

**Phylogenetische  
Untersuchungen an Schädeln  
der Neuweltaffen  
(Platyrrhini)**

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten  
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

**Bernhard Wiesemüller**  
aus Göttingen

Göttingen, den 13.12.2004

D7

Referent: Prof. Dr. H. Rothe

Korreferent: Prof. Dr. R. Willmann

Tag der mündlichen Prüfung

# Inhalt

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG .....</b>	<b>1</b>
1.1	AKTUELLER STAND DER NEUWELTAFFENSYSTEMATIK.....	2
1.1.1	<i>Krallenaffen.....</i>	2
1.1.2	<i>Sakiaffen.....</i>	5
1.1.3	<i>Greifschwanzaffen.....</i>	6
1.1.4	<i>Weitere Taxa .....</i>	9
1.1.5	<i>Höhere phylogenetische Beziehungen der Neuweltaffen .....</i>	10
1.1.6	<i>Mögliche Gründe für die widersprüchlichen Befunde .....</i>	14
1.2	PHYLOGENETISCHE SYSTEMATIK .....	15
1.3	PARSIMONIE UND DIE BEDEUTUNG VON KOMPLEXITÄT UND REDUNDANZ .....	18
1.4	ANSATZ DER VORLIEGENDEN STUDIE.....	21
1.5	ZIELE.....	23
<b>2</b>	<b>MATERIAL.....</b>	<b>25</b>
2.1	TESTMATERIAL ZUR ZUVERLÄSSIGKEITSPRÜFUNG DER VERWENDETEN METHODEN .....	25
2.2	EIGENTLICHES UNTERSUCHUNGSMATERIAL .....	25
<b>3</b>	<b>METHODEN .....</b>	<b>27</b>
3.1	ERLÄUTERUNGEN ZU DEN STATISTISCHEN VERFAHREN .....	27
3.1.1	<i>Q-Faktorenanalyse.....</i>	27
3.1.2	<i>Datenaufbereitung.....</i>	28
3.1.3	<i>Kommunalitäten und Eigenwerte .....</i>	29
3.1.4	<i>Ermittlung der Anzahl zu extrahierender Faktoren .....</i>	30
3.1.5	<i>Rotation und Interpretation der Faktoren.....</i>	32
3.1.6	<i>Umgang mit Datenlücken.....</i>	34
3.2	DATENERHEBUNG .....	36
3.2.1	<i>Abkürzungen und Definitionen der Messgrößen (Testdatensatz) .....</i>	37
3.2.2	<i>Abkürzungen und Definitionen der Messgrößen (eigentlicher Datensatz)..</i>	38

3.3	DATENAUSWERTUNG .....	40
3.3.1	<i>Testdaten</i> .....	40
3.3.2	<i>Eigentliche Untersuchungsdaten</i> .....	41
<b>4</b>	<b>ERGEBNISSE UND DISKUSSION</b> .....	<b>45</b>
4.1	RESULTATE DER EINZELNEN ANALYSEN .....	45
4.1.1	<i>Testdaten</i> .....	45
4.1.2	<i>Krallenaffen</i> .....	48
4.1.3	<i>Sakiaffen</i> .....	57
4.1.4	<i>Greifschwanzaffen</i> .....	62
4.1.5	<i>Höhere phylogenetische Beziehungen der Neuweltaffen</i> .....	67
4.2	FAKTOREIGENWERTE UND DIE KOMPLEXITÄT DER GEWONNENEN MERKMALE.	79
4.3	TAXONOMISCHE TRENNSCHÄRFE DER Q-FAKTOREN .....	80
4.4	FAKTORROTATION UND MERKMALSINKONGRUENZEN .....	82
<b>5</b>	<b>SCHLUSSFOLGERUNG</b> .....	<b>84</b>
<b>6</b>	<b>AUSBLICK</b> .....	<b>87</b>
6.1	MULTIPLE IMPUTATION.....	87
6.2	Q-FAKTORENANALYSE.....	87
	<b>ZUSAMMENFASSUNG</b> .....	<b>92</b>
	<b>SUMMARY</b> .....	<b>93</b>
	<b>ANHANG A1 – MATERIALLISTE (TESTDATENSATZ)</b> .....	<b>95</b>
	<b>ANHANG A2 – MATERIALLISTE (EIGENTLICHER DATENSATZ)</b> .....	<b>96</b>
	<b>LITERATUR</b> .....	<b>104</b>
	<b>DANKSAGUNGEN</b> .....	<b>110</b>

# 1 Einleitung

Die phylogenetische Systematik der Neuweltaffen (Platyrrhini) hält zahlreiche offene Fragen bereit, denen die vorliegende Studie durch multivariat-statistische Ansätze mit morphologischen Daten nachgeht. Die statistischen Verfahren (Kap. 3) wurden bisher nicht in der Morphologie zur Anwendung gebracht und sollen auf ihre Eignung für phylogenetische Untersuchungen geprüft werden. Ziel ist es, mithilfe dieses neuen Ansatzes komplexe Merkmale ausfindig zu machen. Insbesondere im Zusammenhang mit dem Parsimonieansatz, auf den die Morphologie zwingend angewiesen ist, werden durch die Verwendung komplexerer Merkmale zuverlässigere Ergebnisse erwartet (siehe Kap. 1.3).

**Tabelle 1.1.** Auflistung der wichtigsten abgeleiteten morphologischen Merkmalszustände bei Vertretern der Neuweltaffen. Nicht aufgeführt sind Veränderungen der Vorderextremitäten bei *Brachyteles* und *Ateles*, da es ungeklärt ist, ob diese auf ein- oder zweimalige Evolution zurückzuführen sind. Hinsichtlich der Zwillingsgeburten gibt es vereinzelte Vermutungen, dass *Callimico* sekundär wieder zu Einlingsgeburten zurückgekehrt sei (siehe Kap. 1.1.1). Für die Gesamtheit der Neuweltaffen sind keine morphologischen Autapomorphien bekannt.

<i>Callimico</i>	-		Krallenförmige Nägel an allen Fingern und den Zehen II bis V; Abduzierbarkeit der Daumen sekundär reduziert
<i>Leontopithecus</i>	Verlängerte Extremitäten; vergrößerte Sphenoidalhöhlen	Vollständiges Fehlen der dritten Molaren; Zwillingsgeburten	
<i>Saguinus</i>	-		
<i>Callithrix</i>	Marmosettengebiss		
<i>Cebus</i>	Greifschwanz (unabhängig von dem der Greifschwanzaffen entwickelt)		
<i>Saimiri</i>	Perforiertes Interorbitalseptum		
<i>Aotes</i>	Vergrößerte Augen / Orbitae		
<i>Callicebus</i>	-		
<i>Pithecia</i>	Verbreiterte Nasenbeine; verschmälerter Hirnschädel	-	„Pinzettengebiss“ mit langen, schmalen, prokumbenten Inzisiven
<i>Chiropotes</i>			
<i>Cacajao</i>	Stark verkürzter Schwanz; Anzahl der Sakralwirbel reduziert		
<i>Alouatta</i>	Kehlkopf und Zungenbein stark vergrößert; verkleinertes Gehirn; vergrößerte Mandibula; Schnauzenbildung	-	Langer, kräftiger Greifschwanz mit nackter, hautleistenbewehrter Tastfläche am ventralen Schwanzende
<i>Lagothrix</i>			
<i>Brachyteles</i>			
<i>Ateles</i>	Graziler Körperbau		

## 1.1 Aktueller Stand der Neuweltaffensystematik

Wie sich in den nachfolgenden Darstellungen zeigen wird, ist im Bereich der Systematik der Neuweltaffen noch vieles ungeklärt. Unterschiedliche Analysen, sowohl in der Morphologie als auch in der Molekularbiologie, stehen häufig zueinander im Widerspruch. So gelangen beispielsweise ROSENBERGER (1979) und KAY (1990) zu recht unterschiedlichen Stammbäumen (siehe Kap. 1.1.5), obwohl beide die Morphologie der Zähne als Merkmalsgrundlage verwenden (siehe hierzu auch ROSENBERGER, 2002). Innerhalb der Neuweltaffen treten jedoch einige monophyletische Gruppierungen mit hohem Konsens immer wieder in den Analysen zutage (siehe Kap. 1.1.5): Die Krallenaffen, die Sakiaffen und die Greifschwanzaffen. Ferner werden häufig Kapuziner- und Totenkopffaffen als nahe verwandt angesehen. Eine nähere Verwandtschaft zwischen Nacht- und Springaffen ist dagegen eher umstritten (siehe Kap. 1.1.4). Eine Auflistung wichtiger abgeleiteter Merkmale der verschiedenen Taxa ist in Tab. 1.1 gegeben.

### 1.1.1 Krallenaffen

Die Gruppe der Krallenaffen (Abb. 1.1) wurde wissenschaftlich lange Zeit Callitrichidae genannt. In den vergangenen Jahrzehnten, insbesondere durch den Einfluss von ROSENBERGER (1979, 1981) gewann der Name Callitrichinae an Beliebtheit. Dies ist darauf zurückzuführen, dass man das Taxon von der Kategorie einer „Familie“ in die einer „Unterfamilie“ befördert hat. Diese Kategorien, die auf ca. 250 Jahre alte Ideen von CARL VON LINNÉ zurückgehen, sind jedoch recht willkürliche Konstrukte, denen man kaum naturwissenschaftliche Bedeutung beimessen kann. Dass Rosenberger (1979, 1981) die Krallenaffen als Unterfamilie einstuft, ist im wesentlichen darauf zurückzuführen, dass er diese zusammen mit *Cebus* und *Saimiri* als Cebidae, also auf der kategorialen Ebene einer Familie vereint. Als Konsequenz musste er den Rang der Krallenaffen entsprechend herunterstufen. Aus der Perspektive der phylogenetischen Systematik (Kap. 1.2) ist diese Namensänderung jedoch belanglos, da sie nichts über die phylogenetischen Beziehungen aussagt. GROVES (2001) fordert ferner für die Krallenaffen den Namen Hapalinae, der sich jedoch bisher nicht durchgesetzt hat.

Die krallenförmigen Nägel an allen Fingern sowie an den Zehen II bis V sind eine abgeleitete Besonderheit dieser Gruppe, nur bei der ersten Zehe ist ein für Affen ursprünglicher Plattnagel erhalten. Die Abduzierbarkeit der Daumen ist sekundär



**Abb. 1.1.** Drei Vertreter der Krallenaffen. Links: *Callimico goeldii*, eine morphologisch sehr ursprüngliche Art, Zoo Frankfurt. Rechts oben: *Saguinus imperator* mit dem für diese Art charakteristischen Schnurrbart, Zoo Frankfurt. Rechts unten: *Callithrix pygmaea*, eine zwergwüchsige Marmosettenart, die zur Zeit von den meisten Autoren als eigene Gattung namens *Cebuella* eingestuft wird, Saint Louis Zoo. Soweit nicht anders vermerkt, stammen die Abbildungen vom Autor.

eingeschränkt, und die Körpergröße reduziert. Ferner sind die dritten Molaren stark reduziert. Bei *Callimico* sind sie sehr klein, bei allen übrigen Taxa gar nicht mehr vorhanden.

Morphologisch weist insbesondere *Callimico* (Springtamarin, Abb. 1.1 links), ursprüngliche Merkmale auf. Bei allen übrigen Formen fehlen die dritten Molaren vollständig, und außerdem gebären sie meistens Zwillinge. Daher wird *Callimico* bei morphologischen Studien meistens als Schwestergruppe aller übrigen Krallenaffen eingestuft. Molekulare Untersuchungen widersprechen in der Regel diesem Standpunkt (z.B. BAROSSO, 1995; SCHNEIDER et al., 1996; HOROVITZ et al., 1998; GOODMAN et al., 1998), denn dort tritt *Callimico* als Schwestergruppe von *Callithrix* in Erscheinung. Unterschiedliche Ergebnisse liegen bei molekularbiologischen Analysen jedoch hinsichtlich der Schwestergruppe von *Callimico+Callithrix* vor: Bei HOROVITZ (1998) ist es *Saguinus*, bei BAROSSO (1995) und

SCHNEIDER et al. (1996) *Leontopithecus* und bei GOODMAN et al. (1998) *Saguinus* und *Leontopithecus* gemeinsam. Angeregt durch Ergebnisse einer mt-DNA-Studie (PASTORINI et al., 1998) versuchen MARTIN et al. (2000) morphologische Befunde dafür zu finden, dass die Einlingsgeburten bei *Callimico* eine sekundäre Entwicklung seien, um die Morphologie sozusagen auf den Kurs der Molekularbiologie zu bringen. Ähnlich gehen auch AH-KING & TULLBERG (2000) vor, welche die Stammbaumrekonstruktionen von HOROVITZ et al. (1998) zugrundelegen. Anscheinend spielt bei den genannten Autoren ein größeres Vertrauen in die Molekularbiologie eine gewisse Rolle. Stattdessen wäre es jedoch ein vielversprechender Ansatz, morphologische und molekulare Untersuchungen unabhängig voneinander durchzuführen und anschließend miteinander zu vergleichen.

Bei allen übrigen Krallenaffen unterscheidet man traditionell zwischen Tamarinen und Marmosetten. Letztere weisen im Unterkiefer eine besondere Morphologie der vorderen Zähne auf: Schneide- und Eckzähne sind dünn, lang und nach oben gekrümmt. Dies stellt ohne Zweifel eine Apomorphie dar, welche die Marmosetten als monophyletische Gruppe kennzeichnet. Die „Tamarine“ (Abb. 1.1 rechts oben) dagegen weisen ein ursprüngliches Gebiss auf, so dass man daraus nicht schließen kann, dass sie näher miteinander verwandt seien. Die einzige Form, die sich hier durch einige abgeleitete Merkmale hervorhebt, ist *Leontopithecus* (Löwenaffen). Die Extremitäten sind verlängert, der Schädel ist höher und schmaler und die Sphenoidalhöhlen sind vergrößert. Alle übrigen Formen wurden von HERSHKOVITZ (1949) provisorisch zur Gattung *Saguinus* vereint, die bis heute in den Systemen erhalten geblieben ist. Obwohl es keine klaren abgeleiteten Merkmale zur Rechtfertigung dieser Gruppierung gibt, wurde sie in nachfolgenden Arbeiten nicht mehr als Taxon in Frage gestellt. Allerdings gibt es gegenwärtig auch keinerlei Befunde, die zu ihr im Widerspruch stehen.

Innerhalb der Marmosetten ist es seit längerem, besonders durch den Einfluss von HERSHKOVITZ (1977), üblich, den Zwergseidenaffen aufgrund seiner geringen Größe als eigene Gattung *Cebuella* zu klassifizieren, während alle anderen Marmosetten zur Gattung *Callithrix* gezählt werden. Jedoch gab es auch schon seit ROSENBERGER (1984) Bedenken an dieser Aufteilung, da die als *Callithrix* bezeichnete Restgruppe höchstwahrscheinlich nicht monophyletisch ist. Rosenberger schlug daher vor, alle Marmosetten als *Callithrix* zu klassifizieren. Ganz im Gegensatz dazu gingen RYLANDS et al. (2000) dazu über, die Marmosetten weiter zu zersplittern, in dem sie *Callithrix* nach der geografischen Verbreitung



**Abb. 1.2.** *Pithecia pithecia*, Zoo Frankfurt. Das abgebildete Tier ist männlich. Bei weiblichen Tieren dieser Gattung ist die Bestimmung der taxonomischen Zugehörigkeit wesentlich schwieriger als bei männlichen

in *Callithrix* und *Mico* spalteten. GROVES (2001) folgt zwar diesem Vorschlag nicht, nimmt allerdings die entsprechende Unterteilung in *Callithrix*, *Mico* und *Cebuella* auf der kategorialen Stufe der „Untergattung“ vor. Die Unterscheidung von mehreren Gattungen innerhalb der Marmosetten dürfte jedoch spätestens nach dem Auftreten von Hybriden zwischen dem Zwergseidenaffen (*Cebuella* bzw. *Callithrix pygmaea*, Abb. 1.1 rechts unten) und dem Weißbüschelaffen (*Callithrix jacchus*) als zweifelhaft gelten (ANZENBERGER et al., 2001). In der vorliegenden Studie werden daher alle Marmosetten als *Callithrix* bezeichnet.

### **1.1.2 Sakiaffen**

Die Gattungen *Pithecia* (Sakis, Abb. 1.2), *Chiropotes* (Bartsakis) und *Cacajao* (Uakaries) sind aus morphologischer Sicht besonders wegen ihrer abgeleiteten Morphologie der

Vorderzähne als monophyletische Gruppe namens Pitheciinae ausgewiesen. Dieser Name wird hier wegen seiner allgemeinen Gebräuchlichkeit verwendet, ohne der Kategorie Unterfamilie, welche durch das Suffix „-inae“ signalisiert wird, eine phylogenetische Bedeutung beizumessen. Die Schneidezähne dieser Taxa weisen eine starke Schrägstellung nach vorne auf und sind im Unterkiefer verschmälert und verlängert. REMANE (1960) bezeichnet diesen Zustand als Pinzettengebiss. Außerdem sind die Eckzähne stark vergrößert und durch ein großes Diastema von den Schneidezähnen getrennt. Innerhalb der Pitheciinae sehen Systematiker allgemein *Chiropotes* und *Cacajao* als Schwestergruppen an. Aus morphologischer Sicht sind die Ähnlichkeiten zwischen diesen beiden Taxa allerdings plesiomorph (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999). Immerhin führen umfangreiche Untersuchungen mit vorwiegend molekularen Daten aber stets zu einer Gruppierung dieser beiden Taxa (z. B. SCHNEIDER et al., 1996; GOODMAN et al., 1998).

*Pithecia* weist als Apomorphien eine Verschmälerung des Hirnschädels und eine Verbreiterung der Nasenbeine auf (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999). Bereits HERSHKOVITZ (1987) hat diese Unterschiede beschrieben, jedoch ohne zu bemerken, dass hier bei *Pithecia* abgeleitete Merkmale vorliegen. Stattdessen hält er *Pithecia* für einen relativ ursprünglichen Vertreter der Pitheciinae. Bei *Cacajao* sind vor allem die starke Verkürzung des Schwanzes sowie die Tendenz zur Verminderung der Anzahl der Kreuzwirbel als abgeleitet anzusehen. Für *Chiropotes* sind dagegen bisher keine klaren abgeleiteten Merkmale beschrieben.

### **1.1.3 Greifschwanzaffen**

Hierbei handelt es sich um eine Gruppe von Neuweltaffen-Taxa, die inzwischen nahezu einstimmig als monophyletisch angesehen wird, da es weder mit morphologischen, noch mit molekularen Daten abweichende Befunde gibt. Hervorstechendes morphologisches Merkmal dieser Taxa ist der lange, muskulöse Greifschwanz mit einer nackten, mit Hautleisten bewehrten Tastfläche auf der Unterseite des distalen Schwanzendes. Die Anzahl der Schwanzwirbel ist stark erhöht und die Wirbelkanäle vergrößert (ANKEL, 1962). Eine gewisse Greiffähigkeit des Schwanzes findet sich allerdings auch bei Kapuzineraffen (*Cebus*, siehe Kap. 1.1.4), jedoch herrscht inzwischen weitgehend Einigkeit, dass es sich hier um eine eigenständige, unabhängige Entwicklung handelt, da *Cebus* nach fast allen Untersuchungen (Ausnahme: Eine chromosomale Studie von DUTRILLAUX et al., 1986) näher mit *Saimiri* verwandt ist, dessen Schwanz nicht auf Greifen spezialisiert ist.



**Abb. 1.3.** Zwei Vertreter der Greifschwanzaffen. Links: *Alouatta seniculus*, dessen stark vergrößerter Kehlkopf für die nötige Lautstärke bei der Kommunikation sorgt, Zoo Frankfurt. Rechts: *Ateles geoffroyi*, dessen lange Extremitäten als eine Anpassung an suspensorische Lokomotion zu verstehen sind, Saint Louis Zoo

Die Brüllaffen (*Alouatta*, Abb. 1.3 links) unterscheiden sich deutlich in zahlreichen Merkmalen, besonders im Bereich des Halses und Kopfes, von den übrigen Greifschwanzaffen. Diese einzigartige Morphologie steht offenbar in Zusammenhang mit einer enormen Vergrößerung des Kehlkopfes und des Zungenbeins – an sich schon eine bemerkenswerte Apomorphie, die aber darüber hinaus ihren Platz beansprucht und somit zahlreiche Umkonstruktionen am Schädel nach sich zieht.

Dementsprechend werden die Brüllaffen allen übrigen, zumeist als Atelinae (manchmal auch als Atelini) bezeichneten Greifschwanzaffen gegenübergestellt. Die Atelinen treten bei den meisten Studien als monophyletische Gruppe zutage (siehe z.B. ROSENBERGER, 1981; FORD, 1986, HARTWIG, 1990, SCHNEIDER et al., 1996, GOODMAN et al., 1998). Eigene Untersuchungen (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999) zeigten jedoch, dass es schwierig ist, auffällige Synapomorphien für diese Gruppe zu finden.



**Abb. 1.4.** Links: *Cebus apella*, Zoo Berlin. Rechts: *Saimiri boliviensis*, Lincoln Park Zoo, Chicago. Eine nähere Verwandtschaft zwischen *Cebus* und *Saimiri* wird von vielen Systematikern vermutet, lässt sich jedoch bisher nicht befriedigend belegen.

Innerhalb der Atelinae sind die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Gattungen *Brachyteles* (Spinnenaffe, Muriqui), *Lagothrix* (Wollaffe) und *Ateles* (Klammeraffe, Abb. 1.3 rechts) weitgehend ungeklärt, zumal Untersuchungen hierzu immer wieder zu widersprüchlichen Ergebnissen führen (vgl. z.B. DUTRILLAUX et al., 1986; SAMPAIO et al., 1997; GOODMAN et al. 1998; WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999; GROVES, 2001). Eine ausführliche Darstellung der unterschiedlichen Verwandtschaftshypothesen innerhalb der Atelinae findet sich bei COLLINS (2004). Aufgrund morphologischer Befunde an Schädeln schlägt GROVES (2001) vor, die peruanischen Gelbschwanzwollaffen in eine eigene Gattung *Oreonax* zu stellen, da sie näher mit *Ateles* verwandt seien als mit den übrigen Wollaffen (*Lagothrix*). Schon vor der Veröffentlichung von GROVES' Ergebnissen folgten RYLANDS et al. (2000) diesem Vorschlag und klassifizierten diese seltene peruanische Spezies als *Oreonax flavicauda*.



**Abb. 1.5.** Links: *Callicebus donacophilus*, ein Vertreter der Springaffen, Lincoln Park Zoo, Chicago. Oben: *Aotes* sp., das einzige nachtaktive Taxon der Affen, Zoo Frankfurt. Diese beiden Taxa wurden in früheren Systemen oft eng zusammengestellt, stimmen aber offenbar nur in ursprünglichen Merkmalen miteinander überein, so dass sich eine nähere Verwandtschaft nicht klar belegen lässt.

#### 1.1.4 Weitere Taxa

Die Gattungen *Cebus* (Kapuzineraffen, Abb. 1.4 links) und *Saimiri* (Totenkopfaffen, Abb. 1.4 rechts) stehen in den meisten Stammbaumrekonstruktionen nahe beieinander. Oft wird *Saimiri* als eine zwergwüchsige Abwandlung von *Cebus* angesehen. Ob die beiden Taxa jedoch zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, lässt sich bisher nicht klar belegen (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999). Beide Taxa sind jedoch durch eigene Apomorphien ausgezeichnet: Bei *Saimiri* ist hier vor allem die perforierte Interorbitalwand (Interorbitalfenster) zu nennen, bei *Cebus* der Greifschwanz, welcher als eigenständige Entwicklung anzusehen ist, die unabhängig von der der Greifschwanzaffen erfolgte.

Mit zahlreichen ursprünglichen Neuweltaffenmerkmalen ist die Gattung *Callicebus* (Springaffen, Titis, Abb. 1.5 links) ausgezeichnet. Rosenberger (1979, 1981) bemerkte Ähnlichkeiten dieses Taxons zu den Pitheciinae in der Morphologie der unteren

Schneidezähne. Diese Übereinstimmungen wurden von WIESEMÜLLER et al. (1999) zwar bestätigt, jedoch ist der Unterschied gegenüber anderen Taxa eher unscharf, so dass es sich um ein unzuverlässiges Merkmal handelt. Die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen *Callicebus* und den Pitheciinen wird durch mehrere Studien gestützt (z.B. HOROVITZ et al., 1998; GOODMAN et al., 1998, DORNUM & RUVOLO, 1999). In anderen Arbeiten (FORD, 1986; PURVIS, 1995; WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999) treten die Pitheciinae dagegen als Schwestergruppe der Greifschwanzaffen in Erscheinung.

Als einziges nachtaktives Taxon der Affen ist *Aotes* (Nachtaffen, Abb. 1.5 rechts) besonders durch ein abgeleitetes Merkmal, nämlich die Vergrößerung der Augen und Orbitae, gekennzeichnet. In den meisten jüngeren Arbeiten wird der Name *Aotus* ILLIGER, 1811 verwendet, in der vorliegenden Arbeit dagegen dem Namen der Erstbeschreibung, *Aotes* HUMBOLDT, 1811, der Vorrang gegeben. Während man in der klassischen Systematik oft Ähnlichkeiten zwischen *Callicebus* und *Aotes* bemerkte (z.B. POCOCK, 1920), liegen im Sinne der phylogenetischen Systematik keine klaren Befunde vor, die für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Formen sprechen.

### **1.1.5 Höhere phylogenetische Beziehungen der Neuweltaffen**

Hinsichtlich der phylogenetischen Beziehungen der oben genannten Taxa zueinander liegen recht unterschiedliche Ergebnisse vor. In Abb. 1.6 sind verschiedene Befunde zur Phylogenese der Neuweltaffen grafisch einander gegenübergestellt. Morphologische Arbeiten zum Thema, gehen auf ROSENBERGER (1979), FORD (1980) und KAY (1990) zurück. Die zahlreichen Unterschiede zwischen den Ergebnissen dieser drei Arbeiten fallen beim Vergleich der Abbildungen 1.6 a bis c ins Auge. So ist etwa bei ROSENBERGER (1979) *Cebus* zusammen mit *Saimiri* in verwandtschaftliche Nähe der Krallenaffen gerückt, bei FORD (1990) dagegen tritt *Cebus* als Schwestergruppe aller übrigen Neuweltaffen in Erscheinung, bei KAY (1990) jedoch als Schwestergruppe aller übrigen Neuweltaffen mit Ausnahme von *Callicebus*, welcher bei ihm ganz an der Basis des Stammbaums abzweigt. *Callicebus* wiederum ist bei FORD als Schwestergruppe von *Aotes*, bei ROSENBERGER als Schwestergruppe der Pitheciinae wiederzufinden. Auch Rosenberger hat allerdings später *Callicebus* in die Nähe von *Aotes* gerückt (siehe z.B. ROSENBERGER, 2002). Dies ist zugleich die einzige Änderung, die Rosenberger seit 1979 an seinen Verwandtschaftshypothesen vorgenommen hat. Ebenso sind auch *Saimiri*, *Aotes*, die Krallen-, Saki- und

Greifschwanzaffen an völlig unterschiedlichen Stellen in den einzelnen Stammbäumen wiederzufinden (siehe Abb. 1.6). Sowohl ROSENBERGER als auch KAY haben für ihre Untersuchungen Zahnmerkmale herangezogen. Dennoch sind ihre Ergebnisse kaum zu Deckung zu bringen. In einer eigenen Studie (WIESEMÜLLER UND ROTHE, 1999) wurde verstärkt darauf Wert gelegt, Merkmale zu finden, bei denen scharfe Unterschiede zwischen verschiedenen taxonomischen Gruppen auftreten, zu finden und nur solche Merkmale für die Stammbaumrekonstruktion zu verwenden. Auch hier ergab sich ein Stammbaum (Abb. 1.6 a), der von den vorausgegangenen deutlich verschieden ist, wobei besonders zu bemerken ist, dass in dieser Studie die Neuweltaffen als paraphyletische Gruppe (siehe Kap. 1.2) erscheinen. Allen diesen morphologischen Arbeiten ist gemeinsam, dass sie sich überwiegend mit sehr einfachen Proportionsunterschieden befassen – Strukturen werden als kleiner oder größer, dicker oder dünner usw. erfasst. Bei solchen Merkmalen, die wenig Komplexität aufweisen, ist mit einem besonders hohen Aufkommen von Homoplasien zu rechnen, was die Stammbaumrekonstruktion erschwert und eine plausible Erklärung für die unterschiedlichen Ergebnisse sein dürfte (siehe hierzu Kap. 1).

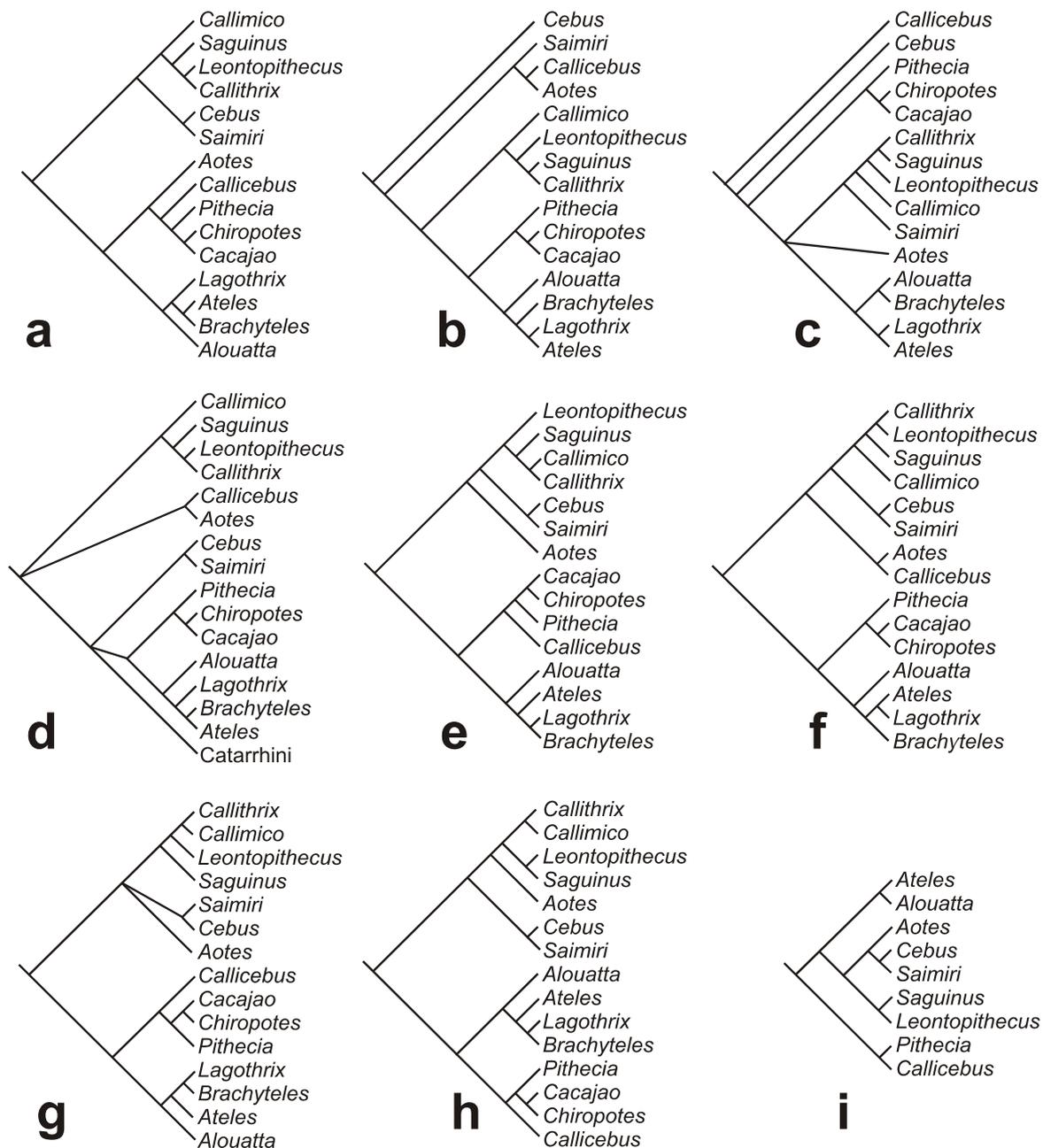
Bei der überwiegenden Mehrheit der molekularbiologischen Arbeiten zum Thema (z.B. SCHNEIDER et al. 1996; GOODMAN et al., 1998; CANAVEZ et al., 1999; STEIPER & RUVOLO, 2003) wird jede einzelne Position einer DNA-Sequenz als Merkmal operationalisiert. Diese Merkmale werden als unabhängig betrachtet und analysiert, wobei stets das Parsimonieverfahren, manchmal (z.B. STEIPER & RUVOLO, 2003) auch das Maximum-Likelihood-Verfahren zum Einsatz kommt (siehe hierzu Kap. 1.3). Auch hier ist die Komplexität der Merkmale also nicht groß. Die Widersprüche sind bei den genannten molekularen Arbeiten weniger gravierend als bei den weiter oben erwähnten morphologischen Studien, die jedoch größtenteils auch erheblich älter sind. Aber auch hier gibt es Inkongruenzen (Abb. 1.6 g bis i). Bei SCHNEIDER et al. (1996) und GOODMAN et al. (1998), die zum Teil ähnliche Sequenzen ( $\epsilon$ -Globin) untersucht haben, ist das Aufspaltungsmuster der Stammbäume weitgehend in Deckung zu bringen. Es treten aber hinsichtlich der phylogenetischen Beziehungen der nahe verwandten Vertreter der Krallenaffen deutliche Unterschiede auf, was die phylogenetische Stellung von *Leontopithecus* betrifft. Die Beziehungen zwischen den Krallenaffen, *Aotes* und *Cebus+Saimiri* sehen bei den Resultaten von STEIPER & RUVOLO, die Sequenzen für Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase untersucht haben, deutlich anders aus als bei GOODMAN et al.

(1998), welche  $\epsilon$ -Globin-Sequenzen analysierten. STEIPER & RUVOLO (2003) kommen zu dem Schluss, dass Schwierigkeiten, die höheren phylogenetischen Beziehungen der Neuweltaffen zu rekonstruieren, auf schneller Evolution und Radiation beruhen, wodurch Homoplasien in großer Zahl auftreten. Sie empfehlen in diesem Zusammenhang die Suche nach Sequenzen, die weniger schnell evolvieren. SCHNEIDER et al. (2001) sehen insbesondere offene Fragen hinsichtlich der Beziehungen zwischen *Aotes*, *Cebus*, *Saimiri* und den Krallenaffen sowie der basalen Aufspaltung an der Wurzel des platyrrhinen Stammbaums.

So tritt etwa, wie schon in Kap. 1.1.4 angedeutet wurde, *Callicebus* häufig als Schwestergruppe der Pitheciinae in Erscheinung, gelegentlich aber auch als Schwestergruppe von *Aotes* (z.B. PURVIS, 1995), während die Pitheciinae auch mit den Greifschwanzaffen gruppiert sein können. *Aotes* dagegen wird auch vielmals mit *Cebus*, *Saimiri* und den Krallenaffen in Verbindung gebracht (z.B. SCHNEIDER et al., 1996, DORNUM & RUVOLO, 1999; SINGER et al., 2003). Aber auch *Cebus* und *Saimiri* treten in rekonstruierten Stammbäumen nicht immer in der Nähe der Krallenaffen auf (z.B. FORD, 1986; WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999).

Diese Unklarheiten spiegeln sich in systematischen Darstellungen wie denen von RYLANDS et al. (2000) und GROVES (2001) in einer sehr geringen hierarchischen Aufgliederung der Taxa wider, bei der oft zahlreiche taxonomische Gruppen mit gleichem kategorialen Rang aufgelistet sind.

Die Monophylie der Neuweltaffen geht aus der überwiegenden Mehrheit der Stammbaumrekonstruktionen hervor. Allerdings beruht dies häufig darauf, dass die Neuweltaffen als Innengruppe operationalisiert wurden, was deren Monophylie *a priori* zur Vorannahme hat. Wenngleich umfangreiche molekulare Untersuchungen, wie etwa die von GOODMAN et al. (1998) und ganz besonders die von SINGER et al. (2003) die Monophylie der Platyrrhini stützen, lassen sich in der Morphologie keine überzeugenden Synapomorphien nennen. In einer eigenen morphologischen Studie traten die Platyrrhini als paraphyletische Gruppe in Erscheinung (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999).



**Abb. 1.6.** Gegenüberstellung der Ergebnisse verschiedener Studien zur Phylogese der Neuweltaffen. Grafiken wurden modifiziert (grafisches Layout angepasst, Einschluss von *Cebuella* im Taxon *Callithrix*, Verwendung des Namens *Aotes* statt *Aotus*, Beschränkung auf die Darstellung von Vertretern der Neuweltaffen). **a.** ROSENBERGER (1979), Zahnmorphologie; **b.** FORD (1980), postkraniale Skelettmerkmale; **c.** KAY (1990), Zahnmorphologie; **d.** WIESEMÜLLER & ROTHE (1999), kraniale, postkraniale und eidonomische Merkmale; **e.** HOROVITZ et al. (1998), verschiedene mitochondriale und nukleare DNA-Sequenzen sowie morphologische Merkmale; **f.** PURVIS (1995), „supertree“, welcher aus den Ergebnissen von über hundert vorausgegangen Studien zur Phylogese der Primaten errechnet wurde; **g.** SCHNEIDER et al. (1996), IRBP Intron 1 und ε-Globin; **h.** GOODMAN et al. (1998), ε-Globin; **i.** STEIPER & RUVOLO (2003), Glukose-6-Phosphat-Dehydrogenase, Ergebnisse der Parsimonieanalyse.

### **1.1.6 Mögliche Gründe für die widersprüchlichen Befunde**

Die Unterschiede zwischen Befunden der Morphologie und der Molekularbiologie, wie sie z.B. im Hinblick auf die phylogenetische Stellung von *Callimico* vorliegen (Kap. 1.1.1), sollten nicht dazu verleiten, eine der beiden Disziplinen als geeigneter anzusehen als die andere, um sich für ein bestimmtes System zu entscheiden. Der essentielle Unterschied zwischen den zwei Fachrichtungen besteht darin, dass sich die Molekularbiologie (meistens) mit dem Genotyp, die Morphologie dagegen mit dem Phänotyp befasst (WIESEMÜLLER et al., 2003). Versteht man Evolution als ein verzahntes Zusammenspiel von Mutation und Selektion, so ist der Genotyp der Angriffspunkt der Mutation, während der Phänotyp der Selektion unterliegt. Der Vorteil der Molekularbiologie besteht also darin, dass die untersuchten Merkmale stets erblich sind, während in der Morphologie der adaptive Aspekt berücksichtigt werden kann, was ebenfalls Vorteile bietet, wenn es z.B. um Homoplasien geht. Die Evolution der Arten ist sowohl an die Abstammung mit Vererbung von Genen, als auch an die Veränderung durch Selektion phänotypischer Merkmale gebunden (siehe z.B. KLUGE, 1999) Daher sind sowohl molekulare, als auch morphologische Analysen von großer Bedeutung für die Rekonstruktion der Phylogenese. Widersprüche zwischen morphologischen und molekularen Befunden werden wahrscheinlich auch überbewertet, denn tatsächlich liegen auch innerhalb derselben Disziplin genügend widersprüchliche Befunde vor.

Zum Teil beruhen unterschiedliche Befunde auch darauf, dass unterschiedliche Ansätze der Systematisierung vorliegen. In der Morphologie zeigen sich manche Autoren von der Schule der evolutionären Systematik beeinflusst (siehe z.B. MAYR, 1975), bei der nicht nur abgeleitete, sondern auch ursprüngliche Merkmalsübereinstimmungen zur Begründung von Taxa herangezogen werden. Im Bereich der Neuweltaffensystematik ist dieser Ansatz z.B. bei ROSENBERGER (1981) zu beobachten.

Ein wesentlicher Grund für das Vorliegen widersprüchlicher Ergebnisse dürfte aber darin bestehen, dass in vielen Studien Merkmale von geringer Komplexität untersucht werden (WIESEMÜLLER et al., 2003: 73ff; Kap. 1.3 der vorliegenden Studie). So gilt in den meisten molekularen Untersuchungen jede Position einer DNA-Sequenz als Merkmal. Bei Merkmalen von derart geringer Komplexität kann es jedoch sehr leicht zu Veränderungen durch Mutation kommen, so dass das Abbild der Stammesgeschichte schnell verwischt werden kann. Deshalb

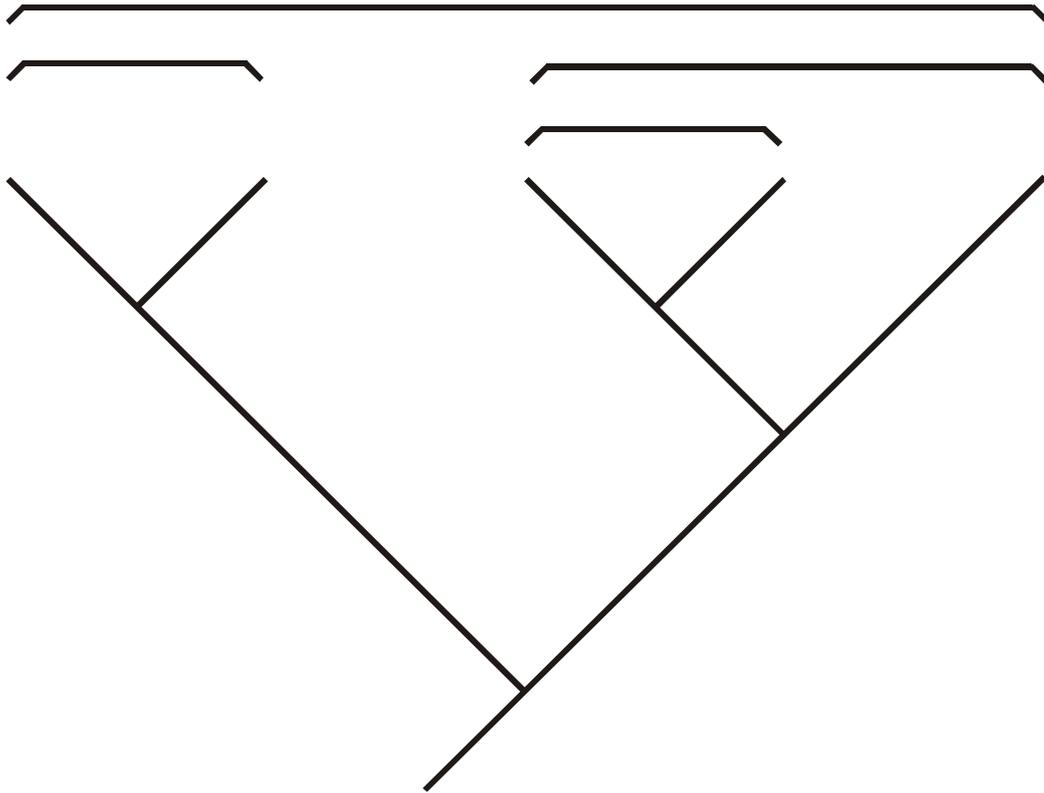
gibt es in der Molekularbiologie in jüngerer Zeit auch Bestrebungen, komplexere Merkmale zu finden. Sogenannte LINEs und SINEs, längere DNA-Sequenzen, die an einer ganz bestimmten Stelle eines Genoms inseriert sind, erscheinen in dieser Hinsicht als wertvoll (COOK & TRISTEM, 1997; SHEDLOCK & OKADA, 2000). SINEs haben z.B. für die phylogenetischen Beziehungen von Salmoniden (MURATA et al., 1993) sowie von Walen und Huftieren (NIKAIDO et al., 1999) ausgezeichnete Ergebnisse geliefert.

Dieser Aspekt der Komplexität von Merkmalen ist in gleicher Weise für die Morphologie von Bedeutung. Auch hier wird in Untersuchungen häufig mit einfachen und oft vagen Unterschieden in der Form und Größe morphologischer Strukturen argumentiert. Es erscheint daher vielversprechend, auch hier nach umfangreichen Merkmalskomplexen zu suchen, die Taxa scharf voneinander trennen und evolutiv nicht so leicht veränderlich sind. Organe mit sehr komplexer Struktur wie z.B. die Flügel innerhalb der Insekten oder der Schädel innerhalb der Vertebraten erscheinen so einzigartig, dass die Annahme ihrer mehrmaligen unabhängigen Evolution schwer zu begründen wäre. Eine solche unabhängige Entstehung ist zwar auch bei sehr komplexen Organen grundsätzlich möglich, wie z.B. die Malpighi'schen Schläuche belegen, welche sowohl innerhalb der Arachniden, als auch innerhalb der Tracheaten evolviert wurden (siehe z.B. AX, 1984: 171f). Die Wahrscheinlichkeit für mehrfache unabhängige Evolution dürfte jedoch bei komplexeren Merkmalen geringer sein, so dass eine Beschränkung auf solche Merkmale in Verbindung mit dem Parsimonieansatz zuverlässigere Ergebnisse liefern sollte.

## 1.2 Phylogenetische Systematik

Die Theorie der phylogenetischen Systematik wurde in ihren Grundzügen von HENNIG (1950, 1982) vorgestellt. Neuere ausführliche Darstellungen bieten z.B. AX (1984, 1988), SUDHAUS & REHFELD (1992), WÄGELE (2000) und WIESEMÜLLER et al. (2003). Ziel der phylogenetischen Systematik ist die Ergründung und Darstellung eines Systems der Organismen, welches deren historische Entstehung widerspiegelt.

Die elementare Einheit des Systems ist dabei die *Art* (Spezies), welche man sich nach dem *biologischen Artkonzept* (MAYR, 1942) als eine Gruppe von Individuen vorzustellen hat, die hinsichtlich ihrer Fortpflanzung von anderen solchen Gruppen isoliert ist. Arten sind darüber hinaus auch zeitlich gegeneinander abgrenzbar: Durch das Zustandekommen neuer biologischer Fortpflanzungsbarrieren kommt es zur Aufspaltung einer *Stammart* in zwei



**Abb. 1.7.** Die hierarchische Gruppierung von Arten und Artengruppen folgt in der phylogenetischen Systematik strikt einer hypothetischen Abfolge von Artspaltungen. Fasst man die obige Baumstruktur als eine solche Abfolge auf, so geben die darüber abgebildeten Klammern an, in welcher Reihenfolge sie zu höheren Einheiten zusammenzufassen sind.

*Tochterarten.* Das Fortbestehen der Stammart in einer ihrer Tochterarten ist dabei aus formalen Gründen auszuschließen. Vielmehr führt eine Artspaltung stets zum Erlöschen der Stammart und der Entstehung zweier Tochterarten, von denen eine theoretisch der Stammart völlig gleichen kann. Eine simultane Aufspaltung in mehr als zwei Tochterarten ist theoretisch zwar möglich, in der Praxis wird jedoch aus heuristischen Gründen stets von einer dichotomen Spaltung ausgegangen (HENNIG 1982, 1984). Eine ausführliche Auseinandersetzung mit dem Artbegriff findet sich bei WILLMANN (1985).

Aufgrund der historischen Abfolge der Artspaltungsereignisse lassen sich die Arten in ein hierarchisches System gliedern (Abb. 1.7). Dabei bildet eine Stammart mit ihren zwei Tochterarten eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft, die als *monophyletische Gruppe* bezeichnet wird. Eine monophyletische Gruppe bildet wiederum mit ihrer Schwestergruppe und der ihr mit dieser gemeinsamen Stammart eine übergeordnete monophyletische Gruppe. Arten und monophyletische Gruppen werden als *Taxa* bezeichnet. Das daraus sich ergebende System heißt *phylogenetisches System*. In der phylogenetischen Systematik sind demnach

zwei Taxa A und B dann, und nur dann, näher miteinander verwandt als mit einem dritten Taxon C, wenn sie mindestens eine Stammart gemeinsam haben, die nicht zugleich auch Stammart von C ist (HENNIG, 1982).

Diese *phylogenetische Verwandtschaft* lässt sich jedoch nur recht unzuverlässig an der Gesamtähnlichkeit von Organismen bemessen. Seit langem wird in der Biologie berücksichtigt, dass manchmal verschiedene Organismen ähnliche Strukturen aufweisen, die aber nicht von der selben Struktur eines gemeinsamen Vorfahren abstammen, also nicht *homolog* sind. Solche nicht-homologen Ähnlichkeiten sind dementsprechend auch kein Ausdruck gemeinsamer Verwandtschaft. In der Praxis der phylogenetischen Systematik tritt darüber hinaus aber noch ein weiterer Aspekt in Erscheinung, nämlich die Unterscheidung zwischen ursprünglichen (*plesiomorphen*) und abgeleiteten (*apomorphen*) Merkmalszuständen, welche durch Evolution aus den ursprünglichen entstanden sind. Nur apomorphe Übereinstimmungen, sogenannte *Synapomorphien*, zeigen phylogenetische Verwandtschaft an, während plesiomorphe Übereinstimmungen (*Symplesiomorphien*) hierüber keine Rückschlüsse erlauben (siehe z.B. WIESEMÜLLER et al, 2003: 103ff).

Zur Unterscheidung von Plesiomorphie und Apomorphie stehen verschiedene Methoden zur Verfügung (siehe z.B. WIESEMÜLLER et al., 2002: 109ff), von denen die wohl wichtigste der *Außengruppenvergleich* ist, welcher auch in der vorliegenden Studie zur Anwendung gebracht wird (Kap. 3). Dabei zieht man zum Vergleich mit einer mutmaßlich monophyletischen Innengruppe, innerhalb derer man verwandtschaftliche Beziehungen ermitteln möchte, eine Außengruppe aus der entfernteren Verwandtschaft heran. Wenn sich Taxa der Innengruppe in einem bestimmten Merkmal unterscheiden, dann ist mit größerer Wahrscheinlichkeit derjenige Merkmalszustand der ursprünglichere, welcher auch in der Außengruppe vorzufinden ist. Dieser ursprüngliche Zustand ist für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen belanglos, während der alternative abgeleitete Zustand auf eine nähere phylogenetische Verwandtschaft der durch ihn gekennzeichneten Arten hindeutet.

In der Praxis der phylogenetischen Systematik müssen also dreierlei Formen von Ähnlichkeit unterschieden werden: Erstens sogenannte *Homoplasien*, welche nicht auf gemeinsame Abstammung zurückzuführen sind, zweitens *Symplesiomorphien* und drittens *Synapomorphien*. Nur *Synapomorphien* können zum Auffinden monophyletischer Gruppen herangezogen werden.

Eine Gruppierung von Arten, die irrtümlicherweise aufgrund von Plesiomorphien

zusammengefasst wurde, wird in der phylogenetischen Systematik als *paraphyletisch* bezeichnet. Beruht der Irrtum dagegen auf Homoplasien, spricht man von einer *polyphyletischen* Gruppe. Dies ist die ursprüngliche Definition der beiden Begriffe von HENNIG (1950, 1982) der auch der Autor der vorliegenden Arbeit folgt, während es jedoch in der jüngeren Literatur auch andere Definitionen gibt (z.B. SCHUH, 2000).

### **1.3 Parsimonie und die Bedeutung von Komplexität und Redundanz**

Der Parsimonieansatz oder das Prinzip der sparsamsten Erklärung wird im Angelsächsischen auch als „Occam’s razor“ bezeichnet, womit auf William of Occam, einen Philosophen des frühen 13. Jahrhunderts angespielt wird. Mit dem Grundsatz *pluritas non est ponenda sine necessitate* forderte Occam, dass Theorien keinen größeren Erklärungsaufwand als nötig bemühen sollten. Dieses Prinzip hat sich in der Wissenschaft weitgehend durchgesetzt und bewährt und spielt auch in der phylogenetischen Systematik eine bedeutende Rolle. Computergestützte Verfahren zur Stammbaumrekonstruktion, die seit KLUGE & FARRIS (1969) auf der Basis von Überlegungen von WAGNER (1961) bis heute weiterentwickelt und verfeinert werden, verfolgen ein Prinzip, das allgemein als *maximum parsimony* bezeichnet wird. Dabei wird auf rechnerischem Wege derjenige Stammbaum gesucht, für dessen Zustandekommen die geringste Zahl an Evolutionsschritten erforderlich ist. Dieser Baum ist somit der sparsamste, weil er den geringsten Erklärungsaufwand benötigt (es können im Einzelfall auch mehrere gleichermaßen sparsame Bäume sein).

Der Parsimonieansatz gerät immer wieder in die Kritik, da, angesichts der Häufigkeit von Homoplasien, Evolution schwerlich als sparsam bezeichnet werden kann. FARRIS (1983), einer der Hauptbegründer und -verfechter des Parsimonieverfahrens in der Phylogenetik, bemerkt, dass diese Debatte schon bei HENNIG in der frühen Phase der phylogenetischen Systematik auftaucht, ohne dass dabei jedoch Begriffe wie „Parsimonie“ oder „Sparsamkeit“ verwendet werden: HENNIG (1953) argumentierte, dass apomorphe Übereinstimmungen „stets den Verdacht auf Verwandtschaft nahe legen und ihre konvergente Entstehung nicht von vornherein angenommen werden sollte“. TUXEN (1958) kann diese Forderung nicht nachvollziehen, da Konvergenz ein sehr häufiges Phänomen sei. HENNIG (1982: 121) sieht in diesem Einwand ein Missverständnis. Das Prinzip beruhe nicht auf der Annahme, dass Konvergenzen selten seien, sondern es sei vielmehr heuristisch: Bei apomorphen Übereinstimmungen sollte zunächst immer angenommen werden, dass sie auf einmaliger

Entstehung beruhen. Die Beweislast liegt bei dem, der das Gegenteil behauptet, und nicht umgekehrt. Dieses Prinzip sei somit unumgänglich, da sonst „die phylogenetische Systematik allen Boden unter den Füßen verlieren würde“ (HENNIG, 1953).

Allerdings gibt es inzwischen ein zu *maximum parsimony* konkurrierendes Prinzip, welches in der Statistik allgemein als *maximum likelihood* bezeichnet wird und von FELSENSTEIN (1981) für phylogenetische Anwendungen entdeckt und nutzbar gemacht wurde. Bei diesem Verfahren wird die Evolution (von Makromolekülen) unter zuvor getroffenen Annahmen über mögliche Mutationsereignisse, deren Häufigkeit etc. (siehe z.B. SWOFFORD et al., 1996) rechnerisch simuliert. Durch vielfach wiederholte Simulationen wird schließlich beurteilt, wie wahrscheinlich es ist, dass eine bestimmte Baumtopologie für das Zustandekommen der Merkmalsmuster der untersuchten Taxa verantwortlich ist. An dieser Vorgehensweise ist insbesondere kritisierbar, dass das verwendete Evolutionsmodell auf zahlreichen Vorannahmen beruht, die nicht unbedingt realistisch sein müssen, und sicherlich in hohem Maße reduktionistisch sind. Bei Untersuchung zahlreicher Taxa muss ferner auch damit gerechnet werden, dass bei der einen oder anderen der zahlreichen Dichotomien nicht die mutmaßlich wahrscheinlichsten, sondern eher unwahrscheinliche Ereignisse stattgefunden haben. Denn in der Phylogenetik werden meistens Ereignisse untersucht, die sich im Laufe von Millionen, manchmal sogar Milliarden von Jahren ereignet haben. In solch langen Zeiträumen können auch des öfteren unwahrscheinliche Ereignisse auftreten und ihre Konsequenzen nach sich ziehen.

Das Maximum-Likelihood-Verfahren kommt in der Phylogenetik nur bei molekularen Daten zur Anwendung, da es gegenwärtig zu kompliziert wäre, allgemeine Modelle für die Evolution phänotypischer morphologischer Merkmale zu entwickeln. Allein der Versuch, dieses Ziel zu verfolgen, dürfte noch wesentlich heftiger den oben genannten Kritikpunkten ausgesetzt sein als im Falle der Molekularbiologie, weil er zwangsläufig viel zu reduktionistisch und realitätsfern wäre, um als akzeptable Basis für wissenschaftliche Studien zu dienen. Damit ist die Morphologie gegenwärtig obligatorisch auf den Parsimonieansatz angewiesen – daran hat sich seit der oben erwähnten Debatte von HENNIG und TUXEN nichts geändert.

Das Problem, dem die Morphologie somit vorrangig entgegenblickt, ist, dass sie auf das Prinzip der sparsamsten Erklärung angewiesen ist, obwohl es genügend Hinweise darauf gibt, dass Evolution nicht immer sparsam verläuft. Als Beispiel sei etwa die Variation von

Fellmerkmalen innerhalb der Krallenaffen erwähnt. Schon zwischen nächstverwandten, wahrscheinlich artgleichen Individuen von *Callithrix* treten deutliche Unterschiede auf, die sich hervorragend zur Diagnose der Spezies- und Subspezieszugehörigkeit heranziehen lassen. Die Evolution solcher Fellmerkmale verläuft jedoch offenbar zu schnell, als dass sie für die Rekonstruktion von Stammbäumen höherer Taxa brauchbar wären (ROTHE et al., 2001). Auch die Molekularbiologie dürfte auf ähnliche Probleme stoßen, wenn sie versuchen sollte, Sequenzen mit sehr hoher Evolutionsrate (z.B. mtDNA-Sequenzen) zur Rekonstruktion der Beziehungen höherer Taxa einzusetzen.

Was man deshalb für vertrauenswürdige Ergebnisse eigentlich braucht, sind Merkmale, bei denen abgeleitete Übereinstimmungen nicht allzu leicht mehrfach unabhängig entstehen. In diesem Sinne wird seit langem argumentiert, dass komplexeren Merkmalen ein größeres Gewicht beizumessen ist als einfacheren Merkmalen (z.B. REMANE, 1952; HENNIG, 1982, AX, 1984, 1988). SCHUH (2000: 49f) kritisiert derartige Ansätze, weil sie gewissen Merkmalen *a priori* den Vorzug geben. Tatsächlich hat man jedoch in der phylogenetischen Systematik gute Gründe, eine solche Bewertung von Merkmalen vorzunehmen: „arguments for the close relationship of groups based only on the common presence of derived features are of little value, if convergence is equally or more common than the unique origin of derived features.“ (CARROLL, 1988). Die logische Schlüssigkeit dieses Satzes ist nicht von der Hand zu weisen. Deshalb kann eine Stammbaumrekonstruktion in der phylogenetischen Systematik zwangsläufig nur dann zu vertrauenswürdigen Ergebnissen führen, wenn man bevorzugt Merkmale auswählt, bei denen man vermutet, dass Homoplasien unwahrscheinlicher sind als Synapomorphien. Eine Konzentration auf möglichst komplexe Merkmalsübereinstimmungen erscheint hierbei plausibel, da sie weniger komplexe Übereinstimmungen an Einzigartigkeit übertreffen.

Den Begriff der Komplexität könnte man ferner auch auf die gesamte zur Analyse verfügbare Datenmatrix anwenden. Allgemein wird bei phylogenetischen Studien angenommen, dass die als Merkmale operationalisierten Daten voneinander unabhängig seien. Tatsächlich ist dies jedoch selten der Fall. Zwischen einzelnen morphologischen Eigenschaften eines Organismus bestehen häufig funktionale Zusammenhänge. So ist z.B. das verkleinerte Hirn von *Tarsius* auch im Zusammenhang mit dessen stark vergrößerten Augen zu sehen. Fügt man beide Beobachtungen als Merkmale in eine Datenmatrix ein und schreitet anschließend zur phylogenetischen Analyse, so werden sie jedoch als zwei völlig voneinander

unabhängige Merkmale behandelt. Die Information in einem Datensatz mit vielen solchen korrelierten Merkmalen weist eine hohe Redundanz auf, d.h. die Datenmatrix weist eine weit geringere Komplexität auf, als ihre Größe auf den ersten Blick vermuten lässt. Selbst in der Molekularbiologie muss davon ausgegangen werden, dass Basenpositionen in einer DNA-Sequenz nicht gänzlich voneinander unabhängige Merkmale darstellen, denn anderenfalls wäre es undenkbar, dass sie funktionierende Proteine für den Organismus kodieren.

#### **1.4 Ansatz der vorliegenden Studie**

Bei bisherigen Arbeiten über die Systematik der Neuweltaffen kann man zunächst natürlich zwischen morphologischen und molekularbiologischen Studien unterscheiden. Die Morphologie ist dabei in der Vergangenheit etwas weniger berücksichtigt worden. In neueren umfangreicheren Abhandlungen, wie etwa der von GOODMAN et al. (1998), tauchen morphologische in Kombination mit molekularen Daten auf, wobei jedoch sowohl die Analyse als auch die Diskussion deutlich den Schwerpunkt auf molekulare Daten setzt. Da sich die Molekularbiologie vornehmlich mit dem Genotyp, Angriffspunkt der Mutation, die Morphologie dagegen ausschließlich mit dem Phänotyp, Angriffspunkt der Selektion, beschäftigt, erscheinen dem Autor beide Disziplinen gleichermaßen bedeutsam für die Phylogenetik und Evolutionsforschung. In der Tat erscheint die Molekularbiologie im Bereich der Phylogenetik zur Zeit fortschrittlicher, aber wohl eher deshalb, weil sie auf ein weit größeres Forschungsinteresse trifft: „certain character systems have attracted the attention of some authors because these authors were trained in the techniques that reveal them, and they have therefore judged them more important than other types of characters“ (Schuh, 2000: 49f). Für die Morphologie, die meines Erachtens ebenso bedeutsam für die Phylogenetik ist wie die Molekularbiologie, besteht daher ein größerer Nachholbedarf, was die Weiterentwicklung methodischer Ansätze betrifft, wozu sich durchaus jüngere Entwicklungen in der Molekularbiologie als fruchtbare Denkanstöße nutzen lassen (s.u.).

Bei einigen auch heute noch häufig zitierten Autoren, die sich morphologisch mit der Systematik der Neuweltaffen befasst haben, ist anzumerken, dass sie nicht konsequent die Prinzipien der phylogenetischen Systematik verfolgen. HERSHKOVITZ (1977 und später) und ROSENBERGER (1979 und später) sind durch die Schule der evolutionären Systematik geprägt und ziehen daher nicht immer Synapomorphien, sondern manchmal auch Sympleisiomorphien

zur Begründung ihrer Taxonomie heran. Damit verfolgen sie nicht konsequent ein klares Prinzip, wie es in wissenschaftlichen Abhandlungen allgemein gefordert werden sollte.

KAY (1990) und insbesondere FORD (1974) beschreiten in dieser Hinsicht konsequente Wege in Richtung phylogenetische Systematik. Bei ihnen erscheint jedoch die Qualität der gewählten Merkmale oft denkwürdig: Bestimmte Strukturen werden als größer oder kleiner, dicker oder dünner dargestellt, ohne dass der Leser das Ausmaß solcher Unterschiede deutlich nachvollziehen kann. FORD macht die postulierten Unterschiede zwischen Taxa zwar operational an Mittelwerten fest, geht aber nicht auf Streuungen um den Mittelwert ein. Wenn sich nun die Mittelwerte zwischen zwei Taxa um eine Einheit unterscheiden, aber mit einer Standardabweichung von drei Einheiten um den Mittelwert streuen, kann man kaum von einem scharfen Unterschied sprechen.

In einer vorausgegangenen Untersuchung zur phylogenetischen Systematik der Neuweltaffen (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999) wurde das Augenmerk auf die Verbesserung von Begründungen für solche Unterschiedshypothesen gelegt. Es wurde gefordert, dass Unterschiede ein gewisses Ausmaß haben sollten, um als Merkmalsunterschiede für phylogenetische Analysen herangezogen zu werden (WIESEMÜLLER & ROTHE, 2001). Bei dieser Studie wurden zahlreiche bivariate Einzeltests zur Anwendung gebracht. Daraus ergab sich die Schwierigkeit, dass Zusammenhänge zwischen einzelnen Merkmalsbefunden nicht immer deutlich wurden, weil alle Merkmale unabhängig voneinander untersucht wurden. Auch das in Kap. 1.3 angesprochene Problem nicht unabhängiger, d.h. redundanter Merkmale, tritt somit in dieser wie auch in allen anderen oben genannten Studien auf.

Außerdem befassen sich alle bisherigen morphologischen Studien mit relativ vielen, aber dafür einfachen Merkmalen. Dies gilt in noch größerem Maße für die große Mehrheit (vorwiegend) molekularbiologischer Untersuchungen, wie etwa denen von DORNUM et al. (1999), GOODMAN et al. (1998), CRONIN & SARICH (1975), HOROVITZ et al. (1998), SCHNEIDER et al. (1996). In der Regel wird jede Basenposition einer DNA-Sequenz als einzelnes Merkmal definiert. Solche einfachen Merkmale sind leicht veränderlich und stoßen bei der Rekonstruktion höherer phylogenetischer Beziehungen somit schnell auf das Problem vermehrter Homoplasien, was die Ergebnisse in ein fragwürdiges Licht rückt (siehe Kap. 1.3).

In den vergangenen Jahren hat deshalb in der Molekularbiologie verstärkt die Suche nach SINEs (*short interspersed elements*, siehe auch Kap. 1.1.6) begonnen – längere Sequenzstücke, die an einer ganz bestimmten Position in eine DNA-Sequenz inseriert sind.

Das gemeinsame Auftreten solcher SINEs bei verschiedenen Taxa stellt eine erheblich komplexere Übereinstimmung dar als Ähnlichkeiten in einzelnen Basenpositionen. Dadurch erscheinen die Ähnlichkeiten einzigartig, so dass ihre gezielte Auswahl besser mit dem Parsimonieansatz vereinbar ist (siehe Kap. 1.3).

Vor diesem Hintergrund soll in der vorliegenden Studie ein Weg beschritten werden, der auch bei morphologischen Messdaten komplexere Übereinstimmungen ausfindig macht. Zu diesem Zweck wurde nach geeigneten multivariaten Ansätzen gesucht. Als ein in dieser Hinsicht vielversprechendes Verfahren erscheint die Q-Faktorenanalyse (Kap. 3.1), da sie die untersuchten Individuen nach Ähnlichkeit gruppiert, ohne dabei jedoch, wie etwa eine Clusteranalyse, eine hierarchische Sortierung vorzugeben. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, eine Außengruppe zum Vergleich heranzuziehen und auf diesem Wege die beobachteten Ähnlichkeiten im Sinne der Phylogenetik zu interpretieren.

Die Verwendung eines multivariaten Ansatzes wirft darüber hinaus verstärkte Schwierigkeiten beim Umgang mit Datenlücken auf, welche bei morphologischen Messungen nicht selten sind. Zur Lösung dieses Problems wird das Verfahren der multiplen Imputation (Kap. 3.1) herangezogen.

Die erwähnten statistischen Verfahren wurden bisher nicht auf morphometrische Daten angewandt, und ein wesentliches Ziel der vorliegenden Studie, neben der Ergründung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen der Neuweltaffen, ist die Prüfung dieser statistischen Ansätze auf ihren Nutzen für phylogenetische Untersuchungen in der Morphologie.

Wie in der vorausgegangenen Studie wurde auch hier die Monophylie der Neuweltaffen nicht als Vorannahme vorausgesetzt, so dass sie durch die neuen Befunde als Hypothese überprüfbar ist. Die gewichtigen molekularen Befunde von SINGER et al. (2003) zur Monophylie der Neuweltaffen lagen bei der Planung dieser Studie noch nicht vor. Die weiter gefasste Innengruppe dieser Studie, die auch die Altweltaffen einschließt, ist aber deshalb nicht hinfällig, sondern erlaubt vielmehr genauere Vergleiche, sowohl innerhalb der eigenen Befunde, als auch zwischen denen verschiedener Studien.

## **1.5 Ziele**

Hauptziel des Ansatzes ist es, in den Q-Faktoren Merkmalskomplexe aufzudecken, die zu einer scharfen Trennung einzelner Taxa führen und damit bessere Belege für phylogenetische

Beziehungen liefern als Merkmale geringer Komplexität. In diesem Sinne werden an die Ergebnisse insbesondere folgende Erwartungen gestellt:

- 1. Die gewonnenen Faktoren sollten deutlich komplexer sein als die Ausgangsmesswerte, d.h. sie sollten erheblich mehr Informationsgehalt haben. Dies sollte sich darin äußern, dass sie einen großen Anteil der Varianz der Ausgangsmesswerte in einer einzigen Variablen aufnehmen.
- 2. Auf den gewonnenen Faktoren sollte es zu scharfen Trennungen taxonomischer Gruppen kommen. Es sollte wenig Überlappungen geben.
- 3. Die Rotation der Faktoren (siehe Kap. 3.1.5) sollte Ergebnisse im Sinne des Parsimonieansatzes liefern, d.h. möglichst wenig Inkongruenzen enthalten, welche einen höheren Erklärungsaufwand unter Annahme mehrfacher unabhängiger Evolution benötigen.

Eine weitere Forderung, die in Kap. 1.3 an die aufbereiteten Daten gestellt wurde, nämlich die Unabhängigkeit der Merkmale – in diesem Fall die ermittelten Q-Faktoren – ist bereits im Ansatz erfüllt, da die Faktoren, die durch eine Faktorenanalyse errechnet werden, miteinander unkorreliert sind (siehe z.B. BORTZ, 1993: 472ff; vorliegende Arbeit Kap. 3.1.1). Redundanz in der Information verschiedener Merkmale kann somit in der vorliegenden Studie statistisch von vorn herein ausgeschlossen werden.

In Bezug auf die ermittelten phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Neuweltaffen sollte es insbesondere im Vergleich mit den Ergebnissen von SINGER et al. (2003), die einen (im Hinblick auf die Komplexität von Übereinstimmungen) ähnlichen Ansatz in der Molekularbiologie verfolgen, zu kongruenten Befunden kommen. Hierbei ist es aber nicht etwa das Ziel, die morphologischen Befunde denen der Molekularbiologie anzupassen. Vielmehr soll eine unanhängige morphologische Studie mit einem ähnlichen Ansatz durchgeführt werden, um die Ergebnisse anschließend auf Kongruenz mit denen der Molekularbiologie zu prüfen.

## 2 Material

Da die angewandten statistischen Verfahren (siehe Kap. 3) bisher weder in Kombination mit morphologischen Daten, noch in Kombination miteinander eingehend erprobt wurden, wurde vor Beginn der eigentlichen Studie eine kleine Stichprobe von Altweltaffenschädeln herangezogen, um die Zuverlässigkeit der Ergebnisse besser abwägen zu können. Die Hintergründe dieses Methodentests werden in den folgenden Kapiteln erläutert.

Beim Untersuchungsmaterial für die eigentliche Studie wurden die herkömmlich unterschiedenen Gattungen der Neuweltaffen als operationale Einheiten gewählt. Als weiteres Taxon der Innengruppe (wegen der aus rein morphologischer Sicht unsicheren Monophylie der Neuweltaffen) wurden die Altweltaffen herangezogen, bei denen für eine größere Auswahl unterschiedlicher Gattungen jeweils sechs Exemplare untersucht wurden. Als Außengruppe zur Untersuchung höherer phylogenetischer Beziehungen kam nur *Tarsius* in Frage, da viele Messdaten aus dem circumorbitalen Bereich mit Daten weiter entfernter Taxa schlecht zu vergleichen wären (siehe Diskussion Kap. 4.1.5).

### 2.1 Testmaterial zur Zuverlässigkeitsprüfung der verwendeten Methoden

Um die in dieser Studie zum Einsatz gebrachten Rechenverfahren auf eine grundsätzliche Zuverlässigkeit zu überprüfen, wurde ein kleiner Datensatz von Schädeln gewählt, bei dem eine Auswahl morphologischer Messdaten lückenlos zu erfassen ist, und bei dem als einziger bekannter Unterschied die Zugehörigkeit zu zwei verschiedenen Arten dokumentiert ist.

Das Untersuchungsmaterial für diesen Test stammt aus dem Nachlass von A. REMANE und wird in den anthropologischen Einrichtungen des Instituts für Zoologie, Anthropologie und Entwicklungsbiologie der Universität Göttingen aufbewahrt. Alle untersuchten Schädel stammen aus dem Freiland in Liberia, gehören der Gattung *Colobus* an und sind weiblich. Als einziger Unterschied ist die Zugehörigkeit zu zwei verschiedenen Arten, nämlich *C. badius* und *C. polykomos*, dokumentiert. Bei ersteren handelt es sich um Vertreter, die bei GROVES (2001) als *Piliocolobus badius* klassifiziert werden. Von beiden Arten wurden jeweils fünf Exemplare untersucht. Eine Liste des Materials findet sich im Anhang A1.

### 2.2 Eigentliches Untersuchungsmaterial

Das für die eigentliche Studie verwendete Schädelmaterial ist in Anhang A2 aufgelistet. Von

Neuweltaffen wurden insgesamt 160 Schädel untersucht. Hierzu zählen jeweils zehn Exemplare der Gattungen *Callicebus*, *Aotes*, *Cebus*, *Saimiri*, *Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*, *Alouatta*, *Brachyteles* und *Ateles*. Ebenfalls zehn Exemplare wurden von jeder der Gattungen *Callimico*, *Saguinus* und *Leontopithecus* zur Untersuchung herangezogen. Bei den Marmosetten, die in der vorliegenden Studie alle dem Genus *Callithrix* zugeordnet werden, wurden zehn Exemplare des Zwergseidenaffen *C. pygmaea* und zehn Exemplare der übrigen, größeren Vertreter (*argentata*-, *humeralifer*- und *jacchus*-Gruppe) in die Untersuchung eingeschlossen.

Von Altweltaffen wurden insgesamt 54 Schädel vermessen, und zwar jeweils sechs der Taxa *Cercopithecus*, *Macaca*, *Papio*, *Colobus*, *Presbytis*, *Hylobates*, *Pongo*, *Gorilla* und *Pan*.

Von der Außengruppe *Tarsius* standen insgesamt 24 Exemplare zur Verfügung, von denen aber aufgrund statistischer Probleme bei der Behandlung von Datenlücken nur zehn in die Analyse einbezogen wurden (siehe Kap. 3.3.2).

Die große Mehrheit des Untersuchungsmaterials stammt aus dem Field Museum, Chicago. Von den untersuchten *Brachyteles*-Schädeln stammen sieben aus dem Museum für Naturkunde, Berlin, zwei aus dem Museu Nacional, Rio de Janeiro, und einer aus dem Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Mit Ausnahme der drei Exemplare aus brasilianischen Sammlungen, welche sich als Leihgabe im Field Museum befanden, wurden die Schädel in den jeweiligen Einrichtungen, denen sie gehören, untersucht.

Bis auf die untersuchten Krallenaffen, von denen ein Teil der Exemplare aus Zoohaltungen stammt, handelt es sich um Material aus dem Freiland.

Von den seltenen peruanischen Gelbschwanz-Wollaffen, die erst kürzlich von GROVES (2001) in ein eigenes Genus *Oreonax* gestellt wurden, lag bei der vorliegenden Studie kein Untersuchungsmaterial vor. Es konnten jedoch vor Fertigstellung der Niederschrift zwei Exemplare dieser Spezies im American Museum of Natural History, New York, in Augenschein genommen werden, so dass die Stellung dieser Art auch im Lichte der vorliegenden Studie diskutiert werden kann (Kap. 4.1.5).

## 3 Methoden

### 3.1 Erläuterungen zu den statistischen Verfahren

#### 3.1.1 Q-Faktorenanalyse

Unter dem Begriff Faktorenanalyse (siehe z.B. BORTZ, 1993: 472ff) werden im allgemeinen multivariat-statistische Verfahren zusammengefasst, die eine größere Anzahl untereinander korrelierter Variablen in wenige, voneinander unabhängige Variablen, sogenannte Faktoren, zusammenfassen. Dadurch ermöglicht es die Faktorenanalyse, die Anzahl der Variablen ohne entscheidenden Informationsverlust zu reduzieren.

Für die zugrundeliegenden miteinander korrelierten Variablen wird bei der Faktorenanalyse eine „synthetische“ Variable (BORTZ, 1993: 473) errechnet, die eine größtmögliche Korrelation mit allen Ausgangsvariablen aufweist und als Faktor bezeichnet wird. Aus den Restkorrelationen, die nicht durch diesen Faktor erklärbar sind, kann ein zweiter Faktor ermittelt werden, aus der anschließend resultierenden Restkorrelation ein dritter und so weiter, bis alle wesentlichen Korrelationen durch Faktoren erfasst sind. Auf die Frage, wie viele Faktoren aus einem Satz von Variablen extrahiert werden sollten, wird in Kap. 3.1.4 eingegangen.

Den Ausgangsvariablen werden sogenannte *Faktorladungen* zugewiesen. Diese entsprechen der Korrelation zwischen einer bestimmten Ausgangsvariable und einem bestimmten Faktor. Anhand der Faktorladungen ist es möglich, die zugrundeliegenden Variablen gemäß ihrer korrelativen Beziehungen zu klassifizieren. Den Untersuchungsobjekten, an denen die Variablen gemessen wurden, werden sogenannte *Faktorwerte* zugeteilt, die die Position des Untersuchungsobjektes auf dem jeweiligen Faktor beschreibt. Ein Faktorwert informiert somit darüber, wie stark die in einem bestimmten Faktor zusammengefassten Eigenschaften bei einem Individuum ausgeprägt sind.

Die Anwendungsvielfalt der Faktorenanalyse wird durch das Kovariationsschema von CATTELL (1966a) erweitert, dem drei Dimensionen zugrunde liegen: Unterschiedliche Untersuchungsobjekte, Variablen und Zeitpunkte. Von diesen drei Dimensionen sind in der Datenmatrix stets zwei repräsentiert, während die dritte konstant gehalten wird. Gemäß diesem Schema unterscheidet CATTELL sechs unterschiedliche Varianten der Faktorenanalyse, die er in alphabetischer Reihenfolge mit den Buchstaben O bis T kennzeichnet. Die

klassische, oben beschriebene Variante, bei der p Merkmale über n Individuen korreliert werden, wird danach als R-Faktorenanalyse bezeichnet.

Für die vorliegende Studie von Belang ist nun die Variante Q aus CATTELLs Schema. Bei einer Q-Faktorenanalyse werden die Korrelationen von n Individuen über p Variablen analysiert. Im Unterschied zur R-Faktorenanalyse wird also die Matrix transponiert, d.h. Zeilen und Spalten werden vertauscht. Als Ergebnis resultieren folglich nicht Merkmals-, sondern Individuen-Faktoren, und anhand der Faktorladungen lassen sich die Individuen hinsichtlich ihrer Merkmalsähnlichkeit klassifizieren. Durch die Faktorladungen einer Q-Faktorenanalyse lassen sich die Individuen nach ihrer Ähnlichkeit sortieren, ohne dass dabei, wie bei einer Clusteranalyse (siehe z.B. BORTZ, 1993: 522ff), eine hierarchische Sortierstruktur vorgegeben wird. Die Q-Faktorenanalyse wird von THOMPSON (2000) ausführlich behandelt.

Bezieht man bei der Untersuchung biologischer Organismen nun eine Außengruppe in den Ähnlichkeitsvergleich mit ein, so kann man dadurch beurteilen, ob die gefundenen Ähnlichkeiten plesiomorph (ursprünglich) oder apomorph (abgeleitet) sind (siehe Kap. 1.2). Wenn man anschließend nur apomorphe Ähnlichkeiten heranzieht, um die untersuchten Taxa hierarchisch zu gruppieren, so erhält man ein System nach den Prinzipien der phylogenetischen Systematik (Kap. 1.2).

### **3.1.2 Datenaufbereitung**

Um morphometrische Daten einer Q-Faktorenanalyse zu unterziehen, müssen sie entsprechend aufbereitet werden. Zunächst einmal müssen die Daten linearisiert werden, da die verwendeten statistischen Verfahren lineare Korrelationen annehmen. Die Allometrielehre (siehe z.B. SCHMIDT-NIELSEN, 1984) beschreibt den Zusammenhang zwischen einer bestimmten Mess-Variablen y und der Körpergröße x als Bezugsmaß durch die allgemeine Formel  $y = a \cdot x^b$ . Der Parameter b ist meist von 1 verschieden, so dass diese Beziehung nicht linear ist. Durch Logarithmieren erhält man jedoch die lineare Gleichung  $\log y = \log a + b \log x$ . Die zugrundeliegenden Daten lassen sich dementsprechend linearisieren, indem man sie logarithmiert.

Sofern die untersuchten Taxa sich erheblich in der Körpergröße unterscheiden, ist ferner eine Größenkorrektur notwendig. Wenn nämlich starke Größenunterschiede vorliegen, so machen diese den Hauptanteil der Korrelationen zwischen den Messwerten aus. Die starke

größenbedingte Korrelation würde andere Korrelationen, die für den Ähnlichkeitsvergleich von Belang sind, überdecken, so dass diese nicht mehr erfassbar wären. Für die Größenkorrektur empfiehlt es sich, eine Variable als Größenbezugsmaß heranzuziehen, über die für alle anderen Variablen eine lineare Regression durchgeführt wird. Die daraus resultierenden Regressionsresiduen können als größenkorrigierte Daten angesehen und für die weitere Analyse verwendet werden.

Da bei der Q-Faktorenanalyse mit einer transponierten Matrix gearbeitet wird, ist es ferner notwendig, die Verteilungen der Messvariablen zu standardisieren, bevor man Zeilen und Spalten vertauscht, damit die Spalten der transponierten Datenmatrix einheitlich einer gemeinsamen Verteilung folgen. Hierzu subtrahiert man von jedem Messwert den Mittelwert und dividiert anschließend durch die Standardabweichung. Dadurch folgen alle Werte einer Verteilung mit dem Mittelwert 0 und der Standardabweichung 1. Wenn zuvor die oben beschriebene Größenkorrektur durchgeführt wurde, ist das Abziehen des Mittelwertes übrigens entbehrlich, da der Mittelwert der Regressionsresiduen stets 0 ist (BORTZ, 1993: 192f).

### 3.1.3 Kommunalitäten und Eigenwerte

Zur Beurteilung der Frage, in welchem Maße eine bestimmte Variable  $i$  durch die  $q$  in einer Faktorenanalyse ermittelten Faktoren erfasst wird, lässt sich die sogenannte Kommunalität heranziehen (siehe z.B. BORTZ, 1993: 480). Hierzu werden die quadrierten Ladungen  $a_{ij}^2$  der in Frage stehenden Variablen  $i$  über alle  $q$  Faktoren aufsummiert. Daraus resultiert ein Wert zwischen 0 und 1, der den Anteil der durch die Faktoren erfassten Varianz der Variablen  $i$  angibt und als Kommunalität  $h_i^2$  der Variablen  $i$  bezeichnet wird:

$$0 \leq h_i^2 = \sum_{j=1}^q a_{ij}^2 \leq 1.$$

Summiert man stattdessen die quadrierten Ladungen  $a_{ij}^2$  auf einem bestimmten Faktor  $j$  für alle  $p$  Variablen der Ausgangsdaten auf, so ergibt sich der sogenannte Eigenwert  $\lambda_j$  des Faktors  $j$ :

$$\lambda_j = \sum_{i=1}^p a_{ij}^2.$$

Dieser Eigenwert gibt an, wie viel von der Gesamtvarianz aller  $p$  Ausgangsvariablen

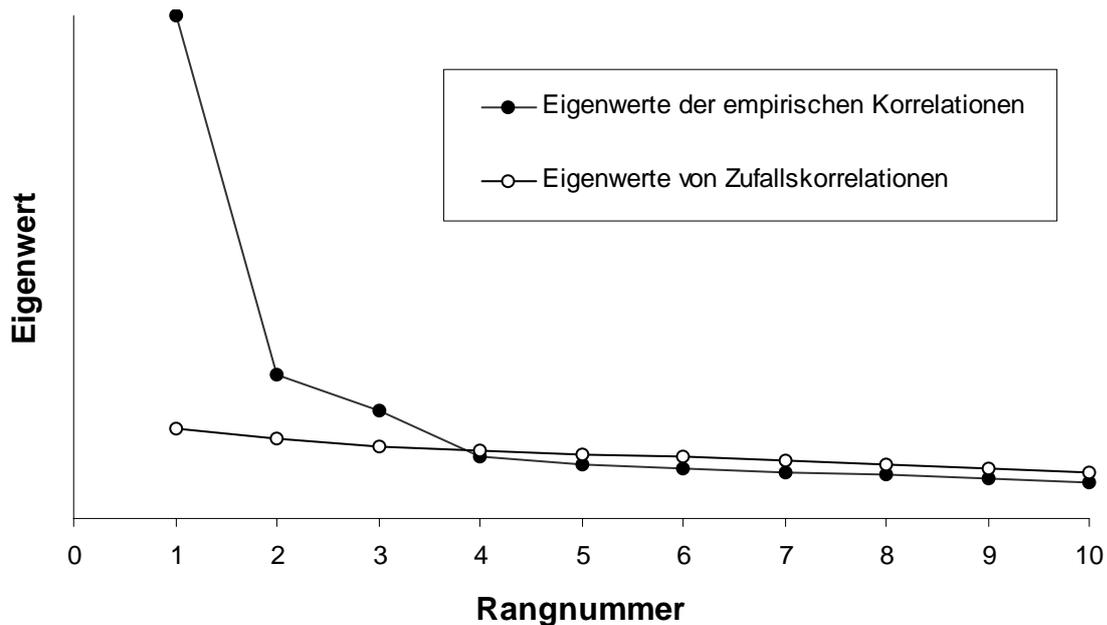
durch Faktor  $j$  erfasst wird (siehe z.B. BORTZ, 1993: 480f). Die Eigenwerte der Faktoren stellen somit sehr wichtige Kennwerte der Faktorenanalyse dar. Sie spielen insbesondere eine wichtige Rolle bei der Beurteilung der Frage, wie viele Faktoren überhaupt aus einem Datensatz extrahiert werden sollten (siehe Kap. 3.1.4). Generell lässt sich sagen, dass der Eigenwert eines bedeutsamen Faktors nicht unter den Wert 1 fallen sollte, welcher als Maximum auch von der Kommunalität einer einzelnen Ausgangsvariablen erreicht werden kann. D.h., ein Faktor mit einem Eigenwert von 1 oder weniger würde nicht wesentlich mehr Varianz erfassen als eine der Ausgangsvariablen.

Da die Eigenwerte angeben, wie viel der Varianz der Ausgangsdaten durch die jeweiligen Faktoren erfasst werden, lassen sie sich ferner zur Beurteilung einer wichtigen Fragestellung der vorliegenden Studie (Kap 1.5), nämlich der Frage nach der Komplexität der Faktoren, heranziehen. Je mehr Varianz ein Faktor erfasst, desto mehr Information ist in ihm enthalten, d.h. desto komplexer ist dieser als Merkmal herangezogene Faktor.

### **3.1.4 Ermittlung der Anzahl zu extrahierender Faktoren**

Extrahiert man aus einem Datensatz schrittweise Faktoren, so bleiben in der Regel stets Restkorrelationen übrig, aus denen man weitere Faktoren extrahieren könnte. Es dürfte aber irgendwann ein Punkt erreicht sein, an dem die verbliebenen Restkorrelationen nur noch Störgrößen oder Zufallskorrelationen beschreiben, die für die Fragestellungen der Untersuchung bedeutungslos sind.

Um die Zahl der „bedeutsamen“ Faktoren zu ermitteln, wurden verschiedene Ansätze vorgeschlagen (BORTZ, 1993: 503ff). Das Kaiser-Guttman-Kriterium, welches auf GUTTMAN (1954) und KAISER & DICKMAN (1959) zurückgeht, empfiehlt, alle Faktoren, deren Eigenwert kleiner als 1 ist, nicht mehr zu berücksichtigen. Dies führt jedoch besonders dann, wenn eine große Zahl von Variablen vorliegt, dazu, dass zu viele Faktoren extrahiert werden. Der sogenannte Scree-Test von CATTELL (1966b) schlägt vor, die Eigenwerte der Faktoren grafisch aufzutragen und in der Grafik einen „Knick“ ausfindig zu machen, ab dem die Faktoren nicht mehr bedeutsam sind. Bei der Linie mit den schwarzen Datenpunkten in Abb. 3.1 würde man beispielsweise einen solchen Knick bei Faktor 3 annehmen. Dieses Kriterium ist allerdings nicht allzu klar formuliert und schafft damit gelegentlich Spielraum für Willkür.



**Abb. 3.1.** Parallelanalyse: Vergleich der Eigenwerte zehn extrahierter Faktoren aus empirischen Korrelationen im Vergleich zu entsprechenden Werten aus Korrelationen normalverteilter Zufallsvariablen. Der Eigenwert des vierten Faktors liegt unter dem Zufallswert, weshalb bei der nachfolgenden Analyse nur die ersten drei Faktoren berücksichtigt bleiben (modifiziert nach BORTZ, 1993).

Ein exakterer Ansatz, die sogenannte Parallelanalyse, stammt von HORN (1965). Er schlägt vor, die empirisch ermittelten Eigenwerte mit solchen zu vergleichen, die auf Korrelationen zwischen normalverteilten Zufallsvariablen beruhen. Fällt der Eigenwert der empirischen Korrelationen unter den der Zufallskorrelationen, so ist der Faktor ohne Bedeutung für die zu untersuchende Fragestellung. Dies wäre in Abb. 3.1 der Faktor 4, dessen Eigenwert unter den entsprechenden Wert von Zufallskorrelationen fällt.

Um Eigenwerte von Zufallskorrelationen zu berechnen, muss eine Monte-Carlo-Studie durchgeführt werden, bei der eine Datenmatrix, deren Zeilen- und Spaltenzahl der der empirischen Daten gleicht, mit normalverteilten Zufallsdaten gefüllt wird, die dann einer Faktorenanalyse unterzogen werden. Wiederholt man diese Prozedur mehrmals und mittelt die Ergebnisse, erhält man entsprechend gute Erwartungswerte für die Zufalls-Eigenwerte. Um den damit verbundenen Rechenaufwand zu sparen, haben zum Beispiel LAUTENSCHLAGER et al. (1989) Gleichungen ermittelt, die es erlauben, entsprechende Werte näherungsweise zu errechnen. Diese basieren jedoch auf Datenmatrizen, die wesentlich mehr Zeilen als Spalten haben. Bei einer Q-Faktorenanalyse liegen jedoch wegen der Transposition in der Regel wesentlich mehr Spalten als Zeilen vor, so dass die Näherungsgleichungen keine

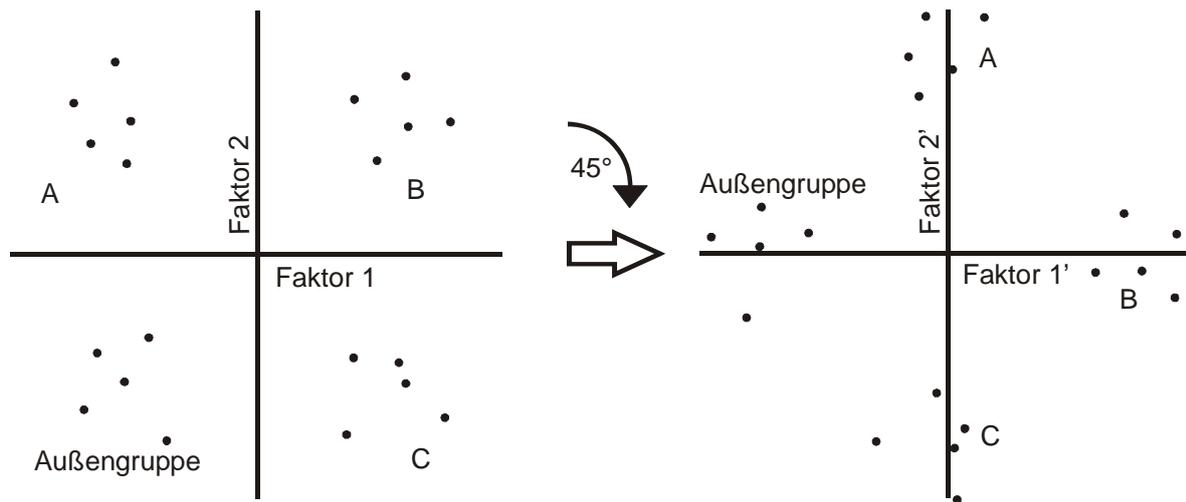
brauchbaren Ergebnisse liefern. Deshalb muss für eine Parallelanalyse die oben erwähnte Monte-Carlo-Studie durchgeführt werden.

### **3.1.5 Rotation und Interpretation der Faktoren**

Nach der Ermittlung der Faktoren ist es möglich, die Varianz der Daten umzuverteilen, ohne dass sich dadurch die Grundstruktur der Ergebnisse ändert. Dies betrifft insbesondere die Rotation der errechneten Faktoren um den Koordinatenursprung. Ohne von der Bedingung, die Varianz der Ausgangsvariablen auf wenige, unabhängige Faktoren zu verteilen, abzuweichen, kann man durch Faktorrotation zu einer Lösung gelangen, die die Ergebnisse besser interpretierbar erscheinen lässt. In Abb. 3.2 wurde beispielsweise das Koordinatensystem zweier Faktoren um  $45^\circ$  gedreht: Eine Drehung der Achsen um  $45^\circ$  gegen den Uhrzeigersinn und anschließende Rotation der gesamten Grafik um  $45^\circ$  mit dem Uhrzeigersinn ergibt neue Faktoren mit neuen Ladungen, die sich jedoch inhaltlich besser interpretieren lassen.

Wendet man die Methode des Außengruppenvergleichs auf die linke Grafik in Abb. 3.2 an, so ergibt sich folgendes Bild: Es sind zwei Merkmalsvariablen zu unterscheiden, nämlich Faktor 1 und Faktor 2, und bei beiden liegt ein Unterschied zwischen den untersuchten Taxa vor. Auf Faktor 1 hat Taxon A eine negative, die Taxa B und C dagegen eine positive Ladung. Auf Faktor 2 laden A und B positiv, C dagegen negativ. Die zum Vergleich herangezogene Außengruppe lädt auf beiden Faktoren negativ, was als der ursprüngliche Zustand interpretiert wird. Demnach hätten die Taxa B und C eine abgeleitete Übereinstimmung in der positiven Ladung auf Faktor 1, B und C dagegen in der positiven Ladung auf Faktor 2. Aus phylogenetischer Sicht stehen diese beiden Beobachtungen zueinander im Widerspruch. Faktor 1 spricht für eine nähere Verwandtschaft zwischen B und C, während man aus Faktor 2 auf engere Verwandtschaft zwischen A und B schließen würde. In dieser Konfliktsituation würde man sich eher auf Faktor 1 verlassen können, da er einen höheren Eigenwert hat als Faktor 2 und deshalb mehr Korrelationen beschreibt. Das bedeutet, dass Faktor 1 ein komplexeres Merkmal ist als Faktor 2 und deshalb stärker gewertet wird.

Durch Rotation der Faktoren kann man jedoch in diesem Beispiel zu einer Lösung gelangen, in der gar keine Merkmalskonflikte mehr auftreten. In der rechten Grafik von Abb. 3.2 erscheinen die durch Rotation erhaltenen Faktoren 1' und 2' jeweils als Merkmale



**Abb. 3.2.** Faktorrotation nach dem Prinzip der sparsamsten Erklärung. Ziel ist es, Inkongruenzen zwischen den phylogenetischen Interpretationen der Faktoren zu minimieren. Führt man mit den Faktorladungen auf der linken Seite einen Außengruppenvergleich durch, so ergibt sich ein Merkmalskonflikt zwischen den Faktoren 1 und 2. Eine Rotation um  $45^\circ$  führt in diesem Beispiel zu den Faktoren 1' und 2', zwischen deren Ladungen keine solchen Konflikte auftreten. Siehe Text für nähere Erläuterungen.

mit drei verschiedenen Ausprägungen, nämlich positiv, neutral und negativ. Faktor 1' lässt sich mühelos als geordnetes Merkmal (siehe z.B. WIESEMÜLLER et al., 2003: 101ff) auffassen, bei dem eine negative Ladung ursprünglich ist, neutrale Ladung demgegenüber abgeleitet, und positive Ladung eine zweite abgeleitete Stufe darstellt. Bei Faktor 2' ist eine neutrale Ladung ursprünglich, während negative und positive Ladungen als abgeleitet aufzufassen sind. Alle diese Interpretationen ergeben sich aus der Annahme, dass die Außengruppe wahrscheinlich den ursprünglichen Zustand widerspiegelt (Außengruppenvergleich, siehe Kap. 1.2).

Durch die Rotation lösen sich in diesem Fall die Konflikte auf. Als ursprünglicher Zustand kann „Faktor 1' negativ“ und „Faktor 2' neutral“ angenommen werden. In der gemeinsamen Stammlinie von A, B und C wurde dann „Faktor 1' neutral“ evolviert. Später haben alle drei Taxa unabhängig voneinander eigene abgeleitete Zustände hervorgebracht, nämlich Taxon A „Faktor 2' positiv“, Taxon B „Faktor 1' positiv“ und Taxon C „Faktor 2' negativ“. Diese Interpretation erlaubt zwar keine Schlussfolgerungen über die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen A, B und C, hat aber den Vorzug, dass keine Inkongruenzen zwischen den beobachteten Merkmalen auftreten. Die in Abb. 3.2 demonstrierte Rotation verfolgt somit das Parsimonieprinzip. Sie minimiert die Inkongruenzen zwischen den Faktoren und damit die Anzahl der anzunehmenden Evolutionsschritte.

In der Praxis kann man jedoch spätestens dann nicht mehr auf solch anschauliche grafische Methoden zurückgreifen, wenn die Anzahl der extrahierten Faktoren größer wird. Man muss daher ein Rechenkriterium zur Rotation heranziehen. Hierzu gibt es eine große Auswahl verschiedener Algorithmen (siehe z.B. BORTZ, 1993: 507). Die gebräuchlichste Rotationstechnik wird als *Varimax* bezeichnet und hat zum Ziel, die quadrierten Ladungen pro Faktor zu maximieren. Diese abstrakte Formulierung entspricht im Grunde dem, was im obigen Beispiel grafisch erörtert wurde. Die in Abb. 3.2 dargestellte Rotation steht im Einklang mit dem Varimax-Kriterium, weil die Verlegung der Punktwolken auf die Achsen des Koordinatensystems zu einer großen Zahl positiver und negativer Ladungen führt. Das Ergebnis ist eine einfache Faktorenstruktur (KAISER, 1958), die die Ergebnisse mit einem Minimum an Erklärungsaufwand und Inkongruenzen interpretierbar erscheinen lässt.

Um zu beurteilen, welche morphologischen Merkmale für die gewonnenen Ergebnisse verantwortlich sind, ist ein Blick auf die Faktorwerte erforderlich. Bei einer R-Faktorenanalyse informieren die Faktorwerte darüber, wie stark gewisse Eigenschaften bei einem bestimmten Individuum ausgeprägt sind (Kap. 3.1). Da bei der Q-Faktorenanalyse Zeilen und Spalten der Matrix vertauscht werden, ist es dementsprechend umgekehrt: Bei der Q-Faktorenanalyse informieren die Faktorwerte darüber, wie stark bestimmte Individuen gewisse Eigenschaften aufweisen. Daher sind insbesondere Faktorwerte von Belang, die stark positiv oder negativ sind. Dabei sind übrigens die Vorzeichen der Werte eines Faktors ohne weiteres austauschbar – sie signalisieren lediglich eine Polarisierung der Messdaten, ohne darüber zu informieren, ob ein bestimmtes Maß bei einem Individuum eher groß oder eher klein ausfällt. Wenn also z.B. die Messgröße „Orbita-Durchmesser“ bei bestimmten Individuen auffällige Abweichungen in den Faktorwerten aufweist, darf man daraus schließen, dass sie hinsichtlich dieses Merkmals von anderen Individuen abweichen. Um jedoch zu beurteilen, ob ihre Orbitae größer oder kleiner sind als bei anderen Individuen, muss man auf die Ausgangsdaten zurückgreifen.

### **3.1.6 Umgang mit Datenlücken**

In der Morphometrik ist es eine durchaus alltägliche Erscheinung, dass sich bestimmte Messgrößen bei bestimmten Individuen nicht erheben lassen, weil zum Beispiel ein Zahn oder eine bestimmte Knochenstruktur abgebrochen und verlorengegangen ist. Die meisten statistischen Verfahren fordern jedoch in jeder Zelle der Datenmatrix einen Messwert. In der

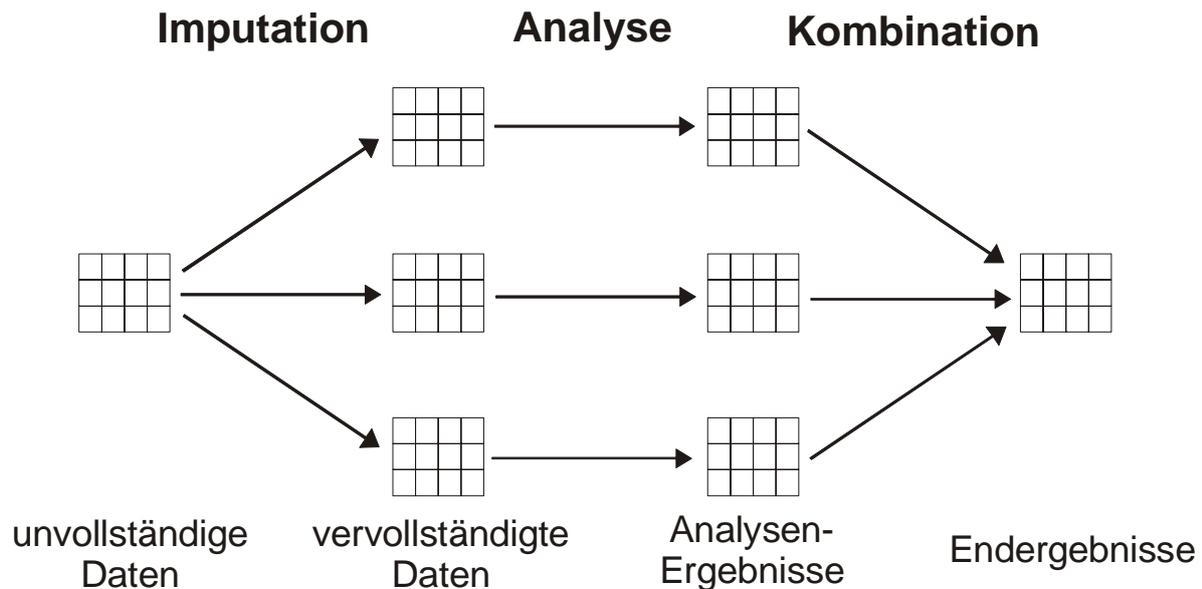
multivariaten Statistik ist aber damit zu rechnen, dass kaum ein Individuum und kaum ein Merkmal frei von Datenlücken ist. Deshalb müssen die fehlenden Daten durch Schätzwerte ersetzt werden, um überhaupt eine Analyse durchführen zu können.

Die Tragweite dieses Problems darf nicht unterschätzt werden. Gängige Praxis ist es, die fehlenden Messwerte durch Mittelwerte zu ersetzen. Dazu errechnet man etwa für jede der untersuchten Gruppen einen Mittelwert und setzt diesen überall dort ein, wo ein individueller Messwert fehlt. Das Problem bei dieser Vorgehensweise besteht vor allem darin, dass die Streuung der Messgrößen um den Mittelwert vernachlässigt wird. Dadurch wird artifiziell die Varianz innerhalb der Gruppen verringert und zwischen verschiedenen Gruppen erhöht. Die logische Folge ist eine Überschätzung der Signifikanz von Unterschiedshypothesen.

Außerdem darf strenggenommen nicht unbedingt davon ausgegangen werden, dass diejenigen Messwerte, die nicht erhoben werden konnten, die gleiche statistische Verteilung wie die messbaren Daten aufweisen. Dünne, zerbrechliche Strukturen werden z.B. vermutlich mit größerer Wahrscheinlichkeit zerstört, wenn sie länger sind. Die Folge ist, dass mehr kurze und weniger lange Strukturen messbar sind, und dass der Mittelwert der fehlenden Daten somit über dem der vorhandenen Daten liegt. Allgemein muss damit gerechnet werden, dass Daten nicht zufällig fehlen, sondern aus bestimmten Gründen. Deshalb ist auch die Schätzung fehlender anhand vorhandener Daten komplizierter als normalerweise angenommen wird (siehe hierzu z.B. SCHAFER, 1997).

Um eine statistisch ausgefeilte Schätzung fehlender Daten vorzunehmen, benötigt man das Theorem von BAYES (siehe z.B. BORTZ, 1993: 56), welches durch den Ansatz bedingter Wahrscheinlichkeiten die Möglichkeit, dass fehlende Daten von vorhandenen Daten abweichen können, theoretisch zulässt. Um aber nicht nur eine zentrale Tendenz (Mittelwert), sondern auch eine Dispersion (Streuung) der geschätzten fehlenden Messwerte in die Analyse einfließen zu lassen, ist es erforderlich, mehrere Datensätze zu erzeugen, in denen die fehlenden Daten durch unterschiedliche Schätzungen ersetzt werden. Ein als *multiple Imputation* bezeichneter Ansatz (SCHAFER, 1997) vereint alle diese Lösungen miteinander.

Das Grundprinzip der multiplen Imputation besteht darin, dass man mehrere Datensätze erzeugt, in denen fehlende durch geschätzte Werte ersetzt werden. Jeder dieser Datensätze wird einzeln analysiert, und anschließend werden die Ergebnisse der einzelnen Analysen kombiniert (Abb. 3.3). Die vervollständigten Datensätze werden über Markov-Ketten erzeugt. Dabei handelt es sich um Folgen von Datensätzen, die sukzessiv nach bestimmten Regeln



**Abb. 3.3.** Schema der multiplen Imputation. Im ersten Schritt (Imputation) werden die fehlenden Daten des Ausgangsdatensatzes nicht nur einmal, sondern  $m$  mal (im Beispiel ist  $m=3$ ) durch Schätzwerte ersetzt, die aus einer theoretischen Verteilung zufällig erzeugt werden. Im zweiten Schritt (Analyse) wird jeder einzelne vervollständigte Datensatz separat statistisch analysiert, und im dritten Schritt (Kombination) werden die Ergebnisse der Einzelanalysen zu einem Endergebnis zusammengefasst

durch zufällige Zahlenwerte abgewandelt werden. Für die Ermittlung von Startwerten empfiehlt sich der EM-Algorithmus (DEMPSTER et al., 1977), der Schätzwerte nach dem Maximum-Likelihood-Verfahren (siehe z.B. BORTZ, 1993: 95) erzeugt. Die theoretischen Hintergründe dieses Verfahrens sind sehr umfangreich und werden von SCHAFER (1997) ausführlich behandelt.

### 3.2 Datenerhebung

Eine Auflistung aller in der vorliegenden Studie herangezogenen Messgrößen mit Definitionen findet sich in Kap. 3.2.1 (Testdaten) bzw. 3.2.2 (Daten für die eigentliche Untersuchung). Für den Testdatensatz wurden zehn Schädelmaße gewählt, in denen ein Unterschied zwischen den beiden untersuchten *Colobus*-Arten vermutet wurde.

Für die eigentliche Studie wurden insgesamt 30 verschiedene Messgrößen erhoben. Dabei wurden neben allgemeineren Maßen wie Jochbogenbreite, Hirnschädelbreite etc. vor allem Maße gewählt, die Unterschiede in Proportionen der Orbitae und ihrer Umgebung sowie des Zahn- und Kieferapparates zutage fördern sollten, weil in diesen Regionen aufgrund einer eigenen vorausgegangenen Studie besonders viele Unterschiede zwischen den verschiedenen Neuweltaffentaxa vermutet wurden (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999).

Unpaare Maße wurden dreimal, paarige Maße zweimal links und zweimal rechts gemessen, und anschließend die Werte arithmetisch gemittelt. War ein paariges Maß nur auf einer Seite messbar, wurde der Mittelwert der zwei Messungen auf dieser Seite verwendet.

Für die Messungen wurde eine elektronische Schiebelehre verwendet, auf deren digitaler Anzeige die Messwerte mit einer Genauigkeit von 0,01 mm ablesbar sind. Hiermit konnten Messwerte bis maximal 160mm erhoben werden. Überstieg ein Messwert diese Länge, wurde auf eine größere, rein mechanische Schiebelehre mit einer Skalenteilung von 0,1mm ausgewichen. Dies war bei einigen größeren Vertretern der Catarrhini, insbesondere bei den großen Menschenaffen, bei einem Teil der Messgrößen der Fall.

### **3.2.1 Abkürzungen und Definitionen der Messgrößen (Testdatensatz)**

Während die zu untersuchenden Schädel für die Teststudie in Augenschein genommen wurden, wurde eine Liste von auffälligen Unterschieden zwischen den beiden Arten erstellt, um anschließend entsprechende Messgrößen zu operationalisieren. Ferner wurden die Calvaria-Länge und die Jochbogenbreite als allgemeinere Maße für die Schädelgröße hinzugezogen. Folgende Messgrößen wurden an den Schädeln der zehn untersuchten Stummelaffen erhoben:

- CALVL – Calvaria-Länge . Entfernung Prosthion – Opisthokranion.
- JBB – Jochbogenbreite. Transversale Entfernung Zygion – Zygion.
- SOD – Supraorbitale Dicke. Dicke der dünnsten Stelle des superioren Orbitarandes.
- C'-C' – Canini-Abstand im Oberkiefer. Transversale Entfernung der lateralen Alveolenränder des linken und des rechten oberen Caninus.
- MANDB – Mandibulabreite. Transversale Entfernung der am weitesten lateral gelegenen Punkte der mandibulären Condylen.
- MANDL – Mandibulalänge. Entfernung Gonion – Symphision.
- HIL – Hirnschädellänge. Entfernung Nasion – Opisthokranion.
- OGESH – Obergesichtshöhe. Entfernung Nasion – Prosthion.
- BIORB – Biorbitalbreite. Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten des Außenrandes der linken und rechten Orbita.

C'-M<sup>3</sup> – Länge der Zahnreihe von C' bis M<sup>3</sup>. Entfernung des am weitesten anterior gelegenen Punktes des Alveolenrandes des oberen Caninus zum am weitesten posterior gelegenen Punkt des Alveolenrandes des oberen dritten Molaren.

### 3.2.2 Abkürzungen und Definitionen der Messgrößen (eigentlicher Datensatz)

Die Messgröße CALVL (Calvaria-Länge) wurde als allgemeines Bezugsmaß zur Größenkorrektur eingesetzt.

Die Messgröße M3 tritt bei den Krallenaffen mit Ausnahme von *Callimico*, die Messgröße P2 bei den Catarrhini nicht auf, da die entsprechenden Zähne bei diesen Taxa fehlen. Bei *Tarsius* entfällt das Maß MANDB (Mandibulabreite), da die beiden Hälften der Mandibula hier nicht an der Symphyse verwachsen sind. Die besagten Messgrößen treten in der vorliegenden Arbeit daher bei Teilstudien, die die entsprechenden Taxa einschließen, nicht mit auf.

- CALVL - Calvaria-Länge . Entfernung Prosthion – Opistokranion.
- JBB – Jochbogenbreite. Transversale Entfernung Zygion – Zygion.
- BIORB – Biorbitalbreite. Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten des Außenrandes der linken und rechten Orbita.
- POC – Postorbitale Einschnürung (engl. *postorbital constriction*). Entfernung zwischen den am äußeren Schädel am weitesten medial gelegenen Punkten zwischen Orbitae und Hirnschädel.
- HIBR – Hirnschädelbreite. Entfernung Euryon – Euryon.
- ORBH – Horizontaler Orbita-Durchmesser. Entfernung vom untersten Punkt des Os frontale am medialen Innenrand der Orbita bis zum am weitesten entfernten Punkt auf der gegenüberliegenden Seite des Orbita-Innenrandes.
- ORBV – Vertikaler Orbita-Durchmesser. Entfernung von der Sutura zygomatico-maxillaris am Innenrand der Orbita bis zum am weitesten entfernten Punkt auf der gegenüberliegenden Seite des Orbita-Innenrandes.
- IO – Dicke des Interorbitalpfeilers. Kürzeste Entfernung zwischen den Innenrädern der Orbitae.

- POB – Dicke der postorbitalen Spange (engl. *postorbital bar*), gemessen an der dünnsten Stelle.
- BICON – Bicondylarbreite. Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der okzipitalen Condylen.
- C\_C – Transversaler Abstand der oberen Canini (C'-C'). Entfernung der lateralen Alveolenränder des linken und des rechten oberen Caninus.
- M1\_M1 – Transversaler Abstand der oberen ersten Molaren ( $M^1$ - $M^1$ ). Entfernung der lateralen Alveolenränder des linken und des rechten oberen ersten Molaren.
- LM\_LM – Transversaler Abstand der oberen letzten (am weitesten distal gelegenen) Molaren. Entfernung der lateralen Alveolenränder des linken und des rechten am weitesten distal gelegenen Zahn im Oberkiefer.
- P2 – Größe des oberen zweiten Prämolaren ( $P^2$ ). Größte mesiodistale Entfernung zwischen den Alveolenrändern des oberen zweiten Prämolaren.
- M3 – Größe des oberen dritten Molaren ( $M^3$ ). Größte mesiodistale Entfernung zwischen den Alveolenrändern des oberen dritten Molaren.
- HIL – Hirnschädellänge. Entfernung Nasion – Opisthokranion.
- GAUML – Länge des harten Gaumens. Entfernung Prosthion – Staphylion.
- MASTR – Länge der mastikatorischen Zahnreihe (Prämolaren und Molaren). Weiteste mesiodistale Entfernung zwischen den Alveolenrändern des vordersten Prämolaren und des hintersten Molaren.
- LMCOND – Kürzeste Entfernung zwischen dem Alveolenrand des hintersten oberen Molaren und dem Condylus occipitalis.
- JBL\_0 – Jochbogenlänge 1. Kürzeste Entfernung vom am weitesten inferior / lateral gelegenen Punkt der Sutura zygomatico-temporalis am Jochbogen zum Condylus occipitalis.
- JBL\_J – Jochbogenlänge 2. Kürzeste Entfernung vom am weitesten inferior / lateral gelegenen Punkt der Sutura zygomatico-maxillaris am Jochbogen zum Condylus occipitalis.
- OGESH – Obergesichtshöhe. Entfernung Nasion – Prosthion.

- BASBR – Basion-Bregma-Höhe. Entfernung Basion – Bregma.
- MXD – Suborbitale Dicke der Maxilla. Kürzeste Entfernung über die Maxilla am unteren Orbitarand und am unteren maxillaren Jochbogenansatz.
- OURC – Kürzeste Entfernung zwischen dem Unterrand der Orbita und dem Alveolenrand des Caninus.
- OURLM - Kürzeste Entfernung zwischen dem Hinterrand des letzten (am weitesten distal gelegenen) Molaren und dem unteren Rand der Orbita.
- MANDB – Mandibulabreite. Entfernung der am weitesten lateral gelegenen Punkte der mandibularen Condylen.
- MANDH – Mandibulahöhe. Größte Entfernung zwischen Angulus mandibularis und Processus coronoideus mandibulae.
- LMGO – Entfernung vom alveolaren Hinterrand des letzten (am weitesten distal gelegenen) unteren Molaren zum Gonion.
- LMCOND2 - Kürzeste Entfernung zwischen dem Alveolenrand des hintersten unteren Molaren und dem Condylus mandibularis.

### 3.3 Datenauswertung

#### 3.3.1 Testdaten

Für die Überprüfung der Zuverlässigkeit des Multiple-Imputation-Verfahrens stand ein lückenloser Datensatz mit zehn Individuen und zehn Messgrößen zu Verfügung. Aus diesem wurden nun 20 Messwerte gelöscht, um artifiziell einen unvollständigen Datensatz zu erzeugen. Dabei wurden zwei verschiedene Vorgehensweisen benutzt, nämlich eine rein zufällige und eine selektive Löschung von Werten. Bei der zufälligen Löschung wurden einfach Zellen per Zufallsgenerator für die Erzeugung von Datenlücken ausgewählt. Bei der selektiven Löschung dagegen wurde eine zufällig ausgewählte Zelle mit größerer Wahrscheinlichkeit gelöscht, wenn der in ihr enthaltene Messwert kleiner war. Unter Zuhilfenahme des größten Messwertes  $x_{max}$  und des kleinsten Messwertes  $x_{min}$  wurde jedes

mal für einen zufällig ausgewählten Messwert  $x_i$  eine Wahrscheinlichkeit  $p = 1 - \frac{x_i - x_{min}}{x_{max} - x_{min}}$

errechnet, mit der der betreffende Wert gelöscht wurde. In dieser Weise wurde fortgefahren, bis 20 Werte aus der Matrix eliminiert waren. Dadurch entstand ein unvollständiger Datensatz, in dem vorzugsweise kleinere Messwerte fehlen.

Da die Größenunterschiede bei den untersuchten *Colobus*-Schädeln gering waren, wurde auf eine Größenkorrektur verzichtet. Zur Auswertung des kompletten Datensatzes wurden die Messwerte logarithmiert und anschließend auf einen Mittelwert von 0 und eine Standardabweichung von 1 standardisiert. Anschließend wurde die Matrix transponiert und einer Faktorenanalyse unterzogen.

Aus den unvollständigen Datensätzen wurden zehn vervollständigte Datensätze erzeugt die dann in gleicher Weise analysiert wurden. Anschließend wurden die erhaltenen Faktorladungen und –werte gemittelt und mit den Ergebnissen des vollständigen Ausgangsdatsatzes verglichen. Nähere Erörterungen zur Vorgehensweise beim Erzeugen der vervollständigten Datensätze folgen in Kap. 3.3.2, in dem die Analyse der eigentlichen Daten beschrieben wird.

### **3.3.2 Eigentliche Untersuchungsdaten**

Die eigentlichen Untersuchungsdaten wurden zusätzlich größenkorrigiert, weil zwischen den Taxa erhebliche Größenunterschiede bestehen, die bei einer Faktorenanalyse alle anderen Unterschiede überdecken würden. Für die jeweiligen Untersuchungen wurden aus dem Ausgangsdatsatz mit Datenlücken fünf vervollständigte Datensätze erzeugt, was nach SCHAFER (1997) ausreichend ist. Hierzu wurde das Programm NORM von SCHAFER benutzt. Für alle übrigen Rechnungen kam das Programm STATISTICA der Firma StatSoft zum Einsatz.

Die Erzeugung vervollständigter Datensätze wurde für verschiedene Taxa separat durchgeführt, da einige Messwerte bei bestimmten Taxa generell nicht zu messen sind: Bei *Tarsius* konnte die Mandibulabreite (MANDB) nicht gemessen werden, da die beiden Hälften der Mandibula nicht an der Symphyse verwachsen sind. Der zweite Prämolare (P2) konnte bei den Catarrhini, der dritte Molar (M3) bei den Krallenaffen (außer *Callimico*) nicht gemessen werden, da diese Zähne bei den jeweiligen Taxa nicht existieren. Deshalb wurden bei der Berechnung vervollständigter Datensätze vier Gruppen von Taxa separat behandelt: (1) *Tarsius*, (2) die Catarrhini, (3) die Krallenaffen (außer *Callimico*) und (4) alle verbleibenden Vertreter der Neuweltaffen.

Bei *Tarsius* waren die Korrelationen zwischen den Messwerten so hoch, dass die Berechnung geeigneter Ersatzwerte für Datenlücken mit dem Multiple-Imputation-Verfahren scheiterte. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass ein Datensatz, der nur Vertreter von *Tarsius* enthält, zu wenig interindividuelle Varianz aufweist: Am Schädel treten bei diesem Taxon nur wenig individuelle Unterschiede auf. Dadurch wird die Matrix annähernd singulär, was anscheinend die verwendete Software vor Probleme stellt. Da aber bei zehn der 24 untersuchten Tarsier alle Messwerte vorlagen, was für die Untersuchung mit *Tarsius* als Außengruppe ausreichend erschien, wurden nur diese zehn Individuen in die Analyse einbezogen. Der damit verbundene Informationsverlust wurde als hinnehmbar erachtet, da *Tarsius* in der vorliegenden Studie lediglich als Außengruppe herangezogen wurde.

Die Datenanalyse vollzog sich in folgenden Schritten:

- a) Zur Linearisierung wurden die Messwerte logarithmiert (siehe Kap. 3.1.2).
- b) Für die Größenkorrektur wurde als allgemeines Bezugsmaß für die Schädelgröße die Calvaria-Länge (CALVL) verwendet. Für alle anderen Messgrößen wurde eine lineare Regression über dieses Bezugsmaß durchgeführt. Die daraus resultierenden Regressionsresiduen wurden für die weitere Analyse verwendet. Dadurch sind Größenunterschiede unter Berücksichtigung allometrischer Beziehungen aus den Daten eliminiert (siehe Kap. 3.1.2).
- c) Um die dokumentierte Zugehörigkeit zu unterschiedlichen Taxa bei der Erzeugung von kompletten Datensätzen berücksichtigen zu können, wurden die Taxa auf Gattungsebene dummycodiert (siehe hierzu SCHAFFER, 1997).
- d) Zur Ermittlung von Startwerten für die anschließenden Markov-Ketten-Berechnungen wurde der EM-Algorithmus verwendet, welcher die fehlenden Daten durch Maximum-Likelihood-Schätzwerte ersetzt (siehe SCHAFFER, 1997).
- e) Mit den Ergebnissen des EM-Algorithmus wurden nun Markov-Ketten berechnet, um multiple vervollständigte Datensätze zu erzeugen. Dazu wurden 5k Iterationen durchgeführt und bei jeder k-ten Iteration eine Imputation durchgeführt, so dass fünf vervollständigte Datensätze entstanden. (siehe SCHAFFER, 1997 bzw. Kap. 3.1.6). Die Größe des Wertes k orientierte sich an der Anzahl der Iterationen, die der EM-Algorithmus benötigte, um zu konvergieren. Sie wurde etwas größer gewählt. Ferner war es notwendig, einen sogenannten *ridge prior* (SCHAFFER, 1997, S. 155 ff) zum Einsatz zu bringen, da zwischen den Messwerten der untersuchten Schädel

hohe Korrelationen vorlagen. Aus den erhaltenen multiplen Datensätzen wurden dann für die jeweiligen Einzeluntersuchungen bestimmte Taxa ausgewählt (siehe weiter unten).

- f) Für jeden Untersuchungsdatensatz wurden nun die Spalten auf einen Mittelwert von 0 und eine Standardabweichung von 1 standardisiert. Anschließend wurde die Matrix transponiert (siehe Kap. 3.1.2).
- g) Für den Paralleltest zur Ermittlung der Anzahl bedeutsamer Faktoren (siehe Kap. 3.1.4) wurde jeweils eine Monte-Carlo-Studie mit normalverteilten Zufallsdaten durchgeführt. Dazu wurde eine Datenmatrix, die genauso viele Zeilen und Spalten aufweist wie die Matrix der empirischen Daten, mit Zufallswerten aufgefüllt, die der Standardnormalverteilung folgen. Aus diesem Zufallsdatensatz wurden nun über eine Faktorenanalyse zehn Faktoren extrahiert, deren Eigenwerte notiert wurden. Die Prozedur wurde zehnmal wiederholt und die Ergebnisse gemittelt. Diese Faktor-Eigenwerte wurden dann mit denen verglichen, die in gleicher Weise aus den empirischen Datensätzen errechnet wurden.
- h) Für alle Datensätze wurde nun eine Faktorenanalyse (Hauptkomponentenanalyse) durchgeführt. Die Zahl der extrahierten Faktoren wurde dabei durch den vorausgegangenen Paralleltest bestimmt. Die erhaltenen Faktoren wurden nach dem Varimax-Kriterium mit standardisierten Faktorladungen rotiert. (siehe Kap. 3.1.5).
- i) Abschließend wurden alle Faktorladungen und Faktorwerte, die aus den fünf Imputationsdatensätzen errechnet wurden, arithmetisch gemittelt. Dabei ist zu beachten, dass gelegentlich die Ladungen und Werte eines Faktors bei einem einzelnen Datensatz umgekehrte Vorzeichen aufweisen. Dies ändert nichts an der Grundstruktur des Faktormodells (siehe Kap. 3.1.5), aber beim Berechnen der Mittelwerte muss man solche spiegelverkehrten Faktoren „umdrehen“, indem man die Vorzeichen umkehrt. Die auf diese Weise erhaltenen Mittelwerte stellen im Wesentlichen die Ergebnisse der Studie dar.

Mit den eigentlichen Untersuchungsdaten wurden vier Einzelstudien für verschiedene Innengruppen durchgeführt: (1) Krallenaffen mit Außengruppe *Callicebus*, (2) Pitheciinae mit Außengruppe *Callicebus*, (3) Greifschwanzaffen mit Außengruppe *Callimico*, und (4) Simiäe mit Außengruppe *Tarsius*. Bei der vierten Einzelstudie, die sich mit höheren phylogenetischen Beziehungen der Neuweltaffen befasst, wurden

deshalb die Simiae, also Alt- und Neuweltaffen gemeinsam gewählt, weil die Monophylie der Neuweltaffen als morphologisch unzureichend belegt gelten muss (siehe z.B. FORD, 1986).

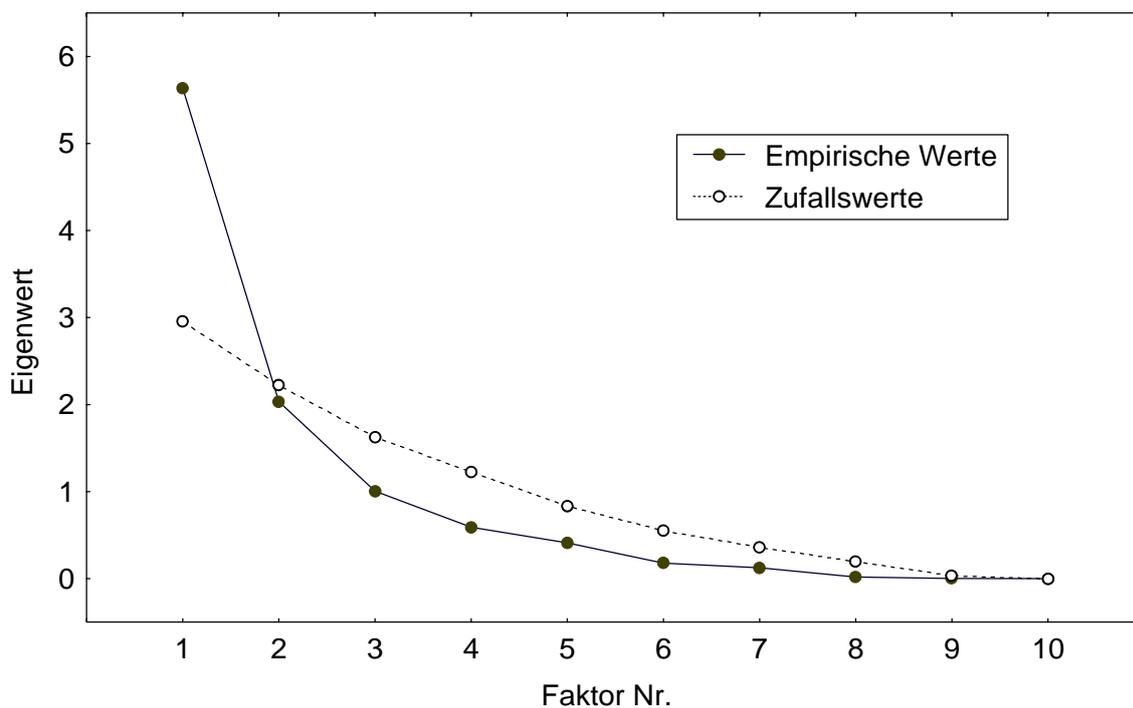
## 4 Ergebnisse und Diskussion

### 4.1 Resultate der einzelnen Analysen

#### 4.1.1 Testdaten

Um die Genauigkeit, mit der das Verfahren der multiplen Imputation Datenlücken ersetzt und Ergebnisse liefert, zu überprüfen, steht von *Colobus* ein kleiner Datensatz zur Verfügung, in dem keine Messwerte fehlen.

Der Paralleltest (siehe Kap. 3.1.4) zur Ermittlung der Anzahl bedeutsamer Faktoren wird in Abb. 4.1 grafisch veranschaulicht. Demnach ist nur ein Faktor von Bedeutung. Der Eigenwert des ersten Faktors liegt mit 5,635 erheblich über dem Wert von 2,954, wie er sich aus den Zufallsdaten ergibt. Die Eigenwerte aller nachfolgenden Faktoren liegen deutlich unter denen, die aus reinen Zufallskorrelationen resultieren. Die Tatsache, dass die Eigenwerte unter die Zufallswerte sinken, beruht darauf, dass der erste Faktor bei den empirischen Daten einen weit größeren Teil der Varianz aufnimmt als bei den Zufallsdaten.



**Abb. 4.1.** Paralleltest für die *Colobus*-Testdaten. Dieser spricht dafür, dass nur ein bedeutsamer Faktor vorliegt.

**Tabelle 4.1.** Gegenüberstellung der erhaltenen Eigenwerte für den extrahierten Faktor, der Faktorladungen für die 10 untersuchten Schädel (FL1-10) sowie der Faktorwerte für die 10 verwendeten Messgrößen (FW1-10). Letztere sind in Kap. 3.2.1 aufgeführt.

	Vollständige Daten	Unvollständig (rein zufällig)	Unvollständig (selektiv)
Eigenwert	5,635	4,498	5,466
FL1	-0,580	-0,587	-0,486
FL2	-0,756	-0,710	-0,793
FL3	-0,893	-0,905	-0,754
FL4	-0,839	-0,666	-0,824
FL5	-0,684	-0,088	-0,706
FL6	0,793	0,451	0,801
FL7	0,572	0,345	0,535
FL8	0,820	0,784	0,841
FL9	0,676	0,675	0,660
FL10	0,820	0,811	0,828
FW1	0,553	0,548	0,568
FW2	0,337	0,346	0,290
FW3	-2,368	-2,368	-2,234
FW4	0,611	0,215	0,503
FW5	0,362	0,230	0,407
FW6	0,436	0,699	0,485
FW7	0,276	0,272	0,218
FW8	-1,241	-1,010	-1,370
FW9	0,772	0,907	0,832
FW10	0,262	0,160	0,301

Dadurch ist die Restvarianz, die für Faktor 2 übrig bleibt, bei den empirischen Daten geringer. Bei den Faktoren 9 und 10 konvergieren die beiden Kurven in Abb. 4.1. Dies bedeutet, dass nahezu die gesamte Varianz der Daten von den Faktoren aufgenommen ist.

Dass bei diesem Testdatensatz nur ein bedeutsamer Faktor vorliegt, wurde im Ansatz gezielt angestrebt, indem Individuen ausgewählt wurden, bei denen als einziger Unterschied die Zugehörigkeit zu zwei verschiedenen Spezies dokumentiert ist, während Geschlecht und regionale Herkunft bei allen Individuen übereinstimmen. Die Unterschiede zwischen den untersuchten Individuen in den Faktorladungen sind in diesem Fall somit ausschließlich als Unterschiede

zwischen den beiden untersuchten Spezies aufzufassen. Bei den Faktorladungen in der ersten Spalte von Tab. 4.1 fällt auf, dass *C. badius* (FL1-FL5) negative, *C. polykomos* (FL6-FL10) dagegen positive Ladungen aufweist. Die Vorzeichen wären hierbei allerdings ohne weiteres umkehrbar, ohne dass sich an der Essenz der Ergebnisse etwas ändern würde. Sie dienen lediglich der Polarisierung auf dem ermittelten Faktor. Eine Faktorrotation entfällt bei dieser Teststudie, da nur ein Faktor extrahiert wurde.

Die Faktorwerte (FW1-FW10) informieren darüber, in welchem Maße die einzelnen Messvariablen (siehe Kap. 3.2.1) Unterschiede zwischen den beiden Taxa zutage fördern. Auch hier sind die Vorzeichen umkehrbar, ohne etwas an der Grundstruktur der Ergebnisse zu ändern. Ein sehr großer Betrag von  $-2,368$  ergibt sich beispielsweise für den Faktorwert der dritten Messvariablen, bei der es sich um die Stärke der Überaugenwülste handelt. Diese sind

in der Tat bei *C. badius* deutlich stärker ausgebildet als bei *C. polykomos*. Auch bei der achten Messgröße, der Gesichtshöhe, hat der Faktorwert mit  $-1,241$  einen verhältnismäßig hohen Betrag. Bei der zehnten Messgröße, dem Abstand  $C'-M^3$ , liegt für den Faktorwert dagegen mit  $0,262$  ein relativ niedriger Betrag vor, was bedeutet, dass diese Variable nur wenig Unterschiede zwischen den beiden Spezies aufweist.

Zusätzlich zum vollständigen Datensatz stehen zwei daraus erzeugte unvollständige Datensätze zur Untersuchung zur Verfügung, von denen der eine rein zufällig, der andere selektiv erzeugte Datenlücken enthält (siehe Kap. 3.3.1). Aus diesen wurden durch multiple Imputation jeweils zehn vervollständigte Datensätze erzeugt, die dann genau wie der vollständige Ausgangsdatsatz analysiert wurden. Die im Anschluss durch Mittelwertbildung errechneten Faktoreigenwerte, Faktorladungen und Faktorwerte sind in Tab. 4.1 den Ergebnissen des Ausgangsdatsatzes gegenübergestellt.

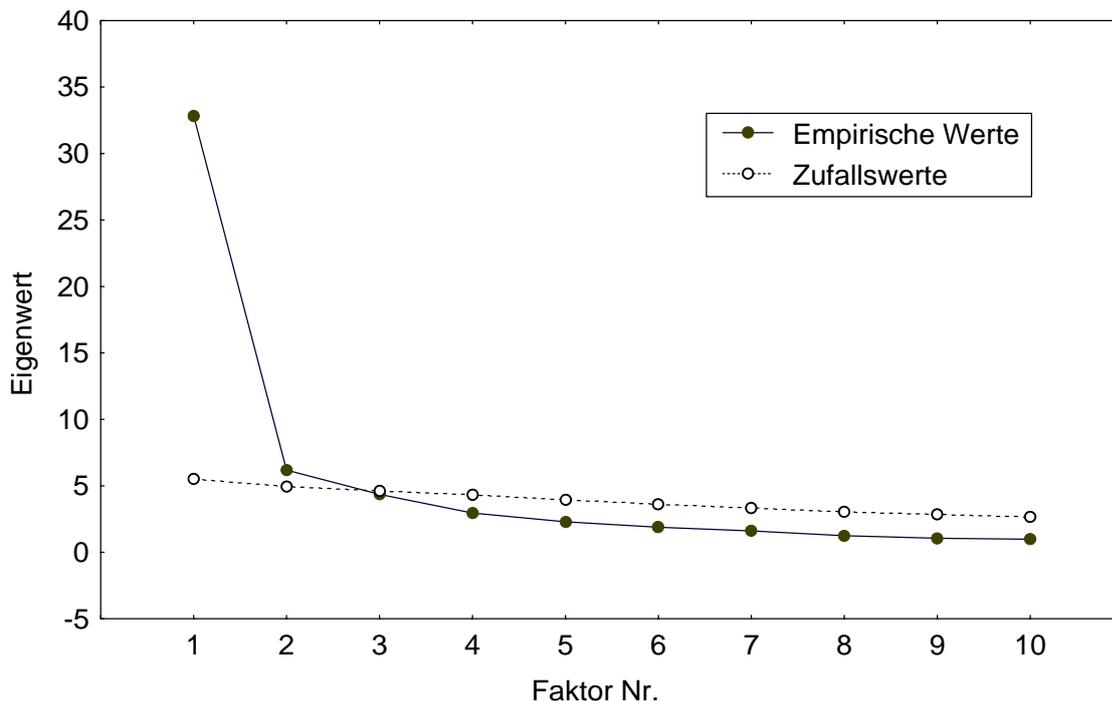
Aus Tab. 4.1 ist ersichtlich, dass die Ergebnisse, die aus den unvollständigen Daten gewonnen wurden, im allgemeinen mit denen des vollständigen Datensatzes harmonieren. Sowohl die absoluten Beträge, als auch die Vorzeichen stimmen gut mit denen der kompletten Daten überein. Dabei ist zu bedenken, dass die Testbedingungen sehr hart gewählt wurden: In einem sehr kleinen Datensatz mit nur  $10 \times 10 = 100$  Messwerten wurden in 20% der Zellen Datenlücken erzeugt. Normalerweise hat man es bei morphologischen Studien rezenter Organismen mit weitaus größeren Stichproben und prozentual weniger Datenlücken zu tun. Demnach ist das Verfahren der multiplen Imputation für morphometrische Daten sehr gut geeignet, da es selbst in solch problematischen Fällen noch Ergebnisse zutage fördert, die gut mit denen, welche aus den kompletten Daten resultieren, übereinstimmen.

Ferner fällt in Tab. 4.1 auf, dass der Datensatz mit selektiv erzeugten Datenlücken bessere Werte liefert als derjenige, in dem die Lücken rein zufällig erzeugt wurden. Dies dürfte darauf beruhen, dass das Verfahren der multiplen Imputation die fehlenden Daten über einen Bayes'schen Ansatz schätzt (siehe z.B. BORTZ, 1993: 56f). Dieser geht davon aus, dass zwischen den statistischen Parametern der beobachteten und denen der fehlenden Daten Unterschiede vorliegen können. Die Beobachtung, dass beim selektiv erzeugten unvollständigen Datensatz die Datenlücken gehäuft in Zeilen und Spalten auftreten, in denen die vorhandenen Messwerte einen kleineren Betrag aufweisen, liefert eine zusätzliche Information. Der Algorithmus „erkennt“, dass die fehlenden Daten durchschnittlich kleiner sein müssten als die beobachteten. Dadurch werden Ergebnisse erzielt, die noch besser mit

denen des vollständigen Datensatzes übereinstimmen.

#### 4.1.2 Krallenaffen

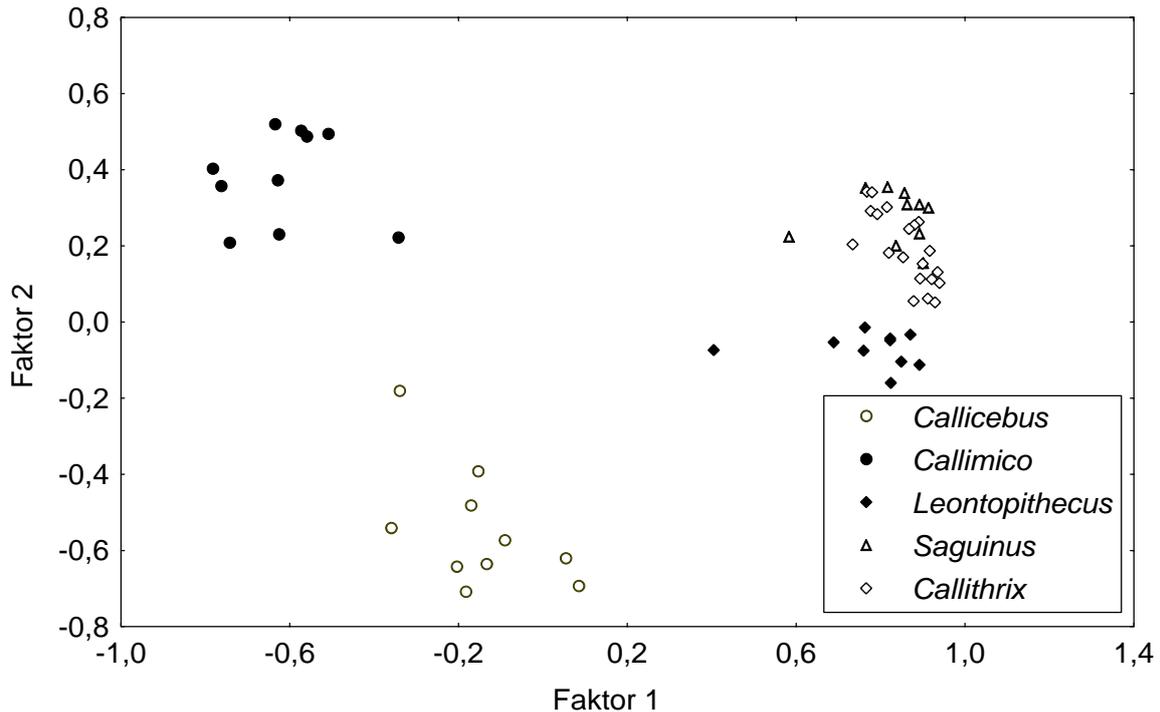
In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse für die Krallenaffen unter Verwendung von *Callicebus* als Außengruppe vorgestellt. Als verhältnismäßig ursprünglicher Vertreter der Neuweltaffen, welcher in Anbetracht plesiomorpher Merkmale wie Plattnägeln, relativ großen dritten Molaren und eines insgesamt deutlich größeren Körpers sicher vom Monophylum der Krallenaffen isoliert ist, erscheint *Callicebus* als geeignete Wahl für diesen Zweck. In Abb. 4.2 sind die Eigenwerte für den Paralleltest dargestellt. Faktor 1 hat einen extrem hohen Eigenwert, er nimmt über 54% der Gesamtvarianz der Matrix auf. Die nachfolgenden Eigenwerte sind dementsprechend erheblich niedriger. Faktor 2 liegt noch deutlich über der Zufallslinie, während die beiden Linien sich im Bereich von Faktor 3 schneiden. Es scheint somit auf den ersten Blick naheliegend, dass Faktor 3 nur wenig aufschlussreiche Informationen liefern kann. Die Tatsache, dass der extrem starke Faktor 1 über die Hälfte der Gesamtvarianz für sich beansprucht, lässt eine solche Schlussfolgerung jedoch zweifelhaft



**Abb. 4.2.** Paralleltest für die Daten der Krallenaffen. Die ersten beiden Faktoren sind eindeutig bedeutsam, da ihr Eigenwert über den aus Zufallsdaten berechneten Werten liegt. Beim dritten Faktor liegt der Eigenwert ungefähr auf gleicher Höhe mit dem der Zufallsdaten. Er könnte damit noch bedeutsame Informationen enthalten (siehe Text).

erscheinen. Nach der Extraktion des ersten Faktors bleibt nämlich dadurch bei den empirischen Daten erheblich weniger Restvarianz übrig als bei den Zufallsdaten. Die Beobachtung, dass die beiden Kurven in Abb. 4.2 sich im Bereich des dritten Faktors schneiden, könnte vor diesem Hintergrund bedeuten, dass Faktor 3 tatsächlich bedeutsame Informationen enthält und nur deshalb einen so niedrigen Eigenwert aufweist, weil Faktor 1 einen so hohen Anteil der Gesamtvarianz aufnimmt. Es empfiehlt sich deshalb, auch ein Modell mit drei Faktoren näher zu untersuchen und mit einem Zweifaktorenmodell zu vergleichen. Welches der beiden Modelle besser ist, sollte danach beurteilt werden, welches die besseren Ergebnisse im Hinblick auf Informationsgehalt und Kongruenz liefert: Wenn das eine Modell mehr phylogenetische Beziehungen zutage fördert als das andere, so ist es aufschlussreicher und deshalb vorzuziehen. Wenn ferner ein Modell weniger Konflikte hinsichtlich der phylogenetischen Interpretation der einzelnen Faktoren aufweist als das andere, so liefert es eine sparsamere Erklärung der Phylogenese, so dass ihm gemäß dem Parsimonieprinzip der Vorzug zu geben ist.

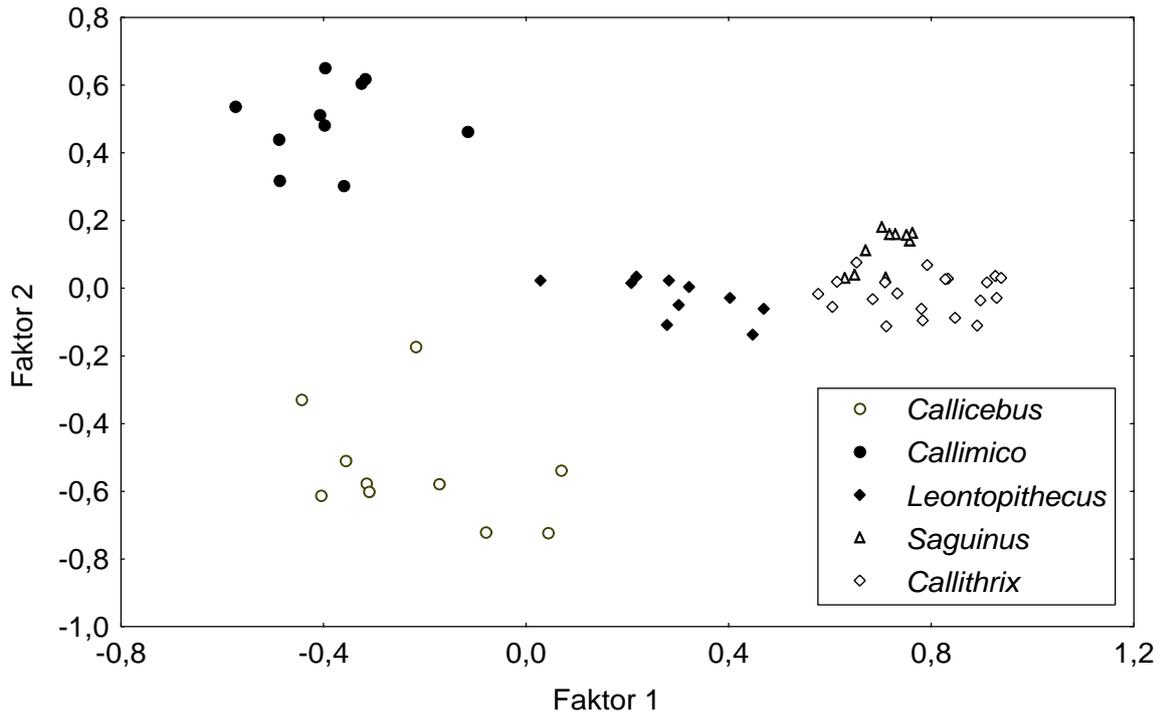
Für das Zwei-Faktoren-Modell sind die Ladungen der beiden Faktoren in Abb. 4.3 gegeneinander aufgetragen. Faktor 1 führt zu einer starken Separation des Springtamarins (*Callimico*) von allen übrigen Krallenaffen. *Callimico* ist weit abgeschieden im Bereich der negativen Faktorladungen zu finden, während die übrigen drei Taxa einen gemeinsamen Cluster im positiven Ladungsbereich des Faktors bilden. Die Außengruppe *Callicebus* liegt etwas näher bei *Callimico*. Auch bei ihr sind die Faktorladungen negativ, wenn auch nicht ganz so stark wie bei *Callimico*. Demnach ist die negative Ladung als Plesiomorphie, die positive als Apomorphie aufzufassen. Faktor 1 würde somit dafür sprechen, dass *Saguinus*, *Callithrix* und *Leontopithecus* miteinander näher verwandt sind als mit *Callimico*, weil sie miteinander einen abgeleiteten Merkmalskomplex teilen. Dazu im Widerspruch steht jedoch Faktor 2. Auf diesem sind *Saguinus* und *Callithrix* im positiven Bereich der Ladung zu finden, ebenso wie *Callimico*, welcher auf diesem Faktor weitgehend mit *Saguinus* und *Callithrix* überlappt. *Leontopithecus* dagegen bildet einen eigenen Cluster, der eher im negativen Ladungsbereich liegt und von den übrigen Krallenaffen vollständig isoliert ist. Die Außengruppe *Callicebus* befindet sich noch weiter entfernt im negativen Ladungsbereich des zweiten Faktors. Da *Leontopithecus* auf Faktor 2 näher bei der Außengruppe liegt, ist die negative Ladung als plesiomorph, die positive als apomorph aufzufassen. Dies spräche für eine nähere Verwandtschaft von *Callimico*, *Saguinus* und *Callithrix* unter Ausschluss von



**Abb. 4.3.** Auftragung von Faktor 1 und Faktor 2, wenn nur zwei Faktoren extrahiert werden. In diesem Fall kommt es zu einer klaren Abtrennung von *Callimico* von den übrigen Krallenaffen durch Faktor 1. Faktor 2 spricht dagegen für eine nähere Verwandtschaft von *Saguinus*, *Callithrix* und *Callimico*, was zu Faktor 1 im Widerspruch steht.

*Leontopithecus*. Eine solche Gruppierung ist jedoch nicht mit der zuvor besprochenen Deutung des Faktors 1 vereinbar. Die phylogenetische Interpretation der Faktoren 1 und 2 liefert somit inkongruente Ergebnisse. In diesem Konfliktfall ist Faktor 1 der Vorzug zu geben, da er einen wesentlich höheren Eigenwert hat und erheblich mehr Datenvarianz beschreibt. Daraus lässt sich ableiten, dass Faktor 1 wesentlich umfangreichere und komplexere Übereinstimmungen beschreibt, deren Zustandekommen durch mehrfache unabhängige Evolution eine sehr aufwendige Erklärung wäre, die nach dem Sparsamkeitsprinzip anzulehnen ist. Aus dem Zweifaktorenmodell wäre also auf eine nähere Verwandtschaft der Taxa *Leontopithecus*, *Saguinus* und *Callithrix* zu schließen, während *Callimico* diesen drei Taxa als Schwestergruppe gegenübersteht. Die mit dieser Schlussfolgerung inkongruenten Befunde von Faktor 2 müssten somit als Folge einer unabhängigen Evolution ähnlicher Merkmale bei *Saguinus*+*Callithrix* einerseits und *Callimico* andererseits aufgefasst werden.

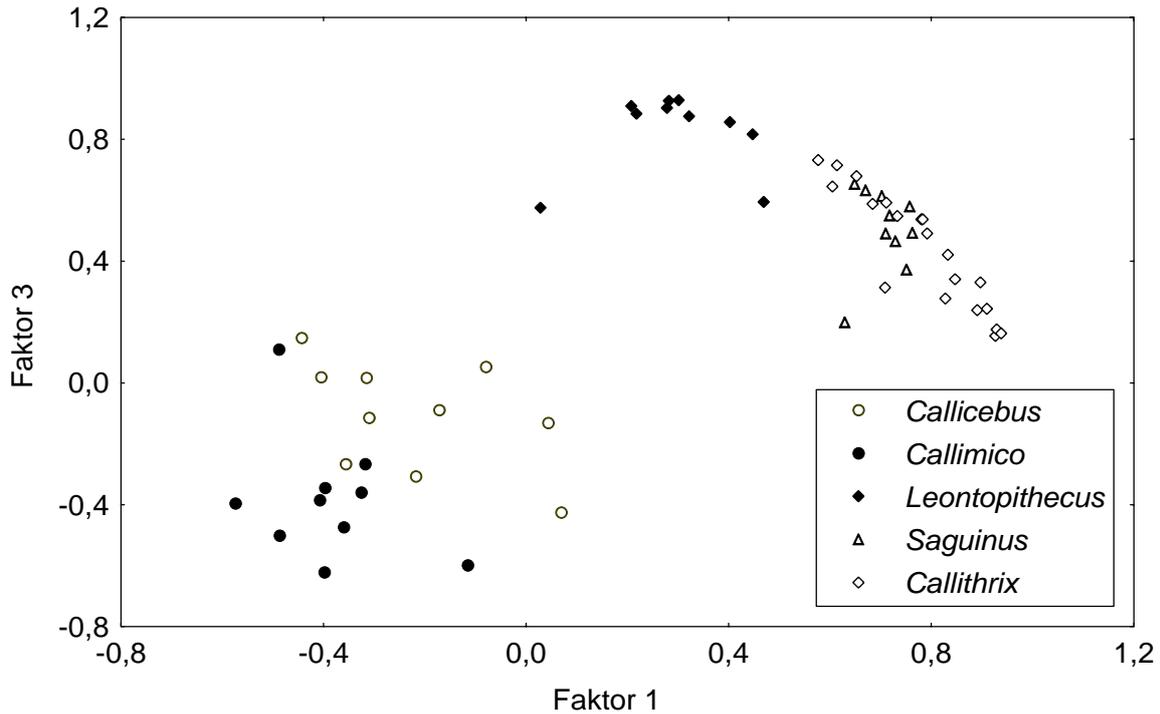
Im Vergleich hierzu liefert Abb. 4.4 eine Auftragung der beiden stärksten Faktoren im



**Abb. 4.4.** Auftragung von Faktor 1 und 2, wenn insgesamt drei Faktoren extrahiert werden. In diesem Fall treten, im Gegensatz zum Zwei-Faktoren-Modell, keine Widersprüche zwischen den Faktoren auf (siehe Text).

Dreifaktorenmodell. Hier liegt *Callimico* zusammen mit der Außengruppe *Callicebus* im negativen Bereich von Faktor 1. *Leontopithecus*, *Saguinus* und *Callithrix* dagegen sind fern der Außengruppe auf der positiven Seite zu finden, wobei *Saguinus*+*Callithrix* noch weiter von der Außengruppe entfernt sind als *Leontopithecus*. Letzteres Taxon ist auf diesem Faktor sowohl von *Callimico* einerseits, als auch von *Saguinus* und *Callithrix* andererseits vollständig isoliert. Da die negative Faktorladung von *Callimico* auch bei der Außengruppe *Callicebus* vorliegt, wird sie als der ursprüngliche Merkmalszustand interpretiert. Faktor 1 lässt sich somit als geordnetes dreistufiges Merkmal interpretieren, dessen ursprünglicher Zustand durch *Callimico*, ein primär abgeleiteter Zustand durch *Leontopithecus* und ein sekundär abgeleiteter Zustand durch *Saguinus* und *Callithrix* repräsentiert wird. Demnach wären *Saguinus* und *Callithrix* als nächstverwandte Taxa aufzufassen. Ferner ist der Schluss zulässig, dass *Leontopithecus* näher mit diesen beiden Taxa verwandt ist als mit *Callimico*, welcher, genau wie im Zweifaktorenmodell, als Schwestergruppe aller übrigen Krallenaffen in Erscheinung tritt.

Auch Faktor 2 erscheint in Abb. 4.4 als dreistufiges, geordnetes Merkmal: Auf der



**Abb. 4.5.** Faktor 3 des Drei-Faktoren-Modells, hier aufgetragen gegen Faktor 1. Der dritte Faktor führt zu einer weiteren Abtrennung der Taxa *Leontopithecus*, *Saguinus* und *Callithrix* vom Taxon *Callimico*, dessen Faktorladungen im Bereich der Außengruppe *Callicebus* liegen.

ersten Stufe im negativen Ladungsbereich findet sich die Außengruppe, was somit als der ursprüngliche Zustand interpretiert wird. Auf der zweiten Stufe im Bereich neutraler Faktorladungen befinden sich alle Krallenaffen außer *Callimico*, welcher auf Stufe 3 im positiven Bereich der Faktorladungen zu finden ist. Faktor 2 als Merkmal ist phylogenetisch nicht informativ: Er grenzt lediglich Innengruppe und Außengruppe voneinander, und innerhalb der Innengruppe ein einzelnes operationales Taxon (*Callimico*) von den anderen ab, wobei die Übereinstimmungen der anderen Taxa aber plesiomorph und deshalb nicht informativ sind. Im Dreifaktorenmodell spricht somit Faktor 1 für ein Monophylum *Leontopithecus+Saguinus+Callithrix* und innerhalb dessen für ein subordiniertes Monophylum *Saguinus+Callithrix*. Faktor 2 zeigt abgeleitete Merkmale von *Callimico* auf. Alle diese Befunde sind miteinander kongruent. Im Gegensatz zum Zweifaktorenmodell treten also keinerlei Konflikte auf.

Ferner gibt es im Dreifaktorenmodell zusätzlich den Faktor 3, der in Abb. 4.5 gegen Faktor 1 aufgetragen wurde. Auch dieser Faktor stützt erneut die Monophylie von *Leontopithecus+Saguinus+Callithrix*, welche positive Ladungen aufweisen, während

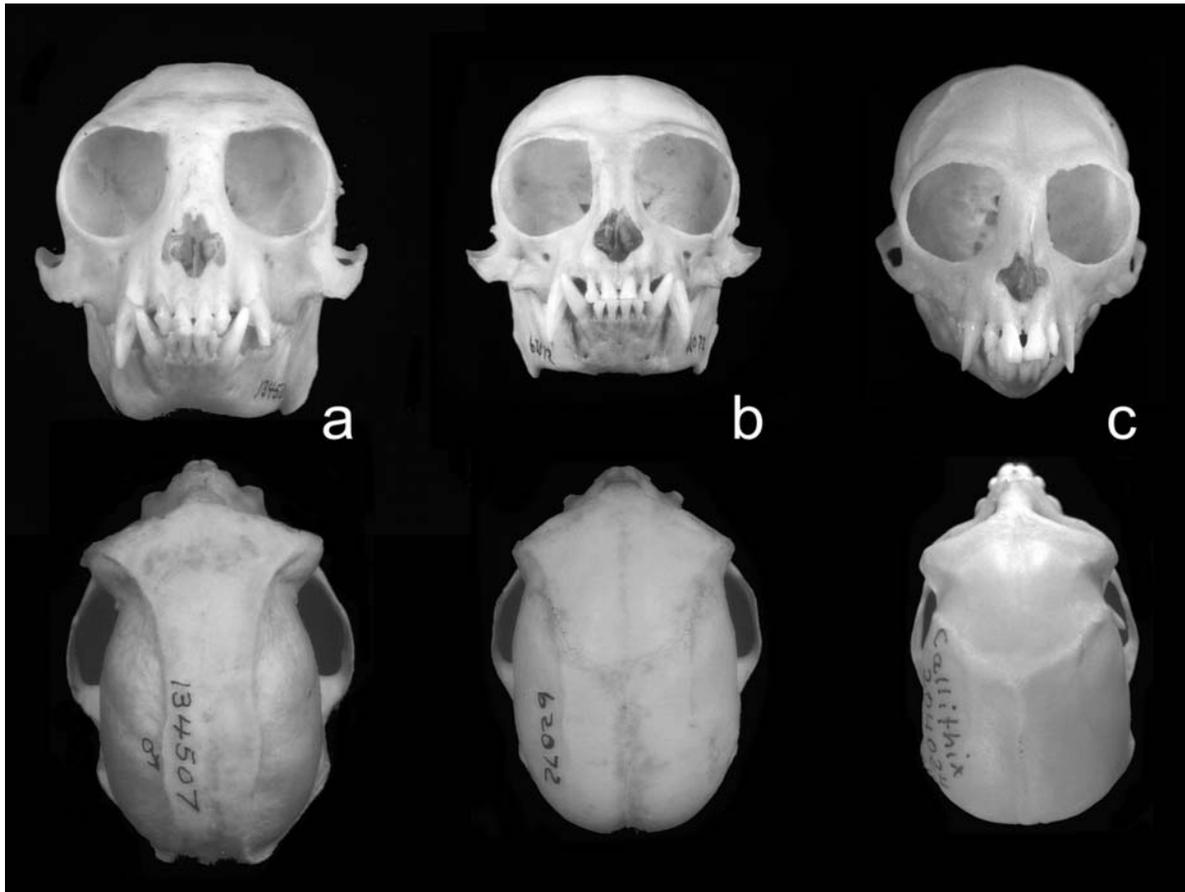
**Tabelle 4.2.** Faktorwerte für die einzelnen Messgrößen bei Extraktion von drei Faktoren (Krallenaffen). Erklärung der Abkürzungen in Kap. 3.2.2.

	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
JBB	0,814	0,977	0,649
BIORB	1,348	0,289	-0,116
POC	1,149	-1,311	-1,215
HIBR	1,323	0,198	-1,522
ORBH	1,814	0,272	1,020
ORBV	1,143	-0,746	1,152
IO	-0,730	-0,333	-1,720
POB	2,086	-0,165	-0,241
BICON	0,260	0,047	-1,369
C_C	0,240	2,326	0,961
M1_M1	-1,100	0,850	-0,629
LM_LM	-1,169	0,557	0,192
P2	-1,207	1,063	-0,409
HIL	-0,210	1,307	-0,330
GAUML	0,319	-1,235	0,544
MASTR	-0,994	-0,939	-1,177
LMCOND	-0,054	0,664	1,458
JBL_0	-0,037	-0,016	1,199
JBL_J	-0,487	0,946	-1,181
OGESH	-0,032	-0,985	0,142
BASBR	0,711	-1,028	-0,459
MXD	-1,610	-0,750	1,410
OURC	-0,591	-1,438	-0,625
OURLM	-0,904	1,032	-0,517
MANDB	0,156	1,042	-0,401
MANDH	-1,295	-1,619	0,383
LMGO	-0,361	-0,990	1,664
LMCOND2	-0,582	-0,015	1,135

*Callimico* im negativen Bereich mit der Außengruppe vereint ist. Auch diese Befunde sprechen nochmals dafür, dass *Callimico* die Schwestergruppe aller übrigen Krallenaffen darstellt. Faktor 3 ist mit Faktor 2 vereinbar und untermauert eine der Schlussfolgerungen, welche sich aus der Interpretation von Faktor 1 ergeben, wodurch ein hohes Maß von Kongruenz vorliegt.

Im Dreifaktorenmodell fügen sich demnach die vier Krallenaffentaxa komplett und widerspruchsfrei in die phylogenetische Interpretation ein, während es im Zweifaktorenmodell zu Unstimmigkeiten kommt. Ein Modell mit drei Faktoren benötigt keine Annahme einer mehrfachen unabhängigen Evolution, um Merkmalskonflikte zu erklären. Es ist deshalb sparsamer als das Modell mit nur zwei Faktoren. Es ist jedoch

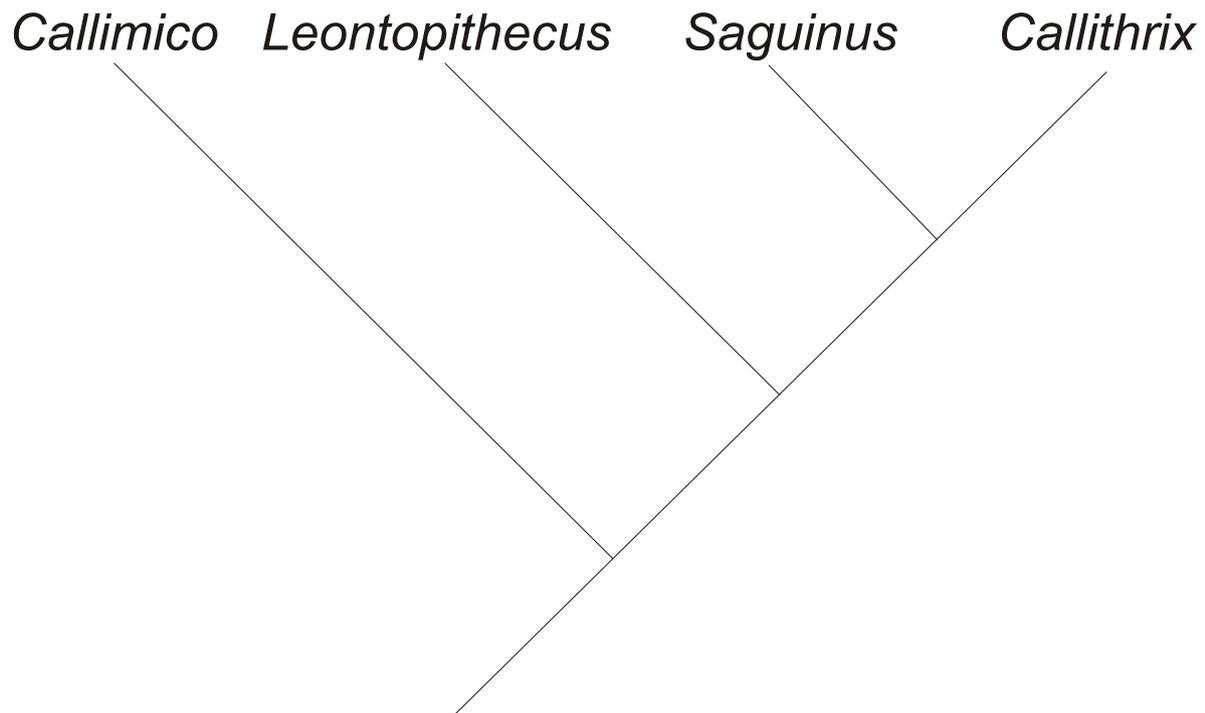
anzumerken, dass das Modell mit zwei Faktoren (Abb. 4.3) widerspruchsfreie und dem Dreifaktorenmodell ähnliche Ergebnisse liefern könnte, wenn man eine etwas veränderte Rotation verwenden würde. Auf diesen Umstand wird in Kap. 4.4 näher eingegangen. Darüber hinaus liefert das Dreifaktorenmodell aber auch mehr Befunde. Während bei Extraktion von zwei Faktoren nur der Schluss möglich ist, dass *Callimico* die Schwestergruppe der übrigen Krallenaffen ist, ergibt sich durch Extraktion eines dritten Faktors zusätzlich der Befund, dass *Leontopithecus* einer monophyletischen Gruppe *Saguinus+Callithrix* als Adelphotaxon gegenübersteht. Dadurch ist belegt, dass der zusätzlich extrahierte dritte Faktor wichtige Informationen für die Fragestellung enthält. Einem Modell



**Abb. 4.6.** Anteriore (oben) und superiore (unten) Ansichten von **a.** *Leontopithecus rosalia rosalia*, männlich, Lincoln Park Zoo, Chicago (FMNH 134507; Fotos: Autor). **b.** *Saguinus fuscicollis leucogenys*, männlich, Peru (FMNH 62072; Fotos: Autor). **c.** *Callithrix jacchus jacchus*, Primatenkolonie der Universität Göttingen (AG 204024; Fotos: Sibylle Hourticolon). Bei *Saguinus* und *Callithrix* fallen im Vergleich zu *Leontopithecus* Unterschiede in der Orbita-Größe, der Dicke des Interorbitalpfeilers, sowie der postorbitalen Einschnürung ins Auge. Bei der oberen Ansicht von *Callithrix* (c) ist zu beachten, dass der Schädel im Gegensatz zu den Vergleichsexemplaren nicht in der Norma frontalis fotografiert wurde.

mit drei Faktoren ist deshalb zusammenfassend zweifellos der Vorzug zu geben, weil es sowohl einen höheren Informationsgehalt, als auch ein höheres Maß an Kongruenz aufweist als das Zweifaktorenmodell. Ein Modell mit drei extrahierten Faktoren liefert eindeutige Befunde für die Phylogese der Krallenaffen. Demnach tritt *Callimico*, wie üblich in morphologischen Studien (ROSENBERGER, 1979; FORD, 1980, KAY, 1990, WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999), als Schwestergruppe aller übrigen Krallenaffen in Erscheinung.

Die Faktorwerte für dieses Modell sind in Tab. 4.2 aufgeführt. Einen auffällig hohen Wert auf Faktor 1 hat die Dicke der postorbitalen Spange (POB), auf Faktor 2 der transversale Abstand der Canini (Messgröße C\_C in Tab. 4.2) und auf Faktor 3 die Distanz des am weitesten distal gelegenen Zahnes im Unterkiefer zum Gonion (LMGO). Auffällig ist in



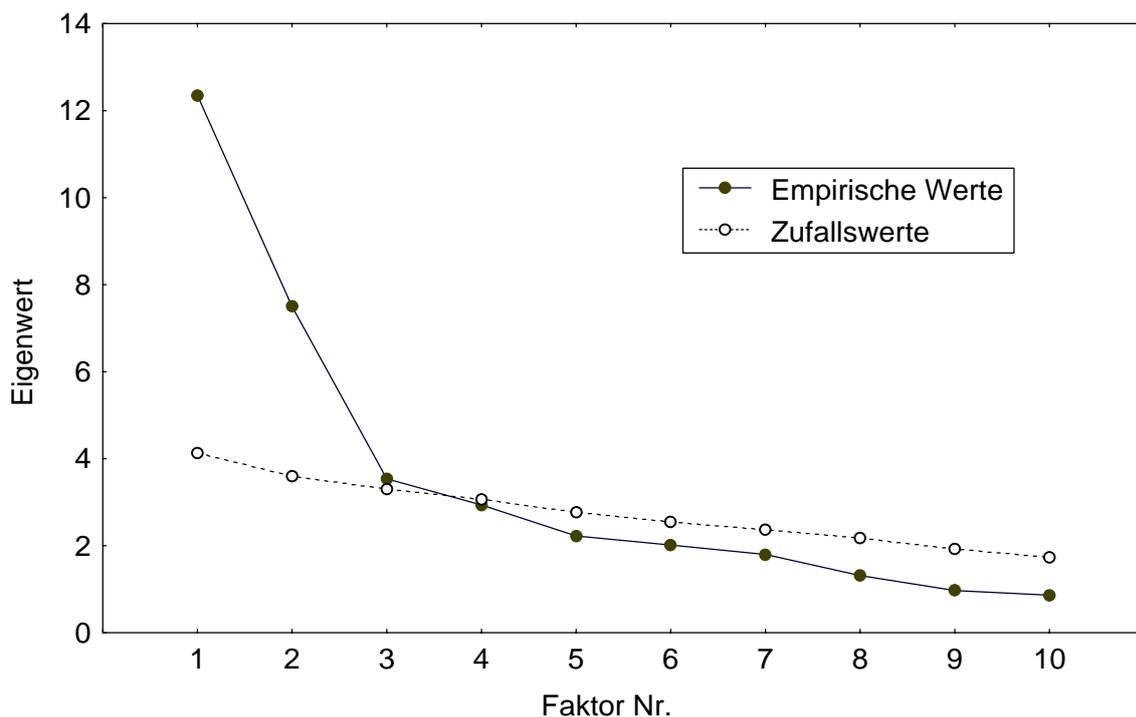
**Abb. 4.7.** Ergebnisse der vorliegenden Studie zur Phylogenese der Krallenaffen. Es ergibt sich ein komplett dichotom aufgelöster Baum, bei dem *Callimico*, wie meistens in morphologischen Arbeiten, allen anderen Taxa als Schwestergruppe gegenübersteht. Ferner stützen die Ergebnisse ein Schwestergruppenverhältnis von *Saguinus* und *Callithrix*.

Tabelle 4.2 auch, dass zwei Maße, die die laterale Ausdehnung des Hirnschädels betreffen, nämlich die postorbitale Einschnürung (POC) und die Hirnschädelbreite (HIBR), relativ hohe Faktorwerte auf den Faktoren 1 und 3 aufweisen, jedoch mit entgegengesetztem Vorzeichen. Die Diskussion der Faktorwerte erlaubt Rückschlüsse darüber, welche der erhobenen Messgrößen in besonderem Maße zu den beobachteten Unterschieden zwischen den einzelnen Taxa beitragen.

*Leontopithecus*, *Saguinus* und *Callithrix* weisen auf den Faktoren 1 und 3 Übereinstimmungen auf, die gemäß Außengruppenvergleich als abgeleitet aufzufassen sind. Die Unterschiede betreffen vor allem den circumorbitalen Bereich. Die drei erwähnten Taxa haben im Vergleich zu *Callimico* eine dünnere postorbitale Spange, eine geringere Biorbitalbreite, eine schwächer ausgeprägte postorbitale Einschnürung. Diese Entwicklung ist bei *Saguinus* und *Callithrix* weiter fortgeschritten als bei *Leontopithecus*, was nach den vorliegenden Ergebnissen für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Taxa spricht (Abb. 4.6).

Faktor 2 zeigt eigene abgeleitete Merkmale von *Callimico* auf. Den Faktorwerten nach zu urteilen fällt der transversale Abstand der Canini auf, welcher bei *Callimico* geringer ist. Eine grafische Darstellung der phylogenetischen Beziehungen, die sich für die Krallenaffen aus den Ergebnissen dieser Studie ergeben, liefert Abb. 4.7.

Die Ergebnisse bezüglich der Krallenaffen liefern einen komplett dichotomen Stammbaum, der keine nennenswerten Unstimmigkeiten zur bisherigen Befundlage seitens morphologischer Studien darstellt. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Callithrix* und *Saguinus* findet sich auch in den Ergebnissen von FORD (1980) und KAY (1990), nicht jedoch bei ROSENBERGER (1979) und WIESEMÜLLER & ROTHE (1999), bei denen eine nähere Verwandtschaft von *Callithrix* und *Leontopithecus* angenommen wird. Bei molekularbiologischen Arbeiten tritt *Callimico* jedoch nicht als Schwestergruppe aller übrigen Krallenaffen auf, sondern häufig als Schwestergruppe von *Callithrix* (z.B. BARROSO, 1995; SCHNEIDER et al., 1996, GOODMAN et al., 1998; HOROVITZ et al., 1998, CANAVEZ et al., 1999). Seitens der Morphologie werden seit langem vor allem die vollständige Reduktion der

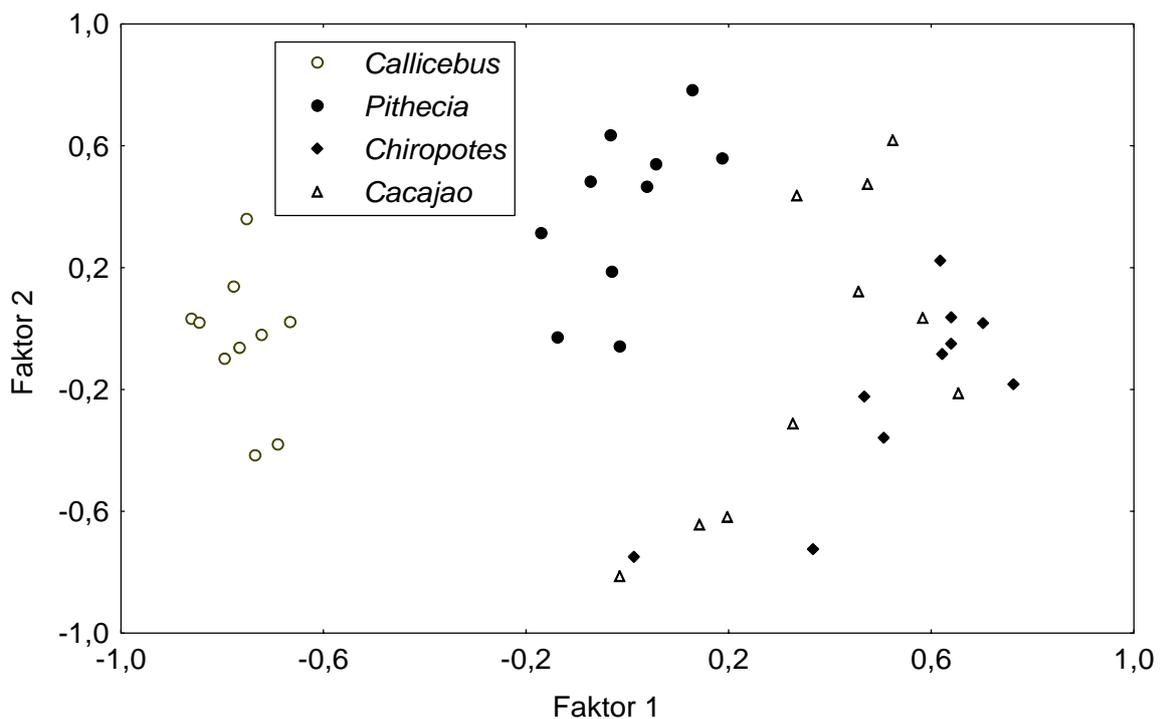


**Abb. 4.8.** Parallelttest für die Pitheciinae. Es treten drei bedeutsame Faktoren zutage. Faktor 4 liegt wieder nahe beim entsprechenden Zufallswert, enthält aber in diesem Fall keine aufschlussreichen Informationen (siehe Text).

dritten Molaren sowie das Auftreten von Zwillingsgeburten als Synapomorphien von *Leontopithecus*, *Saguinus* und *Callithrix* genannt (letzteres wurde allerdings von MARTIN et al., 2000, und AH-KING & TULLBERG, 2000, in Frage gestellt).

### 4.1.3 Sakiaffen

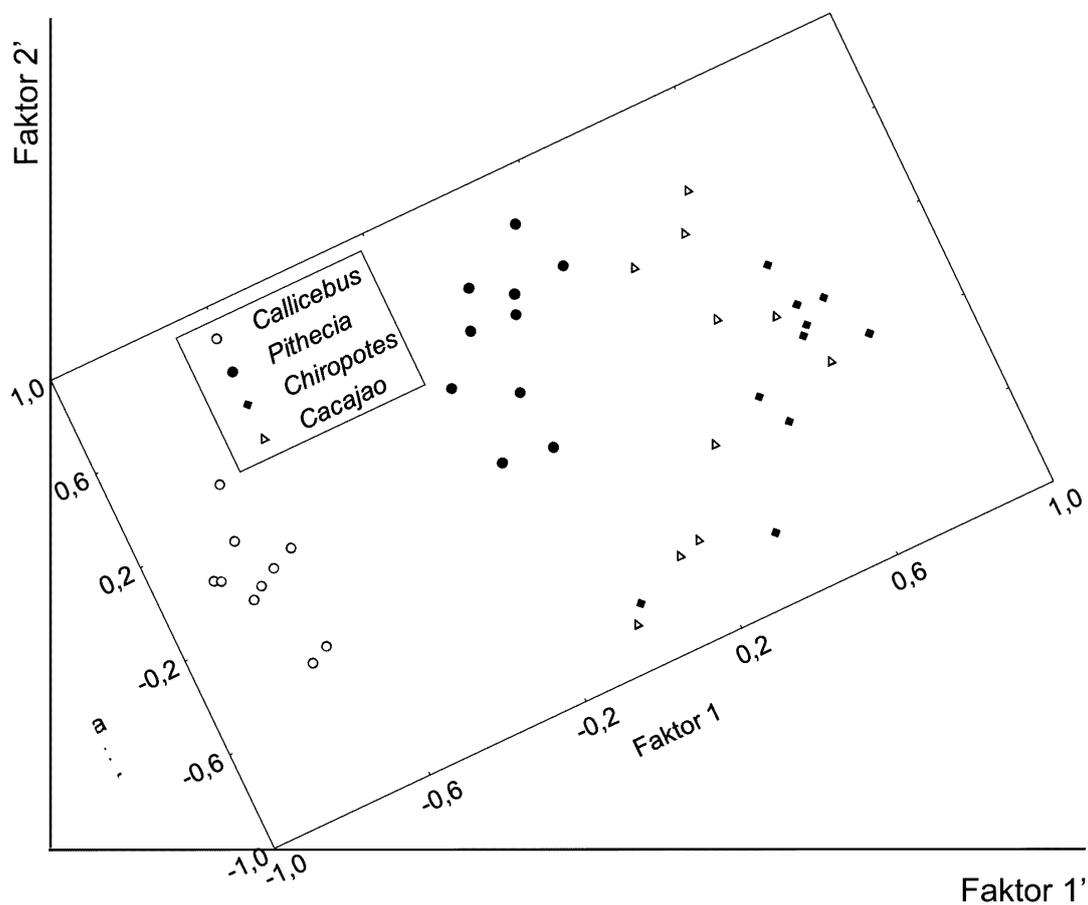
Für die Pitheciinae mit Außengruppe *Callicebus* ist der Paralleltest in Abb. 4.8 grafisch veranschaulicht. Die ersten drei Faktoren liegen oberhalb der Zufallslinie und müssen somit als bedeutsam aufgefasst werden. Faktor 4 liegt, ähnlich wie Faktor 3 bei den Krallenaffen (Kap. 4.1.2) in der Nähe des Schnittpunktes. Zwar liegen im Falle der Pitheciinae keine solchen extrem starken Faktoren vor, die einen sehr großen Teil der Varianz aufnehmen, wie im Falle der Krallenaffen. Dennoch kommt es auch in diesem Fall in Betracht, dass Faktor 4 eine kleine Menge an wertvollen Informationen enthält. Um dies zu überprüfen, wurde ein Modell mit vier Faktoren testweise mit einem Imputationsdatensatz berechnet. Dieses Modell



**Abb. 4.9.** Auftragung der ersten beiden Faktoren für die Pitheciinae. Es ist eine deutliche Auftrennung von *Pithecia* einerseits und *Chiropotes* und *Cacajao* andererseits erkennbar. Betrachtet man jedoch nur Faktor 1 oder nur Faktor 2, so kommt es in beiden Fällen zu einer Überlappung. Offenbar hat die Varimax-Rotation in diesem Fall kein optimales Ergebnis geliefert. Würde man die beiden Faktoren in dieser Grafik um ca. 30° gegen den Uhrzeigersinn rotieren, so würde es auf dem resultierenden ersten Faktor zu einer scharfen Trennung kommen (siehe Text und Abb. 4.10).

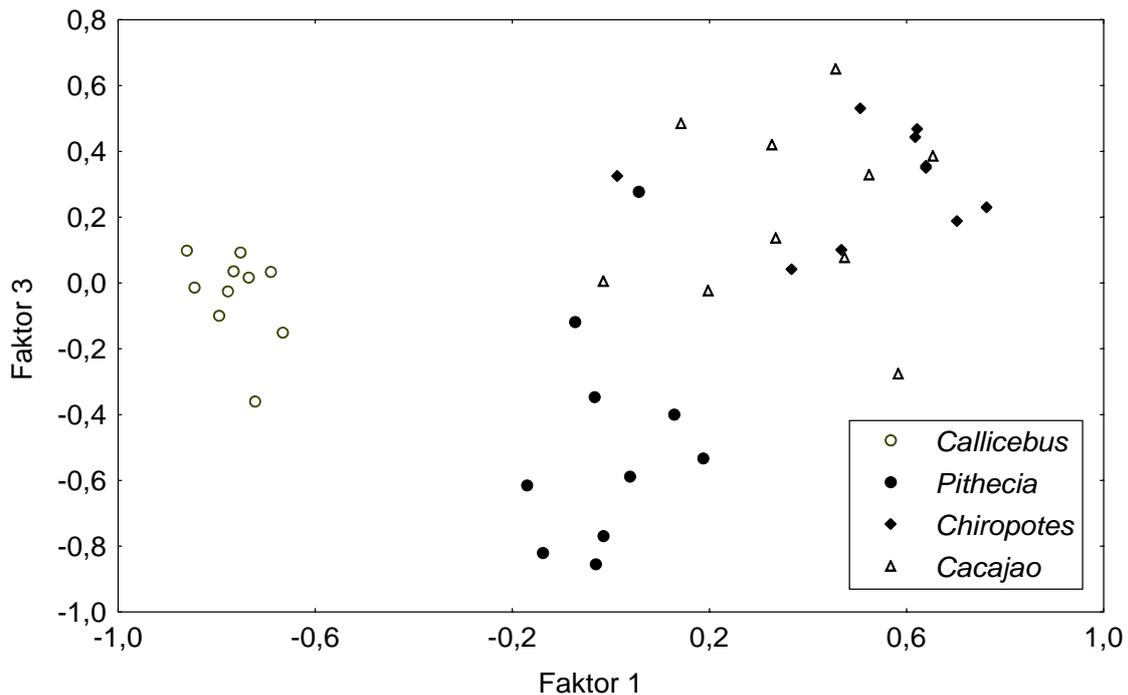
bietet jedoch keine Verbesserung der Ergebnisse gegenüber einem Dreifaktorenmodell, da es auf dem vierten Faktor zu keiner klaren Auftrennung von Taxa kommt. Der vierte Faktor trägt auch nicht, wie Faktor 3 in Kap. 4.1.2, zur Auflösung von Konflikten zwischen anderen Faktoren bei und ist somit für die Analyse gänzlich verzichtbar. Für die im folgenden dargestellten Ergebnisse wurden daher nur drei Faktoren extrahiert.

In Abbildung 4.9 sind die beiden stärksten Faktoren gegeneinander aufgetragen. Die Grafik wirkt auf den ersten Blick befriedigend, auf den zweiten dagegen nicht: Man kann sofort erkennen, dass *Pithecia* in dieser Auftragung scharf von *Chiropotes* und *Cacajao* getrennt ist. Betrachtet man jedoch nur einen der beiden Faktoren für sich alleine, so kommt es zu erheblichen Überlappungen der Faktorladungen. Es fällt nicht allzu schwer, sich eine



**Abb. 4.10.** Rotation der Abb. 4.9 um ca. 30° gegen den Uhrzeigersinn. Betrachtet man die Horizontale als Faktor 1', die Vertikale als Faktor 2', so ergibt sich auf Faktor 1' eine scharfe Auftrennung von *Pithecia* einerseits und *Chiropotes*+*Cacajao* andererseits. Faktor 2' beschreibt in dieser Rotation dagegen keine taxonomischen, sondern Geschlechtsunterschiede innerhalb der Pitheciinae.

besser interpretierbare Rotation vorzustellen: Würde man die Abb. 4.9 um ungefähr 30° gegen den Uhrzeigersinn drehen, wie Abb. 4.10 veranschaulicht, so wären die Gruppen in der Horizontalen sauber voneinander getrennt, *Callicebus* links, *Pithecia* in der Mitte und *Chiropotes+Cacajao* rechts. Da *Pithecia* bei einer solchen Rotation auf dem horizontalen Faktor näher bei der Außengruppe *Callicebus* läge, könnte man dessen Position als plesiomorph interpretieren. Dementsprechend ließe sich die Lage von *Chiropotes* und *Cacajao* im positiven Bereich der Faktorladungen als Synapomorphie auffassen, welche ein Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Taxa belegen würde. Bei der in Abb. 4.9 zugrundeliegenden Varimax-Rotation ist diese Verteilung der Taxa zwar prinzipiell erkennbar, es kommt jedoch nicht zu einer scharfen Auftrennung. Einige Individuen, nämlich drei *Cacajao* und ein *Chiropotes*, fallen in den Bereich der Ladungen, in dem *Pithecia* zu finden ist. Von den drei *Cacajao*-Individuen zählt eines zu *C. melanocephalus*, die anderen beiden zu *C. calvus*, das *Chiropotes*-Individuum gehört der Spezies *C. albinasus* an. Alle vier Individuen sind weiblich. Es sind jedoch sowohl von den genannten Spezies, als auch von weiblichen Vertretern dieser Taxa auch Individuen im stark positiven Bereich der Faktorladungen anzutreffen, so dass weder taxonomische Unterschiede, noch ein Sexualdimorphismus für die beobachtete Überlappung verantwortlich gemacht werden kann.



**Abb. 4.11.** Faktor 3, hier aufgetragen gegen Faktor 1. Auch der dritte Faktor führt zu einer Auftrennung von *Pithecia* einerseits und *Chiropotes* und *Cacajao* andererseits. In diesem Falle kommt es allerdings zur teilweisen Überlappung, und die Faktorladungen der Außengruppe *Callicebus* liegen genau im Überlappungsbereich, so dass eine klare Unterscheidung zwischen ursprünglichem und abgeleiteten Merkmalszustand nicht möglich ist.

Auf Faktor 2 in der Varimax-Rotation kommt es dagegen zu einer Auftrennung der Geschlechter: Weibliche Tiere liegen weiter im negativen Bereich der Faktorladungen als männliche. Diese Auftrennung würde weiterhin erhalten bleiben, wenn man, wie bereits weiter oben angesprochen wurde, die Grafik in Abb. 4.9 um ca. 30° gegen den Uhrzeigersinn drehen würde. Man würde auf diese Weise also eine taxonomische Separation in der Horizontalen und eine Geschlechterseparation in der Vertikalen bekommen. Die Geschlechtsunterschiede liefern dabei keine phylogenetisch verwertbare Information, sondern sind eine Folge des bei Pitheciinen auftretenden Sexualdimorphismus.

**Tabelle 4.3.** Faktorwerte für die 3 Faktoren der Pitheciinae. Da die Varimax-Rotation kein optimales Ergebnis für Faktor 1 und 2 ergeben hat, ist auch die Interpretation der Faktorwerte für diese beiden Faktoren schwierig. Erklärung der Abkürzungen in Kap. 3.2.2.

	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
JBB	1,410	1,398	1,412
BIORB	-0,847	-0,890	-0,837
POC	0,122	0,115	0,129
HIBR	0,683	0,677	0,708
ORBH	1,101	1,065	1,130
ORBV	0,437	0,381	0,476
IO	-1,409	-1,422	-1,421
POB	0,866	0,890	0,882
BICON	1,260	1,228	1,239
C_C	2,117	2,115	2,126
M1_M1	-1,506	-1,511	-1,486
LM_LM	-1,498	-1,515	-1,482
P2	-0,405	-0,417	-0,412
M3	-1,320	-1,305	-1,319
HIL	-0,462	-0,389	-0,437
GAUML	0,636	0,702	0,654
MASTR	-1,434	-1,421	-1,420
LMCOND	0,666	0,634	0,636
JBL_0	0,517	0,503	0,459
JBL_J	-0,420	-0,455	-0,492
OGESH	0,146	0,202	0,237
BASBR	0,649	0,709	0,632
MXD	-0,545	-0,508	-0,573
OURC	-0,891	-0,876	-0,898
OURLM	0,385	0,428	0,378
MANDB	1,110	1,099	1,094
MANDH	-1,255	-1,275	-1,252
LMGO	-0,314	-0,338	-0,316
LMCOND2	0,201	0,174	0,155

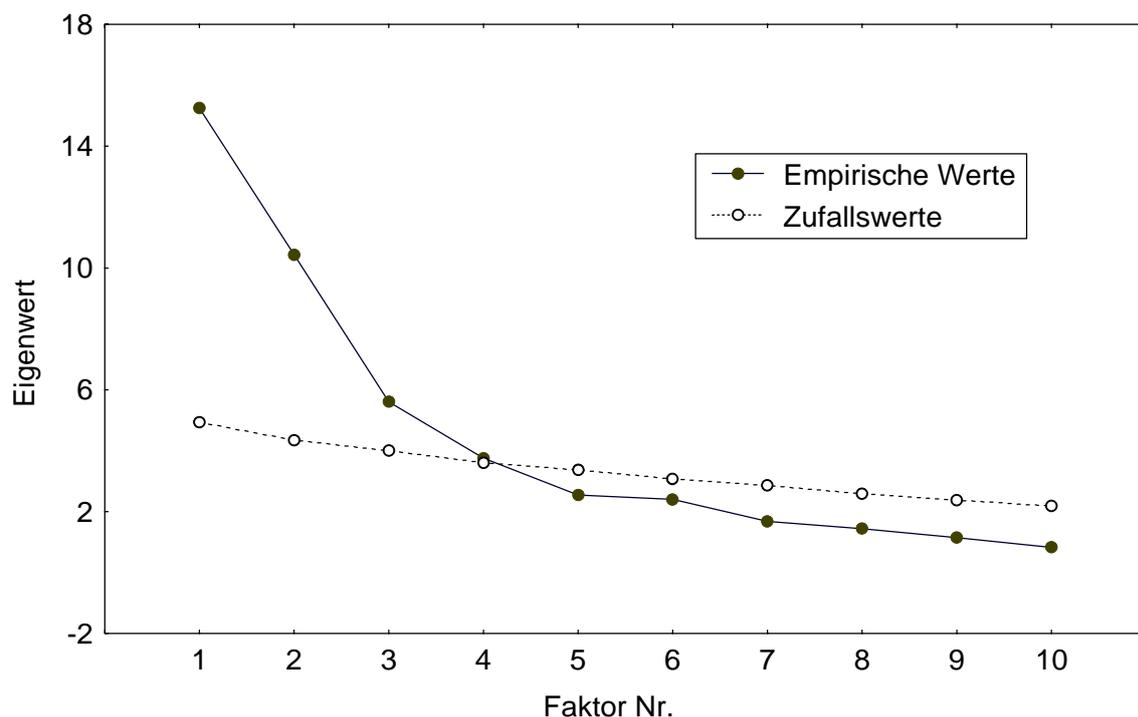
Auch Faktor 3, der in Abb. 4.11 gegen Faktor 1 aufgetragen ist, scheint keine optimale Lösung zu sein. Erneut kommt es zu einer, wenn auch leicht unscharfen, Auftrennung von *Pithecia* einerseits und *Chiropotes+Cacajao* andererseits. Letztere haben positive Ladungen auf Faktor 3, während *Pithecia* überwiegend im negativen Bereich zu finden ist. Die Außengruppe liegt jedoch genau im Überlappungsbereich, so dass anhand von Faktor 3 wieder keine klaren phylogenetischen Schlussfolgerungen möglich sind. Es liegt in diesem Fall die Situation vor, dass der Außengruppenvergleich kein verwertbares Ergebnis liefert. Es gibt zwar auf Faktor 3 einen Unterschied zwischen *Pithecia* einerseits und *Chiropotes+Cacajao* andererseits, es kann jedoch nicht ermittelt werden, welches der ursprüngliche und welches der abgeleitete Zustand ist.

Offensichtlich hat die Varimax-Rotation in diesem Fall kein gutes Ergebnis geliefert. Würde man die Faktoren 1 und 2 wie oben beschrieben rotieren, so erhielte man klare Befunde für ein Schwestergruppenverhältnis von *Chiropotes* und *Cacajao*. Die Faktorwerte für diese nicht optimale Rotation sind in Tab. 4.3 aufgeführt. Sie erlauben jedoch kaum Schlussfolgerungen, da die gewonnenen Faktoren ein ungünstiges Modell liefern, bei dem insbesondere auf den Faktoren 1 und 2 taxonomische Unterschiede mit Sexualdimorphismen vermengt sind. Die Faktorwerte in Tab. 4.3 sind dadurch selbst für diagnostische Zwecke nur unzureichend brauchbar.

Es ist an dieser Stelle anzumerken, dass es auch hier, im Falle einer nicht optimalen Rotation, nicht zu Ergebnissen gekommen ist, die denen anderer Analysen in dieser Studie widersprechen. Die ungünstige Rotation in Abb. 4.9 liefert vielmehr gar keine klaren Befunde zur Phylogenese der Pitheciinae und steht somit auch zu nichts im Widerspruch. Generell dürfte es sich hier wohl auch um ein eher selteneres und untergeordnetes Problem handeln.

#### 4.1.4 Greifschwanzaffen

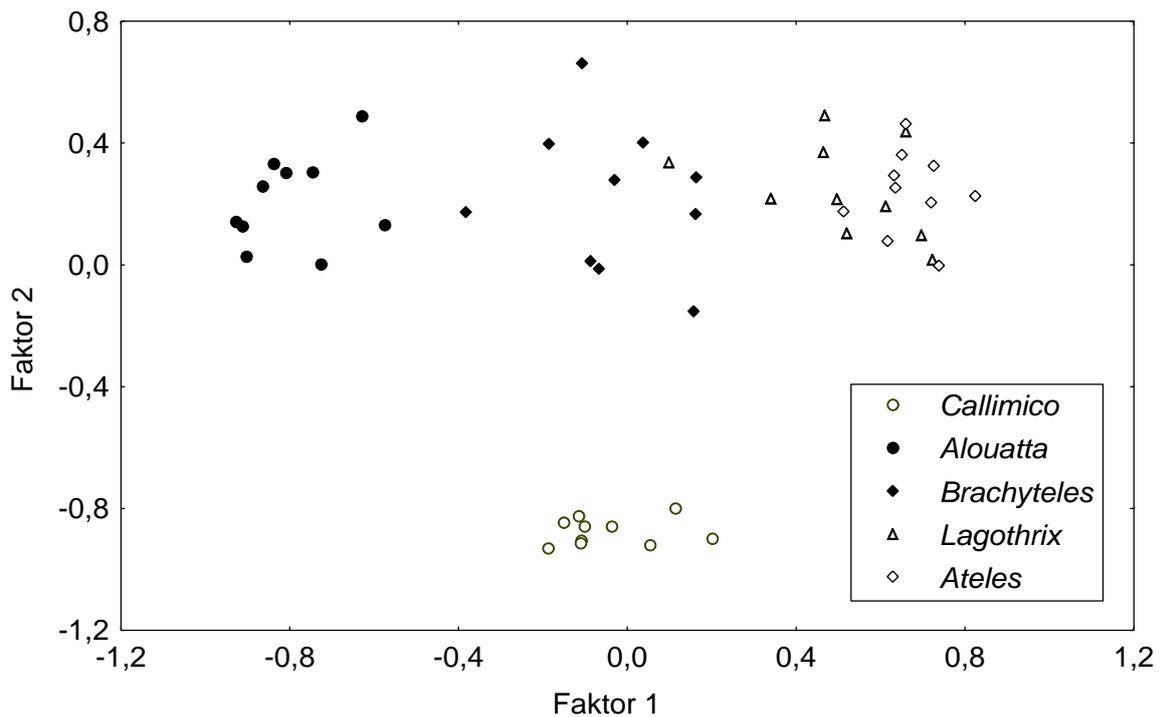
Für die Greifschwanzaffen wurde *Callimico* als Außengruppe herangezogen. Dieser Entschluss beruht auf einer Analyse verschiedener Außengruppen mit jeweils einem einzelnen Imputationsdatensatz im Vorfeld der eigentlichen Berechnungen mit fünf Datensätzen. Bei Verwendung von *Callicebus* als Außengruppe kam es zu einer Überlappung zwischen diesem Taxon und *Brachyteles*. Alle anderen Taxa setzten sich dagegen klar von den Greifschwanzaffen ab, was sie zur Verwendung als Außengruppe besser erscheinen ließ, zumal dadurch eine weitere Auftrennung verschiedener Taxa möglich wird. *Callimico* spiegelt in klarer Form die Ergebnisse wider, die auch bei anderen Taxa zum Vorschein



**Abb. 4.12.** Paralleltest für die Greifschwanzaffen. Es treten drei bedeutsame Faktoren in Erscheinung. Auch hier stellt wieder ein Faktor, nämlich Faktor 4, einen Grenzfall dar. Eine testweise Analyse eines einzelnen Imputationsdatensatzes sprach jedoch dafür, dass Faktor 4 keine verwertbaren Zusatzinformationen liefert (siehe Text).

kommen. *Aotes* bzw. *Saimiri* als Test-Außengruppe lieferten ferner Hinweise auf Affinitäten zwischen *Brachyteles* und *Alouatta*. Da dieses Phänomen jedoch einerseits nur unscharf bei vereinzelt getesteten Außengruppen auftrat, und andererseits in Kap. 4.1.5 viel deutlicher in Erscheinung tritt, beschränken sich die weiteren Darstellungen in diesem Abschnitt auf die Außengruppe *Callimico*, welche nur solche Ergebnisse liefert, die auch andere Außengruppen liefern würden.

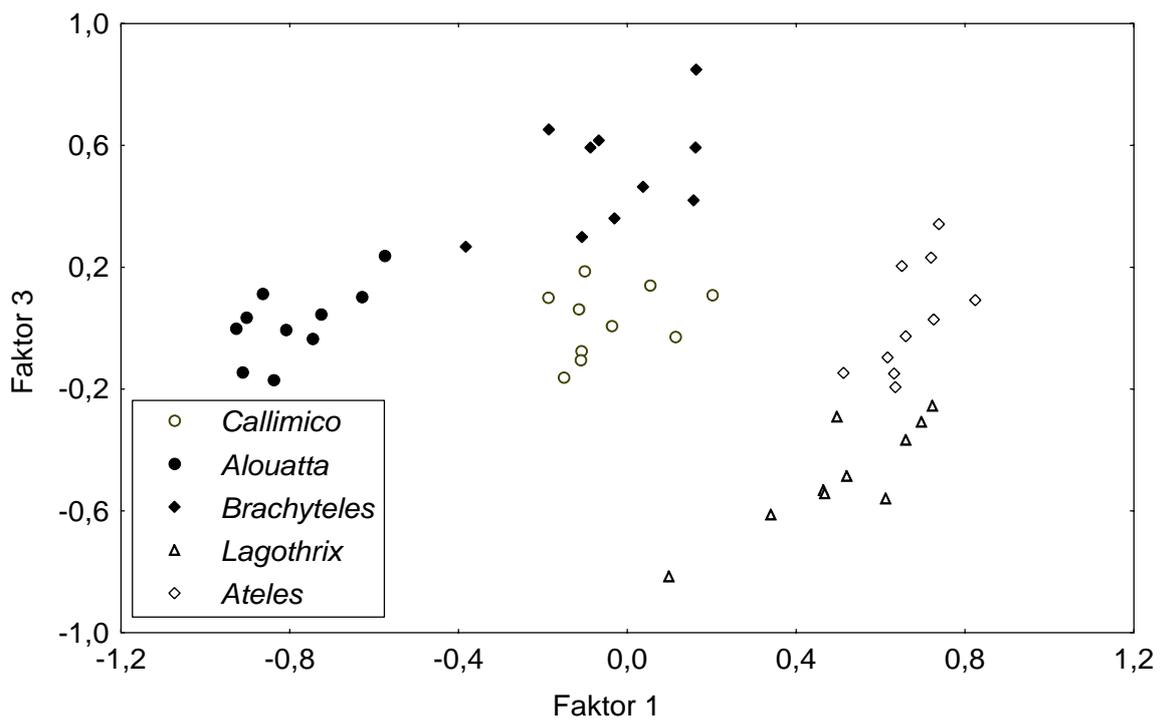
Abbildung 4.12 veranschaulicht den Paralleltest für die Greifschwanzaffen mit Außengruppe *Callimico*. Die ersten drei Faktoren liegen klar über der Zufallslinie und sollten deshalb auf jeden Fall extrahiert werden. Mit Faktor 4 liegt erneut ein Grenzfall im Schnittstellenbereich vor, wie er schon in den beiden zuvor dargestellten Analysen (Kap. 4.1.2 bzw. 4.1.3) aufgetreten ist. Deshalb wurde auch hier probenhalber ein Modell mit vier Faktoren anhand eines einzigen Imputationsdatensatzes berechnet. Der vierte Faktor lieferte dabei keine zusätzlichen verwertbaren Informationen, da er zu keiner scharfen



**Abb. 4.13.** Auftragung der beiden stärksten Faktoren für die Greifschwanzaffen. Faktor 1 ergibt ein dreistufiges Merkmal, welches *Alouatta*, *Brachyteles* und *Lagothrix+Ateles* voneinander trennt, wobei die Außengruppe *Callimico* wie *Brachyteles* im mittleren Bereich liegt. Faktor 2 führt lediglich zu einer Aufspaltung von Innen- und Außengruppe.

Auftrennung von Taxa führte. Er wurde deshalb als für die vorliegende Studie unbedeutend verworfen. Alle folgenden Darstellungen beziehen sich auf eine ausführliche Analyse, bei der drei Faktoren extrahiert wurden.

Abbildung 4.13 zeigt eine Auftragung der Faktoren 1 und 2. Die Greifschwanzaffen erscheinen auf Faktor 1 in drei Cluster geordnet – *Alouatta* im negativen, *Brachyteles* im neutralen und *Lagothrix+Ateles* im positiven Bereich der Faktorladungen. Die Außengruppe *Callimico* liegt wie *Brachyteles* im neutralen Bereich. Der Faktor deutet somit erstens auf eine Monophylie von *Alouatta* hin. Hierfür spricht die negative Ladung auf Faktor 1, die gegenüber dem Ursprungszustand, neutrale Ladung, als apomorph zu interpretieren ist. Zweitens ist aber auch die positive Ladung von *Lagothrix+Ateles* gegenüber dem neutralen Zustand als apomorph anzusehen, was für ein Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Taxa spricht. *Alouatta* einerseits und *Lagothrix+Ateles* andererseits dürften sich demnach vom ursprünglichen Zustand in entgegengesetzte Richtungen entwickelt haben.



**Abb. 4.14.** Faktor 3, hier aufgetragen gegen Faktor 1. Der dritte Faktor liefert ebenfalls eine dreistufige Aufteilung, in diesem Falle in *Lagothrix*, *Alouatta+Ateles* und *Brachyteles*. Auch hier liegt die Außengruppe im mittleren Bereich, genau wie *Alouatta* und *Ateles*. Diese Auftragung führt zu einer sauberen Auftrennung der vier Innengruppentaxa, und in allen Fällen liefert der Außengruppenvergleich eindeutige Ergebnisse.

Faktor 2 führt lediglich zu einer Separation von Innen- und Außengruppe und ist deshalb als phylogenetisch uninformativ zu verstehen. Er führt zwar zu einer Auftrennung in zwei Gruppen von Taxa, aber nicht zu einer Aufklärung von phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Innengruppe. Bei den Merkmalen, die auf diesem Faktor *Callicebus* von den Greifschwanzaffen separieren, könnte es sich sowohl um Autapomorphien der Außengruppe, als auch um solche der Innengruppe handeln.

Faktor 3 ist in Abb. 4.14 gegen Faktor 1 aufgetragen. Auch hier kommt es zu einer dreistufigen Anordnung, bei der die Außengruppe wiederum in der Mitte liegt. Ebenfalls im neutralen mittleren Bereich sind *Alouatta* und *Ateles* zu finden. Sie haben somit gemäß Außengruppenvergleich den ursprünglichen Merkmalszustand bewahrt. *Lagothrix* dagegen lädt auf Faktor 3 negativ, *Brachyteles* positiv. Beides stellt demnach Autapomorphien der jeweiligen Taxa dar. Somit ist auch Faktor 3 definitionsgemäß nicht informativ, da er lediglich Autapomorphien der OTUs (*operational taxonomic units*) aufzeigt. Er liefert somit keine weiteren Informationen über phylogenetische Beziehungen der OTUs, belegt allerdings in diesem Fall immerhin, dass es sich bei diesen um natürliche Einheiten der Phylogenese handelt, was für die Beurteilung der Korrektheit des operationalen Ansatzes nicht belanglos ist.

Abbildung 4.14 fasst die phylogenetisch verwertbaren Ergebnisse dieser Analyse in komprimierter Form zusammen. Die Außengruppe befindet sich in der Mitte, alle anderen Taxa in der Peripherie, und jede positive oder negative Ladung ist somit als Apomorphie aufzufassen. Für die Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Greifschwanzaffen ist die positive Ladung auf Faktor 1 bedeutsam, da sie für ein Schwestergruppenverhältnis von *Lagothrix* und *Ateles* spricht. Die weiteren nicht-neutralen Ladungen auf diesen beiden Faktoren bestätigen die jeweilige Monophylie der operational gewählten Taxa *Alouatta*, *Brachyteles* und *Lagothrix*.

Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Lagothrix* und *Ateles*, wie es aus der vorliegenden Studie hervorgeht, wurde z.B. von FORD (1980), DUTRILLAUX et. al. (1986), KAY (1990), PURVIS (1995), und SCHNEIDER et al. (1996) ermittelt. Nach den Darstellungen von COLLINS (2004) tritt dieser Befund in der Literatur weniger häufig zutage als ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Ateles* und *Brachyteles*, wird aber auch durch einen Teil seiner molekularen Daten (COII) bestätigt. Hervorstechendes Argument für diesen Befund sind nach der vorliegenden Studie vor allem die Proportionen des Hirnschädels. Die



**Abb. 4.15.** Superiore Ansichten der Schädel von **a.** *Brachyteles arachnoides*, weiblich, Brasilien (MN 1420), **b.** *Lagothrix lagotricha cana*, männlich, Peru (FMNH 98049), **c.** *Ateles belzebuth marginatus*, weiblich, Brasilien (FMNH 92124). *Lagothrix* und *Ateles* weisen nach der vorliegenden Studie abgeleitete Merkmale in den Proportionen des Hirnschädels auf. Dieser ist bei diesen beiden Taxa relativ lang und breit, die postorbitale Einschnürung ist weniger stark ausgeprägt.

postorbitale Einschnürung ist schwach, und der Hirnschädel ist lang und breit (Abb. 4.15). *Alouatta* dagegen zeigt eine Entwicklung in die entgegengesetzte Richtung. Der Hirnschädel ist bei diesem Taxon insgesamt klein, und es liegt eine tiefe postorbitale Einschnürung vor. Auch diese Entwicklung bei *Alouatta* ist laut Außengruppenvergleich als abgeleitet aufzufassen. Das kleine Gehirn von *Alouatta* ist demnach also nicht ursprünglich, sondern eher als Konsequenz der enormen Vergrößerung des Kehlkopfes zu verstehen (WIESEMÜLLER & ROTHE 1999: 152).

In ähnlicher Weise spricht der dritte Faktor dafür, dass sich *Lagothrix* und *Brachyteles* vom ursprünglichen Zustand der Greifschwanzaffen aus in entgegengesetzte Richtungen entwickelt haben, was die Dicke des Interorbitalpfeilers und den Abstand der Canini betrifft. Bei *Lagothrix* ist der Interorbitalpfeiler verschmälert und der Abstand der oberen Eckzähne vergrößert, bei *Brachyteles* ist es genau umgekehrt.

Eine abschließende Darstellung zu den in der vorliegenden Studie ermittelten phylogenetischen Beziehungen der Greifschwanzaffen wird an dieser Stelle noch nicht gegeben, da bei der Analyse des gesamten Datenmaterials (Kap. 4.1.5) hierzu ein weiterer Befund auftrat. Das Thema wird deshalb im nachfolgenden Kapitel fortgesetzt.

**Tabelle 4.4.** Faktorwerte für die einzelnen Messgrößen bei den drei ermittelten Faktoren für die Greifschwanzaffen. Erklärung der Abkürzungen in Kap. 3.2.2.

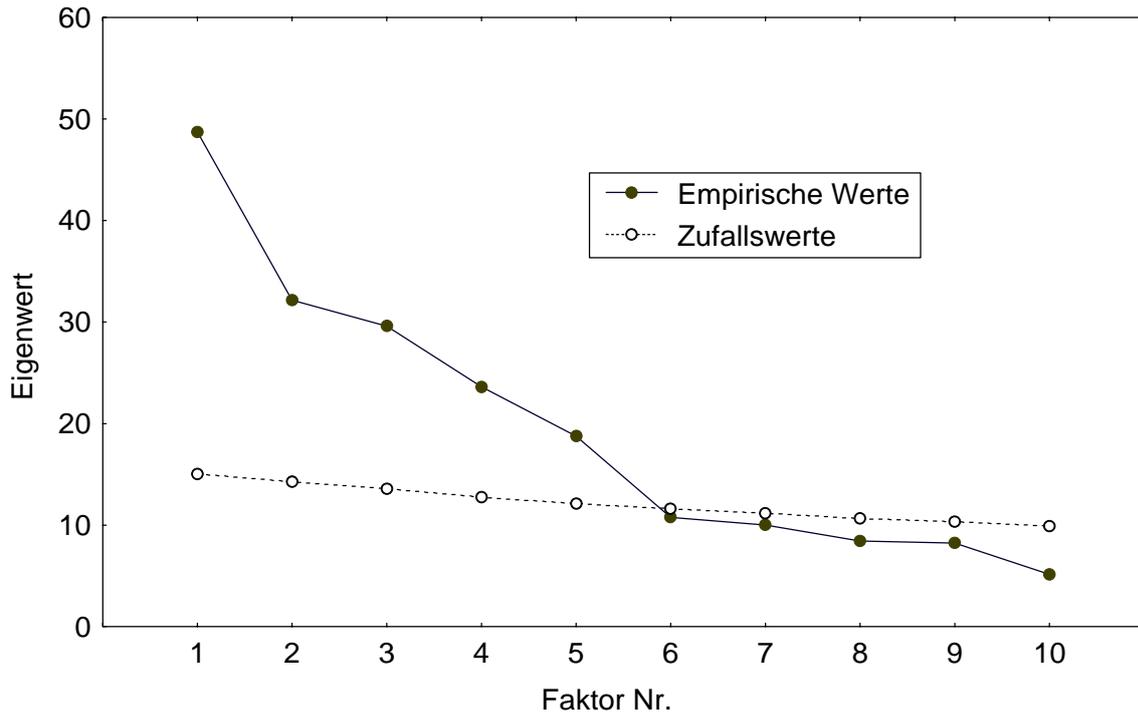
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
JBB	-0,506	-0,041	-0,658
BIORB	1,395	0,748	-0,464
POC	1,961	-0,015	0,465
HIBR	1,784	-0,591	0,262
ORBH	1,474	1,385	-0,417
ORBV	0,930	1,668	-0,120
IO	0,083	-0,777	2,320
POB	0,404	1,574	-1,212
BICON	-0,297	-0,800	-0,034
C_C	0,249	-1,756	-2,092
M1_M1	-0,827	-0,670	0,533
LM_LM	-0,916	0,478	0,177
P2	-0,386	-1,769	-0,413
M3	-0,436	1,262	0,230
HIL	1,818	-0,968	-0,033
GAUML	-0,668	0,650	1,794
MASTR	-0,877	0,413	1,303
LMCOND	-0,777	0,629	-1,479
JBL_0	-0,228	0,568	-0,840
JBL_J	-0,971	-0,641	-0,454
OGESH	-0,455	-0,052	1,899
BASBR	1,934	-0,556	0,809
MXD	-0,765	-0,815	-0,776
OURC	-0,802	0,247	0,789
OURLM	-0,252	-1,793	-0,383
MANDB	-0,481	-0,863	-0,086
MANDH	-0,902	0,465	0,368
LMGO	-0,684	1,357	-0,478
LMCOND2	-0,802	0,662	-1,007

Die Faktorwerte für die drei errechneten Faktoren sind in Tab. 4.4 aufgeführt. Beim ersten Faktor fallen in Einklang zum zuvor gesagten hohe Werte bei der postorbitalen Einschnürung (Messgröße POC) und der Höhe, Breite und Länge des Hirnschädels auf. (Messgrößen BASBR, HIBR, HIL).

#### 4.1.5 Höhere phylogenetische Beziehungen der Neuweltaffen

In diesem Abschnitt wird das gesamte Datenmaterial in die Analyse einbezogen. Zusätzlich zu den Neuweltaffen werden die Altweltaffen in die Innengruppe aufgenommen, da erstere seitens der Morphologie unzureichend als monophyletische Gruppe belegt sind. *Tarsius* dient als Außengruppe. Die Grafik zum Paralleltest ist in Abb. 4.16 dargestellt. Es treten fünf bedeutsame Faktoren

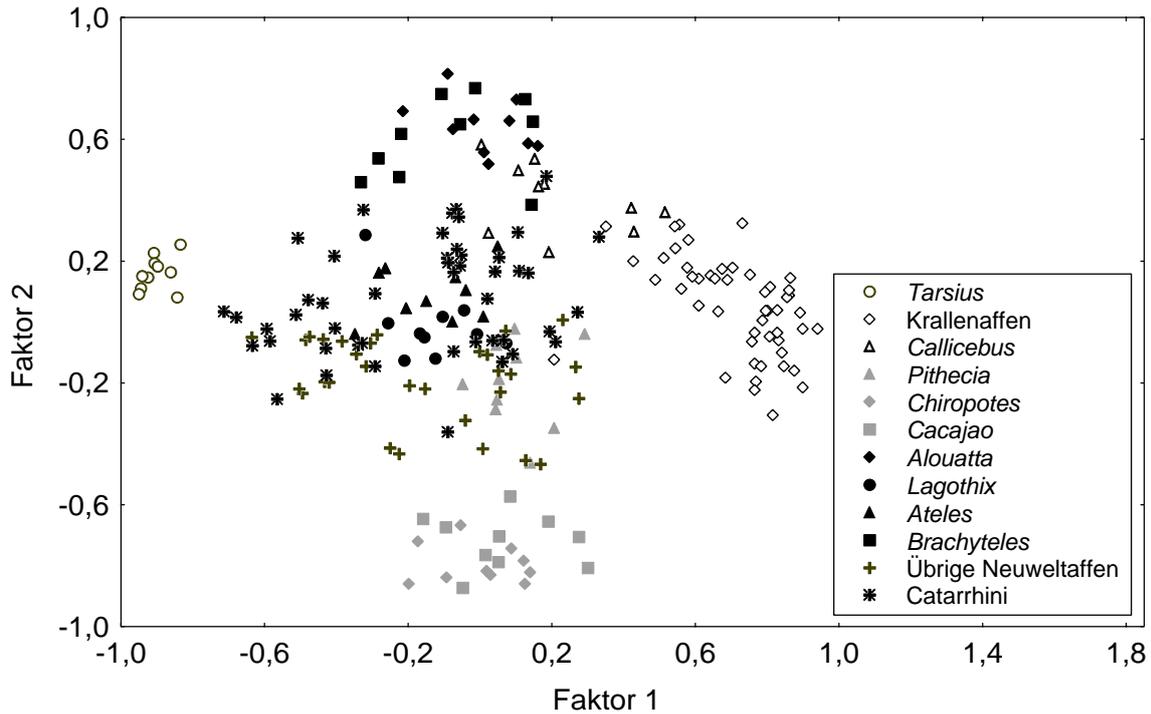
oberhalb der Zufallslinie zutage. Faktor 6 liegt mit einem auffälligen Knick darunter. Gemäß einer Test-Analyse mit nur einem Imputationsdatensatz würde auch in dieser Analyse ein sechster Faktor keine weiteren verwertbaren Informationen liefern, da er keine deutliche Auftrennung taxonomischer Gruppen bewirkt. Wie sich im folgenden zeigen wird, liefern selbst die Faktoren 3 bis 5 – trotz ihrer statistischen Bedeutsamkeit - keine verwertbaren Hinweise auf höhere phylogenetische Beziehungen. Man darf in solchen Fällen davon ausgehen, dass diese Faktoren, die keine taxonomische Trennung bewirken, andere Gestaltunterschiede wie z.B. Polymorphismen beschreiben (siehe das Beispiel des Sexualdimorphismus bei den Pitheciinae, Kap. 4.1.3).



**Abb. 4.16.** Parallelttest für das komplette Datenmaterial mit Innengruppe *Simiae* und Außengruppe *Tarsius*. Es treten 5 bedeutsame Faktoren zutage. Der erste Faktor hat einen besonders hohen Eigenwert. Ein auffälliger Knick ist beim zweiten und beim sechsten Faktor zu beobachten. Faktor 6 liegt außerdem unterhalb der Zufallslinie und kann somit als unbedeutsam aufgefasst werden.

Die Faktoren 1 und 2 sind in Abb. 4.17 gegeneinander aufgetragen. Die Grafik zeigt eine kreuzförmige Punktwolke, in deren Zentrum unterschiedlichste Vertreter der Alt- und Neuweltaffen miteinander vermengt sind. In der Peripherie finden sich dagegen auf beiden Faktoren Individuen zusammen, die phylogenetisch nahe miteinander verwandt sind. Am negativen Ende von Faktor 1 ist die Außengruppe *Tarsius* zu finden, am gegenüberliegenden positiven Ende die Krallenaffen. Auf Faktor 2 haben sich *Chiropotes* und *Cacajao* im negativen Bereich abgesetzt, *Alouatta* und *Brachyteles* auf der gegenüberliegenden positiven Seite. Jede dieser vier Gruppierungen, die sich in dieser Grafik rechts, links, oben und unten zusammengefunden haben, setzen sich damit von sämtlichen anderen Vertretern der Haplorhini ab. Auch bei *Tarsius* ist wegen der zahlreichen bekanntermaßen abgeleiteten Merkmale am Schädel (enorme Vergrößerung der Orbitae, die eine Umkonstruktion des Schädels nach sich zieht) damit zu rechnen, dass es zu einem Abweichen vom ursprünglichen haplorhinen Zustand kommt. Dies erschwert die Verwendung von *Tarsius* als Außengruppe.

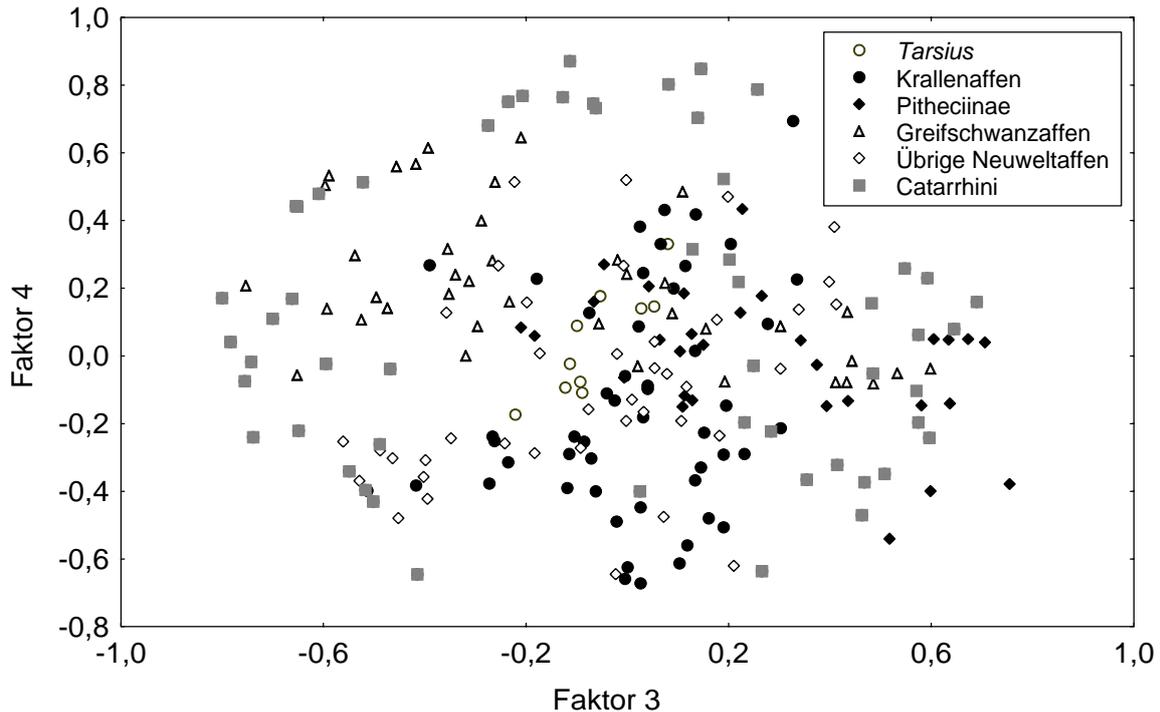
Ungeachtet dieser Problematik ergeben sich aus den beiden stärksten Faktoren



**Abb. 4.17.** Auftragung der beiden stärksten Faktoren für alle Simiae. Es ergibt sich eine kreuzförmige Wolkenstruktur, in dessen Mitte ein heterogenes Gemisch verschiedenster Taxa zu finden ist. An den extrem positiven bzw. negativen Enden der Faktorladungen sind dagegen stets Individuen zu finden, die zu nahe verwandten Taxa gehören. Bei Faktor 1 finden sich im extrem positiven Bereich die Krallenaffen, im extrem negativen Bereich *Tarsius*. Bei Faktor 2 sind am negativen Ende *Chiropotes* und *Cacajao* zu finden, am positiven Ende *Alouatta* und *Brachyteles*.

(Abb. 4.17) drei monophyletische Gruppierungen: Die Monophylie der Krallenaffen (positive Ladung auf Faktor 1), ein Schwestergruppenverhältnis von *Chiropotes* und *Cacajao* (negative Ladung auf Faktor 2), und ein ebensolches von *Brachyteles* und *Alouatta* (positive Ladung auf Faktor 2) würden sich auch dann ergeben, wenn man *Tarsius* als geeignete Außengruppe anzweifeln und den Ursprungszustand eher im neutralen Bereich der Faktorladungen suchen würde.

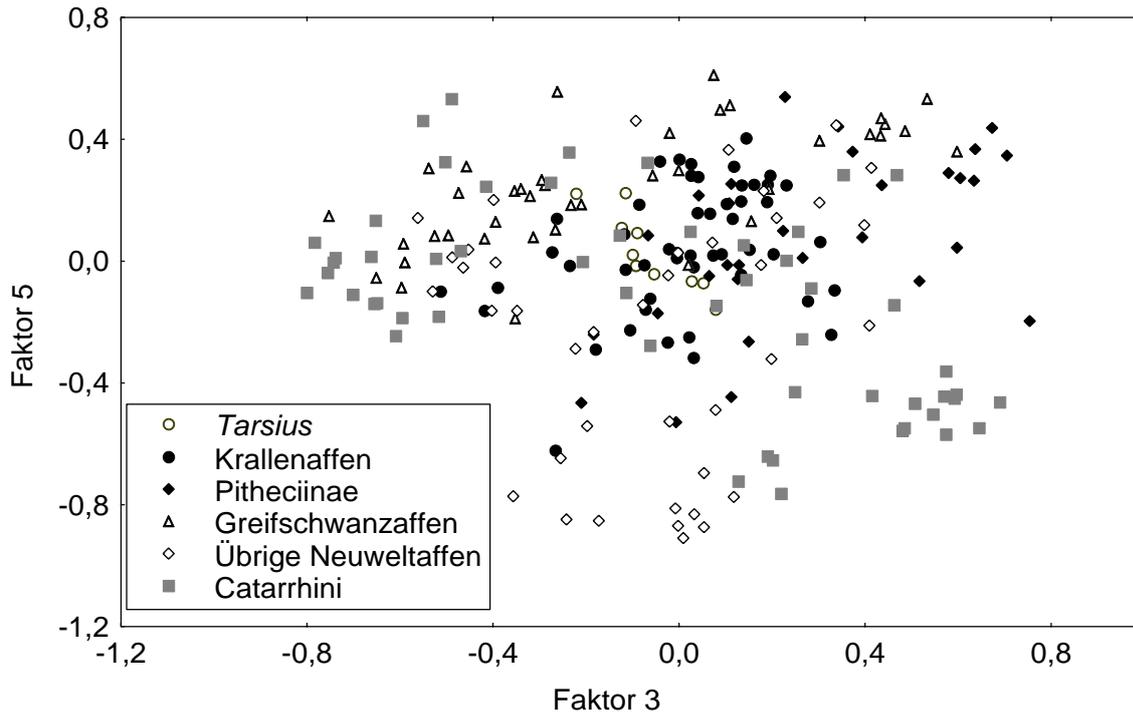
Die weiteren drei extrahierten Faktoren führen dagegen zu keiner klaren Separation höherer Taxa. Abb. 4.18 zeigt eine Auftragung der Faktoren 3 und 4, Abb. 4.19 von den Faktoren 3 und 5. Die verschiedenen Taxa der Neuweltaffen erscheinen in diesen Abbildungen in diffuser Vermischung mit den Altweltaffen, so dass keine weiteren Schlussfolgerungen für die höheren phylogenetischen Beziehungen möglich sind. Ursache für die statistische Bedeutsamkeit dieser Faktoren dürften Unterschiede sein, die keine Relevanz für die phylogenetische Systematik haben. Neben Polymorphismen kommen in diesem Fall



**Abb. 4.18.** Auftragung der Faktoren 3 und 4. Diese führen offensichtlich nicht zu einer scharfen Trennung höherer Taxa der Simiae.

angesichts der Vermischung von Alt- und Neuweltaffen wohl auch Konvergenzen und Parallelismen in Frage, also Ähnlichkeiten, die auf mehrfacher, unabhängiger Evolution beruhen.

In Tab. 4.5 sind die Faktorwerte für die fünf extrahierten Faktoren aufgelistet. Beim stärksten Faktor muss zunächst sofort ins Auge fallen, dass dieser ausgesprochen hohe Werte bei der Größe der Orbitae (ORBH und ORBV) und der Dicke des Interorbitalpfeilers aufweist. Vor diesem Hintergrund erscheint *Tarsius* als Außengruppe, welche extrem im negativen Bereich des Faktors liegt, sehr zweifelhaft. Die enorm großen Orbitae und die dementsprechend schmale Interorbitalwand bei *Tarsius* sind mit großer Sicherheit als abgeleitete Merkmale aufzufassen, die eine Anpassung an die nachtaktive Lebensweise darstellen. *Tarsius* weist also im Hinblick auf diesen Merkmalskomplex selbst besonders stark abgeleitete Merkmale auf und ist deshalb als Außengruppe schlecht geeignet. Gerade für Merkmale der circumorbitalen Region würde aber auch sonst kein anderes rezentes Taxon als geeignete Außengruppe zur Verfügung stehen. Die Strepsirhini haben keine Postorbitalwand und eine wesentlich geringer ausgeprägte Frontalstellung der Augen, so dass sie diesbezüglich als Vergleichsobjekte ungeeignet erscheinen.



**Abb. 4.19.** Faktor 5, hier aufgetragen gegen Faktor 3. Auch der fünfte Faktor erlaubt keine deutliche Unterscheidung höherer Taxa.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die vier Gruppen, welche in der Auftragung in Abb. 4.17 in der Peripherie auftauchen, sich dadurch von sämtlichen anderen Haplorhini unterscheiden. Es erscheint daher naheliegend, anzunehmen, dass der ursprüngliche Zustand in der Mitte der kreuzförmigen Punktwolke zu suchen ist und die abgesonderten Gruppierungen somit abgeleitete Merkmale aufweisen. Dieser Standpunkt würde übrigens auch nichts an der Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Simiae ändern, sondern lediglich in Frage stellen, ob es sich beim Ausweichen von *Tarsius* in den negativen Bereich von Faktor 1 um etwas Ursprüngliches handelt. Auf diesem stärksten Faktor findet sich links *Tarsius* und rechts die Krallenaffen, also Taxa, deren Monophylie kein Autor in Frage stellen würde. Kleine Orbitae und ein breiter Interorbitalpfeiler („klein“ und „breit“ ist hier unter Berücksichtigung allometrischer Beziehungen zu verstehen) ließen sich nach diesen Ergebnissen als abgeleitetes Merkmal der Krallenaffen auffassen (Abb. 4.20). Diese Interpretation steht im Widerspruch zu früheren eigenen Befunden, bei denen ein breiter Interorbitalpfeiler innerhalb der Simiae als abgeleitet interpretiert wurde (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999). Die Monophylie der Krallenaffen erfährt durch eine

**Tabelle 4.5.** Faktorwerte für die jeweiligen Messgrößen, die am gesamten Material erhoben wurden. Für die Diskussion sind vor allem die Werte der Faktoren 1 und 2 von Belang, da diese Faktoren zur Abtrennung bestimmter nahe verwandter Taxa von allen übrigen Vertretern der Haplorhini führen. Erklärung der Abkürzungen in Kap. 3.2.2.

	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 4	Faktor 5
JBB	-0,282	-0,857	0,630	0,394	0,578
BIORB	-1,138	0,323	-1,403	0,412	0,255
POC	-0,388	-0,594	-1,361	0,356	-0,416
HIBR	0,036	-0,910	-0,894	0,384	-1,024
ORBH	-2,095	-0,598	-1,145	0,215	0,331
ORBV	-2,141	-0,762	-0,687	-0,327	0,537
IO	2,648	1,093	-2,209	0,124	1,382
POB	0,156	-0,432	1,582	3,569	-1,427
BICON	0,082	-0,985	0,418	-0,066	0,429
C_C	1,117	-2,130	0,457	-0,600	-0,637
M1_M1	0,008	1,536	-0,516	-0,125	-0,543
LM_LM	-0,544	1,602	-0,460	0,137	-0,086
HIL	0,475	-0,233	-1,197	0,112	-1,073
GAUML	-0,546	0,231	1,208	-0,108	0,112
MASTR	-1,155	1,967	0,040	0,367	-0,261
LMCOND	0,112	-0,119	0,645	-0,184	1,481
JBL_0	0,120	-0,100	0,116	0,735	0,674
JBL_J	1,600	0,486	0,326	1,101	-0,019
OGESH	-0,383	0,018	1,265	-1,486	-0,853
BASBR	0,578	-1,190	-0,963	-0,303	-0,864
MXD	0,088	0,044	0,539	-2,154	-1,010
OURC	0,098	2,063	1,154	-0,473	-1,135
OURLM	0,902	-0,197	-0,020	-1,302	-1,405
MANDH	0,285	0,016	1,258	-0,358	1,559
LMGO	0,189	-0,466	0,570	-0,140	2,028
LMCOND2	0,179	0,193	0,646	-0,279	1,389

molekularbiologische Untersuchung von SINGER et al. (2003) wegen drei nur dort auftretender SINEs eine Unterstützung von hohem Gewicht, da ein solches Ausmaß abgeleiteter genetischer Übereinstimmungen sehr einzigartig erscheint.

Der zweitstärkste Faktor weist hohe Werte beim Abstand der Eckzähne und der Basion-Bregma-Höhe auf. Auch hier ist *Tarsius* mit seinem kleinen Hirnschädel und abgeleiteten Merkmalen im Bereich der Frontzähne (nur zwei Incisivi im Unterkiefer) als Außengruppe nicht optimal, erfährt jedoch Unterstützung von fast allen Haplorhini: Genau wie die allermeisten Neu- und Altweltaffen liegt *Tarsius* hier im neutralen Bereich der Faktorladungen und erscheint daher als Außengruppe nicht ungeeignet. Nur zwei Gruppierungen weichen auf diesem Faktor von der Norm ab. Auf der Seite der negativen



**Abb. 4.20.** Anteriore Ansichten der Schädel von **a.** *Callicebus cupreus discolor*, männlich, Peru (FMNH 25336) – **b.** *Leontopithecus rosalia rosalia*, männlich, Lincoln Park Zoo, Chicago (FMNH 134507). Krallenaffen (rechts) haben im Vergleich zu Außengruppen (links) einen verhältnismäßig breiten Interorbitalpfeiler und kleine Orbitae. Dieser Unterschied wird bei besonders kleinen Formen (*Callithrix pygmaea*) allerdings erst bei Berücksichtigung allometrischer Beziehungen erkennbar.

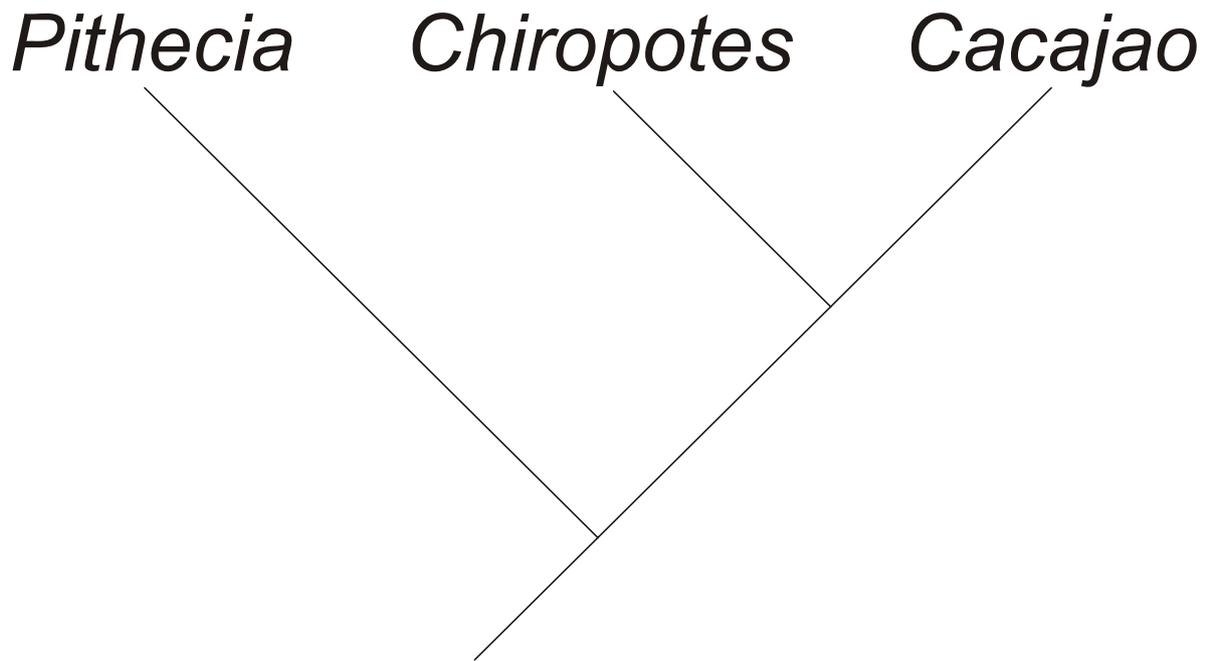
Ladungen sind dies *Chiropotes* und *Cacajao*, welche von der überwiegenden Mehrheit der Autoren als Schwestergruppen angesehen werden (siehe z.B. ROSENBERGER, 1979; FORD, 1980; KAY, 1990; HOROVITZ, 1998; PURVIS, 1995; SCHNEIDER et al., 1996, GOODMAN et al., 1998). Aus morphologischer Sicht sprächen gemäß der vorliegenden Ergebnisse eine große Basion-Bregma-Höhe und ein großer Abstand der oberen Canini für dieses Schwestergruppenverhältnis (Abb. 4.21).

Das Problem der ungünstigen Faktorrotation, welche bei dieser Gruppe aufgetreten ist, wurde schon in Kap. 4.1.3 angesprochen. Aus den gewonnenen Faktoren lässt sich in diesem Fall strenggenommen nichts schlussfolgern, wenn man sie nicht in Gedanken etwas dreht. Dann ergäbe sich der gleiche Befund wie an dieser Stelle, dass nämlich *Chiropotes* und *Cacajao* Schwestergruppen sind. Aus der Untersuchung des gesamten Datenmaterials kann dieser Schluss auch problemlos gezogen werden: Abgeleitete Merkmale, die für die nähere Verwandtschaft dieser beiden Taxa sprechen (Abb. 4.21), sind vor allem die große Basion-Bregma-Höhe (BASBR), und die weit nach lateral ausladenden Eckzähne (C\_C). Abb. 4.22 veranschaulicht die phylogenetischen Beziehungen der Pitheciinae, wie sie sich aus der vorliegenden Studie ergeben.



**Abb. 4.21.** Posteriore (oben) und anteriore (unten) Ansicht der Schädel von **a.** *Pithecia monachus monachus*, männlich, Peru (FMNH 64271) und **b.** *Cacajao melanocephalus ouakary*, männlich, Kolumbien (FMNH 88250). Bei den oberen Ansichten fällt der Unterschied in der Höhe und Breite des Hirschädels, bei den unteren der Unterschied im Abstand der Eckzähne auf.

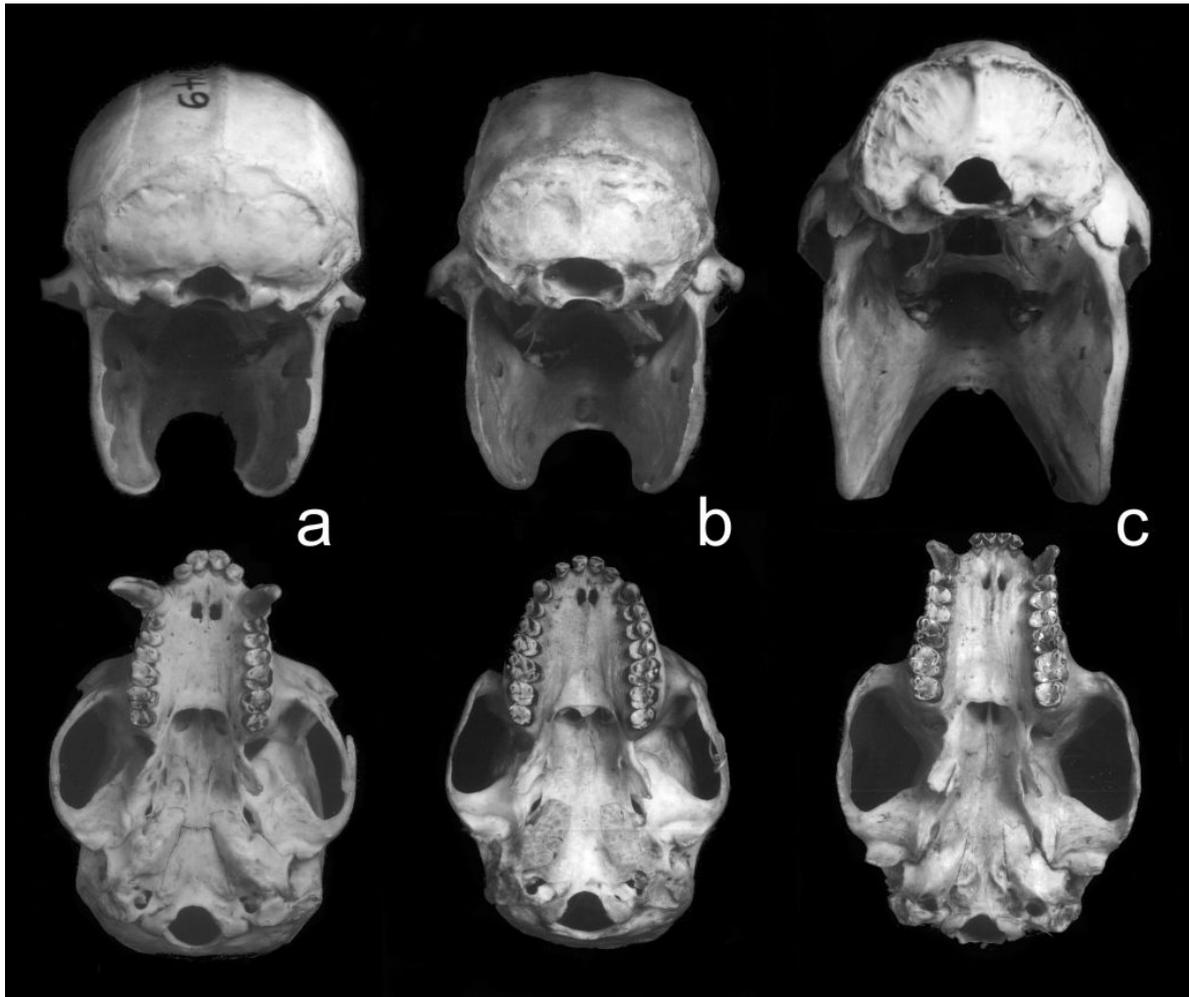
Genau der umgekehrte Zustand, also eine geringe Basion-Bregma-Höhe und ein geringer Canini-Abstand führt auf der gegenüberliegenden Seite des Faktors zur Vereinigung von *Alouatta* und *Brachyteles* (Abb. 4.23). Die Annahme einer Schwestergruppenbeziehung zwischen diesen beiden Taxa ist in der Literatur nicht zu finden (siehe auch COLLINS, 2004).



**Abb. 4.22.** Phylogenese der Pitheciinen nach den Ergebnissen der vorliegenden Studie. Es geht vor allem aus den in Kap. 4.1.5 dargestellten Ergebnissen hervor, dass *Chiropotes* und *Cacajao* Schwestergruppen sind. Dieses Ergebnis deckt sich mit der Ansicht der meisten Autoren.

Zwar wird die Ähnlichkeit ihrer Gebisse von ROSENBERGER (1979, 1981) angesprochen, aber er ist der Auffassung, dass es sich dabei um eine konvergente Anpassung an Folivorie handelt. HARTWIG (1990) findet bei *Brachyteles* Affinitäten zu *Alouatta* hinsichtlich der Hirnschädelproportionen, die er aber für unwichtig hält, da ihm eine evolutive Verkleinerung des Hirns nicht plausibel erscheint. Bei der vorliegenden Studie stehen jedoch *Alouatta* und *Brachyteles* in einem Merkmalskomplex allen anderen Haplorhini gegenüber. Auf der Basis der vorliegenden Ergebnisse wäre daher ein Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Taxa anzunehmen.

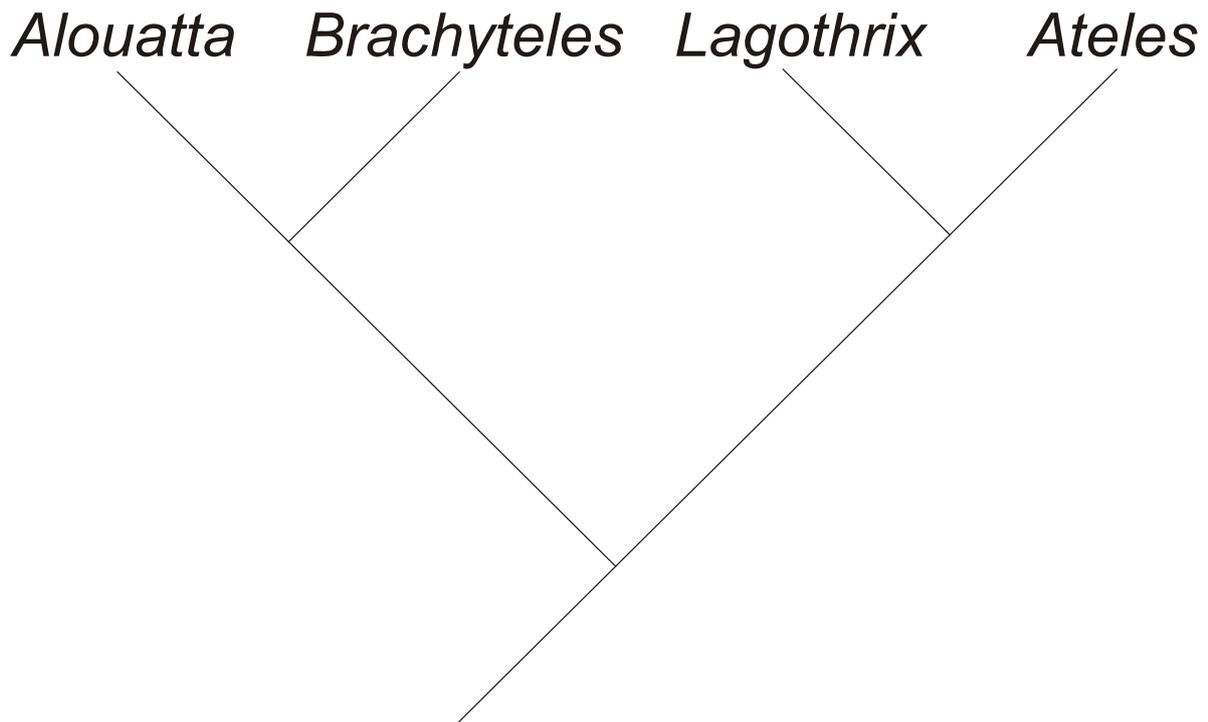
In sämtlichen bisherigen Arbeiten treten *Brachyteles*, *Lagothrix* und *Ateles* zusammen als monophyletische Gruppe in Erscheinung (siehe Kap. 1.1.5, Abb. 1.6; COLLINS, 2004). Aus morphologischer Sicht ist es jedoch schwierig, hierfür triftige Argumente zu liefern, denn bei der Mehrheit der Ähnlichkeiten zwischen diesen Taxa dürfte es sich um Symplesiomorphien handeln (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999), die sich gegen die extrem abgeleitete Morphologie des Schädels von *Alouatta* absetzen. Die Tatsache, dass auch molekularbiologische Studien immer wieder die Monophylie der Atelinen zum Ergebnis haben (z.B. SCHNEIDER et al., 1996; GOODMAN et al., 1998; CANAVEZ et al., 1999, COLLINS, 2004), lässt jedoch dieses Ergebnis der vorliegen Arbeit in der Tat ungewöhnlich erscheinen.



**Abb. 4.23.** Posteriore (oben) und inferiore (unten) Ansichten der Schädel von **a.** *Lagothrix lagotricha cana*, männlich, Peru (FMNH 98049), **b.** *Brachyteles arachnoides*, weiblich, Brasilien (MN 1420) und **c.** *Alouatta caraya*, männlich, Brasilien (FMNH 26560). In den vertikalen Hirnproportionen ähnelt *Brachyteles* in den oberen Ansichten zwar eher *Lagothrix*, zeigt jedoch in der Entfernung Basion-Bregma nach Ergebnissen der vorliegenden Studie abgeleitete Affinitäten zu *Alouatta*. Auch der geringere Eckzahnabstand deutet in diese Richtung.

Abb. 4.24 veranschaulicht die phylogenetischen Beziehungen der untersuchten Greifschwanzaffen, wie sie aus der vorliegenden Analyse hervorgehen.

An dieser Stelle ist noch auf die Stellung der peruanischen Gelbschwanzwollaffen einzugehen, welche von GROVES (2001) als *Oreonax flavicauda* klassifiziert werden. Der Autor hatte nach Abschluss der statistischen Analysen für die vorliegende Studie Gelegenheit, zwei Exemplare dieser seltenen Art in Augenschein zu nehmen. Wenn diese Spezies nachträglich in die Befunde der vorliegenden Studie einzuordnen wäre, so würde sie wahrscheinlich auf der Seite von *Brachyteles* und *Alouatta* einzuordnen sein. Der geringe



**Abb. 4.24.** Phylogenie der Greifschwanzaffen nach den Ergebnissen der vorliegenden Studie. Wenn man die Befunde aus Kap. 4.1.4 und 4.1.5 zusammenfasst, ergibt sich ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Alouatta* und *Brachyteles* und ein ebensolches zwischen *Lagothrix* und *Ateles*. Ersteres stellt ein ungewöhnliches Ergebnis dar.

Abstand der Eckzähne, der kurze und flache Hirnschädel, die starke postorbitale Einschnürung weisen in diese Richtung (Abb. 4.25). Die Befunde der vorliegenden Studie decken sich zwar keineswegs mit denen von GROVES (2001), aber angesichts der Morphologie des Schädels scheint die besagte Spezies in der Tat nicht sehr nahe mit *Lagothrix lagotricha* verwandt zu sein, so dass es als sinnvoll erscheint, sie in ein eigenes Genus *Oreonax* zu stellen.

Weitere phylogenetische Beziehungen lassen sich anhand der Analyse der gesamten Daten aller Simiæ trotz fünf bedeutsamer Faktoren nicht finden. Offenbar stößt die Morphometrie auf dieser Ebene der phylogenetischen Hierarchie an ihre Grenzen. Unterschiedliche Taxa der alten und neuen Welt haben vermutlich unabhängig voneinander ähnliche Formen hervorgebracht, so dass eine scharfe Trennung von Taxa anhand des vorliegenden Datenmaterials kaum möglich ist.

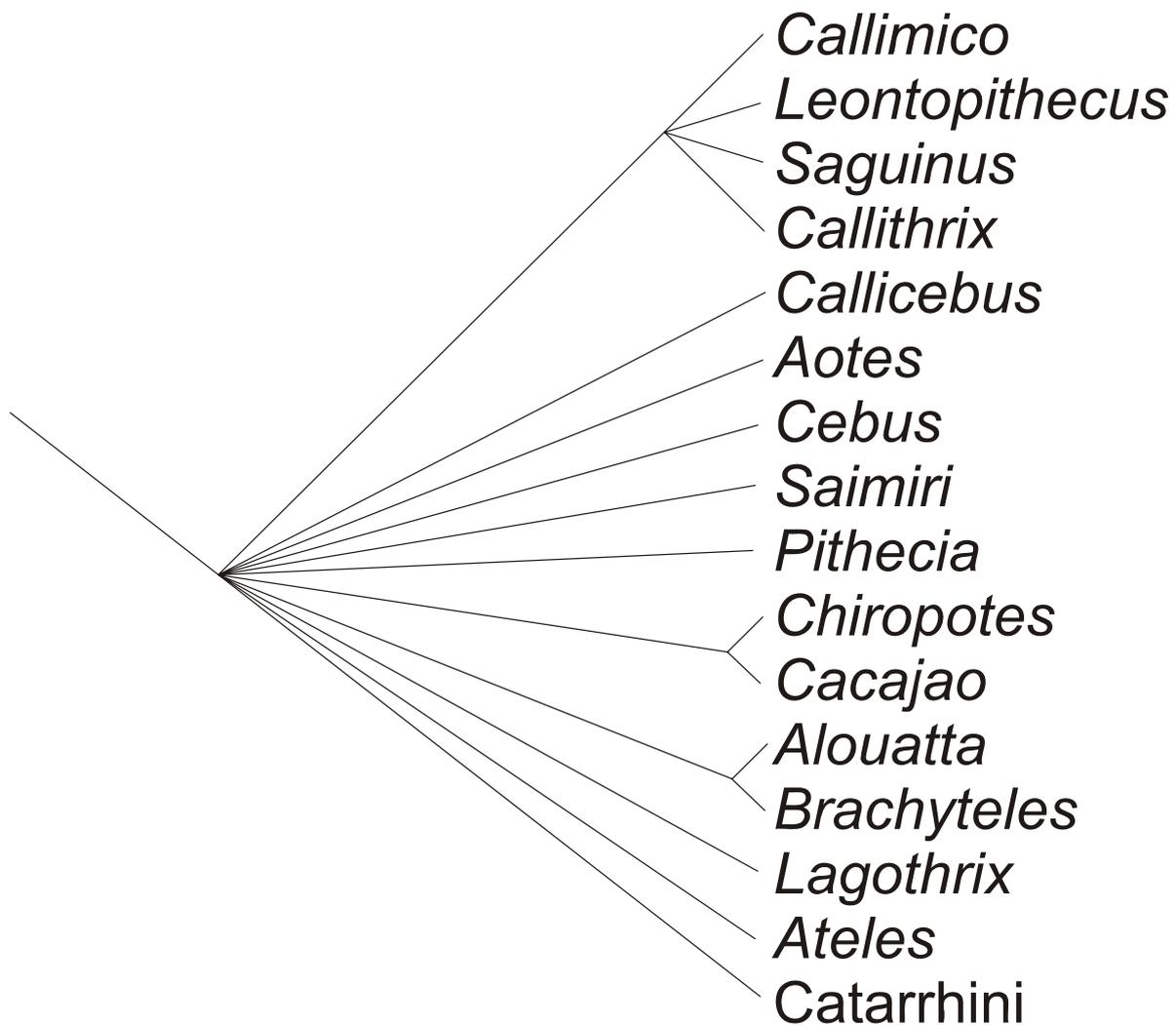
Abb. 4.26 liefert eine zusammenfassende grafische Veranschaulichung der Ergebnisse, die aus der Analyse des kompletten Materials zu gewinnen ist. Dabei fällt deutlich auf, dass nur einige nahe verwandte Taxa miteinander gruppiert werden, während auf höherer Ebene



**Abb. 4.25.** *Oreonax flavicauda*, männlich, Peru (AMNH 73222), links von inferior, rechts von superior. Der eher schmale und kurze Hirnschädel, die stärkere postorbitale Einschnürung und der geringere Eckzahnabstand setzen sich von Merkmalen der bekannteren Wollaffen (*Lagothrix*) deutlich ab und weisen teilweise Affinitäten, insbesondere zu *Brachyteles*, auf. Man beachte, dass der abgebildete Schädel Deformationen aufweist.

eine undifferenzierte Buschstruktur vorliegt. Die Einzelanalysen mit kleineren Innengruppen fördern dagegen weitere Dichotomien zu Tage (siehe vorausgegangene Kapitel). Der Grund hierfür dürfte sein, dass Homoplasien, die bei Verwendung der gesamten Simiae als Innengruppe in Erscheinung treten, bei der Untersuchung kleinerer und damit historisch jüngerer Innengruppen weniger in Erscheinung treten.

Allgemein fällt bei dieser Unteranalyse mit Vertretern der gesamten Simiae auf, dass es lediglich zur Abtrennung vereinzelter nahe verwandter Taxa kommt, während höhere phylogenetische Beziehungen nicht zu Tage treten.



**Abb. 4.26.** Ergebnisse für die höheren phylogenetischen Beziehungen der Neuweltaffen. Bei Behandlung der gesamten Simiae als Innengruppe stößt die Verwendung morphometrischer Merkmale an ihre Grenzen. Nur einige Gruppierungen näher verwandter Taxa treten zutage. Andere Gruppierungen, die in der vorliegenden Studie bei Untersuchung kleinerer Innengruppen gestützt werden, sind an dieser Stelle nicht erkennbar. Der Grund hierfür dürfte sein, dass Schädelproportionen nicht konservativ genug sind, um phylogenetische Beziehungen auf dieser höheren Ebene des Systems aufzudecken: Synapomorphien werden durch Homoplasien überdeckt. Als Resultate dieses Abschnittes der Studie sind die Monophylie der Krallenaffen und ein Schwestergruppenverhältnis der Taxa *Chiropotes* und *Cacaiao* sowie der Taxa *Alouatta* und *Brachyteles* festzuhalten.

## 4.2 Faktoreigenwerte und die Komplexität der gewonnenen Merkmale

In Kap. 3.1.3 wurde bereits auf die große Bedeutung der Eigenwerte von Faktoren als Kennwerte der Faktorenanalyse eingegangen. Sie stellen ein Maß für den Anteil der Varianz der Ausgangsvariablen dar, den ein bestimmter Faktor erfasst. Bereits in Kap. 4.1 dienten sie im Zusammenhang mit dem Paralleltest als Prüfgrößen für die Entscheidung, wie viele Faktoren aus den Daten extrahiert werden sollten.

Je höher der Eigenwert eines Faktors ist, desto mehr Informationen der Ausgangsvariablen werden von ihm erfasst. In diesem Sinne kann man einen Faktor mit hohem Eigenwert als ein dementsprechend komplexes Merkmal betrachten. Bei der Beurteilung der Frage, wie hoch die in dieser Studie gewonnenen Eigenwerte im einzelnen sind, hilft die Überlegung, dass die Kommunalität einer Ausgangsvariablen maximal den Wert 1 erreichen kann (Kap. 3.1.3). Ein Faktor mit einem Eigenwert von  $\lambda_j \leq 1$  würde daher nicht deutlich mehr Varianz erfassen als eine der zugrundeliegenden Variablen des Datensatzes und wäre dementsprechend wenig bedeutsam. In diesem Sinne kann der Wert 1 als kritische Grenze für die Eigenwerte herangezogen werden (Kaiser-Guttman-Kriterium, siehe Kap. 3.1.4).

Bei allen in Kap. 4.1 extrahierten Faktoren übersteigt der Eigenwert jedoch den Wert 3. Am schwächsten ist der dritte Faktor, der für die Sakiaffen (Kap. 4.1.3) ermittelt wurde. Bei den Krallenaffen (Kap. 4.1.2) liegt der Eigenwert des ersten Faktors über 30, und beim gesamten Datenmaterial (Kap. 4.1.5) nähert er sich dem Wert 50. Daraus lässt sich schließen, dass alle in dieser Studie ermittelten Faktoren einen beachtlichen Teil der Gesamtvarianz der Daten erfassen und somit deutlich mehr Informationen enthalten als die einzelnen Ausgangsvariablen. Hohe Eigenwerte ergeben sich besonders dann, wenn die Anzahl der Variablen – im Falle der Q-Faktorenanalyse also die Anzahl der untersuchten Individuen – hoch ist. Deshalb liegen bei der in Kap. 4.1.5 dargestellten Analyse, in die die Messdaten von insgesamt 224 Schädeln einfließen, die Eigenwerte allgemein deutlich höher als bei der Teststudie in Kap. 4.1.1, wo nur zehn Schädel zugrunde liegen. Die Erwartung, in Q-Faktoren Merkmale zu finden, die deutlich komplexer sind als die einzelnen zugrundeliegenden Messwerte, ist im Sinne dieser Überlegungen erfüllt.

### **4.3 Taxonomische Trennschärfe der Q-Faktoren**

Auch die Frage, wie scharf unterschiedliche Taxa durch ein verwendetes Merkmal voneinander getrennt werden, ist wertvoll für die Beurteilung der Merkmalsqualität. Dieses Kriterium wurde schon in einer früheren Studie (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999, 2001) verfolgt, und da Q-Faktoren eine große Menge von Information in sich vereinen, wurde erwartet, dass sie geeignet sind, verschiedene Taxa möglichst überlappungsfrei voneinander zu trennen.

In Zahlenwerten lässt sich die Schärfe der Trennung, die mit Q-Faktoren möglich ist,

am besten anhand der Ergebnisse für den Testdatensatz (Kap. 4.1.1) veranschaulichen, da sich diese Daten gezielt auf einen einzigen Unterschied zwischen zwei nahe verwandten Arten konzentrieren, während regionale Herkunft und Geschlecht konstant gehalten werden. Die in Tab. 4.1 aufgelisteten Faktorladungen sind für *Colobus badius* (FL1-FL5) stets negativ, für *C. polykomos* (FL6-FL10) dagegen stets positiv. Für die Ladungen ergibt sich gerundet bei *C. badius* ein Mittelwert von -0,750 bei einer Standardabweichung von 0,124, bei *C. polykomos* ein Mittelwert von 0,763 bei einer Standardabweichung von 0,109. Nimmt man die Differenz der beiden Mittelwerte und teilt sie durch die quadratisch gemittelten Standardabweichungen ( $\frac{\bar{x}_2 - \bar{x}_1}{\sqrt{\frac{s_2^2 + s_1^2}{2}}}$ ), so ergibt sich ein Wert von rund 12,7. Das bedeutet, dass die Mittelwerte der

beiden Taxa um 12,7 Standardabweichungen voneinander entfernt sind. Eine Überlappung ist damit in der Praxis nahezu ausgeschlossen.

Bei Verwendung einer zunehmenden Anzahl unterschiedlicher Taxa, die sich zudem in Geschlecht und regionaler Herkunft unterscheiden, wird die Anzahl und Verteilung von Clustern schnell komplizierter, so dass sich in diesem Fall vor allem ein Blick auf die grafischen Auftragungen des Kap. 4.1 lohnt. Bei den Krallenaffen kommt es auf dem ersten Faktor zu einer fast vollständigen Separation von *Callicebus* und *Callimico* einerseits und allen übrigen Taxa andererseits. Nur ein Individuum von *Leontopithecus* fällt in einen Überlappungsbereich mit der Außengruppe *Callicebus*. Ferner sind *Saguinus* und *Callithrix* mit großer Entfernung von allen übrigen Taxa abgetrennt. Faktor 2 trennt drei Cluster von Taxa ohne die geringste Überlappung (Abb. 4.4). Auch auf dem dritten Faktor (Abb. 4.5) sind *Callimico* und *Callicebus* scharf von den übrigen Taxa getrennt. *Leontopithecus* setzt sich auf diesem Faktor ferner von *Saguinus* und *Callithrix* ab, dies allerdings mit geringerer Schärfe – zwei der zehn Individuen von *Leontopithecus* fallen in den Überlappungsbereich.

Für die Pitheciinae ergeben sich für die errechneten Faktoren, wenn man sie allein für sich betrachtet, weniger deutliche Trennungen. Lediglich die Außengruppe *Callicebus* ist auf Faktor 1 scharf von der Innengruppe isoliert (Abb. 4.9). Es fällt jedoch auf, dass auch *Chiropotes* und *Cacajao* deutlich von *Pithecia* getrennt sind. Eine andere Rotation der Faktoren würde in diesem Fall zu einer hundertprozentigen Trennung dieser Taxa führen (siehe Diskussion in Kap. 4.1.3).

Bei den Greifschwanzaffen lieferte der erste Faktor eine beinahe vollständige Trennung

dreier Cluster – lediglich ein Individuum von *Lagothrix* überlappt im neutralen Bereich mit *Brachyteles* und der Außengruppe *Callimico*. Auf dem zweiten Faktor werden Innen- und Außengruppe durch eine große Kluft voneinander getrennt (Abb. 4.13). Der dritte Faktor lässt die untersuchten Taxa wiederum in drei Cluster zerfallen, bei denen es nur zwischen *Brachyteles* und *Ateles* zu leichten Überlappungen kommt (Abb. 4.14).

Bei Verwendung des gesamten Datenmaterials kommt es auf dem ersten Faktor zu Trennungen von großer Schärfe: Die Außengruppe *Tarsius* erscheint von allen übrigen Taxa komplett isoliert, und auf der gegenüberliegenden Seite setzen sich die Krallenaffen ab, mit denen lediglich drei Individuen von *Callicebus* überlappen. Auf Faktor 2 erscheinen *Chiropotes* und *Cacajao* mit vollständig von allen übrigen Taxa abgesetzt. Auf der gegenüberliegenden Seite finden sich *Brachyteles* und *Alouatta*, welche jedoch insbesondere mit *Callicebus* eine größere Überlappung aufweisen (Abb. 4.17). Die übrigen drei extrahierten Faktoren (3 bis 5) führen dagegen zu keiner scharfen Trennung von Taxa.

Zusammenfassend ist somit festzustellen, dass die ermittelten Q-Faktoren nahe verwandte Taxa mit ausgesprochen hoher Schärfe voneinander trennen und unter diesem Gesichtspunkt für die Ermittlung phylogenetischer Beziehungen geeignet erscheinen. Höhere taxonomische Gruppierungen als die der Krallenaffen treten dagegen nicht auf.

#### **4.4 Faktorrotation und Merkmalsinkongruenzen**

Von der Rotation der Faktoren nach dem Varimax-Kriterium wurde erwartet, dass sie Ergebnisse liefert, bei denen im Sinne des Parsimonieansatzes möglichst wenig Inkongruenzen zwischen den Ergebnissen einzelner Faktoren auftreten. Bei den Testdaten (Kap. 4.1.1) liegt nur ein Faktor vor, so dass eine Rotation entfällt. Für die eigentlichen Untersuchungsdaten ist festzustellen, dass solche Inkongruenzen bei den letztendlich ermittelten Faktormodellen überhaupt nicht auftreten. Allerdings gibt es zwei Fälle, bei denen die Prozedur der Faktorrotation dennoch Schwierigkeiten offenbart.

Bei den Krallenaffen (Kap. 4.1.2) wurde zwar durch Extraktion dreier Faktoren ein hervorragendes Modell ermittelt, bei dem sämtliche operationalen Taxa widerspruchsfrei dichotom aufgegliedert werden können. Hätte man jedoch den strittigen dritten Faktor nicht extrahiert, so wäre es zu inkongruenten Befunden beim ersten und zweiten Faktor gekommen. Bei den Krallenaffen (Kap. 4.1.2) wäre es zu einer Rotation mit unnötigen Inkongruenzen gekommen, wenn der dritte Faktor, welcher beim Paralleltest am Schnittpunkt liegt

(Abb. 4.2), nicht extrahiert worden wäre. Wären nur zwei Faktoren extrahiert worden (Abb. 4.3), so hätte man die drei resultierenden Cluster nur um ungefähr 40° im Uhrzeigersinn drehen müssen, um in der Horizontalen *Leontopithecus*, *Saguinus* und *Callithrix* gegen *Callimico* mit Außengruppe abzusetzen, und im Gegenzug *Callimico* und alle anderen Taxa auf Faktor 2 zu trennen. Wäre der dritte Faktor in Kap. 4.1.2 also übersehen worden, so hätte die Varimax-Rotation ein Ergebnis geliefert, das nicht der Zielsetzung einer Minimierung von Inkongruenzen entsprochen hätte.

Bei den Sakiaffen (Kap. 4.1.3) ist das durch Varimax-Rotation erhaltene Faktorenmodell zwar frei von Inkongruenzen, liefert jedoch keinerlei klare Informationen über die phylogenetischen Beziehungen der drei Innengruppentaxa. In diesem Falle würde eine andere Rotation zu einem Modell führen, nach dem sich das gestellte Drei-Taxon-Problem zwanglos auflösen ließe.

Obgleich es bei der in Kap. 4.1 dargestellten Analyse also letztendlich nicht zu Inkongruenzen kam, hätte die Faktorrotation im Einzelfall bessere Ergebnisse liefern können, insbesondere was die dichotome Auftrennung von Innengruppentaxa anbelangt. In diesem Zusammenhang liefert die Datenauswertung für die Pitheciinae weniger Ergebnisse zur Phylogenese der drei untersuchten Taxa, als bei einer anderen Rotation möglich gewesen wären.

## 5 Schlussfolgerung

Die Q-Faktorenanalyse mit morphometrischen Daten führt bei nahe verwandten Genera der Neuweltaffen häufig zu einer scharfen und phylogenetisch interpretierbaren Trennung von Taxa. Bei höheren Taxa, deren Verbreitungsgebiete verschiedene Kontinente übergreifen, gelangt sie jedoch an ihre Grenzen. Schwachpunkte des Verfahrens bestehen darin, dass Rotationskriterien gelegentlich ungünstige Ergebnisse liefern, und dass es den Verfahren zur Ermittlung der Anzahl bedeutsamer Faktoren an Exaktheit mangelt. Diese Mängel erscheinen jedoch angesichts der Tatsache, dass sie nicht zu widersprüchlichen Ergebnissen führen, als eher zweitrangiges Problem. Dennoch besteht natürlich ein Verbesserungsbedarf in diesen Punkten.

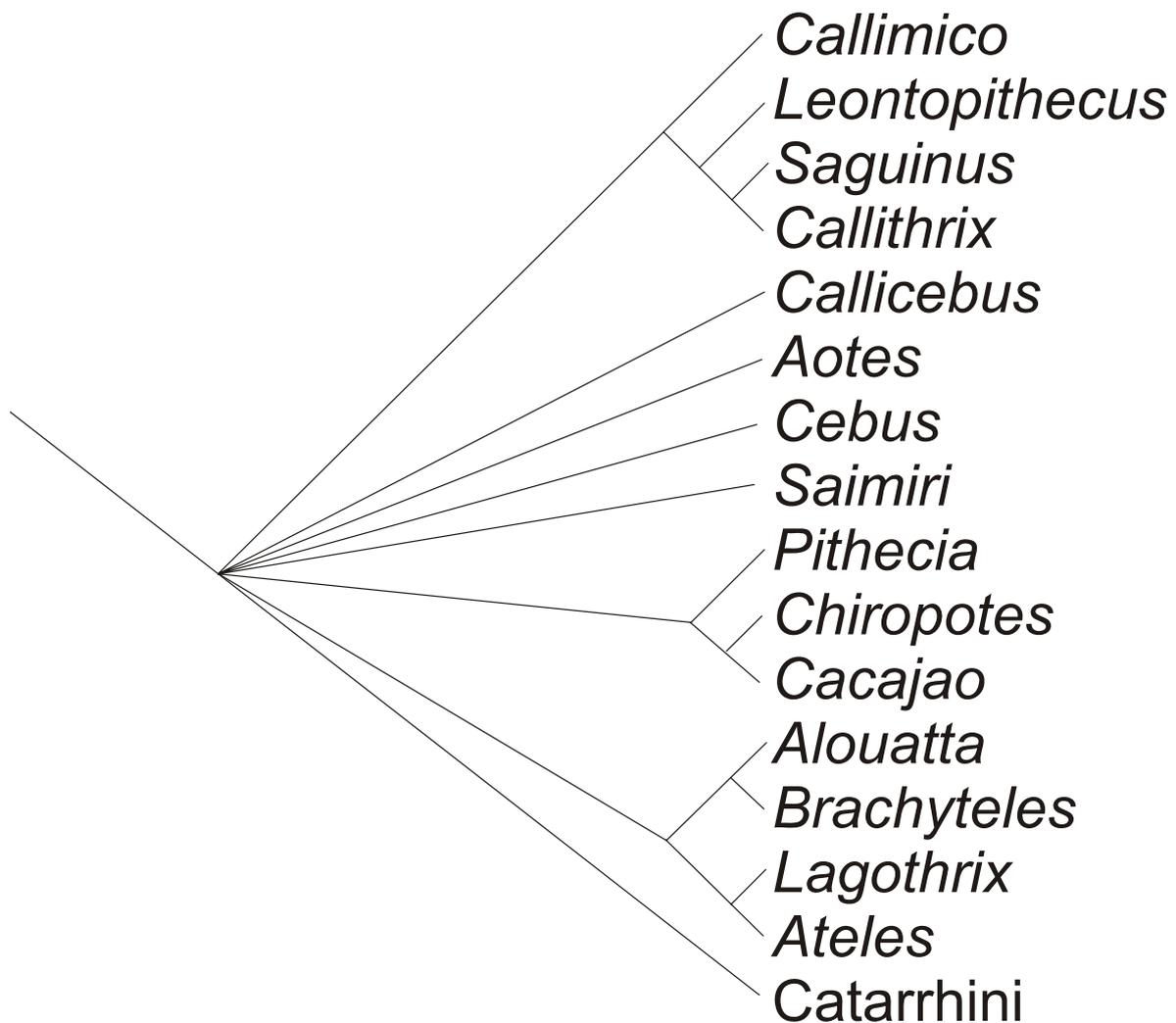
Die Zielsetzung, mithilfe dieses Verfahrens diskrete, komplexe Merkmale zur Beurteilung phylogenetischer Beziehungen ausfindig zu machen, wurde somit im Grunde erfüllt. Naturgemäß ist die Ausbeute an verwertbaren Merkmalen geringer, wenn man sich auf komplexe Übereinstimmungen beschränkt. Aber dort, wo solche komplexen Merkmale gefunden werden, lieferten sie gute und zum Teil neue Ergebnisse. Die Suche nach LINEs und SINEs in der Molekularbiologie ist hierfür ein eindrucksvolles Beispiel. Diesbezüglich ist für die Beurteilung der vorliegenden Ergebnisse eine Studie von SINGER et al. (2003) besonders bedeutsam. Die dort gestützten phylogenetischen Beziehungen sind die Monophylie (1) der Neuweltaffen, (2) der Marmosetten, (3) der Krallenaffen, und (4) der Krallenaffen zusammen mit *Cebus*, *Saimiri* und *Aotes*. Auch hier wurde, allerdings im molekularbiologischen Bereich, nach besonders komplexen Übereinstimmungen gesucht, und es ist hervorzuheben, dass die Befunde der vorliegenden Studie in keinem Fall im Widerspruch zu den Befunden der Ergebnisse von SINGER et al. stehen. Die Monophylie der Krallenaffen ist zugleich auch Resultat der vorliegenden Arbeit. Ansätze, die sich auf wenige, aber dafür komplexere Merkmale konzentrieren, liefern in einer einzelnen Analyse notwendigerweise auch weniger phylogenetische Ergebnisse, und wenn zwei solche Studien mit wenigen Ergebnissen miteinander verglichen werden, so ist auch mit wenigen Widersprüchen zu rechnen. Da die gewählten Merkmale jedoch nicht bloß eine geringere Quantität, sondern, im Gegenzug, auch eine höhere Qualität aufweisen, scheint durch die gezielte Wahl diskreter, komplexer Merkmale ein möglicher Weg eröffnet zu sein, um Widersprüche zwischen verschiedenen Studien künftig zu reduzieren. Der verbreitete

Standpunkt, dass es erstrebenswert sei, möglichst viele Merkmale zu untersuchen, aber subjektiv und willkürlich, gut geeignete Merkmale selektiv auszuwählen, sollte überdacht werden. Denn die Auswahl von Merkmalen ist nicht willkürlich, wenn sie einem Prinzip folgt, und das wahllose Erheben von möglichst vielen Merkmalen birgt auch die Gefahr in sich, dass schnell evolvierende Merkmale durch Homoplasien höhere phylogenetische Beziehungen verschleiern.

Insbesondere die Befunde hinsichtlich der phylogenetischen Beziehungen der Greifschwanzaffen erscheinen trotz der Tatsache, dass sie allen bisherigen Befunden widersprechen, in der vorliegenden Arbeit ausgesprochen schlüssig. Dies scheint der Q-Faktorenanalyse einen gewissen heuristischen Wert zu verleihen. Denn aus morphologischer Sicht ist es schwer, gute Argumente für die Monophylie der Atelinen zu finden. Auch die molekularbiologischen Befunde zu diesem Thema beruhen allein auf Analysen von Sequenzdaten, bei denen jede Basenposition als eigenes, dementsprechend wenig komplexes Merkmal gewertet wurde. Es wäre auch bei diesen Arbeiten denkbar, dass wegen der zahlreichen Apomorphien von *Alouatta* eine „Sympleiomorphie-Falle“ (Wägele, 2000: 213ff) vorliegt. Der Begriff „heuristisch“ ist hier so gemeint, wie ihn BORTZ (1993: 475) im Zusammenhang mit der Faktorenanalyse gebraucht: Das Verfahren ist hypothesengenerierend. Auf die Idee eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen *Brachyteles* und *Alouatta* wäre auch der Autor nicht ohne diese Studie gekommen. Ein Vergleich der Schädel dieser beiden Taxa im Lichte der vorliegenden Ergebnisse lässt diese Hypothese aber gar nicht unglaubwürdig erscheinen.

Immerhin bestätigen die vorliegenden Befunde die Ergebnisse zahlreicher früherer Studien. Das Schwestergruppenverhältnis von *Callimico* zu allen übrigen Krallenaffen deckt sich zumindest mit bekannten morphologischen Befunden. Die Monophylie der Krallenaffen sowie das Schwestergruppenverhältnis zwischen *Chiropotes* und *Cacajao* decken sich mit den Ergebnissen von unterschiedlichsten Studien. Demnach scheint das Verfahren der Q-Faktorenanalyse in diesen Beispielen zu durchaus konsensfähigen und replikablen Ergebnissen zu führen.

Ein zusammenfassender Überblick über die ermittelten phylogenetischen Beziehungen ist in Abb. 5.1 gegeben. Man beachte, dass einige Internodien in Abb. 5.1 keine Ergebnisse, sondern lediglich Vorannahmen widerspiegeln (siehe Erläuterungen in der Legende).



**Abb. 5.1.** Eine zusammenfassende Übersicht der Ergebnisse der vorliegenden Studie zu den phylogenetischen Beziehungen der Neuweltaffen (unter Einbeziehung der Altweltaffen in die Innengruppe). Ein Vergleich dieser Grafik mit Abb. 4.26 zeigt, dass die drei zusätzlichen Analysen mit kleineren Innengruppen weitere Beziehungen aufdecken konnten, die bei Verwendung des Gesamtmaterials offenbar überdeckt werden. Bei dieser Grafik ist zu beachten, dass drei der Internodien nicht Resultate der vorliegenden Studie sind, sondern lediglich im operationalen Ansatz durch Wahl von Innengruppen als Vorannahme vorausgesetzt wurden: Erstens, wie bei jedem Stammbaum, das basale, zweitens das der Sakiaffen, drittens das der Greifschwanzaffen. Die Monophylie der Krallenaffen wurde in Kap. 4.1.2 zwar ebenfalls vorangenommen, in Kap. 4.1.5 aber durch Befunde gestützt, so dass sie auch als Resultat der vorliegenden Analysen gelten muss

## **6 Ausblick**

### **6.1 Multiple Imputation**

Die Behandlung von Datenlücken mithilfe des Multiple-Imputation-Verfahrens (SCHAFER, 1997) ist relativ neu und noch nicht in allgemein gebräuchliche Softwarepakete integriert. Die mathematischen Hintergründe sind recht kompliziert, und multivariate Analysen müssen für jede Studie mehrmals (z.B. fünfmal in der vorliegenden Arbeit) durchgeführt werden. Deshalb erhöht der Einsatz dieses Verfahrens derzeit den Arbeitsaufwand für eine statistische Analyse.

Multiple Imputation ist jedoch wegen der ausgefeilten Ansätze allen anderen Vorgehensweisen im Umgang mit Datenlücken deutlich überlegen. Jede andere Methode hat demgegenüber erhebliche Schwächen: Der Ausschluss von Individuen oder Messgrößen, wenn diese Datenlücken aufweisen, verursacht einen beachtlichen Informationsverlust. Das Berechnen von Ersatzwerten für nur einen Datensatz führt zu artifiziellen Veränderungen der Varianzstruktur und Signifikanzüberschätzungen. Multiple Imputation ist gegenwärtig das einzige Verfahren, welches diese Probleme durch die Verwendung mehrerer Datensätze mit verschiedenen Ersatzwerten umgeht.

Die Ergebnisse in Kap. 4.1.1 belegen, dass das Verfahren für morphometrische Daten gut geeignet ist. Die besseren Ergebnisse bei dem Datensatz, dessen Lücken bevorzugt bei kleineren Messwerten herbeigeführt wurden, zeigen, dass der Bayes'sche Ansatz, der in das Verfahren integriert ist (SCHAFER, 1997), zu einer zusätzlichen Verbesserung der Ergebnisse führt: Das Programm berücksichtigt bei der Berechnung von Ersatzwerten die Tatsache, dass Datenlücken bevorzugt bei kleinen Individuen bzw. Messgrößen auftreten.

### **6.2 Q-Faktorenanalyse**

Nach der Darstellung der Ergebnisse könnte das Verfahren der Q-Faktorenanalyse für phylogenetische Studien in der Morphologie in einigen Punkten kritisiert werden. So gibt es beispielsweise manchmal Schwierigkeiten bei der Wahl der Außengruppe oder Fälle, in denen der Außengruppenvergleich kein klares Ergebnis liefert. Hierbei handelt es sich jedoch um kein spezielles Problem der Q-Faktorenanalyse, sondern um eines des Außengruppenvergleichs, der auch bei anderen methodischen Ansätzen gelegentlich scheitert.

In einer allgemein gefassten Darstellung weist AX (1988: 81f) auf drei Möglichkeiten hin, bei denen der Außengruppenvergleich kein Ergebnis liefert. In der vorliegenden Studie führte die Wahl verschiedener Außengruppen für die Greifschwanzaffen als Innengruppe (Kap. 4.1.4) zu etwas unterschiedlichen Resultaten. Dabei ist jedoch festzuhalten, dass diese unterschiedlichen Resultate einander nicht widersprechen, sondern lediglich ein unterschiedliches Ausmaß an Informationsgehalt aufweisen: Bei Verwendung von *Callicebus* als Außengruppe kommt es zu keiner sauberen Trennung von Innen- und Außengruppe, die Monophylie von *Alouatta* einerseits und *Lagothrix+Ateles* andererseits tritt jedoch als Ergebnis in Erscheinung. Bei allen anderen Außengruppen kommt es außerdem zu einer scharfen Trennung von Außen- und Innengruppe, und bei Verwendung von *Saimiri* bzw. *Aotes* als Außengruppe ferner zu undeutlichen Hinweisen auf Synapomorphien zwischen *Brachyteles* und *Alouatta*. Ein Widerspruch liegt in diesem Fall also nicht vor, und auch von einer speziellen Schwäche der Q-Faktorenanalyse kann hier keineswegs die Rede sein.

Ein wichtigerer Kritikpunkt ist die Faktorrotation. Spätestens wenn man mit drei oder vier Faktoren und multiplen vervollständigten Datensätzen arbeitet, muss man sich auf ein rein rechnerisches Rotationskriterium wie Varimax einlassen. Varimax liefert in der Regel gute Ergebnisse für die phylogenetische Interpretation. Am Beispiel der Pitheciinae fiel in Kap. 4.1.3 jedoch auf, dass es von dieser Regel Ausnahmen gibt. Man kann auf Anhieb erkennen, wie die Faktoren gedreht werden müssten, damit es zu einem klaren und widerspruchsfreien Ergebnis kommt, wie Abb. 4.10 veranschaulicht. Eine komplizierte Vermengung von phylogenetischen und Geschlechtsunterschieden hat in diesem Fall offenbar zu einer Rotation geführt, die nicht optimal ist. Allgemein dürfte mit solchen Problemen immer dann zu rechnen sein, wenn Poly- oder Metamorphismen bei den verglichenen Taxa unterschiedlich ausgeprägt sind. Auch dies ist im Grunde kein spezielles Problem der Q-Faktorenanalyse. Metamorphismen und Polymorphismen können in der Morphologie allgemein zur Schwierigkeit werden (siehe z. B. HENNIG, 1982: 38ff; SUDHAUS & REHFELD, 1992: 18ff; WIESEMÜLLER et al., 2003: 59ff). Für die Q-Faktorenanalyse mit morphometrischen Daten dürfte es in diesem Kontext ein vielversprechender Weg sein, verschiedene Rotationskriterien zur Anwendung zu bringen und sie hinsichtlich der Kongruenz und des Informationsgehaltes der Ergebnisse zu vergleichen. Wenn Datenlücken eine sehr geringe Rolle spielen, bedeutet diese Vorgehensweise keinen all zu großen Mehraufwand, da eine Faktorrotation auf modernen Rechnern nur noch Sekundenbruchteile in

Anspruch nimmt. Wenn Datenlücken häufiger sind, wie bei Museumsmaterial seltenerer Taxa, wäre eine Integration des Multiple-Imputation-Verfahrens in gebräuchliche Statistik-Software erstrebenswert, um diesen Ansatz mit vertretbarem Zeitaufwand verfolgen zu können.

Ein Aspekt, der bei der Faktorenanalyse (nicht nur der Q-Variante) weiter verbessert werden sollte, ist das Bestimmen der Anzahl bedeutsamer Faktoren. Der in dieser Studie herangezogene Paralleltest von HORN (1965) ist gegenwärtig das exakteste Verfahren, welches hierfür verfügbar ist. Im Bereich des Schnittpunktes der Linien von empirischen und zufälligen Daten kommt es aber häufig zu Grenzfällen, bei denen man durch den Paralleltest nicht sicher feststellen kann, ob ein Faktor wichtige Informationen enthält. Die Analyse, die an den Krallenaffen durchgeführt wurde (Kap. 4.1.2), ist hierfür ein eindrucksvolles Beispiel. Vielleicht wäre es besser, einen Test durchzuführen, bei dem nicht die Faktoreigenwerte, sondern die kumulierten Varianzen, die von den bisher extrahierten Faktoren aufgenommen wurden, bei empirischen und zufallsgenerierten Daten zu vergleichen. Bevor jedoch ein solcher verbesserter Test näher kritisch untersucht ist, muss man im Zweifelsfall einen Faktor im Bereich des Schnittpunktes immer näher unter die Lupe nehmen, um zu beurteilen, ob er für die gegebene Fragestellung Informationen liefert oder nicht. Der nicht zu unterschätzende Wert des Paralleltests liegt allerdings immerhin darin, dass man sich um Faktoren jenseits des Schnittpunktes zweifellos nicht mehr zu kümmern braucht.

Die Q-Faktoren führten bei nahe verwandten Genera häufig zu ausgesprochen scharfen Trennungen. Das Ziel, in Q-Faktoren komplexe Merkmale zu finden, wurde erreicht. Besonders die Analyse der Greifschwanzaffen (Kap. 4.1.4) lieferten in dieser Hinsicht ausgezeichnete Ergebnisse. Dieses Ausfindigmachen von Merkmalen mit möglichst scharf voneinander getrennten Zuständen, welches schon an früherer Stelle (WIESEMÜLLER & ROTHE, 1999; 2001) gezielt verfolgt wurde, dürfte zu zuverlässigeren Stammbaumrekonstruktionen führen, da solche diskreten Unterschiede evolutiv weniger leicht hervorzubringen sind. Allerdings stößt das Verfahren bei der Untersuchung höherer Taxa auf seine Grenzen. Dies hat ursächlich wohl weniger mit dem Verfahren der Q-Faktorenanalyse als vielmehr mit dem Rahmen der Verwendbarkeit morphometrischer Daten für phylogenetische Analysen zu tun. Proportionen von Organen sind Merkmale, die sich evolutiv relativ schnell verändern können. Deshalb liefern sie gute Ergebnisse für die phylogenetischen Beziehungen näher verwandter Taxa, während sie bei höheren Taxa

aufgrund eines vermehrten Auftretens von Homoplasien keine klaren Ergebnisse mehr liefern. Ähnliches ist z.B. der Fall, wenn man mitochondriale DNA-Sequenzen mit hoher Evolutionsrate zur Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen höherer Taxa heranzieht. Ebenso stößt natürlich auch die Q-Faktorenanalyse bei höheren Taxa irgendwann auf ihre Grenzen, wenn die phylogenetische Information durch Homoplasien vernichtet ist. Im Bereich nahe verwandter Gattungen der Neuweltaffen führt sie zu aufschlussreichen Ergebnissen, während die Rekonstruktion höherer Taxa mit Hilfe morphometrischer Schädelaten in der vorliegenden Studie nicht gelingt.

An dieser Stelle könnte man einwenden, dass doch ROSENBERGER (1979), FORD (1980) und KAY (1990) allein mit morphometrischen Daten eine deutlich größere Zahl von Dichotomien innerhalb der Neuweltaffen ermitteln konnten. Allerdings haben diese drei Arbeiten sehr unterschiedliche Ergebnisse geliefert (siehe Kap. 1.1.5, Abb. 1.6). Da ROSENBERGER (1979) der evolutionären Klassifikation zugeneigt ist, stehen ihm natürlich neben Synapomorphien auch Symplesiomorphien zur Verfügung, um weitere taxonomische Aufteilungen vorzunehmen. Ein Taxon, welches auf Symplesiomorphien basiert, ist aber nicht notwendigerweise monophyletisch. Alle drei oben genannten Autoren betrachten ihre Merkmale als voneinander unabhängig, was jedoch nicht der Fall sein dürfte: Die Morphologie zweier opponierter Zähne im Ober- und Unterkiefer oder die Morphologie zweier benachbarter Fußwurzelknochen dürften voneinander stark abhängig sein, da es sich hier um funktionale Teile einer Organkonstruktion handelt. Dadurch fließt eine große Redundanz in die Datenmatrix ein, welche dann zwar viele, aber unzuverlässige Ergebnisse liefert.

In der vorliegenden Arbeit wurde dagegen gezielt nach komplexen, voneinander unabhängigen Merkmalen gesucht. Dieser Ansatz wurde in Kap. 1 mit der Suche nach SINES in der Molekularbiologie verglichen. Mit letzterem haben SINGER et al. (2003) drei monophyletische Gruppen innerhalb der Neuweltaffen ausfindig gemacht, genau so viele, wie in der vorliegenden Studie bei Untersuchung des gesamten Datensatzes gefunden wurden. Die Ergebnisse von SINGER et al. (2003) sind mit denen der vorliegenden Studie ausnahmslos vereinbar und in einem Fall (Monophylie der Krallenaffen) identisch. Die Weiterverfolgung von Ansätzen, die nach einzigartigen, komplexen Merkmalen suchen, erscheint somit gegenwärtig nicht nur in der Morphologie, sondern auch in der Molekularbiologie aussichtsvoll.

Das Prinzip der sparsamsten Erklärung, auf welches die Phylogenetik bei morphologischen Merkmalen gegenwärtig und bis in unabsehbare Zukunft angewiesen ist, scheint mit komplexeren Merkmalen besser vereinbar zu sein. Deshalb sind Ansätze, die eine gezielte Auswahl solcher komplexen Merkmale anstreben, allgemein vielversprechend.

## Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie wurde das statistische Verfahren der Q-Faktorenanalyse mit Varimax-Rotation (siehe z.B. BORTZ, 1993) angewandt, um komplexe Merkmale aus Schädelmaßen der Neuweltaffen (Platyrrhini) und verwandter Taxa zu ermitteln. Der Gedanke hinter diesem Ansatz war, dass Ähnlichkeiten in komplexen Merkmalen mit geringerer Wahrscheinlichkeit mehrmals unabhängig evolvieren. Deshalb eignen sie sich besser für Stammbaumrekonstruktionen auf der Basis von Parsimonie.

Schädelmaße wurden erhoben an 160 Platyrrhini, 54 Catarrhini und zehn Vertretern von *Tarsius*, überwiegend im Field Museum, Chicago. Um das Problem fehlender Daten zu lösen, wurde die Methode der multiplen Imputation (SCHAFER, 1997) herangezogen. Fünf unterschiedliche vervollständigte Datensätze wurden generiert, separat analysiert und die Ergebnisse kombiniert. Um die Eignung dieser Methode für morphometrische Daten zu überprüfen, wurden Datensätze mit Datenlücken künstlich aus einem kompletten Satz von Maßen von zehn *Colobus*-Vertretern erzeugt. Ein Vergleich der Ergebnisse aus vollständigen und unvollständigen Daten zeigte, dass multiple Imputation zuverlässige Ergebnisse liefert.

Für die Q-Faktoren, die die untersuchten Individuen in separate Cluster taxonomischer Gruppen aufteilten, wurde ein Außengruppenvergleich zur Identifikation von Synapomorphien verwendet, welche dann zur Ermittlung monophyletischer Gruppen herangezogen wurden. Fünf Unterstudien mit verschiedenen Innengruppen wurden durchgeführt, nämlich den Krallenaffen (Springtamarin, Tamarine und Marmosetten), den Pitheciinen, den Greifschwanzaffen und den gesamten Simiern. Ergebnisse hinsichtlich der Stammesgeschichte der Neuweltaffen waren ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Saguinus* und *Callithrix*, zwischen *Callimico* und allen übrigen Krallenaffen, zwischen *Chiropotes* und *Cacajao* sowie zwischen *Lagothrix* und *Ateles*. Ferner ergaben sich, als ungewöhnliches Ergebnis, Hinweise darauf, dass *Alouatta* und *Brachyteles* möglicherweise Schwestergruppen sind. Verwandtschaftsverhältnisse auf höheren Ebenen konnten nicht aufgedeckt werden. Dies zeigt wahrscheinlich die Grenzen phylogenetischer Analysen mit morphometrischen Daten auf. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie sind mit jüngsten molekularbiologischen Befunden vereinbar. Wenn auch gelegentliche Schwierigkeiten bei Faktorrotation und Findung der Anzahl zu extrahierender Faktoren zu diskutieren sind, wurde

dennoch die Q-Faktorenanalyse als geeignetes Werkzeug befunden, um komplexe morphologische Merkmale zu konstruieren, welche zuverlässigere Ergebnisse liefern als einfache Merkmale. Des weiteren garantiert die Faktorenanalyse Merkmalsunabhängigkeit, eine wichtige Voraussetzung für phylogenetische Analysen.

## Summary

In the present study, the statistical procedure of Q-factor analysis with a Varimax rotation (see e.g. BORTZ, 1993) was applied to detect complex characters from skull measurements of New World monkeys (Platyrrhini) and related taxa. The idea behind this approach was that similarities in complex characters are more unlikely to evolve independently multiple times. Therefore, they are more suitable for phylogenetic reconstructions on the basis of parsimony.

Skull measurements were taken from 160 Platyrrhini, 54 Catarrhini, and ten *Tarsius*, predominantly at the Field Museum, Chicago. To solve the problem of missing data, the method of multiple imputation (SCHAFER, 1997) was utilized. Five different completed datasets were generated, separately analyzed, and the results combined. To scrutinize the suitability of this method for morphometric data, datasets with missing data were artificially generated from a complete set of measurements taken from ten *Colobus*. A comparison of the results from the complete and incomplete data showed that multiple imputation yields reliable results.

For the Q-factors that divided the investigated individuals into separate clusters of taxonomic groups, an outgroup comparison was used to identify synapomorphies, which were then taken to detect monophyletic groups. Four substudies were performed using different ingroups, namely the clawed monkeys (Goeldi's monkey, tamarins, and marmosets), the Pitheciines, the prehensile-tailed monkeys, and the entire Simians. Results regarding the phylogeny of New World monkeys were a sister group relationship between *Saguinus* and *Callithrix*, between *Callimico* and all the remaining tamarins and marmosets, between *Chiropotes* and *Cacajao*, and between *Lagothrix* and *Ateles*. Furthermore, as an unusual result, there were indications that *Alouatta* and *Brachyteles* might be sister groups. Relationships on higher levels could not be revealed. This probably points out to the limits of phylogenetic analyses using morphometric data. The results of the present study are compatible with recent molecular findings. Although occasional difficulties with factor

rotation and finding the number of factors to extract are to be discussed, Q-factor analysis was found to be a suitable tool to construct complex morphological characters which yield more reliable results than simple characters. Furthermore, factor analysis guarantees character independency, an important prerequisite for phylogenetic analyses.

## Anhang A1 – Materialliste (Testdatensatz)

Nachstehend eine Liste des Untersuchungsmaterials, welches für die Teststudie verwendet wurde. Das Kürzel AG steht für die anthropologischen Einrichtungen des Instituts für Zoologie, Anthropologie und Entwicklungsbiologie der Universität Göttingen. Die Schädel stammen aus dem Nachlass von A. REMANE.

AG 207017	<i>Colobus badius</i>	w	Liberia
AG 207014	<i>Colobus badius</i>	w	Liberia
AG 207018	<i>Colobus badius</i>	w	Liberia
AG 207022	<i>Colobus badius</i>	w	Liberia
AG 207012	<i>Colobus badius</i>	w	Liberia
AG 207119	<i>Colobus polykomos</i>	w	Liberia
AG 207126	<i>Colobus polykomos</i>	w	Liberia
AG 207169	<i>Colobus polykomos</i>	w	Liberia
AG 207151	<i>Colobus polykomos</i>	w	Liberia
AG 207118	<i>Colobus polykomos</i>	w	Liberia

## Anhang A2 – Materialliste (eigentlicher Datensatz)

Materialliste für die eigentliche Studie. Abkürzungen für die jeweiligen Sammlungen: FMNH = Field Museum (of Natural History), Chicago. MN = Museu Nacional, Rio de Janeiro. MZUSP = Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. MFN = Museum für Naturkunde, Berlin.

Erste Zeile: Sammlung und Katalognummer. Zweite Zeile: Dokumentierte taxonomische Zugehörigkeit. Dritte Zeile: Dokumentiertes Geschlecht. Vierte Zeile: Dokumentierte Herkunftsregion und Sammlungsjahr. Fragezeichen weisen auf fehlende Dokumentation hin. Bei Herkunft „Zoo“ liegt für Exemplare des Field Museum i.d.R. vor Ort keine nähere Dokumentation vor. Die meisten Exemplare dürften aus dem Lincoln Park Zoo, Chicago, stammen.

### Platyrrhini

FMNH 60354	<i>Callimico goeldii</i>	?	Peru, 1970
FMNH 153712	<i>Callimico goeldii</i>	w	Zoo, 1986
FMNH 98034	<i>Callimico goeldii</i>	m	Peru, 1963
FMNH 153715	<i>Callimico goeldii</i>	m	Zoo, 1993
FMNH 134519	<i>Callimico goeldii</i>	m	Zoo, 1982
FMNH 145459	<i>Callimico goeldii</i>	w	Zoo, 1988
FMNH 145462	<i>Callimico goeldii</i>	m	Zoo, 1992
FMNH 145457	<i>Callimico goeldii</i>	w	Zoo, 1980
FMNH 58003	<i>Callimico goeldii</i>	m	Zoo, 1970
FMNH 124566	<i>Callimico goeldii</i>	m	Zoo, 1982
FMNH 19509	<i>Saguinus bicolor martinsi</i>	m	Brasilien, Pará, 1912
FMNH 86963	<i>Saguinus fuscicollis lagonotus</i>	w	Peru, 1956
FMNH 90318	<i>Saguinus geoffroyi</i>	m	Kolumbien, 1958
FMNH 98035	<i>Saguinus imperator</i>	w	Peru, 1962
FMNH 88252	<i>Saguinus inustus</i>	m	Kolumbien, 1957
FMNH 38874	<i>Saguinus labiatus labiatus</i>	m	Brasilien, Amazonas, 1931
FMNH 69928	<i>Saguinus leucopus</i>	w	Kolumbien, 1950
FMNH 46188	<i>Saguinus midas midas</i>	m	Guyana, 1937
FMNH 86954	<i>Saguinus mystax mystax</i>	m	Peru, 1957

FMNH 69942	<i>Saguinus oedipus</i>	w	Kolumbien, 1950
FMNH 134507	<i>Leontopithecus rosalia rosalia</i>	m	Zoo, 1987
FMNH 148059	<i>Leontopithecus rosalia</i>	w	Zoo, 1984
FMNH 145463	<i>Leontopithecus rosalia</i>	m	Zoo, 1988
FMNH 101742	<i>Leontopithecus sp.</i>	m	Zoo, 1971
FMNH 46165	<i>Leontopithecus rosalia rosalia</i>	?	Zoo, 1937
FMNH 57839	<i>Leontopithecus rosalia rosalia</i>	m	Zoo, 1970
FMNH 57838	<i>Leontopithecus rosalia rosalia</i>	m	Zoo, 1970
FMNH 57998	<i>Leontopithecus rosalia rosalia</i>	w	Zoo, 1969
FMNH 159981	<i>Leontopithecus rosalia chrysomelas</i>	?	Zoo, 1994
FMNH 46164	<i>Leontopithecus rosalia rosalia</i>	?	Zoo, 1937
FMNH 19533	<i>Callithrix argentata argentata</i>	m	Brasilien, Pará, 1911
FMNH 92175	<i>Callithrix argentata leucippe</i>	m	Brasilien, Pará, 1959
FMNH 44859	<i>Callithrix argentata melanura</i>	w	Bolivien, 1918
FMNH 50826	<i>Callithrix humeralifer chrysoleuca</i>	w	Brasilien, Amazonas, 1936
FMNH 92167	<i>Callithrix humeralifer humeralifer</i>	m	Brasilien, Pará, 1959
FMNH 121294	<i>Callithrix jacchus aurita</i>	w	Brasilien, Rio de Janeiro, 1943
FMNH 121295	<i>Callithrix jacchus flaviceps</i>	m	Brasilien, Rio Gr. do Sul, 1940
FMNH 134473	<i>Callithrix jacchus geoffroyi</i>	w	Zoo, 1986
FMNH 25189	<i>Callithrix jacchus jacchus</i>	w	Brasilien, Piauí, 1925
FMNH 63771	<i>Callithrix jacchus penicillata</i>	w	Brasilien, Bahia, 1944
FMNH 104917	<i>Cebuella pygmaea</i>	w	Zoo, 1972
FMNH 127379	<i>Cebuella pygmaea</i>	m	Zoo, 1985
FMNH 124561	<i>Cebuella pygmaea</i>	w	Zoo, 1982
FMNH 137074	<i>Cebuella pygmaea</i>	w	Zoo, 1989
FMNH 124560	<i>Cebuella pygmaea</i>	m	Zoo, 1982
FMNH 88998	<i>Cebuella pygmaea</i>	w	Peru, 1957
FMNH 88997	<i>Cebuella pygmaea</i>	m	Peru, 1957
FMNH 54290	<i>Cebuella pygmaea</i>	w	Ecuador, 1939
FMNH 140356	<i>Cebuella pygmaea</i>	m	Zoo, 1990
FMNH 127380	<i>Cebuella pygmaea</i>	m	Zoo, 1984

FMNH 78672	<i>Callicebus brunneus</i>	m	Peru, 1951
FMNH 88859	<i>Callicebus caligatus</i>	m	Peru, 1957
FMNH 55510	<i>Callicebus cupreus discolor</i>	w	Peru, 1945
FMNH 87814	<i>Callicebus cupreus ornatus</i>	m	Kolumbien, 1957
FMNH 54334	<i>Callicebus donacophilus pallescens</i>	m	Paraguay, 1945
FMNH 50865	<i>Callicebus hoffmannsi baptista</i>	w	Brasilien, Amazonas, 1936
FMNH 50872	<i>Callicebus moloch moloch</i>	w	Brasilien, Pará, 1936
FMNH 52337	<i>Callicebus personatus nigrifrons</i>	m	Brasilien, São Paulo, 1941
FMNH 70691	<i>Callicebus torquatus medemi</i>	w	Kolumbien, 1952
FMNH 70696	<i>Callicebus torquatus medemi</i>	w	Kolumbien, 1952
FMNH 79876	<i>Aotus azarai boliviensis</i>	m	Peru, 1951
FMNH 92160	<i>Aotus infulatus</i>	w	Brasilien, Pará, 1958
FMNH 68852	<i>Aotus lemurinus griseimbra</i>	w	Kolumbien, 1949
FMNH 90324	<i>Aotus lemurinus lemurinus</i>	w	Kolumbien, 1958
FMNH 25344	<i>Aotus miconax</i>	w	Peru, 1922
FMNH 122765	<i>Aotus nancymaeae</i>	m	Peru, 1980
FMNH 68324	<i>Aotus nigriceps</i>	m	Peru, 1950
FMNH 70682	<i>Aotus vociferans</i>	m	Kolumbien, 1952
FMNH 54292	<i>Aotus vociferans</i>	w	Ecuador, 1942
FMNH 86967	<i>Aotus vociferans</i>	m	Peru, 1956
FMNH 86994	<i>Pithecia aequatorialis</i>	w	Peru, 1956
FMNH 86993	<i>Pithecia aequatorialis</i>	m	Peru, 1956
FMNH 98040	<i>Pithecia irroratia irroratia</i>	m	Peru, 1961
FMNH 70635	<i>Pithecia monachus milleri</i>	m	Kolumbien, 1952
FMNH 64270	<i>Pithecia monachus milleri</i>	w	Peru, 1947
FMNH 86997	<i>Pithecia monachus monachus</i>	m	Peru, 1956
FMNH 25323	<i>Pithecia monachus monachus</i>	w	Peru, 1922
FMNH 46176	<i>Pithecia pithecia pithecia</i>	m	Guyana, 1937
FMNH 93250	<i>Pithecia pithecia pithecia</i>	w	Surinam, 1960
FMNH 95509	<i>Pithecia pithecia pithecia</i>	m	Surinam, 1962

FMNH 94926	<i>Chiropotes albinasus</i>	w	Brasilien, Pará, 1960
FMNH 94927	<i>Chiropotes albinasus</i>	w	Brasilien, Pará, 1960
FMNH 46179	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	w	Guayana, 1937
FMNH 95512	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	m	Surinam, 1961
FMNH 20001	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	m	Brasilien, Amazonas, 1913
FMNH 95514	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	w	Surinam, 1961
FMNH 95517	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	w	Surinam, 1961
FMNH 95518	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	m	Surinam, 1961
FMNH 95519	<i>Chiropotes satanas chiropotes</i>	m	Surinam, 1961
FMNH 124543	<i>Chiropotes satanas utahickae</i>	m	Brasilien, Pará, 1951
FMNH 88813	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	m	Peru, 1957
FMNH 88810	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	w	Peru, 1957
FMNH 88817	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	m	Peru, 1957
FMNH 88818	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	m	Peru, 1957
FMNH 88819	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	w	Peru, 1957
FMNH 88822	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	w	Peru, 1957
FMNH 88820	<i>Cacajao calvus ucayalii</i>	w	Peru, 1957
FMNH 88250	<i>Cacajao melanocephalus ouakary</i>	m	Kolumbien, 1957
FMNH 89468	<i>Cacajao melanocephalus ouakary</i>	m	Kolumbien, 1958
FMNH 89470	<i>Cacajao melanocephalus ouakary</i>	w	Kolumbien, 1958
FMNH 16565	<i>Cebus albifrons leucocephalus</i>	w	Venezuela, 1908
FMNH 25332	<i>Cebus albifrons unicolor</i>	m	Peru, 1923
FMNH 50881	<i>Cebus apella macrocephalus</i>	w	Brasilien, Amazonas, 1936
FMNH 19544	<i>Cebus apella maranonis</i>	m	Peru, 1912
FMNH 34357	<i>Cebus apella pallidus</i>	m	Bolivien, 1924
FMNH 75127	<i>Cebus apella peruanus</i>	w	Peru, 1953
FMNH 68847	<i>Cebus capucinus capucinus</i>	m	Kolumbien, 1949
FMNH 14205	<i>Cebus capucinus imitator</i>	w	Panama, 1901
FMNH 13373	<i>Cebus olivaceus apiculatus</i>	m	Venezuela, 1898
FMNH 46184	<i>Cebus olivaceus castaneus</i>	w	Guyana, 1937

FMNH 21409	<i>Saimiri boliviensis boliviensis</i>	m	Bolivien, 1914
FMNH 68322	<i>Saimiri boliviensis boliviensis</i>	w	Peru, 1950
FMNH 44858	<i>Saimiri oerstedii oerstedii</i>	w	Costa Rica, 1907
FMNH 88240	<i>Saimiri sciureus albigena</i>	m	Kolumbien, 1957
FMNH 50873	<i>Saimiri sciureus macrodon</i>	w	Brasilien, Amazonas, 1935
FMNH 122803	<i>Saimiri sciureus macrodon</i>	m	Peru, 1980
FMNH 92126	<i>Saimiri sciureus sciureus</i>	m	Brasilien, Pará, 1957
FMNH 46171	<i>Saimiri sciureus sciureus</i>	w	Guyana, 1937
FMNH 92128	<i>Saimiri ustus</i>	w	Brasilien, Pará, 1958
FMNH 92152	<i>Saimiri ustus</i>	m	Brasilien, Pará, 1959
FMNH 92095	<i>Alouatta belzebul belzebul</i>	m	Brasilien, Pará, 1959
FMNH 50885	<i>Alouatta belzebul nigerrina</i>	w	Brasilien, Amazonas, 1936
FMNH 96011	<i>Alouatta caraya</i>	w	Bolivien, 1963
FMNH 26568	<i>Alouatta caraya</i>	m	Brasilien, Mato Grosso, 1926
FMNH 69581	<i>Alouatta palliata aequatorialis</i>	m	Kolumbien, 1950
FMNH 13892	<i>Alouatta palliata mexicana</i>	w	Mexiko, 1904
FMNH 34356	<i>Alouatta seniculus sara</i>	w	Bolivien, ?
FMNH 61856	<i>Alouatta seniculus insulans</i>	m	Trinidad, 1947
FMNH 31094	<i>Alouatta seniculus seniculus</i>	w	Ecuador, 1928
FMNH 92082	<i>Alouatta seniculus straminea</i>	m	Brasilien, Pará, 1958
FMNH 98049	<i>Lagothrix lagotricha cana</i>	m	Peru, 1961
FMNH 98053	<i>Lagothrix lagotricha cana</i>	w	Peru, 1963
FMNH 88242	<i>Lagothrix lagotricha lagotricha</i>	m	Kolumbien, 1957
FMNH 89474	<i>Lagothrix lagotricha lagotricha</i>	w	Kolumbien, 1958
FMNH 92332	<i>Lagothrix lagotricha lugens</i>	m	Kolumbien, 1959
FMNH 92334	<i>Lagothrix lagotricha lugens</i>	w	Kolumbien, 1959
FMNH 70583	<i>Lagothrix lagotricha lugens</i>	w	Kolumbien, 1951
FMNH 87781	<i>Lagothrix lagotricha lugens</i>	m	Kolumbien, 1957
FMNH 86942	<i>Lagothrix lagotricha poeppigii</i>	m	Peru, 1956
FMNH 88828	<i>Lagothrix lagotricha poeppigii</i>	w	Peru, 1957

FMNH 87788	<i>Ateles belzebuth belzebuth</i>	w	Kolumbien, 1957
FMNH 22196	<i>Ateles belzebuth hybridus</i>	w	Venezuela, 1920
FMNH 92125	<i>Ateles belzebuth marginatus</i>	m	Brasilien, Pará, 1959
FMNH 93101	<i>Ateles fusciceps fusciceps</i>	m	Ecuador, 1960
FMNH 69580	<i>Ateles fusciceps robustus</i>	w	Kolumbien, 1950
FMNH 41584	<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i>	m	Guatemala, 1933
FMNH 13903	<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i>	w	Mexiko, 1904
FMNH 21386	<i>Ateles paniscus chamek</i>	m	Bolivien, 1914
FMNH 88839	<i>Ateles paniscus chamek</i>	w	Peru, 1957
FMNH 93520	<i>Ateles paniscus paniscus</i>	m	Surinam, 1960
MZUSP D.Z. 8463	<i>Brachyteles arachnoides</i>	m	Brasilien, São Paulo, 1957
MN M. 24113	<i>Brachyteles arachnoides</i>	m	Brasilien, Espírito Santo, 1941
MN 1420	<i>Brachyteles arachnoides</i>	w	Brasilien, Rio de Janeiro, ?
MFN 36460	<i>Brachyteles arachnoides</i>	?	Brasilien, Rio de Janeiro, 1914
MFN 74726	<i>Brachyteles arachnoides</i>	m	Brasilien, São Paulo, ?
MFN 74727	<i>Brachyteles arachnoides</i>	w?	Brasilien, São Paulo, 1883
MFN 36456	<i>Brachyteles arachnoides</i>	?	Brasilien, Rio de Janeiro, 1914
MFN 205	<i>Brachyteles arachnoides</i>	w	Brasilien, ?
MFN 36461	<i>Brachyteles arachnoides</i>	?	Brasilien, Rio de Janeiro, 1914
MFN 206	<i>Brachyteles arachnoides</i>	?	Brasilien, São Paulo, ?
<b>Catarrhini</b>			
FMNH 93625	<i>Cercopithecus aethiops aethiops</i>	w	Sudan, 1961
FMNH 27236	<i>Cercopithecus aethiops hilgerti</i>	m	Äthiopien, 1927
FMNH 35159	<i>Cercopithecus ascanius schmidti</i>	m	Zaire, 1925
FMNH 27539	<i>Cercopithecus mitis dogetti</i>	w	Zaire, 1924
FMNH 44281	<i>Cercopithecus neglectus</i>	w	Zaire, 1913
FMNH 42684	<i>Cercopithecus preussi</i>	w	Kamerun, 1934

FMNH 99637	<i>Macaca assamensis assamensis</i>	w	Thailand, 1967
FMNH 140939	<i>Macaca fascicularis fascicularis</i>	m	Malaysia, 1991
FMNH 104165	<i>Macaca mulatta</i>	m	Nepal, 1967
FMNH 99685	<i>Macaca nemestrina leonina</i>	w	Thailand, 1967
FMNH 95021	<i>Macaca sinica aurifrons/sinica</i>	m	Sri Lanka, 1961
FMNH 39500	<i>Macaca thibetana</i>	w	China, 1932
FMNH 27042	<i>Papio anubis</i>	w	Äthiopien, 1927
FMNH 29589	<i>Papio anubis</i>	w	Kenia, 1905
FMNH 73028	<i>Papio anubis</i>	m	Tanzania, 1952
FMNH 27034	<i>Papio hamadryas</i>	m	Äthiopien, 1926
FMNH 29820	<i>Papio leucophaeus</i>	w	Kamerun, 1922
FMNH 29821	<i>Papio leucophaeus</i>	m	Kamerun, 1922
FMNH 27190	<i>Colobus guereza gallarum</i>	m	Äthiopien, 1926
FMNH 76998	<i>Colobus guereza matschiei</i>	w	Sudan, 1950
FMNH 24296	<i>Colobus guereza occidentalis</i>	w	Zaire, ?
FMNH 29811	<i>Colobus preussi</i>	m	Kamerun, 1922
FMNH 51811	<i>Colobus refomitratus oustaleti</i>	w	Zaire, 1938
FMNH 25311	<i>Colobus satanus</i>	m	Kamerun, 1924
FMNH 46521	<i>Presbytis cristata germaini</i>	w	Vietnam, 1937
FMNH 29791	<i>Presbytis entellus entellus</i>	m	Indien, 1925
FMNH 39156	<i>Presbytis francoisi poliocephalus</i>	w	Vietnam, 1930
FMNH 85122	<i>Presbytis hosei sabana</i>	m	Malaysia, 1956
FMNH 105651	<i>Presbytis obscura</i>	w	Thailand, 1973
FMNH 65995	<i>Presbytis phayrei crepusculus</i>	m	Thailand, 1949
FMNH 31760	<i>Hylobates concolor leucogenys</i>	w	Laos, 1929
FMNH 31768	<i>Hylobates concolor leucogenys</i>	m	Vietnam, 1929
FMNH 31761	<i>Hylobates concolor leucogenys</i>	w	Vietnam, 1929
FMNH 99761	<i>Hylobates lar entelloides</i>	m	Thailand, 1967
FMNH 68679	<i>Hylobates muelleri funereus</i>	w	Malaysia, 1950
FMNH 88568	<i>Hylobates muelleri funereus</i>	w	Malaysia, 1955

FMNH 33533	<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>	w	Malaysia, 1929
FMNH 33535	<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>	m	Malaysia, 1929
FMNH 33536	<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>	w	Malaysia, 1929
FMNH 19026	<i>Pongo pygmaeus</i>	w	Borneo, ?
FMNH 68672	<i>Pongo pygmaeus</i>	m	Malaysia, 1950
FMNH 68673	<i>Pongo pygmaeus</i>	m	Malaysia, 1950
FMNH 27550	<i>Gorilla gorilla beringei</i>	m	Zaire, 1927
FMNH 18396	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	m	Kamerun, ?
FMNH 18397	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	w	Kamerun, ?
FMNH 18401	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	m	Gabun, ?
FMNH 153779	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	w	Zoo, 1993
FMNH 57408	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	w	Lincoln Park Zoo, Chicago, 1961
FMNH 18404	<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	w	Kamerun, ?
FMNH 18406	<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	m	Kongo, ?
FMNH 18413	<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	w	Kamerun, ?
FMNH 18407	<i>Pan troglodytes</i>	m	?, ?
FMNH 18403	<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	m	Kamerun, ?
FMNH 27542	<i>Pan troglodytes</i>	w	Zaire, 1924
<b><i>Tarsius</i></b>			
FMNH 76863	<i>Tarsius bancanus borneatus</i>	w	Malaysia, 1950
FMNH 76859	<i>Tarsius bancanus borneatus</i>	m	Malaysia, 1950
FMNH 76862	<i>Tarsius bancanus borneatus</i>	m	Malaysia, 1950
FMNH 56756	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	m	Philippinen, 1947
FMNH 56749	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	w	Philippinen, 1947
FMNH 56741	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	m	Philippinen, 1947
FMNH 56781	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	w	Philippinen, 1947
FMNH 56774	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	w	Philippinen, 1947
FMNH 56761	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	w	Philippinen, 1947
FMNH 56759	<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>	w	Philippinen, 1947

## Literatur

- AH-KING M., TULLBERG B. S. (2000). Phylogenetic Analysis of Twinning in Callitrichinae. *American Journal of Primatology* 51: 135-146.
- ANKEL F. (1962). Vergleichende Untersuchungen über die Skelettmorphologie des Greifschwanzes südamerikanischer Affen (Platyrrhina). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 52: 131-170.
- ANZENBERGER G., MÜNCH M., MOISSON P., PETIT T. (2001). Intergeneric Marmoset Hybrids (Cebuella pygmaea × Callithrix jacchus: An Important Case Study for Callitrichid Taxonomy. *Folia Primatologica* 72: 153.
- AX P. (1984). *Das Phylogenetische System*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- AX P. (1988). *Systematik in der Biologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BARROSO C. M. L. (1995). Molecular phylogeny of the Callitrichinae. *Neotropical Primates* 3: 186.
- BORTZ J. (1993). *Statistik für Sozialwissenschaftler*. 4. Aufl. Springer-Verlag, Berlin.
- CANAVEZ F. C., MOREIRA M. A. M., LADASKY J. J., PISSINATTI A., PARHAM P., SEUÁNEZ H. N. (1999). Molecular Phylogeny of New World Primates based on small beta2-Microglobulin DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 74-82.
- CARROLL R. (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman & Company, New York.
- CATTELL R. B. (1966a). The data Box: its ordering of total resources in terms of possible relational systems. In: CATTELL R. B. (ed.): *Handbook of multivariate experimental Psychology*. Rand McNally, Chicago.
- CATTELL R. B. (1966b). The scree test for the number of factors. *Multivariate behav. Res.* 1: 245-276.
- COLLINS A. C. (2004). Atelinae Phylogenetic Relationships: The Trichotomy Revived? *American Journal of Physical Anthropology* 124: 285-296.
- COOK J. M., TRISTEM, M. (1997). "SINEs of the times" – transposable elements as clade markers for their hosts. *TREE* 12: 295-297.

- DEMPSTER A. P., LAIRD N. M., RUBIN, D. B. (1977). Maximum likelihood estimation from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society (Series B)* 39: 1-38.
- DORNUM M., RUVOLO M. (1999). Phylogenetic relationships of the New World monkeys (Primates, Platyrrhini) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogeny and Evolution* 11: 459-476.
- DUTRILLAUX B., COUTURIER J., VIEGAS-PEQUIGNOT E. (1986). Évolution chromosomique des Platyrrhiniens. *Mammalia* 50 suppl.: 56-81.
- FARRIS J. S. (1983). The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick N. I., Funk V. A. (eds.): *Advances in Cladistics*. Vol. 2. Proceedings of the 2<sup>nd</sup> Meeting of the Willi Hennig Society. Columbia University Press, New York. Pp. 1-36.
- FELSENSTEIN J. (1981). Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368-376.
- FORD S. M. (1986). Systematics of the New World monkeys. In: SWINDLER D. R., ERWIN J. (eds.): *Comparative Primate Biology*. Volume 1: Systematics, Evolution and Anatomy. Pp. 73-135. Alan R. Liss, New York.
- GINGERICH, P. D. (1984). Paleobiology of tarsii-form primates. In: NIEMITZ, C. (ed.): *Biology of Tarsiers*. Fischer, Stuttgart.
- GOODMAN M., PORTER C. A., CZELUSNIAK J., PAGE S. L., SCHNEIDER H., SHOSHANI J., GUNNEL G., GROVES C. P. (1998). Toward a phylogenetic classification of Primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence.
- GUTTMAN L. (1954). Some necessary conditions for common factor analysis. *Psychometrika* 19: 149-161.
- GROVES C. (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- HARTWIG W. C. (1990). *Comparative Morphology, Ontogeny and Phylogenetic Analysis of the Platyrrhine Cranium*. Unpublished dissertation, University of California, Berkeley.
- HENNIG W. (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beiträge zur Entomologie* 3, Sonderheft: 1-85.
- HENNIG W. (1982). *Phylogenetische Systematik*. Verlag Paul Parey, Berlin.

- HENNIG W. (1984). Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung. Verlag Paul Parey, Berlin.
- HERSHKOVITZ P. (1949). Mammals of Northern Colombia. Preliminary report No. 4: Monkeys (Primates), with taxonomic revisions of some forms. Proceedings of the United States National Museum 98: 323-427.
- HERSHKOVITZ P. (1977). Living New World Monkeys (Platyrrhini) – With an Introduction to Primates. Volume 1. University of Chicago Press, Chicago.
- HERSHKOVITZ P. (1987). The Taxonomy of South American Sakis, Genus *Pithecia* (Cebidae, Platyrrhini): A Preliminary Report and Critical Review With the Description of a New Species and a New Subspecies. American Journal of Primatology 12: 387-468.
- HORN J. L. (1965). A rationale and test for the number of factors in factor analysis. Psychometrika 30: 179-185.
- HOROVITZ I., ZARDOYA R., MEYER A. (1998). Platyrrhine systematics: A simultaneous analysis of molecular and morphological data. American Journal of Physical Anthropology 106: 261-282.
- KAISER H. F. (1958). The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. Psychometrika 23: 187-200.
- KAISER H. F., DICKMAN K. (1959). Analytic determination of common factors. American Psychologist 14: 425ff.
- KAY R. F. (1990). The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae. Journal of Human Evolution 19: 175-208.
- KLUGE A. (1999). The science of phylogenetic systematics: Explanation, prediction, and test. Cladistics 15: 429-436.
- KLUGE A. G., FARRIS J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Systematic Zoology 18: 1-32.
- LAUTENSCHLAGER G. J., LANCE C. E, FLAHERTY V. L. (1989). Parallel analysis criteria: Revised equations for estimating the latent roots of random data correlation matrices. Educ. Psychol. Measmt. 49: 339-345.
- MARTIN R. D., PASTORINI J., OERKE A.-K. (2000). Reproductive biology and phylogenetic relationships of Goeldi's monkey. Homo 51 Suppl.: S83.
- MAYR E. (1942). Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.

- MAYR E. (1975). Grundlagen der zoologischen Systematik. Paul Parey, Hamburg.
- MURATA S., TAKASAKI N., OKODA N. (1993). Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution. Proc. Ntl. Acad. Sci. USA 90: 6995-6999.
- NIKAIDO M., ROONEY A. P., OKADA N. (1999) Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: hippopotamuses are the closest relatives of whales. Proc. Ntl. Acad. Sci. USA 96: 10261-10266.
- PASTORINI J., FORSTNER M. R., MARTIN R. D., MELNICK D. J. (1998). A re-examination of the phylogenetic position of *Callimico* (Primates) incorporating new mitochondrial DNA sequence data. Journal of Molecular Evolution 47: 32-41.
- POCOCK R. I. (1920). On the external characters of the South American monkeys. Proceedings of the Zoological Society of London (1920): 91-113.
- PURVIS A. (1995). A composite estimate of primate phylogeny. Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B) 348: 405-421.
- REMANE A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Geest & Portig, Leipzig.
- REMANE A. (1960). Zähne und Gebiß. Primatologia III/2: 637-846.
- ROSENBERGER A. L. (1979). Phylogeny, evolution and classification of New World monkeys (Platyrrhini, Primates). Unpublished dissertation, The City University of New York.
- ROSENBERGER A. L. (1981). Systematics: The Higher Taxa. In: Coimbra-Filho A. F., Mittermeier R. A. (eds.): Ecology and behaviour of neotropical Primates. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- ROSENBERGER A. L. (2002). Platyrrhine paleontology and systematics: The paradigm shifts. In: HARTWIG C. H. (ed.): The Primate Fossil Record. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 151-159.
- ROTHER H., WIESEMÜLLER B., HENKE W. (2001). The Problem of Fast Mutating Characters In Phylogenetics. Proceedings – 4. Kongress der Gesellschaft für Anthropologie. Cuvillier, Göttingen.
- RYLANDS A. B., SCHNEIDER H., LANGGUTH A., MITTERMEIER R. A., GROVES C. P., RODRÍGUEZ-LUNA E. (2000). An Assessment of the Diversity of New World Primates. Neotropical Primates 8: 61-93.

- SAMPAIO I., SCHNEIDER M. P. C., PISSINATTI A., COIMBRA-FILHO A. F., GOODMAN M., SCHNEIDER H. (1997). A molecular approach to the adaptive radiation of the atelids: Parallels and controversies. *A Primatologia no Brasil* 5: 352.
- SCHAFER J. L. (1997). *Analysis of Incomplete Multivariate Data*. Chapman & Hall, Boca Raton.
- SCHMIDT-NIELSEN K. (1984). *Scaling: Why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHNEIDER H., CAVANEZ F. C., SAMPAIO I., MOREIRA M. A. M., TAGLIARO C. H., SEUÁNEZ H. N. (2001). Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch? *Chromosoma* 109: 515-523.
- SCHNEIDER H., SAMPAIO I., HARADA M.L., BARROSO C. M. L., SCHNEIDER M. P. C., CZELUSNIAK J., GOODMAN M. (1996). Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP Intron 1 and epsilon-globin sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 100: 153-179.
- SCHUH R. T. (2000). *Biological systematics: principles and applications*. Cornell University Press, Ithaca.
- SHEDLOCK A. M., OKADA N. (2000). SINE insertions: powerful tools for molecular systematics. *BioEssays* 22: 148-160.
- SINGER S. S., SCHMITZ J., SCHWIEGK C., ZISCHLER H. (2003). Molecular cladistic markers in New World monkey phylogeny (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 490-501.
- STEIPER M. E., RUVOLO M. (2003). New World monkey phylogeny based on X-linked G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 121-130.
- SUDHAUS W., REHFELD K. (1992). *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- SWOFFORD D. L., OLSEN G. J., WADDELL P. J., HILLIS D. M. (1996). Phylogenetic inference. In: HILLIS D. M., MORITZ C., MABLE B. K. (eds.): *Molecular Systematics*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland. Pp. 407-514.
- THOMPSON B. (2000). Q-Technique Factor Analysis: One Variation on the Two-Mode Factor Analysis of Variables. In: Grimm L. G., Yarnold P. (eds.): *Reading and Understanding More Multivariate Statistics*. American Psychological Association, Washington D. C.
- TUXEN S. L. (1958). Relationships of Protura. *Proc. 10<sup>th</sup> Int. Congr. Ent.* (1956) 1: 493-497.

- WÄGELE J.-W. (2000). Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- WAGNER W. H. (1961). Problems in the classification of ferns. Recent Advances in Botany. University of Toronto Press, Toronto. Pp. 841-844.
- WIESEMÜLLER B., ROTHE H. (1999). New World Monkeys –A Phylogenetic Study. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 82: 115-157.
- WIESEMÜLLER B., ROTHE H. (2001). The size of differences as a quality criterion for characters in phylogenetics. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 83: 1-4.
- WIESEMÜLLER B., ROTHE H., HENKE W. (1999). Lower incisor shape in *Callicebus* and Pitheciinae. Anthropologie 37: 273-274.
- WIESEMÜLLER B., ROTHE H., HENKE W. (2003). Phylogenetische Systematik. Eine Einführung. Springer-Verlag, Berlin.
- WILLMANN R. (1985). Die Art in Raum und Zeit. Verlag Paul Parey, Berlin.

## Danksagungen

Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Auslandsstipendium für Doktoranden vom Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) gefördert. Ferner erfuhr sie Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) im Rahmen des Graduiertenkollegs „Perspektiven der Primatologie“. Der Universitätsbund Göttingen finanzierte eine im Rahmen der Studie wertvolle Kongressreise nach Oregon, USA.

Für die freundliche Aufnahme als Gast in der Säugetierabteilung des Field Museum, Chicago, möchte ich Lawrence Heaney, und für die sachkundige Betreuung und Versorgung mit den nötigen Informationen und Utensilien Bill Stanley besonders danken. Im Museum für Naturkunde, Berlin, wurde ich von Manfred Ade als Gast begrüßt und konnte so eine ausgezeichnete Stichprobe von *Brachyteles*-Schädeln in die Studie einfließen lassen. Teresa Pacheco hat mich bei einem Besuch im American Museum of Natural History, New York, hilfreich betreut.

Einem Hinweis von Matthew J. Ravosa, Chicago, verdanke ich die Gelegenheit, einige Exemplare von *Brachyteles* aus brasilianischen Kollektionen zu untersuchen. Für fruchtbare Gespräche zum Thema bin ich ferner Dan Gebo, Chicago, und Christopher Beard, Pittsburgh, sehr dankbar. Auch Wilsea Figueiredo aus Belém hat mir in Gesprächen im Field Museum oft nützliche Tips gegeben.

## **Lebenslauf**

Ich wurde 1968 in Göttingen geboren. Von 1975 bis 1979 besuchte ich die Grundschule in Nesselröden bei Duderstadt, anschließend das Eichsfeld-Gymnasium, Duderstadt. 1988 bestand ich das Abitur mit den Prüfungsfächern Biologie, Chemie, Erdkunde und Kunst. Anschließend war ich für drei Jahre im Rettungsdienst beim Deutschen Roten Kreuz in Northeim tätig, davon 20 Monate als Zivildienstleistender. Zum Wintersemester 1991/92 nahm ich das Studium im Fach Biologie (Diplom) an der Universität Göttingen auf. 1993 erhielt ich dort das Vordiplom, 1998 das Diplom. Die Prüfungsfächer für das Diplom waren Zoologie, Anthropologie und Psychologie. Der Titel der Diplomarbeit lautete „Neuweltaffen – Eine Phylogenetische Studie“. Im Jahr 2000 war ich als Gast am Field Museum, Chicago tätig, wo ich die meisten Daten für die vorliegende Dissertation sammelte.