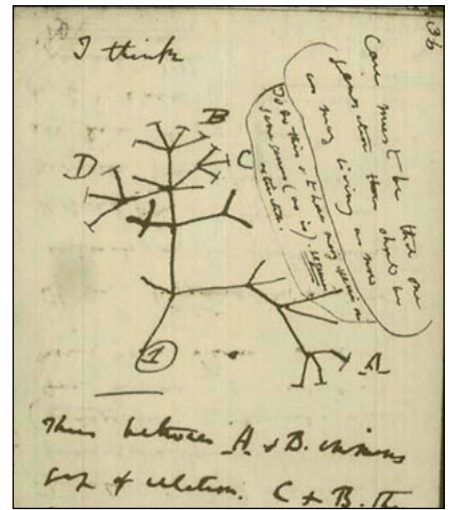


Der erste „Baum“  
in Darwins Notizbuch



Phylogenetische Analysen

# Baum ist nicht gleich Baum

## ■ Wie man phylogenetische Stolpersteine umgeht – ein kleiner Leitfaden.

In einem seiner Notizbücher skizzierte Charles Darwin ein heute weit verbreitetes Konzept zur Darstellung von evolutionären Verwandtschaftsverhältnissen: Ein verzweigtes Diagramm bzw. einen *phylogenetischen Baum* (siehe oben rechts).

Anderthalb Jahrhunderte später, im Zeitalter von Big Data, tauchen immer mehr Baumdiagramme auf. Die daraus abgeleiteten Hypothesen lassen oft Rückschlüsse über die Evolution von Mustern, Prozessen oder Veränderungen zu. Phylogenetische Bäume muss man aber korrekt lesen, denn beim Verstehen und Interpretieren gibt es diverse Quellen für Missverständnisse.

Ein prominentes Beispiel ist die Aussage „die Menschen stammen von den Schimpansen ab“; eine Fehlinterpretation, die sich hartnäckig hält. Richtig ist, dass wir und unser haariger Verwandter aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgegangen sind. Aus diesem entwickelten sich im Laufe unabhängiger Evolutionsgeschichten dann die heutigen Menschen und Schimpansen. Unser gemeinsamer Vorfahre selbst war aber weder Mensch noch Schimpanse.

Wie für die Bäume im Wald unserer Vorfahren, so gilt auch für phylogenetische Bäume: Baum ist nicht gleich Baum (siehe Box „ABC der Bäume“).

Was man intuitiv aus einem Baum-Diagramm herausliest, entspricht oft nicht dem, was ein phylogenetischer Baum tatsächlich aussagt.

Vorsicht also vor diesen Stolpersteinen:

### Die Grundannahme

Die Phylogenetik ist eine rekonstruierende Wissenschaft. Jeder phylogenetische Baum ist zuerst einmal nur eine Hypothese über Verwandtschaftsverhältnisse. Es bleibt daher unbekannt, ob ein rekonstruierter Baum die tatsächliche Evolutionsgeschichte widerspiegelt oder nicht.

Trotzdem lassen sich durch unabhängige Beweisführungen – ähnlich wie bei einem Gerichtsprozess – Indizien sammeln, die zu aussagekräftigen Rückschlüssen führen können. Der Begriff „Phylogenie“ ist dabei eigentlich reserviert für die tatsächliche Evolutionsgeschichte von Organismen, nicht für den rekonstruierten Baum (die Hypothese).

### Die offensichtlichste Falle

Nur statistisch getestete und unterstützte Verwandtschaftsverhältnisse (Knoten) sollte man diskutieren. Wenn zwei Evolutionslinien als Schwesterarten im Baum herauskommen, kann man daraus nicht ableiten, dass die Daten das Schwestergruppenverhältnis auch ausreichend unterstützen. Um einzuschätzen, wie gut die Daten einzelne Knoten unterstützen, zieht man *bootstrap*-Werte und *posterior probabilities* zu Rate. Diese sind in etwa vergleichbar mit den p-Werten von statistischen Signifikanztests. Über die Robustheit des gesamten Baumes sagen diese Werte jedoch nichts aus, sie beziehen sich jeweils nur auf einzelne Knoten.

### Die richtige Richtung

Bäume (mit den Arten auf der rechten oder linken Seite) liest man ausschließlich horizontal. Nur horizontale Äste zeigen Änderungen an, vertikale Astlängen spielen keinerlei Rolle und können beliebig verkleinert oder vergrößert werden. Ist der Baum so dargestellt, dass die Arten oben oder unten angeordnet sind, entsteht entsprechend eine ausschließlich vertikale Leserichtung.

### Das More-Evolved-Problem

Alle Knoten in einem Baum lassen sich frei rotieren, ohne dass sich dadurch die Aussagen ändern. Was zählt, ist die relative Baumstruktur. Anders ausgedrückt: Nur weil eine Art oben im Baum abgebildet ist, ist sie nicht weiter entwickelt (*more*

*evolved*) als die darunter stehenden Arten. Im Gegenteil, zwei Schwesterarten haben immer eine identisch lange Evolutionsgeschichte seit ihrer Entstehung hinter sich.

Damit einher geht auch, dass Außengruppen oder Arten „weiter unten“ im Baum nicht basaler sind. Falls überhaupt von „basal“ gesprochen werden soll, so kann der Begriff im Zusammenhang mit komplexen/primitiveren Verhaltensweisen oder Bauplänen genannt werden. Aber auch das ist schwer zu beurteilen, da Evolution kein Fortschrittsdenken kennt.

### Vorfahre-oder-Verwandter-Konfusion

Wie eingangs erwähnt, sind Menschen nicht aus Schimpansen hervorgegangen. Es handelt sich bei beiden vielmehr um Schwesterlinien. Sie besitzen einen gemeinsamen letzten Vorfahren, eine gemeinsame Elternpopulation und Gemeinsamkeiten im Merkmals- oder Genpool. Nach ihrer Aufspaltung haben sich in beiden von nun an unabhängigen evolutionären Wegen Unterschiede angehäuft, die zu den heute bekannten Phänotypen und Genotypen von Schimpansen und Menschen führten.

### Wie liest man einen Baum?

Nehmen wir an, wir interessieren uns für die Evolution der Flügel bei einer Gruppe heute noch lebender Fliegenarten. (Im Folgenden *fett gedruckte Begriffe* siehe Erklärungen in der Box „ABC der Bäume“, S. 25). In einem Praktikum haben wir die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse von neun Vertretern dieser Fliegengruppe (oder *Taxa*, A-I) rekonstruiert (siehe Abb. S. 26). Bei unserem Baum handelt es sich um ein zumeist vollständig aufgelöstes **Kladogramm**. Unklar sind die Verwandtschaftsverhältnisse einzig für die Artengruppe E+F+G+H, bei der wir eine **Polytomie** erkennen. Das Kladogramm wurde mit Hilfe der Außengruppe I **gewurzelt**, das heißt, Gruppe I gibt dem Baum eine Anordnung vor. Die Taxa A und B oder G und H sind jeweils **Schwesterarten**. ▶

## ABC der Bäume

- **Dendrogramm:** Umschreibt eigentlich alles, was Verwandtschaftsverhältnisse in einem baumartigen Stil zeigt.
- **Kladogramm:** Hier zählen nur die *relativen* Verwandtschaftsverhältnisse (Abb. 2A, S. 26).
- **Phylogramm:** Die *Anzahl der Merkmalsunterschiede* ist hier wichtig (Abb. 2B, S. 26).
- **Chronogramm:** Der Fokus der Darstellung liegt auf der vergangenen evolutionären *Zeit* (Abb. 2C, S. 26).

### Die Äste und Wurzeln

- **Dichotomie:** Sind bei einer Baumrekonstruktion die Verwandtschaftsverhältnisse vollständig aufgelöst, werden sie in einem Baum dargestellt, der nur aus zweispaltigen (dichotomen) Ästen besteht.
- **Polytomie:** Unvollständig aufgelöste Verwandtschaftsverhältnisse münden in einer Polytomie oder Astgabel (Abb. 2D).
- **Wurzel/"Root":** Besitzt der Baum eine Außengruppe, anhand derer die Blätter oder terminale Einheiten des Baums ausgerichtet sind, wird er als gewurzelt (*rooted*) bezeichnet.

### Gruppen, Merkmale und ihre Definition

- **Monophyletische Gruppe:** Sie umfasst einen Vorfahren (oder Knoten) und all seine Nachfahren (oder Äste). Ausgehend vom letzten gemeinsamen Vorfahren (*last common ancestor, LCA*) be-

inhaltet ein Monophylum alle heute noch lebenden sowie bereits ausgestorbene Linien. Sind zwei Linien aus einem gemeinsamen Vorfahren entstanden, wie im Beispiel von Menschen und Schimpansen, werden sie als **Schwesterlinien** bezeichnet.

- **Taxon:** Eine monophyletische Einheit der Taxonomie. Plural Taxa.
- **Apomorphie:** Im Vergleich zum Vorfahren der betrachteten Stammlinie neu entwickeltes, abgeleitetes Merkmal. Je nach Betrachtung in Aut- oder Synapomorphien zu unterscheiden.
- **Autapomorphie:** Eine Apomorphie, die charakteristisch für nur ein Taxon/LCA ist und die Monophylie eines Taxons begründet.
- **Synapomorphie:** Eine Apomorphie, die von zwei (oder mehr) direkt verwandten Schwesterlinien geteilt wird und vom LCA entwickelt wurde.
- **Plesiomorphie:** Ursprüngliches Merkmal, das ein gemeinsamer Vorfahre einmal entwickelte, und das bei einigen, aber nicht mehr bei allen Nachfahren noch unverändert vorhanden sind.
- **Paraphyletische Gruppe:** Enthält nicht alle Nachkommen einer Stammart. Charakterisiert durch Plesiomorphien.
- **Polyphyletische Gruppe:** Gruppierung von Organismen mit oberflächlich betrachtet ähnlichen Merkmalen (z.B. die Flügel fliegender Tiere); Merkmale sind unabhängig durch konvergente Evolution entstanden (z.B. die Flügel von Fledermäusen und Vögeln).

# ACHTUNG...

# FERTIG...

# LOS!

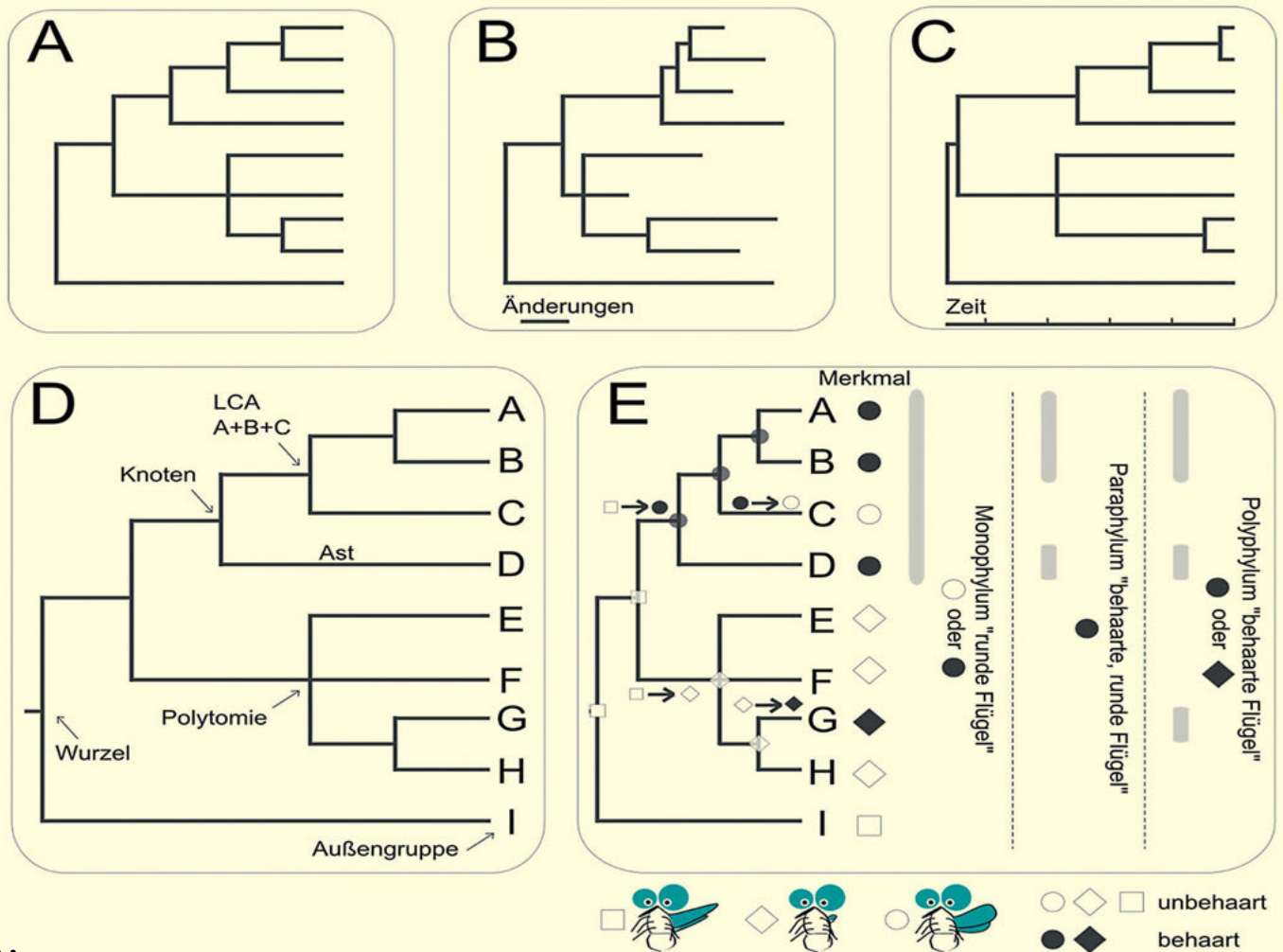


## VIAFLO ASSIST

Verwandeln Sie Ihre Mehrkanal Pipette in ein automatisches System für beste Resultate und unübertroffene Ergonomie.

# INTEGRA

[www.integra-biosciences.com](http://www.integra-biosciences.com)



## Übersicht phylogenetischer Begriffe

**A-E:** Dendrogramme, **A:** Kladogramm. **B:** Phylogramm. **C:** Chronogramm. **D & E:** Kladogramme zur Erläuterung gängiger phylogenetischer Begriffe. Die Verwandtschaftsverhältnisse von neun Fliegenarten (A-I) und ihre Flügel-Merkmalssausprägungen (offenes/gefülltes Quadrat/Kreis/Raute) sind gezeigt. Zudem sind Details zur Merkmalsentwicklung gegeben. Die grauen Kästen repräsentieren monophyletische, paraphyletische bzw. polyphyletische Gruppierungen.

► Das Taxon C ist die Schwesterart der Evolutionslinie von A+B. Beide sind aus einem nur ihnen gemeinsamen letzten Vorfahren (*last common ancestor*)  $LCA_{A+B+C}$  hervorgegangen.

In vorangegangenen Forschungsarbeiten hat sich herausgestellt, dass das Merkmal *Flügel* in drei Formen ausgeprägt sein kann: *spitze Flügel* (symbolisiert durch das Quadrat in Abb. 2E), *Stummelflügel* (Raute) oder *runde Flügel* (Kreis). Weiterhin können die Flügeltypen bei den einzelnen Arten in zwei verschiedenen Zuständen vorliegen: *behaart* oder *unbehaart* (jeweils als gefülltes bzw. offenes Symbol dargestellt). Bei uns hat die Außengruppe den Merkmalszustand *unbehaarte, spitze Flügel* (offenes Quadrat). Aus Bernsteinfunden ist bekannt, dass die gleiche Merkmalsausprägung auch beim gemeinsamen letzten Vorfahren  $LCA_{A-1}$  – also dem ältesten Knoten – vorhanden ist.

Wir können folgern, dass der Merkmalszustand *unbehaarte, spitze Flügel* für das Taxon I höchstwahrscheinlich seit seiner Entstehung beim  $LCA_{A-1}$  unverändert geblieben ist. Demgegenüber steht

eine Reihe an Merkmalsänderungen innerhalb der Gruppierung A-H. Die heute lebenden Fliegenarten haben alle keine spitzen Flügel. Aus *unbehaarten, spitzen Flügeln* (offenes Quadrat) sind im Laufe der Evolutionsgeschichte *behaarte, runde Flügel* (gefüllter Kreis für den  $LCA_{A-D}$ ) geworden, bzw. *unbehaarte Stummelflügel* (offene Raute für den  $LCA_{E-H}$ ). Weiterhin sind die Merkmale *unbehaarte, runde Flügel* (offener Kreis) und *behaarte Stummelflügel* (gefüllte Raute) entlang der Evolutionslinien für die Taxa C bzw. G entstanden. Alle anderen Fliegenarten zeigen die ursprünglichen Merkmalsausprägungen ihres LCA.

Die vier Fliegenarten mit runden Flügeln (egal ob behaart oder unbehaart) bilden eine **monophyletische Gruppierung**. Runde Flügel sind somit nur ein einziges Mal entstanden (**Apomorphie**), haben sich aber in einer behaarten und einer unbehaarten Form ausgeprägt. Fassen wir ausschließlich Fliegenarten mit behaarten Flügeln zusammen, müssten wir die Artengruppe A+B+D bilden. In dieser ist aber das Fliegentaxon C nicht berücksichtigt, die Artengruppe A+B+D umschreibt also

ein **Paraphylum**. Fällt unsere Auswahl auf alle behaarten Merkmalsausprägungen – egal ob als runde Flügel oder Stummelflügel – würde die Gruppierung A+B+D+G entstehen. In dieser Gruppierung finden wir zwei unabhängige Ursprünge für behaarte, „gefüllte“ Merkmalszustände (für den  $LCA_{A-D}$  und Taxon G), sie ist somit **polyphyletisch**. Die Merkmalskombination *behaarte, runde Flügel* („gefüllter Kreis“) ist eine **Autapomorphie** für den  $LCA_{A-D}$ . Die gleiche Merkmalskombination ist hingegen eine **Synapomorphie**, wenn Taxon A+B+C mit Taxon D verglichen wird oder eine **Plesiomorphie** innerhalb eines Vergleichs von A mit B.

Ob Darwin wusste, wie viele Diskussionen er mit seiner Skizze angestoßen hat? Vermutlich nicht. Aber es wäre ihm sicherlich eine Herzensangelegenheit gewesen, richtige Schlüsse aus phylogenetischen Bäumen zu ziehen.

ALEXANDER M. WEIGAND  
(Ruhr-Universität Bochum,  
Abteilung für Evolutionsökologie  
und Biodiversität der Tiere)