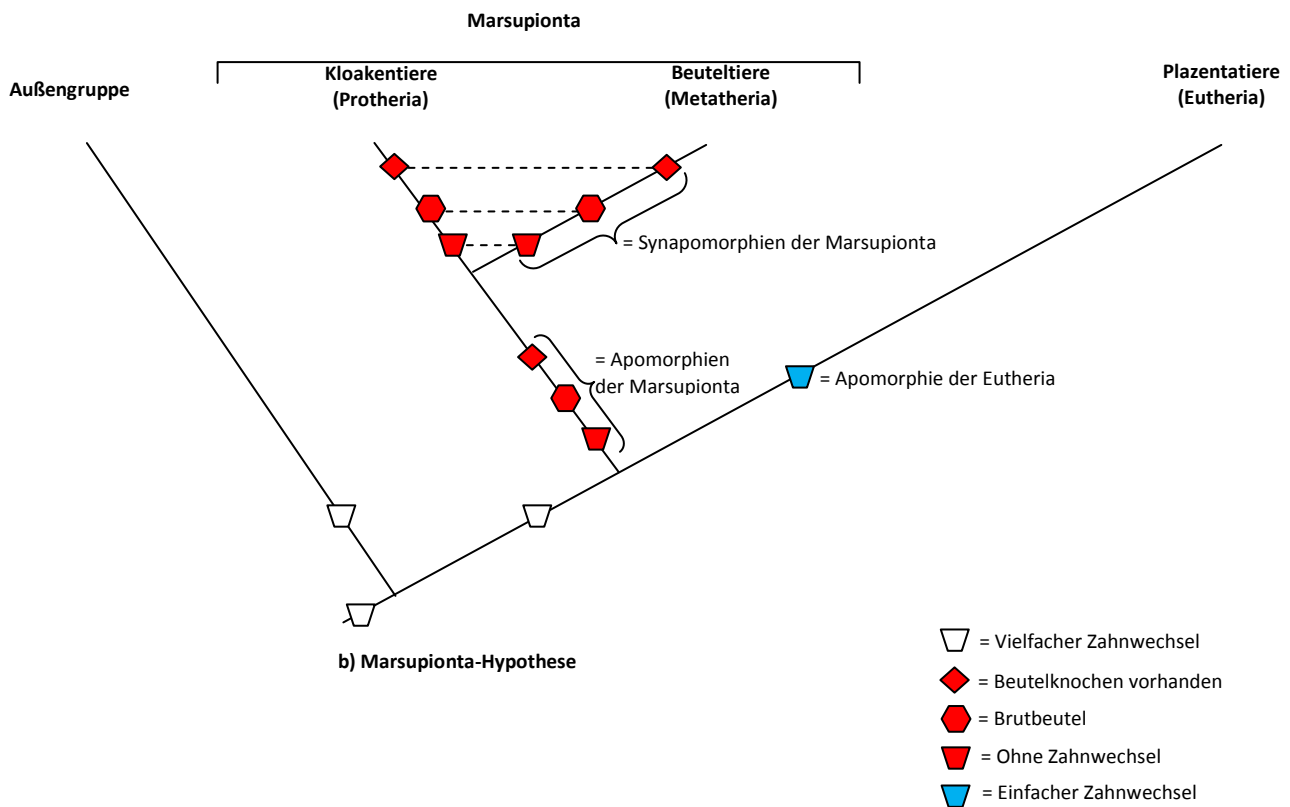
<p>Theria-Hypothese Die Hypothese geht von folgenden Apomorphien aus: 1. Darmausgang und Urogenitalöffnung getrennt (keine Kloake) 2. Lebendgebärend 3. Milchdrüsen enden in Zitzen</p>	<p>Merkmalsalternative der Protheria: 1. ` Kloake 2. ` Eierlegend 3. ` Milchdrüsen enden auf Milchdrüsenfeldern</p>	<p>Außengruppe Sauropsida: 1. `` Kloake 2. `` Eierlegend 3. `` Milchdrüsen nicht vorhanden</p>
<p>Marsupionta-Hypothese Die Hypothese geht von folgenden Apomorphien aus: 1. Beutelknochen vorhanden 2. Brutbeutel 3. Ohne Milchzähne und daher ohne Zahnwechsel</p>	<p>Merkmalsalternative der Eutheria: 1. ` Beutelknochen nicht vorhanden 2. ` Brutbeutel nicht vorhanden 3. ` Mit Milchzähnen und Ersatzgebiss und daher mit einmaligem Zahnwechsel</p>	<p>Außengruppe Sauropsida: 1. `` Beutelknochen nicht vorhanden 2. `` Brutbeutel nicht vorhanden 3. `` Vielfacher Zahnwechsel</p>

Lösung:
Begründung des Monophylums Theria



Der Besitz einer Kloake und das Eierlegen der Protheria sind als Plesiomorphien zu werten. Unterstützung findet diese Sichtweise durch den Außengruppenvergleich. Als evolutiver Neuerwerb und daher als Apomorphie der Säugetiere ist der Besitz der Milchdrüsen zu werten. Dieser Zustand ist bei den Protheria erhalten geblieben. In der Stammlinie der Theria wird dieses Merkmal weiter verändert und ist in dieser neuen Ausprägung eine Apomorphie der Theria. Das Monophylum Theria ist durch den Besitz folgender Synapomorphien gekennzeichnet: Milchdrüsen auf Zitzen, Trennung von Darmausgang und Urogenitalsinus und Junge, die lebend geboren werden.

Begründung des Monophylums Marsupionta

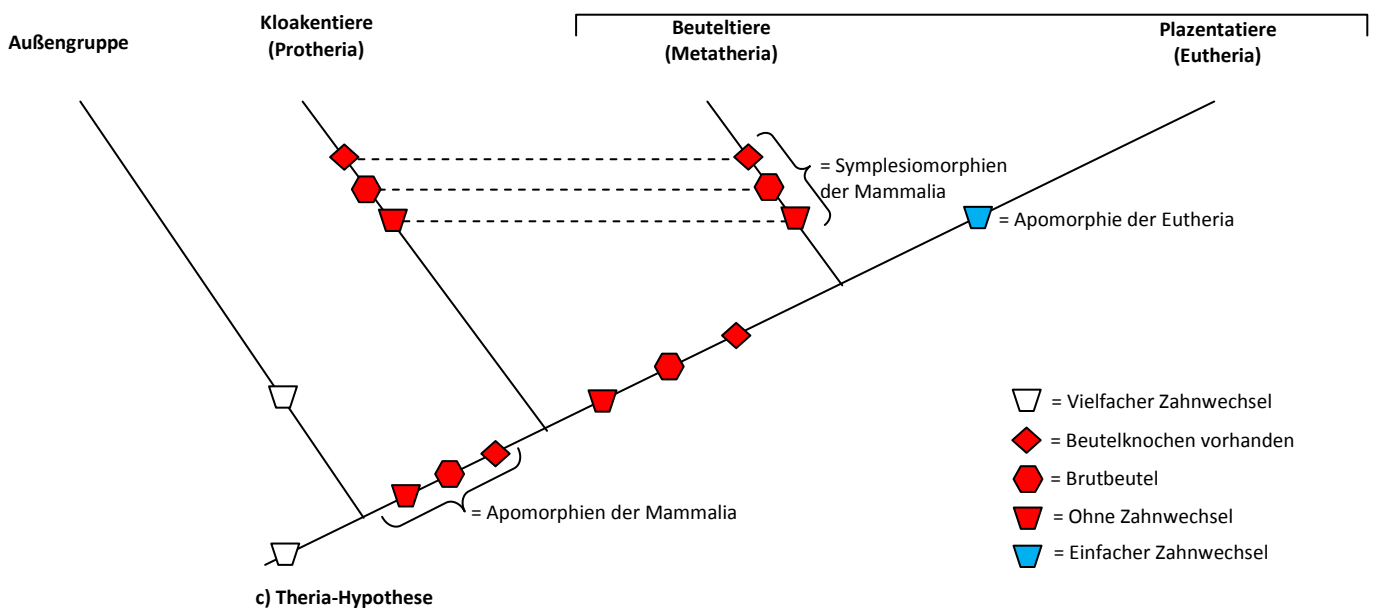


Das Monophylum Marsupionta ist durch das Vorhandensein folgender Synapomorphien begründet: Beutelknochen vorhanden, Besitz eines Brutbeutels, kein Zahnwechsel. Der Besitz von Milchzähnen und einem einfachen Zahnwechsel wird als Apomorphie der Eutheria gedeutet. Die Stammlinie der Mammalia besaß demnach noch einen vielfachen Zahnwechsel.

Sowohl in der Stammlinie der Marsupionta als auch in der Stammlinie der Eutheria ist es zu einer Reduktion in der Häufigkeit des Zahnwechsels gekommen. Dazu waren 2 Evolutionsereignisse notwendig.

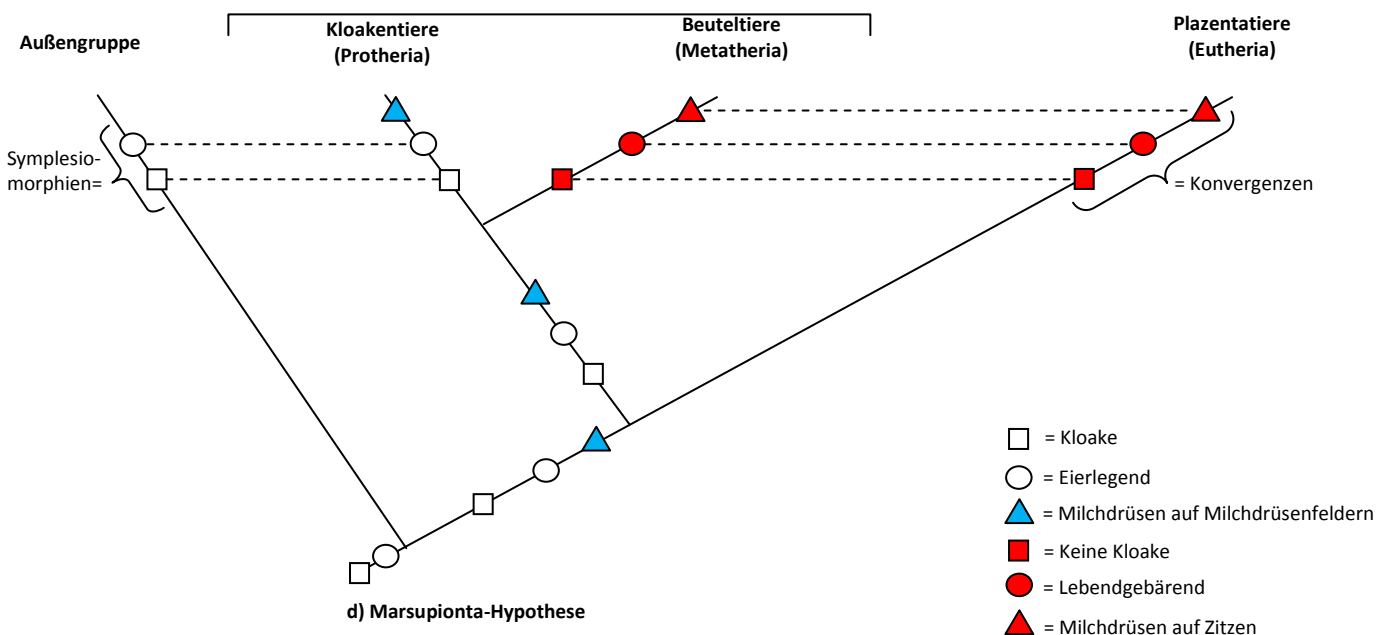
Lediglich das Merkmal „Zahnwechsel“ lässt einen Außengruppenvergleich zu.

Interpretation der Marsupionta-Synapomorphien im Kontext der Theria-Hypothese



Unter dem Gesichtspunkt des Prinzips der sparsamsten Erklärung lassen sich die Merkmale „Beutelknochen vorhanden“ und „Besitz eines Brutbeutels“ als Apomorphien der Mammalia interpretieren, die in der Stammlinie der Eutheria reduziert wurden (2 Evolutionsereignisse). Damit wären diese gemeinsamen Merkmale der Protheria und Metatheria lediglich Sympleisomorphien. Der einfache Zahnwechsel der Eutheria bleibt eine Apomorphie der Stammlinie der Eutheria (1 Evolutionsereignis)

Interpretation der Theria-Synapomorphien im Kontext der Marsupionta-Hypothese



Der Besitz einer Kloake und das Eierlegen der Protheria wird als Sympleisomorphie interpretiert, der Besitz von Milchdrüsen als Apomorphie der Mammalia. Unabhängig voneinander wurden dann sowohl in der Stammlinie der Metatheria als auch der Eutheria die Merkmale „Trennung von Darmausgang und Urogenitalsinus“, „Geburt lebender Junger“ und „Milchdrüsen auf Zitzen“ entwickelt. Diese Merkmale sind daher als Konvergenzen zu deuten. Insgesamt waren hierzu 6 Evolutionschritte notwendig.

Sekundarstufe II - Evolution

Beurteilung der Marsupionta- und Theria-Hypothese

Der Theria-Hypothese wird der Vorzug gegeben. Unter Einbeziehung der Merkmale, welche als Synapomorphien eigentlich die Marsupionta-Hypothese stützen, sind insgesamt 3 Evolutionsereignisse mehr zu postulieren um alle Merkmale plausibel in das Stammbaumschema zu integrieren.

Im Gegensatz dazu müssen bei der Marsupionta-Hypothese für mehrere Merkmale eine konvergente Entstehung angenommen werden. Insgesamt sind dazu 6 Evolutionsschritte notwendig, also 3 mehr als bei der Theria-Hypothese.

Die Forderung des Prinzips der sparsamsten Erklärung sich für die Hypothese zu entscheiden, die am wenigsten Zusatzannahmen benötigt, hat zur Folge, dass die Theria-Hypothese als die plausiblere Alternative angesehen werden muss.

Sekundarstufe II - Evolution

Stammbaumrekonstruktion von Verwandtschaftsverhältnissen I

Um die Verwandtschaftsverhältnisse in Form von Stammbäumen zu erstellen wird zuerst eine „Merkmalsmatrix“ angelegt, in der die ausgewählten Merkmale und die miteinander zu vergleichenden Taxa aufgelistet sind. Bei der Entscheidung, welche Merkmale als apomorph/abgeleitet oder plesiomorph/ursprünglich angesehen werden müssen, hilft der Außengruppenvergleich.

Der Stammbaum wird nun durch Identifizierung von Monophyla erstellt. Dabei werden mithilfe der Matrix zuerst Apomorphien der zu vergleichenden Taxa bestimmt, Merkmale, die also einzigartig bei jedem der zu vergleichenden Taxa zu finden sind. Danach werden Schwestergruppenverhältnisse identifiziert, indem nach Merkmalen gesucht wird, die lediglich zwei der zu vergleichenden Taxa besitzen. Hat man nun über diese Synapomorphien ein Monophylum identifiziert, bestimmt man über den Merkmalsvergleich das nächste Schwestergruppenverhältnis. Dies führt man dann immer weiter so fort, bis der Stammbaum vollständig erstellt ist.

Aufgaben:

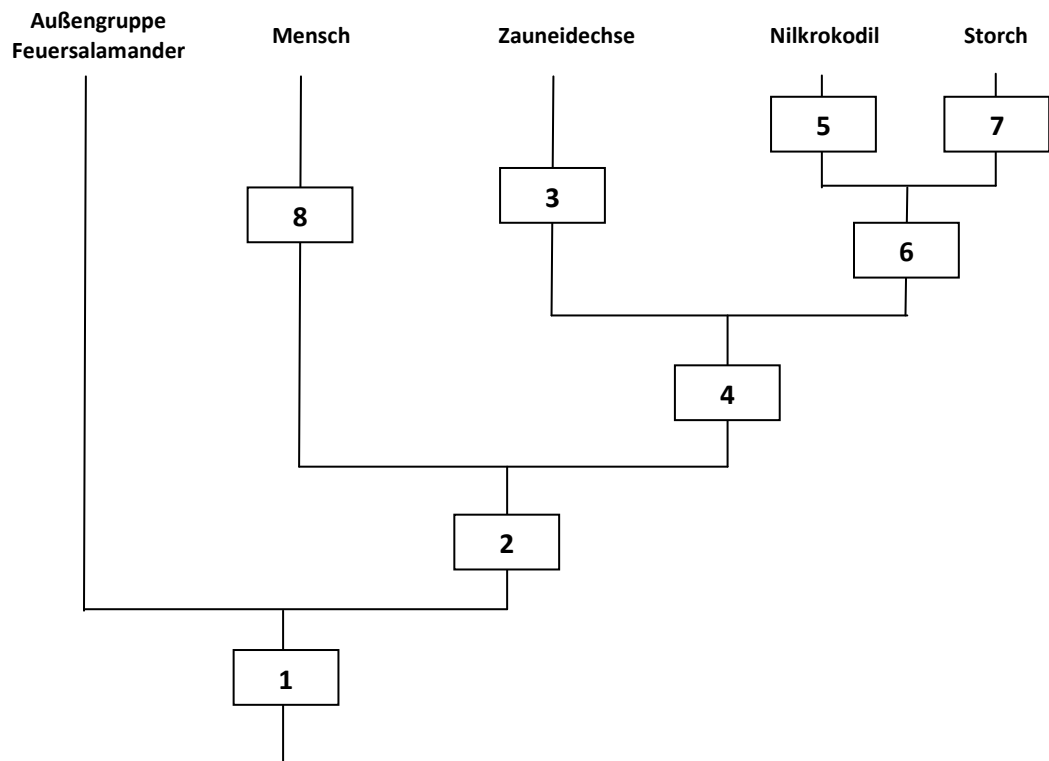
Ihre Aufgabe ist es, mit der vorgegebenen Merkmalsmatrix einen Stammbaum zu rekonstruieren.

	Merkmalsmatrix	Außengruppe (Feuersalamander)	Mensch	Zauneidechse	Nilkrokodil	Storch
1	Extremitäten mit Finger- und Zehenstrahlen als Landextremität ausgebildet	+	+	+	+	+
2	Wegfall des aquatischen Larvenstadiums	-	+	+	+	+
3	Schwanz kann abgeworfen werden	-	-	+	-	-
4	Zwei Schläfenfenster	-	-	+	+	+
5	Oberfläche der Schädelknochen grubig skulpturiert	-	-	-	+	-
6	Vorausgenloch (Antorbitalfenster)	-	-	-	+	+
7	Federn	-	-	-	-	+
8	Milchdrüsen	-	+	-	-	-

Hinweis:

Sind in einer Matrix nur wenige Merkmale gegeben, so besteht die Gefahr, dass die Aussagekraft des Stammbaumes gering ist, da weniger Merkmalskombinationen für die Bestimmbarkeit einzelner Taxa gegeben sind. Allerdings wird bei komplexeren Matrizes die Stammbaumerstellung schwieriger.

Lösung „Stammbaum“



Sekundarstufe II - Evolution

Stammbaumrekonstruktion von Verwandtschaftsverhältnissen II

Um die Verwandtschaftsverhältnisse in Form von Stammbäumen zu erstellen wird zuerst eine „Merkmalsmatrix“ angelegt, in der die ausgewählten Merkmale und die miteinander zu vergleichenden Taxa aufgelistet sind. Bei der Entscheidung, welche Merkmale als apomorph oder plesiomorph angesehen werden müssen, hilft der Außengruppenvergleich.

Der Stammbaum wird nun durch Identifizierung von Monophyla erstellt. Dabei werden mithilfe der Matrix zuerst Autapomorphien der zu vergleichenden Taxa bestimmt, Merkmale, die also einzigartig bei jedem der zu vergleichenden Taxa zu finden sind. Danach werden Schwestergruppenverhältnisse identifiziert, indem nach Merkmalen gesucht wird, die lediglich zwei der zu vergleichenden Taxa besitzen. Hat man nun über diese Synapomorphien ein Monophylum identifiziert, bestimmt man über den Merkmalsvergleich das nächste Schwestergruppenverhältnis. Dies führt man dann fort, bis der Stammbaum vollständig erstellt ist.

Aufgaben:

Ihre Aufgabe ist es, mit einer vorgegebenen Merkmalsmatrix einen Stammbaum zu rekonstruieren. Beachten Sie dabei auch das Prinzip der sparsamsten Erklärung.

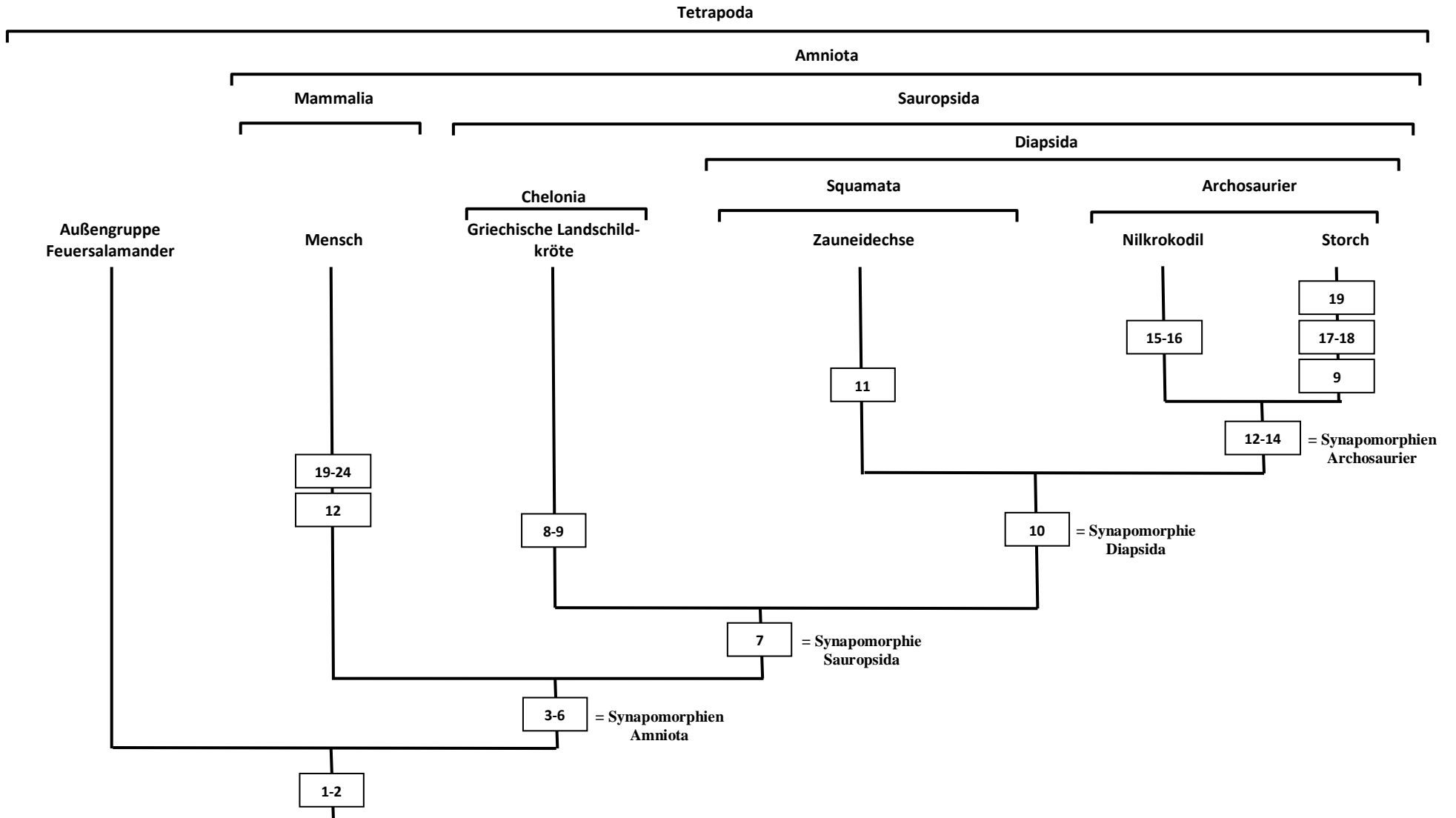
- Bestimmen Sie die Apomorphien der zu vergleichenden Taxa.
- Bestimmen Sie über Synapomorphien begründete Schwestergruppenverhältnisse.
- Tragen Sie die Merkmale an den entsprechenden Stellen im Stammbaum ein.
- Gibt es in einzelnen Taxa Reduktionen von Merkmalen? Begründen Sie.
- Gibt es Merkmale, die konvergent entstanden sind? Begründen Sie.
- Recherchieren Sie für die identifizierten Monophyla deren fachwissenschaftliche Benennung.

	Merkmal	Außengruppe (Feuersalamander)	Mensch	Griechische Landschild- kröte	Zauneidechse	Nilkrokodil	Storch
1	Verknöcherte Wirbelsäule (+=vorhanden; -= nicht vorhanden)	+	+	+	+	+	+
2	Extremitäten mit Finger- und Zehenstrahlen als Landextremität ausgebildet	+	+	+	+	+	+
3	Wegfall des aquatischen Larvenstadiums	-	+	+	+	+	+
4	Große, an Land abgelegte Eier mit fester Schale	-	- (1)	+	+	+	+
5	Embryonalhüllen (Chorion und Amnion)	-	+	+	+	+	+
6	Ausbildung eines unpaaren männlichen Begattungsorganes (innere Befruchtung)	-	+	+	-	+	+
7	5. Mittelfußknochen mit breiter Basis und hakenförmig	-	-	+	+	+	+
8	Knochenpanzer als Rücken- und Bauchpanzer ausgebildet	-	-	+	-	-	-
9	Zähne auf den Kiefernändern vollständig zurückgebildet	-	-	+	-	-	+
10	Zwei Schläfenfenster	-	-	-	+	+	+
11	Penis vollständig zurückgebildet; Ausstülbare Hautsäcke neben der Kloake (Hemipenes) als Penisersatz	-	-	-	+	-	-
12	Herz vollständig unterteilt (vierkammrig)	-	+	-	-	+	+
13	Unterkieferloch (Mandibularfenster)	-	-	-	-	+	+
14	Vorausgenloch (Antorbitalfenster)	-	-	-	-	+	+
15	Oberfläche der Schädelknochen grubig skulpturiert	-	-	-	-	+	-
16	Sekundärer Gaumen (aus folgenden Knochen: Prämaxillaria, Maxillaria, Palatina und Pterygoide)	-	-	-	-	+	-
17	Federn	-	-	-	-	-	+
18	Hornschnabel	-	-	-	-	-	+
19	Endothermie	-	+	-	-	-	+
20	Milchdrüsen	-	+	-	-	-	-
21	Haarkleid	-	+	-	-	-	-
22	3 Gehörknöchelchen und sekundäres Kiefergelenk	-	+	-	-	-	-
23	Sekundärer Gaumen (aus folgenden Knochen gebildet: Prämaxillaria, Maxillaria, Palatina)	-	+	-	-	-	-
24	7 Halswirbel	-	+	-	-	-	-

(1) Mensch lebendgebärend; lange Tragzeit, Verlust der Eischale

Lösung: Zuordnung der Merkmale zu den unterschiedlichen Taxa

	Merkmal	Außengruppe (Feuersalamander)	Mensch	Griechische Landschild- kröte	Zauneidechse	Nilkrokodil	Storch	Taxa
1	Verknöcherte Wirbelsäule (+=vorhanden; -= nicht vorhanden)	+	+	+	+	+	+	Tetrapoda
2	Extremitäten mit Finger- und Zehenstrahlen als Landextremität ausgebildet	+	+	+	+	+	+	
3	Wegfall des aquatischen Larvenstadiums	-	+	+	+	+	+	Amniota
4	Große, an Land abgelegte Eier mit fester Schale	-	-	+	+	+	+	
5	Embryonalhüllen (Chorion und Amnion)	-	+	+	+	+	+	
6	Ausbildung eines unpaaren männlichen Begattungsorganes (innere Befruchtung)	-	+	+	-	+	+	Sauropsida
7	5. Mittelfußknochen mit breiter Basis und hakenförmig	-	-	+	+	+	+	
8	Knochenpanzer als Rücken- und Bauchpanzer ausgebildet	-	-	+	-	-	-	Chelonia
9	Zähne auf den Kieferrändern vollständig zurückgebildet	-	-	+	-	-	+	
10	Zwei Schläfenfenster	-	-	-	+	+	+	Diapsida
11	Penis vollständig zurückgebildet; Ausstülbare Hautsäcke neben der Kloake (Hemipenes) als Penisersatz	-	-	-	+	-	-	Squamata
12	Herz vollständig unterteilt (vierkammrig)	-	+	-	-	+	+	Archosaurier
13	Unterkieferloch (Mandibularfenster)	-	-	-	-	+	+	
14	Vorausgenloch (Antorbitalfenster)	-	-	-	-	+	+	
15	Oberfläche der Schädelknochen grubig skulpturiert	-	-	-	-	+	-	Crocodilia
16	Sekundärer Gaumen (Prämaxillaria, Maxillaria, Palatina und Pterygoide)	-	-	-	-	+	-	
17	Federn	-	-	-	-	-	+	Aves
18	Hornschnabel	-	-	-	-	-	+	
19	Endothermie	-	+	-	-	-	+	Mammalia
20	Milchdrüsen	-	+	-	-	-	-	
21	Haarkleid	-	+	-	-	-	-	
22	3 Gehörknöchelchen und sekundäres Kiefergelenk	-	+	-	-	-	-	
23	Sekundärer Gaumen (Prämaxillaria, Maxillaria, Palatina)	-	+	-	-	-	-	
24	7 Halswirbel	-	+	-	-	-	-	



Sekundarstufe II - Evolution

Folgende Monophyla und Schwestergruppenverhältnisse können mithilfe der Merkmale identifiziert werden:

Merkmale 1-2: Sympletiomorphe Tetrapodenmerkmale

Merkmale 3-6: Amniota (Schwestergruppenverhältnis: Mammalia und Sauropsida)

Merkmal 7: Sauropsida (Schwestergruppenverhältnis: Chelonia und Diapsida)

Merkmale 8-9: Chelonia (Schildkröten)

Merkmal 10: Diapsida (Schwestergruppenverhältnis: Squamata und Archosaurier)

Merkmal 11: Squamata (Eidechsen und Schlangen)

Merkmale 12-14: Archosaurier (Schwestergruppenverhältnis: Aves und Crocodylia)

Merkmale 15-16: Crocodylia

Merkmale 17-18: Aves

Merkmale 20-21: Mammalia

Konvergente Entwicklungen

- Die Reduktion der Zähne bei Vögeln und bei Schildkröten muss nach dem Sparsamkeitsprinzip als Konvergenz beurteilt werden. Es ist plausibler anzunehmen, dass der Verlust der Zähne zweimal unabhängig voneinander stattgefunden hat, als dass bei allen übrigen Sauropsiden unabhängig voneinander Zähne, die aufgrund ihrer Komplexität Homologien darstellen und eine Sympletiomorphie darstellen, neu entstanden sind. Zusatz: Fossilien belegen, dass sowohl in der Stammlinie der Schildkröten wie auch der der Vögel Zähne vorhanden waren. Außerdem müssten bei einem anders lautenden Schwestergruppenverhältnis eine Vielzahl an postulierten Synapomorphien dann als Konvergenzen interpretiert werden.
- Das Vorhandensein eines vierkammrigen Herzens bei Säugetieren und Vögeln muss ebenfalls als konvergente Entwicklung angenommen werden.
- Der Sekundäre Gaumen bei Säugetieren und Krokodilen kann schon durch die zusätzliche Information über die an seiner Bildung beteiligten Skelettelementen als Konvergenz entlarvt werden.
- Der Endothermie als Synapomorphie eines Monophylums aus Säugtieren und Vögeln sprechen eine Vielzahl von anderen Homologien entgegen. Daher ist es auch in diesem Fall plausibler von einer unabhängigen Entwicklung dieses Merkmals in diesen beiden Gruppen auszugehen. Außerdem spricht das wohl begründete Schwestergruppenverhältnis zwischen den ectothermen Krokodilen und den Vögeln für eine konvergente Entwicklung der Endothermie.

Reduktionen

- Reduktion der Zähne, unabhängig voneinander, bei Vögeln und Schildkröten. Die phylogenetische Analyse zeigt deutlich, dass sowohl Vögel wie auch Schildkröten Sauropsiden sind, die als plesiomorphes Merkmal Zähne besitzen. Daher muss man bei beiden von einem Verlust der Zähne ausgehen und nicht von einem primären Zustand (siehe auch Hinweis auf Fossilien).
- Verlust des unpaaren Penis bei Squamaten.

Quellen:

AX, P. (1988): Systematik in der Biologie: Darstellung der stammesgeschichtlichen Ordnung in der lebenden Natur. UTB für Wissenschaft. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

AX, P. (1995, 2001): Das System der Metazoa I; III: Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

HAMMANN, M. & SCHEFFEL, L. (2005): Stammbaumtraining durch Vergleichen. Unterricht Biologie 29 (310), s. 38-44.

HENNIG, W. & HENNIG, W. (HRSG.) (1982): Phylogenetische Systematik. Pareys Studentexte, Nr. 34. Parey. Berlin, Hamburg.

JUNKER, T. & HOßFELD, U. (2009): Die Entdeckung der Evolution: Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. 2. Durchgesehene und akt. Auflage. Wissenschaftliche Buchgesellschaft. Darmstadt.

MICKOLEIT, G. (2004): Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. München.

NEUKAMM, M. (HRSG.) (2009): Evolution im Fadenkreuz des Kreationismus. Darwins religiöse Gegner und ihre Argumentation. Vandenhoeck & Ruprecht. Göttingen

WÄGELE, J.-W. (2001): Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. 2. Überarbeitete Auflage. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. München.