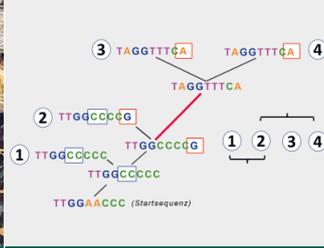


SONDERDRUCK  
aus

1 | 2024

**VBio**

Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland



**ZOOLOGIE**  
Kontroverse um  
den Bientanz

**EVOLUTION**  
Molekulare  
Phylogenetik

**ÖKOLOGIE**  
Pflanzen mit  
Bodyguards

# BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

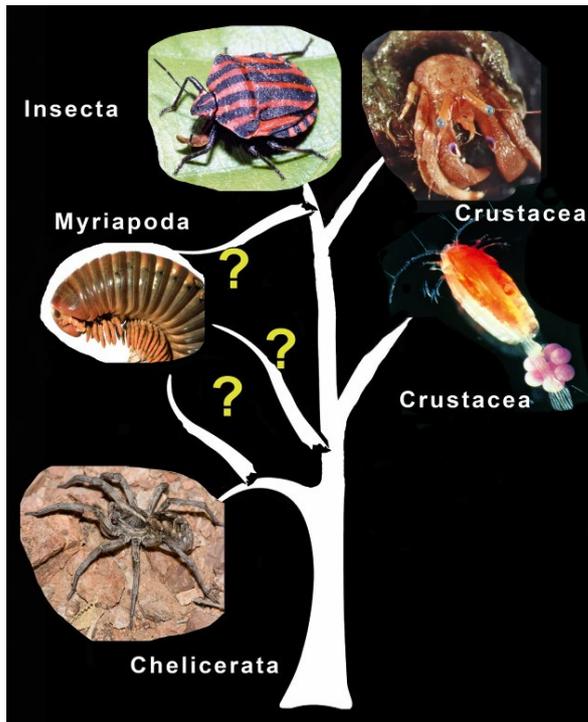


**Die Rückkehr der Wölfe**

Trotz beeindruckender Fortschritte bleibt Forschungsbedarf für biologische und methodische Fragen

# Molekulare Phylogenetik

WOLFGANG WÄGELE | PATRICK KÜCK | LARS PODSIADLOWSKI



## Ungeklärte Abstammungsfragen bei den Arthropoda.

Fotos: Myriapoda: Dr. T. Wesener, Spinne: Prof. O. Niehuis.

*Neue Labortechniken, leistungsfähige Computer und Algorithmen ermöglichen es, in Genomen Ereignisse ihrer Evolution zu identifizieren und Stammbäume zu rekonstruieren. Seither musste u. a. die traditionelle Klassifikation der Tiere revidiert werden. Die beeindruckenden Erfolge dürfen aber nicht täuschen: Es gibt zahlreiche Fehlerquellen sowie wenig plausible Ergebnisse. Der Forschungsbedarf betrifft sowohl theoretische Grundlagen für die Datenauswertung als auch evolutionäre Szenarien, die über die Genome hinaus die Evolution erklären.*

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 76 erklärt.

Die Rekonstruktion der Stammesgeschichte von Organismen (Phylogenetik) mit Hilfe genomischer Information ist in Analogie zur Geschichtsforschung auf Spuren historischer Prozesse angewiesen. Evidenzen für historische Ereignisse sind zum Beispiel Genduplikationen, die in mehreren Arten gefunden werden, Insertionen neuer Sequenzabschnitte oder eine Serie von Punktmutationen. Voraussetzung für die phylogenetische Nutzung der genomischen Veränderungen ist, dass diese wahrscheinlich homolog sind. In der molekularen Systematik sprechen wir vom phylogenetischen Signal. Wir müssen die Wahrscheinlichkeit der Einmaligkeit einer Veränderung schätzen (Homologiewahrscheinlichkeit), um eine Abstammungshypothese begründen zu können. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie von Mutationen hängt von der Häufigkeit und Komplexität der Veränderung ab. Die Substitution eines einzelnen Nukleotids „X“ durch ein „A“ in einer DNA-Sequenz ist nicht sehr aussagekräftig. Würfeln wir mit den vier Buchstaben A, G, C und T, erhalten wir in 25 Prozent der Fälle durch Zufall ein A. Finde ich jedoch bei zwei Arten an einer bestimmten Stelle im Gen eine längere Nukleotidfolge (z. B. AAGCTTCA), ist das „Erwürfeln“ der exakten Sequenz selten bzw. weniger wahrscheinlich, und damit steigt die Wahrscheinlichkeit, dass es eine homologe Sequenz ist. Um zu schätzen, ob Übereinstimmungen nicht durch Zufall entstanden sind, sind Modelle für Substitutionswahrscheinlichkeiten entwickelt worden. Wenn sich in zwei von einem gemeinsamen Vorfahren abstammenden und jetzt getrennten Linien von Populationen die DNA-Sequenzen parallel entwickeln, nimmt nach einiger Zeit die Anzahl sichtbarer, vom gemeinsamen Ahnen geerbter Neuheiten ab. Der Grund: Je älter die Linien sind, desto häufiger tritt an einer Position mehr als eine Substitution auf (multiple Substitution). Das phylogenetische Signal ist dann nicht mehr sichtbar.

Die Wahrscheinlichkeit von Substitutionen entlang eines Stammbaumastes wird mit Substitutionsmodellen beschrieben. Damit können auch multiple Substitutionen berücksichtigt werden. Implizite Annahmen der Modellparameter können zum Beispiel sein: Bestimmte Nukleotide werden häufiger als andere ersetzt, Regionen eines Gens können durch Selektionsdruck weniger veränderlich als andere sein, einige Arten verändern sich in gleicher Zeit schneller. Bei Berücksichtigung vieler Parameter werden die Modelle realistischer, komplexe Modelle verlängern

jedoch die Rechenzeit. Die Zahl geschätzter Substitutionen einer Abstammungslinie wird in Grafiken meist in der Länge der Linie (Ast des Stammbaums) dargestellt. Lange Linien sprechen für eine längere Existenzzeit der Linie, sie können aber auch durch schnellere Substitutionsraten entstehen. Auffällig ist, dass rekonstruierte alte Stamm-linien oft kurz sind (Abbildung 1). Die kurzen Linien können auf eine schnelle Arttaufspaltung hinweisen, können aber auch die Folge des Verlustes von phylogenetischem Signal und damit ein Artefakt sein.

Das grundlegende Rechenverfahren, das sich für die Datenauswertung durchgesetzt hat, beruht auf der *Maximum-Likelihood*-Methode (ML-Methode), mit der bei gegebenen Sequenzen rezenter Arten eine große Zahl von Stammbäumvorschlägen („Topologien“) untersucht wird. Die Wahrscheinlichkeiten von Substitutionen jeder Topologie werden für jede Sequenzposition über alle Äste der Topologie multipliziert. Der beste Gesamtwert bestimmt, welche der verglichenen Topologien als die optimale gewählt wird. Substitutionsmodelle werden vom Anwender ausgewählt, deren Parameter können von den Algorithmen aus den Daten geschätzt werden. Es gibt zahlreiche Algorithmen und entsprechende Software zur Anwendung der Methode (Sammlung in <https://evolution.genetics.washington.edu/phylip/software.html>). Die komplexe mathematische und theoretische Literatur dazu kann hier nicht wiedergegeben werden (siehe [2, 3, 4]).

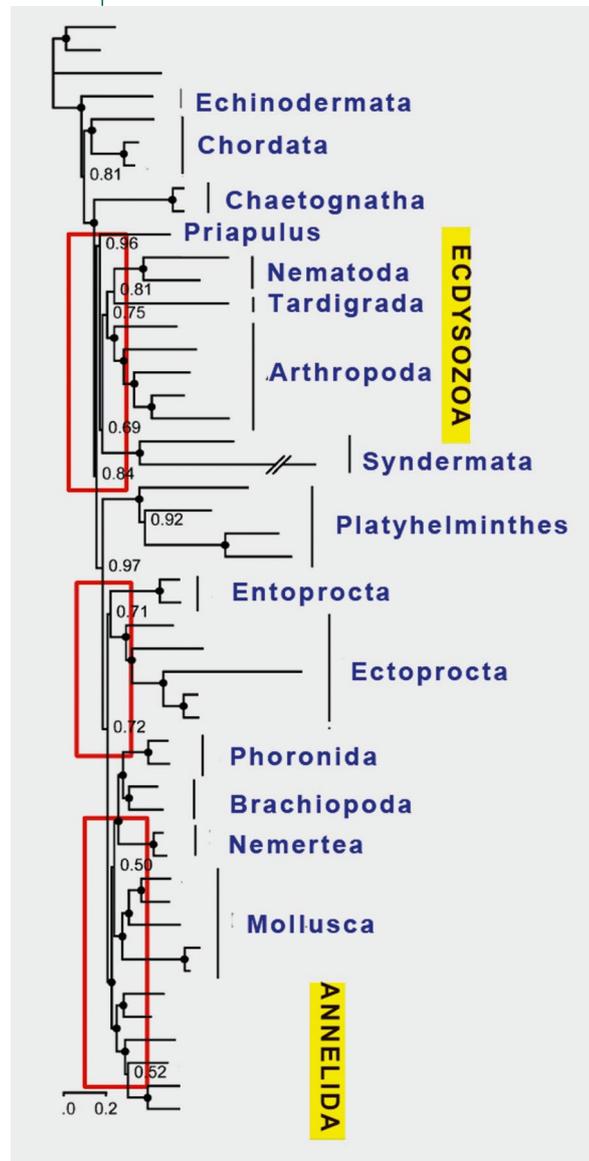
An dieser Stelle sei daran erinnert, dass sich die o. g. Modellannahmen nur auf rekonstruierte Substitutionsprozesse im Genom beziehen, nicht jedoch auf die Wahrscheinlichkeit, dass ein Organ sich entwickelt oder dass die Evolution einer Organismengruppe eine bestimmte Richtung einnimmt. Die Wahrscheinlichkeit eines Evolutionsprozesses hängt von vielen Faktoren ab. Dazu gehören Anpassungen an Klimaveränderungen, an aufkommende Konkurrenz, an nutzbare ökologische Nischen, Folgen von Orogenesen etc. Wir sehen nur die Effekte der Evolution als Veränderungen im Genom. Aus Erfahrungen ergibt sich, dass Verwandtschaftsaussagen der molekularen Phylogenetik immer unsicherer werden, je weiter wir in die Vergangenheit zurückblicken. Sie sind weiterhin abhängig von der Qualität der Daten (Datenmenge, korrekte Homologisierung von Genen und Sequenzregionen, Informationsgehalt, Vermeidung von Kontaminationen etc.) und von der Verlässlichkeit der verwendeten Software (siehe unten).

### Fortschritte in der Labortechnik

Mehrere methodische Durchbrüche erleichtern seit den 1980er Jahren den Einsatz molekularbiologischer Ansätze in der Evolutionsforschung:

(1) Die Anwendung der bekannten Polymerase-Kettenreaktion (PCR) ermöglichte ab Mitte der 1980er Jahre die gezielte Sequenzierung von DNA einzelner Gene. Synthetisierte DNA-Stränge konnten gelelektrophoretisch getrennt werden, zunächst auf manuell hergestellten Gelplatten, dann in Kapillaren. Radioaktive

ABB. 1 | PHYLOGENIE DER METAZOA



Die Ecdysozoa-Hypothese stellt die Arthropoda zu den Fadenwürmern, weit getrennt von den Annelida. Beachte die Regionen mit kurzen basalen (erdgeschichtlich älteren) Ästen (rot markiert), die entweder eine schnelle Aufspaltung des Stammbaumes oder den Verlust des phylogenetischen Signals bedeuten können. Abb. nach [1].

### IN KÜRZE

- Fortschritte der Labortechnik und der Bioinformatik haben es ermöglicht, effizient die **DNA ganzer Genome zu lesen** und für die Verwandtschaftsforschung zu nutzen.
- Die **Klassifikation der Tiere musste seitdem revidiert werden**. Nicht alle neueren phylogenetischen Hypothesen sind jedoch untereinander kompatibel oder plausibel.
- Die **Suche nach Fehlerquellen in den bioinformatischen Verfahren** sowie das Verständnis der Evolution von Organsystemen und Ontogenesen entlang der Stammbäume erfordern weitere Forschung.

Nukleotide wurden durch Fluoreszenzmarker ersetzt. Später konnten die Reaktionen weiter miniaturisiert werden. Phylogenetische Analysen wurden bevorzugt mit Genen durchgeführt, die leicht über PCR vervielfältigt werden konnten, weil sie häufig sind, wie z. B. bei Tieren die Gene für ribosomale RNA oder Abschnitte des mitochondrialen Genoms, bei Pflanzen Abschnitte des Genoms von Chloroplasten.

- (2) Eine bedeutende Erweiterung ergab sich ab etwa Anfang der 2000er Jahre durch die Hochdurchsatzsequenzierung (HTS, *high-throughput sequencing*). Viele Millionen kurzer Sequenzketten (50–300 bp) konnten mit einer einzigen DNA-Probe erstellt werden. Hierzu wird die fragmentierte Proben-DNA auf einem Glasobjektträger gebunden, auf der Sequenzierreaktionen stattfinden. Damit können hunderte von Genen parallel sequenziert werden. Weitere Methoden wurden in den nachfolgenden Jahren erfunden, womit die Kosten sanken, während der Durchsatz stieg. Verblüffend ist die Nanopore-Methode, bei der lange DNA-Stränge durch Nanoporen eines Trägermaterials gefädelt werden. Veränderungen elektrischer Ströme im Nanopore-Träger, die mit den Nukleotiden variieren, werden detektiert. Molekularbiologische Experimente können jetzt die Gesamtheit des Genoms oder der RNA eines Organismus (Transkriptomdaten) als Datenbasis nutzen. Für die phylogenetischen Analysen werden informative Gensequenzen gewählt, die innerhalb der untersuchten

Taxa universal vorhanden sind, aber möglichst auch nur eine Genkopie pro Art besitzen. Deren Identifizierung in der zunächst unsortierten Datenmenge eines HTS-Experiments erfordert aufwendige bioinformatische Analysen. Der große Nachteil der HTS-Verfahren ist, dass eine ausreichende Menge DNA hoher Qualität benötigt wird, weshalb alte Proben oder sehr kleine Objekte nicht genutzt werden können.

- (3) Eine Lösung für dieses Problem sind Anreicherungsverfahren (*target capture*, auch als *anchored hybrid enrichment* bezeichnet, Abbildung 2). In den meisten Varianten dieser Methodik werden kurze (50–200 bp) Abschnitte der anzureichernden Genombereiche als künstliche RNA-Sonden hergestellt, was vorab Wissen über die Struktur der untersuchten Genbereiche erfordert. Diese RNA-Moleküle, die als „Fangsequenzen“ dienen, binden an einzelsträngige Proben-DNA. Durch Hinzugabe von winzigen präparierten Magnetkugeln, an denen die RNA-Sonden mit den Fragmenten der Zielgene binden, können die DNA-Stränge mit einem Magneten aus dem Gemisch herausgeholt werden. Der große Vorteil dabei ist, dass zur Sequenzierung nur die für die Analyse relevanten DNA-Fragmente isoliert werden. Zudem ist diese Methode sehr empfindlich: Mit geringen Mengen an partiell zersetzter (fragmentierter) DNA von altem Museumsmaterial oder von Fossilien lassen sich sehr gute Ergebnisse erzielen. Nachteile sind der hohe Preis für die Herstellung tausender RNA-Sonden, und es muss Vorabinformation über die Zielgene bekannt sein, um gute Sonden zu entwerfen.
- (4) Weitere Fortschritte in den Sequenziertechnologien (Echtzeit-Einzelmolekülanalyse, Erstellung von langen und ultralangen Sequenzen) werden insbesondere für den möglichst lückenlosen Zusammenbau ganzer Genome eingesetzt sowie für die Analyse von Modifikationen. Für die Anwender ist besonders erfreulich, dass die Sequenzierkosten in den vergangenen Jahren sehr gesunken sind. Kostete die Sequenzierung des menschlichen Genoms 1990 (*human genome project*) mindestens 500 Millionen Dollar (eine exakte Angabe ist wegen der vielen Beteiligten nicht möglich), muss man heute nur mit ca. 7000 € für eine Genomanalyse rechnen. Braucht man nur Anteile des Genoms, ist die Genomsequenzierung für viele Laboratorien heute alltagstauglich.

## FEHLERQUELLEN IN DER MOLEKULAREN PHYLOGENETIK

### Fehler in den Daten

- inkorrekte Bestimmung der Arten
- Kontaminationen im Labor: Die DNA stammt nicht vom Untersuchungsobjekt
- Kontamination aus dem Untersuchungsobjekt (Darminhalt, Parasiten, Symbionten)
- Lesefehler bei der Sequenzierung: Einzelne Nukleotide werden nicht korrekt identifiziert
- Paraloge Gene: Duplizierte, sich getrennt entwickelte Gene werden nicht unterschieden
- Datensätze haben Lücken (bei einzelnen Arten wurden Gene/Sequenzbereiche nicht sequenziert)
- Folgen von Hybridisierung: Ein Anteil der Gene gehört zu einer anderen Abstammungslinie

### Fehler in den Algorithmen

- Rechenverfahren sind Näherungsverfahren, die das optimale Ergebnis verpassen können
- Astlängen der Stammbäume beeinflussen die Fähigkeit der Algorithmen, die korrekte Verwandtschaft zu finden
- Parameter des verwendeten Substitutionsmodells weichen stark von den (unbekannten) historischen Substitutionsraten ab
- Nicht erkannte konvergente Evolution: Verwandtschaftsannahme auf Grund zufälliger Übereinstimmungen der DNA-Sequenzen (z. B. als Folge gleicher Basenfrequenzen)
- Verrauschen des phylogenetischen Signals durch multiple Substitutionen wird nicht erkannt
- Systematische Fehler: Algorithmen berücksichtigen keine Zeitrichtung und unterscheiden nicht zwischen ► Plesiomorphien und ► Apomorphien

## Big Data, approximative Algorithmen und Software

Bestanden zu Beginn der Nutzung von DNA-Sequenzen die Datensätze aus z. B. maximal 20 Arten und aus Sequenzen der Länge von 200 bis 1800 Nukleotiden, werden heute Datensätze mit Sequenzen von mehr als 1000 Genen und mehreren Dutzend bis über 100 Arten verwendet [5]. Es hat sich gezeigt, dass es bei den statistischen Auswertungsmethoden (ML-Methoden) auf Grund des sehr hohen Rechenbedarfs bei heute üblichen Datenmengen

nicht möglich ist, die Phylogenie exakt zu berechnen. Die Algorithmen sind keine algebraischen Operationen, für die es nur eine korrekte Lösung gibt, sondern approximative Verfahren. Dabei kann es sein, dass heuristische Methoden nicht immer den besten (optimalen) Baum finden, wenn sie in einem lokalen Optimum stecken bleiben oder wenn die Modellannahmen unrealistisch sind.

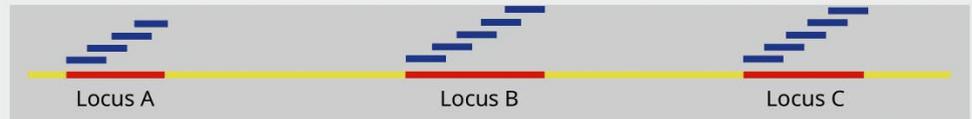
Die verwendeten Algorithmen können auch, unabhängig von der Datenqualität, systematische Fehler erzeugen (siehe auch Kasten „Fehlerquellen in der molekularen Phylogenetik“). Dass es diese gibt, kann man mit Simulationen nachweisen. Ein bisher ungelöstes Problem ist, dass die Algorithmen implizit eine von der Zeitachse unabhängige Substitutionsrate voraussetzen. Substitutionswahrscheinlichkeiten ändern sich nicht, wenn die Sequenzevolution entgegen dem Zeitverlauf angenommen wird, was in unserem Universum nicht vorkommen kann. Es ist nicht erforscht, wie sich das auf die Ergebnisse auswirkt. In Simulationen zeigt sich jedenfalls, dass ► Plesiomorphien (ältere Homologien) bei bestimmten ► Astlängenverhältnissen zu falschen Gruppierungen führen [6] (Abbildung 3). Simulationen sind auch hilfreich, um die Leistung von Computerprogrammen zu vergleichen (Abbildung 4). Dafür erzeugt man im Computer die Evolution einer artifiziellen DNA-Sequenz entlang eines vorgegeben Stammbaums mit einem ebenfalls vorgegebenem Substitutionsmodell. Dadurch kennt man den richtigen Stammbaum, das richtige Modell und die am Ende der Linien entstandenen Sequenzen und kann mit dem künstlichen Datensatz prüfen, ob der richtige Baum von den Programmen gefunden wird.

### Forschungsergebnisse verändern die Klassifikation der Tiere

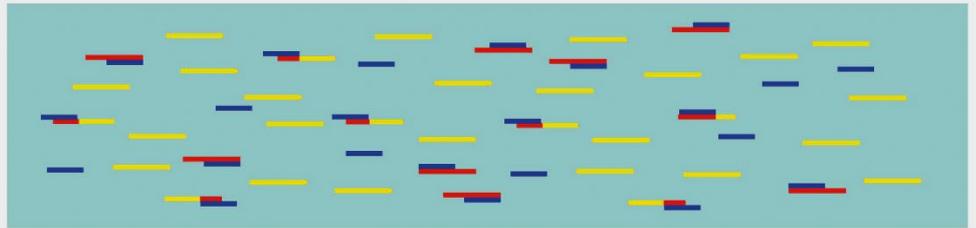
Analysen der letzten Jahre zeigen, dass für den Stammbaum der Tiere Aussagen über Ereignisse im Paläozoikum oft widersprüchlich sind. Eine Erklärung dafür ist das Verwaschen des phylogenetischen Signals im Zeitverlauf. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Hypothese plausibel ist, steigt jedoch, je weiter wir uns der Gegenwart nähern, bis

ABB. 2 | HYBRID-ENRICHMENT VERFAHREN

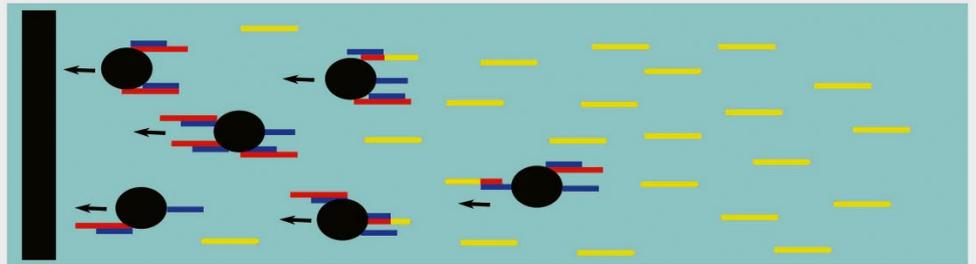
1. Bioinformatik: Identifizierung der Loci (rot) und Auswahl der Sonden (blau)



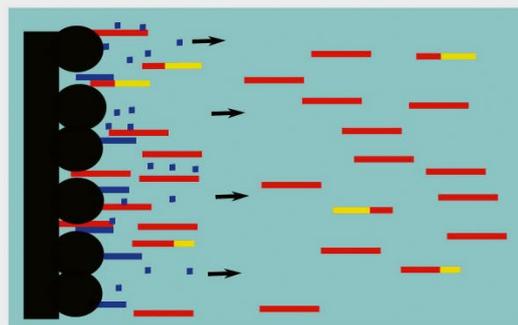
2. Fragmentierte DNA (gelb/rot), gemischt mit RNA-Sonden (blau): Hybridisierung der Sonden mit Fragmenten der ausgewählten Loci



3. RNA/DNA-Hybride werden aus der Mischung mit Hilfe von kleinen Magnetkugeln (schwarz), die an die Sonden binden, herausgefischt



4. Gefischte Fragmente werden von den Magnetkugeln abgelöst, die RNA verdaut, die DNA sequenziert



5. Bioinformatik: Zusammenbau der überlappenden Fragmente (dünne Linien) zur Sequenz des gewählten Locus (dicke Linien)



hin zur sicheren Klassifikation nah verwandter Arten. Heute sind viele Klassifikationen aus der tradierten „klassischen“ Literatur des vergangenen Jahrhunderts, wie in A. Kaestners „Lehrbuch der Speziellen Zoologie“ dargestellt, überholt:

- Die Igelwürmer (Echiurida) und Spritzwürmer (Sipunculida) galten lange als eigene Tierstämme. Heute ist anerkannt, dass es sich um sehr abgeleitete Ringelwürmer (Annelida) handelt. Ebenso werden die Clitellata (Regenwürmer und Egel) nicht mehr von den Viel-

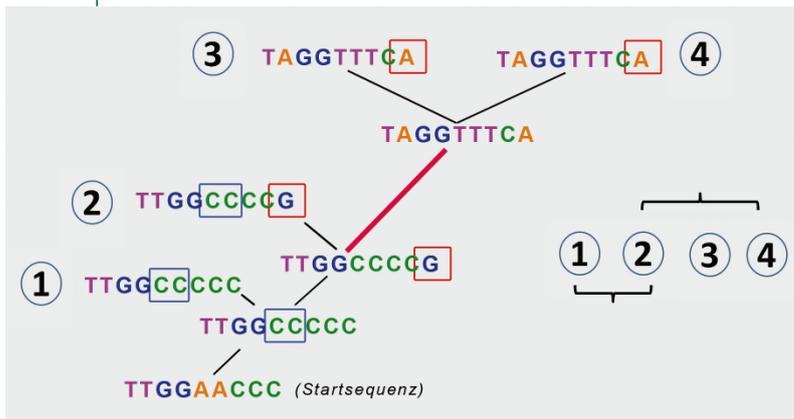
borstern (Polychaeta) getrennt [7], da sie aus einem Zweig der Polychaeta hervorgegangen sind.

- Obwohl sie sich äußerlich sehr unterscheiden, stammen die in Afrika beheimateten Elefanten, Klippschliefer, Schliefer, Erdferkel, Rüsselspringer, Goldmulle, Tenreks sowie die Seekühe von einem gemeinsamen Vorfahren ab, dessen Nachkommen sich in Afrika ent-

faltet haben (Abbildung 5). Die Gruppe wird Afrotheria genannt [10, 11].

- Die Sacoglossa (Schlundsackschnecken) gehören nicht zu den übrigen Hinterkiemerschnecken (Opisthobranchia), sondern sind mit den Lungenschnecken (Pulmonata) verwandt. Die posteriore Lage oder Reduktion der Kiemen und die Tendenz der Reduktion des Schneckengehäuses sind mehrfach unabhängig evolviert [8]. Das Taxon Opisthobranchia wird daher nicht mehr anerkannt.
- Die Insekten gelten nicht mehr als evolutive Linie, die sich getrennt von den Krebsen entwickelt hat. Sie gehen vielmehr aus Krebsen hervor, die sehr spezialisierte Mandibeln und Maxillen sowie paarige Extremitäten an allen Körperringen haben. Die Unterscheidung Krebse versus Insekten ist daher falsch; Insekten sind landlebende Krebse [9]. Unklar ist noch die Stellung der Tausendfüßer (Myriapoda, siehe unten).

ABB. 3 | SYSTEMATISCHER FEHLER BEI SEQUENZREKONSTRUKTION

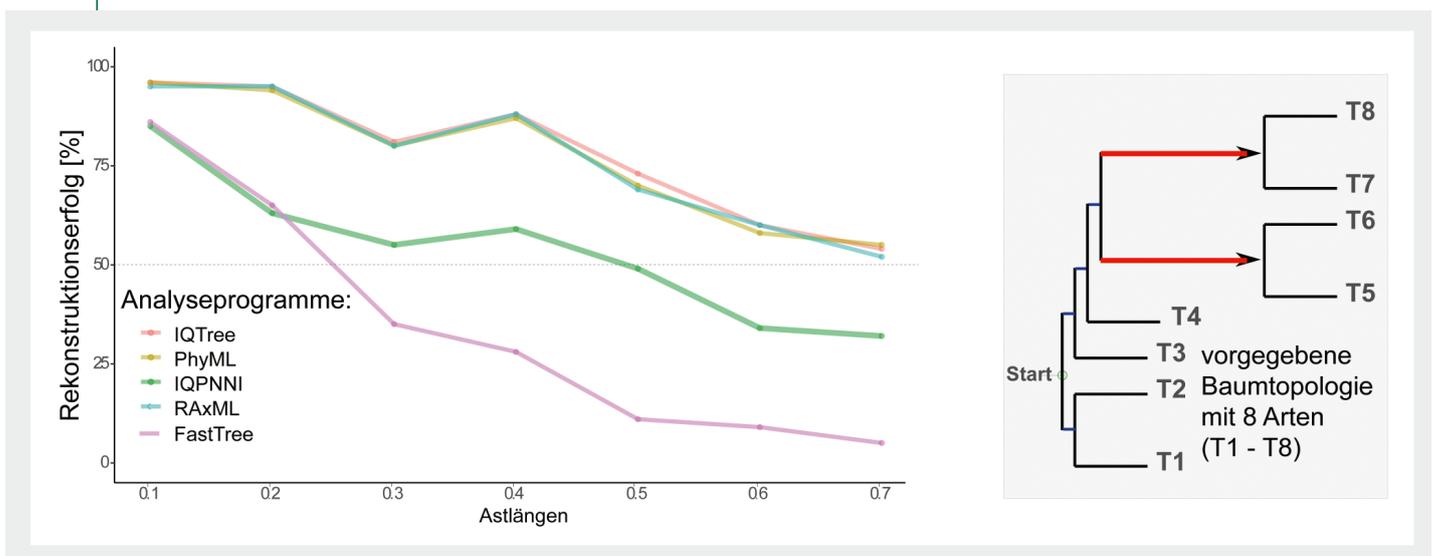


Beispiel einer Sequenzevolution, deren Rekonstruktion zu Fehlern führen kann. Das phylogenetische Signal für die korrekte Gruppierung (2, 3, 4) ist das rot eingerahmte G. Da auf dem langen Ast (rot) viele Substitutionen stattfinden, ist dieses G in den Arten 3 und 4 nicht mehr erhalten. Unterstützt wird dagegen die falsche Gruppierung (1, 2) durch Plesiomorphien (blau eingerahmt), die bei (3, 4) nicht mehr vorhanden sind. Die Gruppierung (1, 2) ist nicht monophyletisch, da nicht alle Nachkommen des letzten gemeinsamen Vorfahren (zu denen auch 3 und 4 gehören) in der Gruppe enthalten sind.

### Nicht alle neuen Hypothesen sind plausibel

Viele Zeitgenossen sind von den technischen Fortschritten so fasziniert, dass neue, auf genomischen Daten basierende phylogenetische Hypothesen unkritisch als neue Paradigmen akzeptiert werden. Angesichts der Fehlerquellen, die auftreten können, muss jedoch grundsätzlich die Plausibilität neuer Hypothesen diskutiert werden. Plausibilität bedeutet, dass bekannte Fakten aus der Fossilgeschichte, der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsbiologie die Evolution einer Organismengruppe im Lichte eines vorgeschlagenen Stammbaums erklären. Nicht plau-

ABB. 4 | REKONSTRUKTIONSERFOLG PHYLOGENETISCHER ANALYSEPROGRAMME



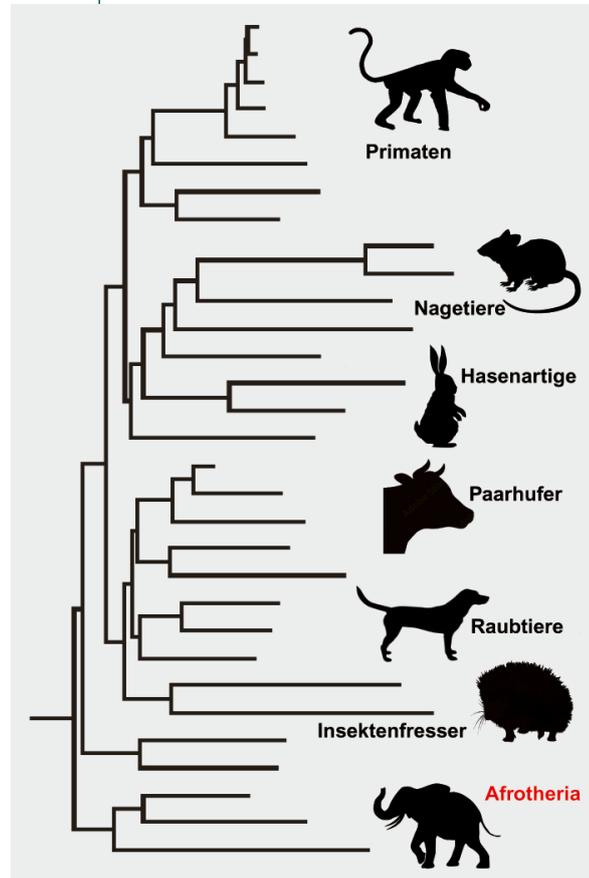
Verwendet wurden die Analyseprogramme IQTree, PhyML, IQPNNI, RAxML und FastTree bei vorgegebenem Stammbaum mit acht Arten (T1-T8, rechts). Im Experiment wurde je Datensatz die Länge von zwei Ästen (Pfeile in der Baumtopologie) verändert. Für jeden Astverlängerungsschritt wurden 100 Datensätze mit einer Sequenzlänge von 5.000 Nukleotiden simuliert. Den Algorithmen wurde das korrekte Substitutionsmodell vorgegeben. Dennoch sinkt der Rekonstruktionserfolg stetig mit zunehmenden Astlängen, wobei die Rekonstruktionsmethoden unterschiedlich fehleranfällig sind. Es können inkorrekte Ergebnisse entstehen, wenn eine Topologie neben kurzen Ästen einige besonders lange aufweist.

sibel ist zum Beispiel, dass dieselben komplexen, im Detail der Konstruktion und Ontogenese übereinstimmenden Organe zweimal parallel entstanden sein sollen. Analog ist es unwahrscheinlich, dass zwei Komponisten unabhängig voneinander die „Kleine Nachtmusik“ erfinden (das Plagiat ist sofort erkennbar). Grund für Skepsis sind aber auch die Widersprüche zwischen verschiedenen molekularen Phylogenien. So gibt es Ergebnisse, die die Rippenquallen (Ctenophora) als frühesten Seitenzweig der Tiere ausweisen, während andere (und auch morphologische Indizien) die Schwämme (Porifera) in dieser Position sehen. Bärtierchen (Tardigrada) gruppieren mal mit Fadenwürmern (Nematoda), mal mit Gliederfüßern (Arthropoda).

Sehr prägend war für die letzten Jahre die Ecdysozoa-Hypothese, die in allen bisherigen molekularen Analysen bestätigt wurde. Demnach sind die Gliedertiere (Arthropoda) nicht mit Anneliden verwandt, wie u. a. die gemeinsamen Merkmale der Embryonalentwicklung und der Anatomie (z. B. metamere Körpergliederung, komplexes Gehirn mit Pilzkörpern, ventrales Strickleiternnervensystem, paarige Extremitäten, dorsales Röhrenherz etc.) sowie der Fund fossiler Übergangsformen (sog. Lobopoda) nahelegen, sondern sie erscheinen als nahe Verwandte der Fadenwürmer. Es gibt bisher keine Erklärung für die dann konvergent anzunehmenden, zahlreichen Übereinstimmungen zwischen Anneliden und Arthropoden. Die Fadenwürmer sind viel einfacher organisiert. Sie haben kein richtiges Gehirn, kein Strickleiternnervensystem, kein Herz oder Blutgefäße, keine sekundäre Leibeshöhle (Cölon), keine Körpersegmente. In der Literatur gibt es kein evolutionäres Szenario, das erklärt, wie eine derart einfache Organisation sich ohne Übergänge in Spinnen, Krebse und Insekten hat wandeln können. Das wäre die Erfindung eines modernen Rennwagens auf der Grundlage der Technologie eines Eselkarrens. Hier liegt vermutlich ein systematischer Fehler der molekularen Analysen vor, der noch nicht entdeckt wurde. Ein weiteres Beispiel ist die Herkunft der Tausendfüßer (Myriapoda). Anatomisch und morphologisch haben sie sehr viele Übereinstimmungen mit Insekten, weshalb sie bisher als Tracheata zusammengefasst wurden [12]. Molekular konnte die Verwandtschaft der Tracheata bisher nicht nachgewiesen werden, vielmehr knüpfen die Tausendfüßer in den Stammbäumen je nach Analyse an die Chelicerata (Myriochelata-Hypothese) oder die niederen Krebsen (Variante der Mandibulata-Hypothese) an.

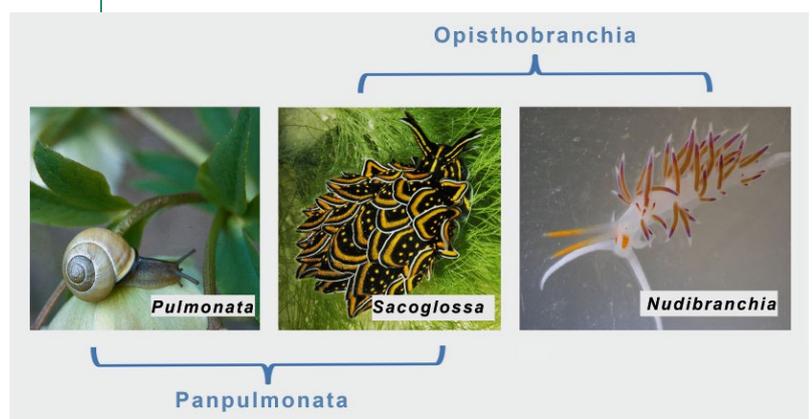
Unzureichende Kenntnisse der Literatur zu Anatomie und Morphologie begünstigen die Akzeptanz wenig plausibler Hypothesen. Für die Wissenschaft ist es von Nachteil, dass die Lehre in diesem Bereich sehr zurückgenommen wurde. Eine weitere Quelle unzureichender Kenntnisse und damit Unsicherheit mit Blick auf eine genaue phylogenetische Zuordnung von Lebewesen ist die hohe Anzahl kurzlebiger Publikationen – geschuldet dem Verlangen nach hohen Zitationszahlen und langen Publikationslisten auf Kosten der Sorgfalt.

ABB. 5 | VEREINFACHTER STAMMBAUM DER PLAZENTATIERE



Die Afrotheria sind ein von den übrigen Placentalia getrennter Seitenast. Details weichen bei Analysen anderer Autoren ab. Abb. nach [10].

ABB. 6 | AKTUALISIERTE KLASSEIFIKATION DER MARINEN NACKTSCHNECKEN



Die Schnecken ohne Gehäuse können nicht mehr als Opisthobranchia zusammengefasst werden, da die Sacoglossa näher mit den Pulmonata verwandt sind. Dafür wurde das Taxon Panpulmonata geschaffen.

### Zusammenfassung

Die Erforschung der Stammesgeschichte der Organismen hat mit der Entwicklung der Molekulargenetik große Fortschritte gemacht. Wesentlich waren die Entwicklung der Sequenzieretechniken für genomische DNA und effiziente

## GLOSSAR

**Apomorphie:** Homologie, die beim letzten gemeinsamen Vorfahren erstmalig auftrat und Indiz für ein Schwestergruppenverhältnis ist.

**Astlänge:** Grafische Darstellung der Existenzdauer einer Abstammungslinie in einem Stammbaum oder der Anzahl der auf dieser Linie aufgetretenen Substitutionen.

**Homologiewahrscheinlichkeit:** Wahrscheinlichkeit, dass eine Übereinstimmung von einem gemeinsamen Vorfahren stammt und nicht eine Konvergenz ist.

**Konvergenz:** Übereinstimmung (hier in DNA-Sequenzen), die zufällig oder durch parallele Evolution entstanden ist.

**Orogenese:** Gebirgsbildung (z. B. Auffaltung der Anden).

**Plesiomorphie:** Ältere Homologie, die nicht nur bei Nachkommen des letzten gemeinsamen Vorfahren nachweisbar ist, sondern auch bei anderen Arten.

**Phylogenetisches Signal:** Nachweisbare genetische Veränderungen aus der Stammlinie rezenter Arten.

**Substitution:** Eine Mutation, die bei allen Individuen einer Population oder einer Art vorkommt.

**Substitutionsmodell:** Beschreibt die Wahrscheinlichkeit, dass bestimmte Substitutionen in Abhängigkeit von der Zeit entlang eines Stammbaumes auftreten.

**Substitutionsrate:** Häufigkeit, mit der Substitutionen entlang des Astes eines Stammbaumes pro Zeiteinheit auftreten.

heuristische Verfahren für die Datenanalyse. Die traditionelle Klassifikation der Tiere konnte mehrfach revidiert werden, es bleiben jedoch ungeklärte Fragen. Ergebnisse widersprechen sich oft, besonders wenn Ereignisse aus der Frühzeit der Evolution der Vielzeller rekonstruiert werden. In anderen Fällen lassen sich aus DNA-Daten errechnete Stammbäume nicht mit anatomischen Daten in Einklang bringen. Systematische Fehler der Algorithmen sowie die Verfügbarkeit von einem phylogenetischen Signal in den Daten müssen weiter erforscht werden.

### Summary

#### **Molecular phylogenetics: In spite of impressive advances, there remains a need for research on biological and methodical questions**

With the recent development of molecular genetics, research on the phylogeny of organisms has made great progress. In particular, the development of new DNA sequencing techniques and efficient heuristic methods for data analysis have been important. Repeatedly, the traditional classification of animals could be revised; however, there remain unanswered questions. The results are often contradictory, especially when events from the early days of the evolution of multicellular organisms are reconstructed. In other cases, phylogenetic trees obtained from DNA data do not match the anatomical data. Systematic errors of algorithms as well as the availability of a phylogenetic signal in the data need further investigation.

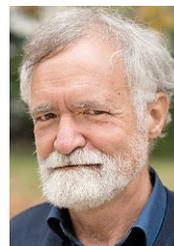
### Schlagworte:

Molekulare Phylogenetik, Klassifikation der Tiere, Fehlerquellen, Ecdysozoa, Afrotheria, Tracheata, Opisthobranchia

## Literatur

- [1] M. P. Nesnidal et al. (2010). Compositional heterogeneity and phylogenomic inference of metazoan relationships. *Mol. Biol. Evol.* 27, 2095–2104.
- [2] J. Felsenstein (2004). *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Sunderland.
- [3] K. S. Strimmer (1997). *Maximum Likelihood Methods in Molecular Phylogenetics*. Herbert Utz Verlag, München.
- [4] A. von Haeseler (1999). Maximum likelihood tree reconstruction. *Zool.* 102, 101–110.
- [5] B. Misof et al. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 346 (6210), 763.
- [6] P. Kück et al. (2015). Plesiomorphic character states cause systematic errors in molecular phylogenetic analyses: a simulation study. *Cladistics*, <https://doi.org/10.1111/cla.12132>
- [7] T. H. Struck et al. (2007). Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evol. Biol.* 7, 57.
- [8] H. Wägele et al. (2014). Flashback and foreshadowing – a review of the taxon Opisthobranchia. *Org. Div. Evol.* 14, 133–149.
- [9] J. C. Regier et al. (2005). Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proc. R. Soc. B.* 272, 395–401.
- [10] B. M. Hallstrom et al. (2010). Mammalian evolution may not be strictly bifurcating. *Mol. Biol. Evol.* 27, 2804–2816.
- [11] M. J. Stanhope et al. (1998). Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 9967–9972.
- [12] J. W. Wägele et al. (2014). *Arthropod phylogeny and the origin of Tracheata (= Atelocerata) from Remipedia-like ancestors*, in: *Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life* (Hsg. J. W. Wägele, T. Bartolomaeus), de Gruyter, Berlin, 285–341.

## Verfasst von:



J. Wolfgang Wägele promovierte im Fach Zoologie an der Universität Kiel und arbeitete danach an den Universitäten Oldenburg, Bielefeld und Bochum, ab 2004 als Direktor des heutigen Leibniz-Institut zur Analyse des Biodiversitätswandels (Museum Koenig) in Bonn, wo u. a. das Zentrum für Molekulare Biodiversitätsforschung aufgebaut wurde. Heute ist er pensioniert und forscht zur Taxonomie und Evolution von Crustaceen.



Patrick Kück promovierte im Fach Zoologie an der Friedrich-Wilhelms-Universität und dem Leibniz-Institut zur Analyse des Biodiversitätswandels (LIB) in Bonn. Er arbeitete anschließend als Postdoc zuerst am LIB und danach als Marie-Curie-Stipendiat am Natural History Museum in London, wo er unter anderem neue Methoden zur Erfassung und Verbesserung phylogenetischer Daten entwickelte. Seit 2018 ist er als sektionsleitender Wissenschaftler und Bioinformatiker am LIB tätig.



Lars Podsiadlowski promovierte und habilitierte im Fach Zoologie an der Freien Universität Berlin. Danach arbeitete er an der Universität Bonn und ist seit 2017 wissenschaftlicher Laborleiter am Leibniz-Institut zur Analyse des Biodiversitätswandels (Museum Koenig) in Bonn. Sein Forschungsschwerpunkt ist vergleichende und evolutionäre Genomik bei Arthropoden.

### Korrespondenz

Prof. Dr. J. Wolfgang Wägele  
Leibniz-Institut zur Analyse des Biodiversitätswandels  
Adenauerallee 160, 53113 Bonn  
E-Mail: [w.waegle@leibniz-lib.de](mailto:w.waegle@leibniz-lib.de)



Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM  
FÜR DIE**

**BIEWISSENSCHAFTEN**

### **Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:**

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland.
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf.
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“.
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie.



[www.vbio.de](http://www.vbio.de)

**Jetzt beitreten!**

