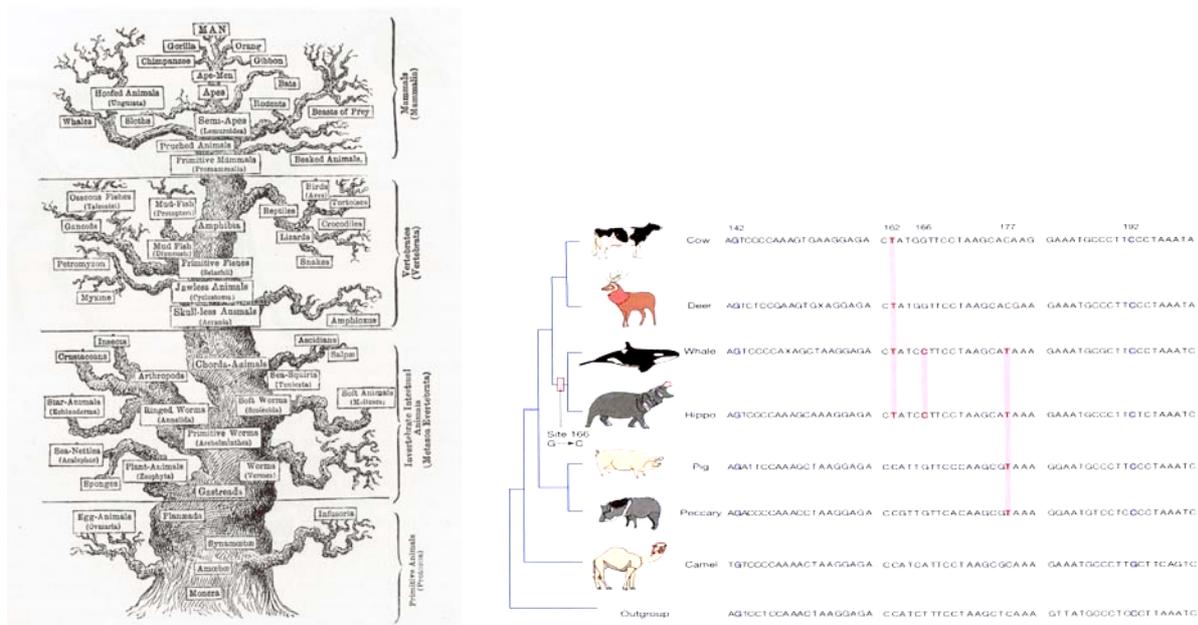


## Kapitel 12

### Die Rekonstruktion der Phylogenese

#### 12.1 Die Logik der phylogenetischen Schlussfolgerung

Evolution ist nicht nur ein Prozess, der nach den Gesetzen der Populationsgenetik oder Ökologie erfolgt, sondern auch ein historisches Geschehen, beeinflusst von manchen Zufällen und historischen Gegebenheiten. Neben der Frage, nach welchen Gesetzen die Evolution abläuft, ist deshalb auch die Frage, wie die Geschichte einer bestimmten Stammeslinie aussieht, von grossem Interesse. Eine wichtige Grundlage für die Beantwortung dieser Frage ist die Rekonstruktion der Phylogenese einer Gruppe von Organismen, d.h. die Frage nach den phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Arten und Gruppen untereinander. Solche Beziehungen werden in Form eines **Stammbaums** (*phylogenetic tree*) dargestellt (Fig.12.1).



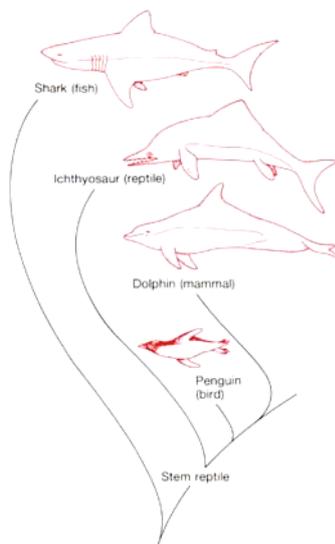
**Fig 12.1 Links:** Stammbaum des Lebens nach ERNST HÄCKEL (ca. 1870). HÄCKEL war der Erste, der solche Darstellungen benutzte. **Rechts:** ein moderner Stammbaum verschiedener Säugetiergruppen, basierend auf der DNA-Sequenz des Proteins  $\beta$ -Casein.

Das Problem der phylogenetischen Rekonstruktion besteht darin die wahrscheinlichsten stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen **Taxa** (sing.: **Taxon**) zu finden. Taxa sind, je nach Fragestellungen, entweder Arten oder höhere **systematische Kategorien** wie Gattungen, Familien, etc. (vgl. dazu Fig. 2.19). Diese Aufgabe ist keineswegs trivial, sondern stellt hohe Ansprüche an die Logik und Methodik des Verfahrens. Verschiedene Methoden stehen zur Verfügung und oft werden mehrere wahrscheinliche Varianten des Stammbaums gefunden, wovon selbstverständlich nur einer der tatsächlich historisch richtige Stammbaum sein kann. Zusätzliche Daten können dann die Zweideutigkeiten reduzieren und den besten Stammbaum identifizieren. Schon für eine relativ geringe

Anzahl zu betrachtender Taxa sind die Methoden der Rekonstruktion allerdings äusserst rechenintensiv und benötigen sehr leistungsstarke Computer.

### a) Merkmale

Phylogenetische Verwandtschaft wird aufgrund von Merkmalen bestimmt. Im Grundsatz haben nahe verwandte Taxa mehr Merkmale gemeinsam (oder sind sich in diesen ähnlicher) als entfernter verwandte Taxa. Kritisch ist jedoch die Wahl der Merkmale, auf denen diese Analyse beruht. Eine reine Ähnlichkeit kann zu falschen Schlüssen führen, weil Merkmale **konvergente Formen** aufweisen können (**Analogie**; Fig.12.2) ohne auf gemeinsamer Verwandtschaft zu beruhen. Informative Merkmale sind deshalb **homolog (Homologie)**, d.h. Merkmale, die auf gemeinsamer Abstammung beruhen. Dafür kommen morphologische, physiologische Merkmale, aber auch die Information in der DNA-Sequenz in Frage.



**Fig 12.2** Beispiel für konvergente Formen (Analogie, Homoplasie; Stromlinienform wasserbewohnender Wirbeltiere). In jeder Stammeslinie ist dieses Merkmal unabhängig entstanden und zeigt daher keine nähere Verwandtschaft an.

Eine Reihe wichtiger Begriffe in diesem Zusammenhang sind:

1. **Apomorphie**: ein abgeleitetes Merkmal, welche nur in einer Gruppe vorkommt, d.h. eine evolutive Neuheit in bezug auf den Rest des Stammbaums.
2. **Plesiomorphie**: ein ursprüngliches Merkmal, d.h. schon im Vorfahren vorhanden.
3. **Synapomorphie**: ein abgeleitetes Merkmal gemeinsamer Abstammung (d.h. modifiziert im Vergleich zum gemeinsamen Vorfahren), das bei mehreren Taxa vorkommt.
4. **Autapomorphie**: ein abgeleitetes Merkmal, das nur bei einer bestimmten Gruppe vorkommt.
5. **Symplesiomorphie**: ein gemeinsames, ursprüngliches Merkmal in einer Gruppe.
6. **Homoplasie**: eine Ähnlichkeit aufgrund gleicher Funktion aber nicht wegen gemeinsamer Abstammung („Analogie“).

Synapomorphe Merkmale enthalten die meisten Informationen über den wahren Stammbaum und werden vor allem in der **Kladistik** als Kriterium zur Gruppierung von Taxa benutzt. Zwei Hauptprobleme ergeben sich bei der Beurteilung von Merkmalen.

### Identifikation von Homologie

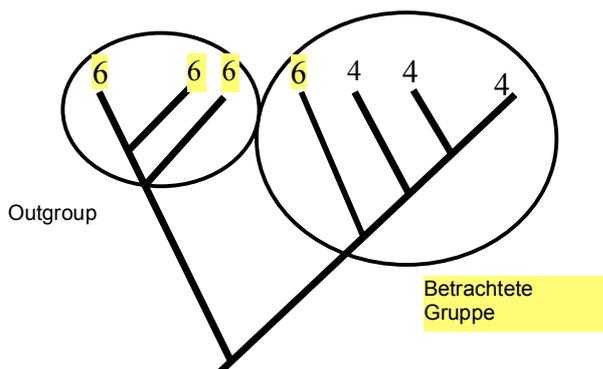
Unabhängig von der Methode ist es stets von Wichtigkeit, die Homologie von Merkmalen in verschiedenen Taxa festzustellen. Dazu gibt es eine Reihe von Kriterien:

- i. Lage des Merkmals, des Organs im Gesamtbau des Körpers. Beispiel: die gegenseitige Lage der Knochen in den Extremitäten bei Wirbeltieren (vgl. Fig.2.13). Dies zeigt, dass Handknochen der Fledermäuse und Säugetiere homolog sind und daher die Flugfähigkeit sekundär entstanden ist. Ein berühmtes Beispiel ist auch die Entdeckung des Zwischenkieferknochens (*Os intermaxillare*) beim Menschen durch JOHANN WOLFGANG VON GOETHE im Jahre 1784, welcher als Beleg der engen Verwandtschaft mit den übrigen Tieren diente (noch in Unkenntnis der Evolutionslehre DARWIN's).
- ii. Der Feinbau eines Organs, z.B. die Gewebestruktur.
- iii. Die Einreihung in fossile Belege.
- iv. Der Vergleich mit der embryonalen Struktur und Lage.

### Identifikation der Polarität

Wichtig für die Rekonstruktion ist auch die Richtung der Evolution eines Merkmals, dh. dessen **Polarität**. Auch dazu stehen verschiedene Kriterien zur Verfügung:

- i. Einreihung in den fossilen Belegen, sofern diese datierbar sind.
- ii. Vergleich mit der embryonalen Struktur, gemäss HÄCKEL's Biogenetischem Prinzip, dass die Ontogenese eine Rekapitulation der Phylogenese darstellt. Dieses Prinzip gilt allerdings nur beschränkt und muss im Einzelfall verifiziert werden.
- iii. Die Verwendung einer sog. **Outgroup**, dh. eines verwandtschaftlich in der Nähe stehenden Taxons, das aber nicht zu der betrachteten Gruppe gehört, für die der Stammbaum erstellt werden soll. Die Merkmale der Outgroup zeigen demgemäss den ursprünglichen Zustand falls sie Merkmale mit der betrachteten Gruppe teilen. Sowohl die Outgroup, wie die betrachtete Gruppe, haben einen gemeinsamen Vorfahren (Fig.12.3).



**Fig 12.3** Das Prinzip der Outgroup-Analyse zur Bestimmung der Polarität. Die Outgroup ist in der Nähe der Wurzel der betrachteten Gruppe. Sind Merkmale beider Gruppen gemeinsam (nr. 6, gelb), so muss es sich um den ursprünglichen (plesiomorphen) Zustand handeln.

### b) Das Prinzip der Sparsamsten Erklärung (parsimony)

Gibt es mehrere mögliche Erklärungen, so wird das Prinzip der Sparsamsten Erklärung verwendet<sup>1</sup>. Es besagt, dass diejenige Erklärung am wahrscheinlichsten ist, welche die minimalste Anzahl von Annahmen benötigt. In der phylogenetischen Rekonstruktion entspricht dies dem Prinzip der kleinstmöglichen Anzahl von notwendigen evolutiven Änderungen, die ein hypothetischer Stammbaum erfordert.

### c) Maximum-likelihood Verfahren

Das Prinzip der sparsamsten Erklärung ist zwar logisch fundiert, muss jedoch nicht zwingend den richtigen Stammbaum ergeben. Eine Alternative zu dieser Methode basiert auf dem **Prinzip der maximalen Wahrscheinlichkeit (maximum likelihood)**. Dabei werden aus einer Datenmatrix die Wahrscheinlichkeit des Vorliegens eines möglichen Stammbaum berechnet. Die Methode wird vor allem für die Rekonstruktion anhand von DNA-Sequenzen benutzt. Dabei müssen die Werte der evolutiven Änderungen zwischen den Basen C, G, A, und T bekannt sein (die sog. Transitionen und Transversionen). Die Methode steht daher den phänetischen Klassifikationsverfahren (s. unten) nahe.

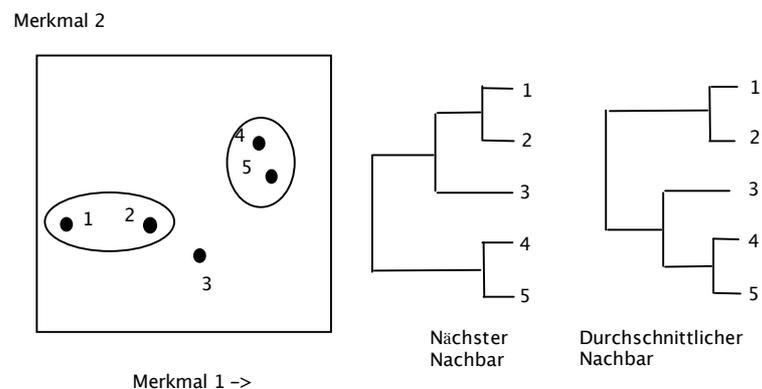
## 10.2. Die Schulen der Klassifikation

Ein Stammbaum ermöglicht gleichzeitig eine Gruppierung von Taxa in einzelne Kategorien, d.h. eine **Klassifikation** der Organismen im Rahmen der Systematik.

### a) Phänetische Klassifikation

Diese Methode beruht auf Ähnlichkeiten von Merkmalen. Es wird oft mittels Computern und multivariater Statistik gearbeitet. Dabei wird ein Satz verschiedener Merkmale betrachtet und in ein Ähnlichkeits-Mass umgesetzt, so dass generalisierte Distanzen bzw. Clusters zwischen den Einheiten entstehen. Die Clusters ergeben die Beziehungen der Taxa untereinander (Fig.12.4).

**Fig 12.4** Vorgehensweise bei der phänetischen Klassifikation.



<sup>1</sup> Dieses allgemeine Prinzip hat eine lange Geschichte. Berühmt ist etwa der mittelalterliche Philosoph und Theologe WILLIAM OF OCCAM (1285-1349), mit dem nach ihm benannten Occam's razor (Occam's Rasierklinge) ("...*Entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*...").

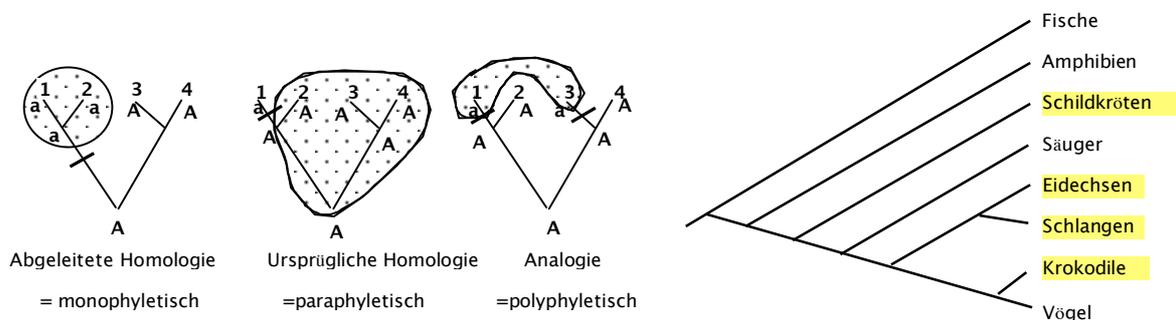
Beispielsweise seien 2 Merkmale an 5 Taxa (1...5) vermessen (Fig.12.4). Die Ähnlichkeiten in diesem bivariaten Raum können nach verschiedenen Methoden klassifiziert werden. Hier gezeigt sind (i) Ähnlichkeit zu nächstem Nachbar, was Taxon 3 zu der Verwandtschaftsgruppe (1,2) plaziert, oder (ii) zum durchschnittlichen Nachbar, was Taxon 3 zu (4,5) plaziert. Die gewählte Methode der Ähnlichkeitsbewertung ist weitgehend arbiträr. Das Fehlen eines einheitlichen Kriteriums limitiert den Wert der phänetischen Klassifikation. Vertreter dieser Schule sind P.H.A.SNEATH oder R.R.SOKAL.

## b) Kladistische (Phylogenetische) Klassifikation

Kladistik gruppiert die Taxa ausschliesslich nach der Neuheit ihrer gemeinsamen Abstammung: Bei der Abstammung teilt sich eine Art in zwei Stammeslinien, sog. Schwesterarten. In der kladistischen Klassifikation werden solche Schwesterarten in eine Gruppe plaziert. Sind zwei Taxa im kladistischen Schema miteinander gruppiert, so teilen sie einen neueren Vorfahren als mit solchen Taxa, die nicht zur Gruppe gehören. Im Prinzip verbindet das Verzweigungs-Schema der kladistischen Klassifikation alle Organismen in einer Hierarchie. Kladistik wurde durch den deutschen Entomologen W.HENNIG in den 1950er Jahren begründet.

Die praktischen Probleme bei der Analyse von Verzweigungsmustern sind allerdings beträchtlich. Wichtig sind sog. gemeinsame, abgeleitete (homologe) Merkmale (**Synapomorphien**): Homologien sind entweder synapomorph (in diesem Falle sind sie einmalig für alle Mitglieder einer Gruppe von Arten und definieren damit die Gruppe) oder ursprünglich homolog (plesiomorph; in diesem Falle sind sie ursprünglich aber nicht unbedingt in allen Nachfahren vorhanden). Fig 12.5 zeigt das Verfahren mit Merkmalen "A" und "a" und mit nur einem Ereignis einer evolutiven Veränderung (Wechsel von A nach a). Im Gegensatz zur phänetischen (alle Merkmale) benutzt die kladistische Klassifikation also nur einen bestimmten Teil der Merkmale zur Gruppierung, alle anderen werden ignoriert.

Synapomorphien werden verwendet um phylogenetische Beziehungen zu rekonstruieren. In Fig 12.5 werden Taxon 1 und 2 kladistisch als eine Gruppe klassifiziert, weil diese allein das Merkmal "a" teilen (welches daher abgeleitet-homolog sein muss, da es in keiner der Vergleichsgruppen, z.B. 3-4, vorkommt). Die eingerahmten Taxa (Fig.12.5) haben verschiedene Beziehungs-Strukturen (**mono-, para-, polyphyletisch**). Die kladistische Klassierung basiert nur auf **monophyletischen Gruppen**, da diese alleine ein unzweideutiges Verzweigungsmuster definieren. Die kladistische Klassifikation ergibt eine neuartige Gruppierung der Tetrapoden, insbesondere werden die Reptilien zu einer paraphyletischen Gruppe (Fig 12.5). Ein gültiger Stammbaum wird in der Kladistik als **Kladogramm** bezeichnet.



**Fig 12.5 Links:** Gruppierungen anhand der Merkmale A und a. Die Kladistik anerkennt nur die monophyletische Gruppe als wahre Klasse. **Rechts:** Die kladistische Klassifikation der "Reptilien" (gelb), ergibt eine polyphyletische Gruppe. Das Taxon "Reptilia" ist deshalb nach kladistischen Grundsätzen ungültig.

### c) Evolutionäre Klassifikation

Diese Methode benutzt sowohl phänetische wie kladistische Elemente. Diese Schule benutzt ebenfalls Homologien zur Klassifikation, unterscheidet aber nicht zwischen abgeleiteten und ursprünglichen Homologien, dh. behandelt mono- gleich wie paraphyletische Gruppierungen. Die Probleme bestehen in der Mischung der verschiedenen Methoden und der letztlich arbiträren Natur paraphyletischer Gruppen (die phänetisch definiert sind).

## 10.3 Anwendungen

Methoden der phylogenetischen Rekonstruktion werden für Vielzahl von Fragen verwendet. Einige Beispiele seien hier erwähnt.

### a) Herkunft von Krankheiten

Die phylogenetische Analyse des HIV-Virus lässt vermuten (vgl. Fig. 2.14), dass dieser Virus mindestens drei Mal unabhängig voneinander von einem Tierreservoir (Affen) auf den Menschen übergesprungen ist. Der Vergleich mit der **molekularen Uhr**<sup>2</sup> setzt einen Zeitrahmen von ca. 1930 - 1940 und Afrika als Ursprungsland fest.

### b) Wieso sind Gruppen auf bestimmte geographische Regionen beschränkt?

Die phylogenetische Analyse der Radiation der Gruppe der Beuteltiere oder der Chamäleon zeigt, dass deren Entfaltung nach der geographischen Trennung der entsprechenden Regionen erfolgt ist. Später entstandene Gruppen konnten sich deshalb nicht auf andere Erdteile ausbreiten.

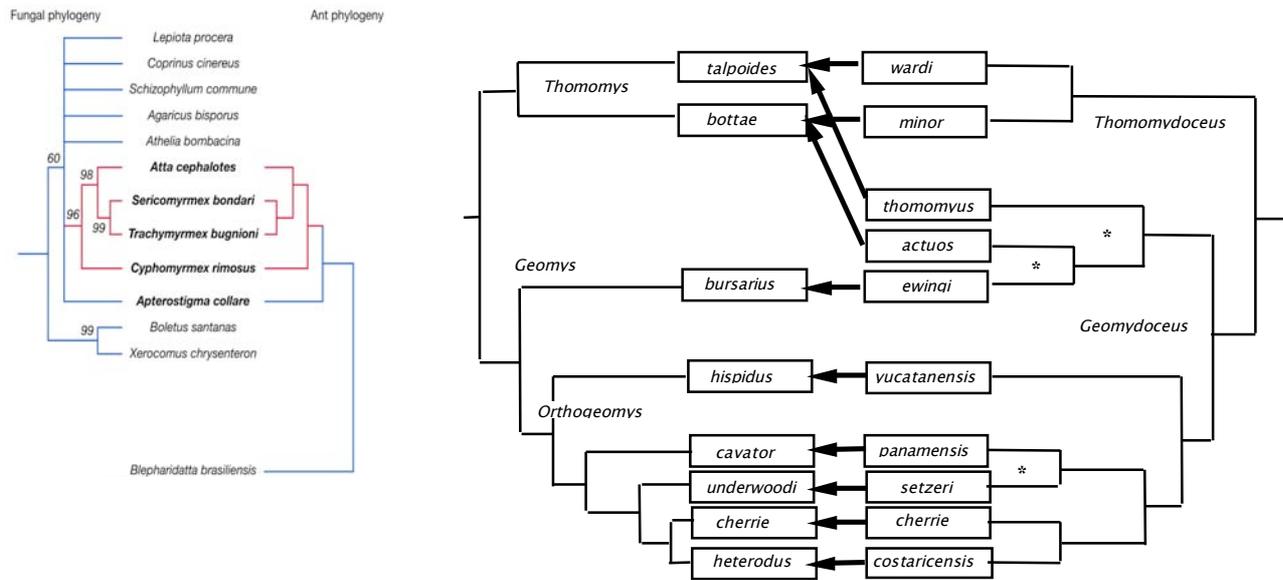
Umgekehrt zeigt die Phylogenese der grossen, laufunfähigen Vögel (Ratitae), dass die Gruppe vor der geographischen Trennung der Regionen evoluierte. Ihre Nachfahren leben entsprechend in verschiedenen Regionen in Afrika (Strausse), Südamerika (Rheas, Tinamus), Australien (Emus, Kasuare), und Neuseeland (Moas; ausgestorben).

### c) Evoluieren Arten, die miteinander interagieren, gemeinsam (Koevolution)?

Diese Frage lässt sich gut bei symbiontischen oder parasitischen Beziehungen beantworten. Die phylogenetische Analyse bestätigt, dass in vielen solchen Fällen tatsächlich eine Parallelität der Stammbäume existiert (Fig. 12.6), die auf eine enge Form der Koevolution hindeutet.

---

<sup>2</sup> Als molekulare Uhr bezeichnet man die Beobachtung, dass die Anzahl der Änderungen in der DNA-Sequenz (über einen gewissen Bereich) linear mit der Zeitdauer korreliert. Aus der beobachteten Zahl der Änderungen kann deshalb umgekehrt auf die Dauer der Evolution geschlossen werden.



**Fig 12.6 Links:** Parallele Stammbäume für Pilze (links) und Blattschneiderameisen (rechts). Die Ameisen kultivieren diese symbiotischen Pilze als ihre Nahrungsgrundlage. **Rechts:** Sich entsprechende Stammbäume bei Taschermitteln (Geomyidae, links) und ihren Ektoparasiten (Läuse, rechts).