

## **Cum grano salis - die neuen Hypothesen zur Insektenphylogenie**

**Marion KOTRBA & Daniel BURCKHARDT**

### **Abstract**

We critically review the phylogenetic hypothesis of holometabolan relationships based on 18S rDNA sequence data by WHITING (2002) and its discussion by HASZPRUNAR (2004). We point out the problem of publishing weakly supported hypotheses, which often subsequently are cited as more or less well corroborated relationships and, as such, are taken for the generally accepted view.

### **Einleitung**

In Heft **53** (3/4) dieser Zeitschrift wurden neuere Ergebnisse und Hypothesen zur Phylogenie der Insekten vorgestellt (HASZPRUNAR 2004). Abbildung 3 des zitierten Artikels geht speziell auf die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Ordnungen der Insekten bzw. Hexapoda ein. Laut Legende zeigt die Abbildung die „heutige Sicht der Insekten-Phylogenie, insbesondere unter Einbezug der molekularen Daten (nach verschiedenen Autoren kombiniert)“. Die Darstellung der Holometabola (=Endopterygota) stützt sich vor allem auf die Arbeit von WHITING (2002) (HASZPRUNAR pers. Mitt. 2004), wobei die Monophylie der benannten Taxa gut gestützt sein soll. Es erscheint uns notwendig, die zugrunde liegende Arbeit von WHITING (2002) und deren Interpretation durch HASZPRUNAR (2004) kritisch zu beleuchten.

Die Publikation von WHITING (2002) ist eine Fortsetzung früherer Arbeiten (z. B. WHITING et al. 1997, WHEELER et al. 2001), in denen die Phylogenie der Insekten mittels 18S rDNA und anderen Merkmalskomplexen rekonstruiert wurde. Mit über 180 untersuchten Arten beinhaltet sie einen Zuwachs von mehr als 100 % gegenüber der Arbeit von 1997 und 50 % gegenüber der Arbeit von 2001, beschränkt sich aber ausschließlich auf 18S rDNA. Sie konzentriert sich auf die Holometabola, die allein mit 149 Taxa vertreten sind. In WHITINGS (2002) Abbildung 4 wird ein strikter Konsensus aus 4822 sparsamsten Bäumen mit den zugehörigen Bootstrap-Werten und Bremer-Unterstützung präsentiert (Zusammenfassung der Werte in unserer **Tabelle 1**). Durch Vereinfachung und nach a posteriori erzwungener Monophylie der Coleoptera entsteht das zusammenfassende Kladogramm in Abbildung 7 derselben Arbeit (unsere **Abbildung 1**), in dem nur noch Ordnungen dargestellt sind. Die schwach gestützten Teile sind darin graphisch hervorgehoben.

WHITING (2002) stellt seine Resultate folgendermaßen vor: Die Ergebnisse seien ähnlich denjenigen der vorhergegangenen Arbeiten. 18S rDNA unterstütze die Monophylie der meisten holometabolen Insektenordnungen (außer den Coleoptera und Mecoptera), sei aber relativ schlecht geeignet, die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Ordnungen aufzuzeigen, insbesondere die der basaleren Knoten. 18S rDNA bestätige hauptsächlich diejenigen Verwandtschaftsbeziehungen, die bereits durch andere (morphologische) Merkmalskomplexe gut gestützt seien, wie die phylogenetisch jüngeren Gruppen der Amphiesmenoptera, Halteria und Siphonaptera+Mecoptera. Sie helfe aber dort nicht weiter, wo bisher Fragen offen blieben. Die Mecoptera seien paraphyletisch in Bezug auf die Siphonaptera, aber die genaue Position der Siphonaptera werde nicht geklärt. Die von früheren Autoren aufgrund morphologischer Untersuchungen postulierten Antliophora und Mecopterida würden durch die molekulare Analyse nicht bestätigt. Die intraordinalen Verhältnisse stimmten manchmal mit morphologischen Analysen überein (z. B. Diptera), wichen in anderen Fällen aber deutlich ab (z. B. Hymenoptera).

Als eine mögliche Erklärung für das eher unbefriedigende Resultat schlägt WHITING (2002) vor, dass die Zahl der untersuchten Taxa (taxon sampling) immer noch nicht ausreichend sei, und noch mehr Taxa eingeschlossen werden müssten. Besonders für die Coleoptera zieht er aber in Erwägung, dass aufgrund ihrer Megadiversität möglicherweise keine noch so große Anzahl untersuchter Taxa eine Monophylie ergeben wird, obwohl diese Ordnung morphologisch zu den bestbegündeten gehört. Das größte Problem vermutet er aber in der Verwendung nur eines einzigen Merkmalsystems, wie dies bestens von morphologischen Merkmalen her bekannt sei. Schon MITCHELL et al. (2000) zeigten anhand molekularer Daten von Noctuoidea, der artenreichsten Überfamilie der Lepidoptera, dass bei Erhöhung der Anzahl untersuchter Taxa die Unterstützung abnahm, während sie bei Hinzunahme zusätzlicher unabhängiger Merkmale zunahm.

Laut HASZPRUNAR (2004) "haben die molekulare Daten (im Wesentlichen die Sequenzvergleiche der 18S rDNA) die morphologischen Bäume zu über 90 % bestätigt, andererseits wichtige neue Impulse erbracht". Die Topologie von Abb. 7 in WHITING (2002) übernimmt er mit dem Kommentar: „Die Monophylie benannter Taxa ... ist statistisch gut gestützt“. Wir halten es für notwendig, diese optimistische Sichtweise zu relativieren. Die vorgestellten Ergebnisse sind – zumindest was die Holometabola angeht – unserer Meinung nach „cum grano salis“ zu verstehen, also mit einer gesunden Portion Skepsis.

### Detaillierte Kritikpunkte

#### 18S rDNA

Ein wichtiger Punkt in WHITINGS (2002) Arbeit ist die Bestätigung, dass 18S rDNA zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen zwischen Insektenordnungen weitgehend ungeeignet ist. Diese hinreichend dokumentierte Einsicht ist keineswegs neu. Arbeiten zu diesem Thema stammen z. B. von GIRIBET & RIBERA (2000), CATERINO et al. (2002) und BITSCH et al. (2004). Es drängt sich die Frage auf, warum Whiting trotzdem mit ungebrochenem Enthusiasmus diesen Merkmalskomplex zur Klärung der Insektenphylogenie heranzieht. Die Tatsache allein, dass bereits relativ umfangreiche Datensätze von diesem Gen vorliegen, ist als Erklärung nicht befriedigend.

Es soll hier auf keinen Fall anklagen, dass wir molekulare Studien im allgemeinen, und die der 18S rDNA im besonderen, prinzipiell für unsinnig halten. Die auf 18S rDNA basierenden Ergebnisse auf phylogenetisch jüngerem Niveau sind ansehnlich, auch wenn hauptsächlich solche Knoten gefunden werden, die bereits morphologisch gut gestützt sind. Dieser Merkmalskomplex versagt jedoch bei den basaleren Aufzweigungen der Holometabola, die auch morphologisch nicht eindeutig geklärt sind. Speziell zur Klärung der Verwandtschaft der Diptera und Strepsiptera – eines der aktuellsten und brisantesten Probleme im Bereich der Holometabola – ist 18S rDNA „vollkommen ungeeignet“ (KJER 2004, siehe auch BEUTEL 2004). Die Erschließung weiterer vielversprechenderer Gene ist aufwändig, und so wird in vielen Projekten lieber die „alte Schiene“ der 18S rDNA weitergefahren und -gefördert, nach den altbekannten Prinzipien „mehr desselben“ und „viel hilft viel“.

### Unterstützung und Wahrscheinlichkeit

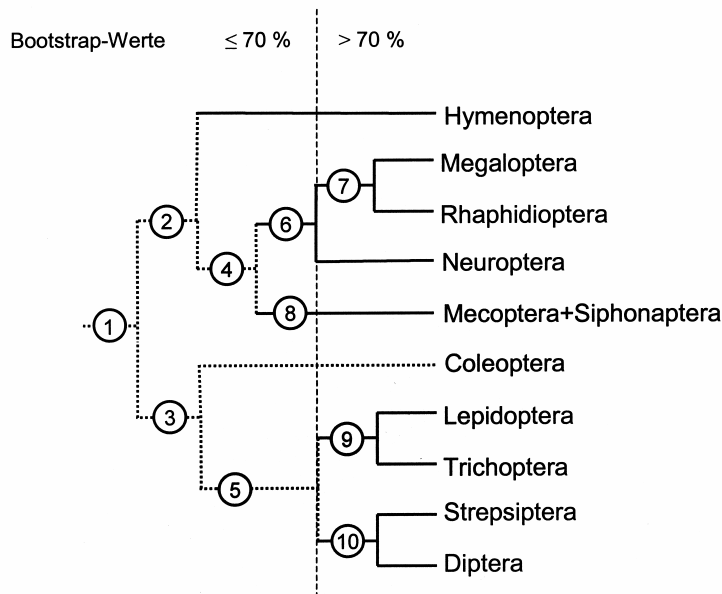
In unserer Tabelle (**Tab. 1**) sind Bootstrap-Werte und Bremer-Unterstützung für die in WHITINGS (2002) Abbildung 4 dargestellten holometabolen Ordnungen zusammengestellt. WHITING sieht die Monophylie aller holometabolen Ordnungen außer den Mecoptera und Coleoptera als unterstützt an. Allerdings wird die Monophylie der Megaloptera in seiner Untersuchung überhaupt nicht getestet, da nur ein einziger Vertreter untersucht wurde. Die Monophylie der Hymenoptera und Neuroptera ist mit Bootstrap-Werten von 75 % und 80 % nur relativ schwach gestützt. Es wäre also korrekter zu sagen, dass bestenfalls 6 der 11 holometabolen Ordnungen überzeugend durch die Analyse als Monophyla unterstützt werden.

<b>Taxon</b>	<b>Bootstrap-Werte</b>	<b>Bremer-Unterstützung</b>	<b>Terminale Taxa</b>	<b>Bemerkungen</b>
<i>Ordnungen</i>				
Coleoptera	-	-	47	paraphyletisch
Diptera	<b>100</b>	10+	19	
Hymenoptera	75	5	19	
Lepidoptera	<b>100</b>	10+	17	
Mecoptera	-	-	9	paraphyletisch
Megaloptera	-	-	1	
Neuroptera	80	4	10	
Rhaphidioptera	<b>100</b>	10+	2	
Siphonaptera	<b>100</b>	10+	10	
Strepsiptera	<b>100</b>	10+	9	
Trichoptera	<b>100</b>	10+	6	
<i>Supraordinale Verwandtschaftsbeziehungen</i>				
1) Holometabola	70	2	149	
2) Hymenoptera + (Neuropterida + (Mecoptera + Siphonaptera))	55	1	51	
3) Coleoptera + Amphiesmenoptera + Halteria	keine Angabe	2	98	
4) Neuropterida + (Mecoptera + Siphonaptera)	keine Angabe	1	32	
5) Amphiesmenoptera + Halteria	-	-	51	polyphyletisch
6) Neuropterida	60	3	13	
7) Megaloptera + Raphidioptera	61	3	3	
8) Mecoptera + Siphonaptera	<b>95</b>	4	19	
9) Amphiesmenoptera	<b>100</b>	10+	23	
10) Halteria	<b>95</b>	8	28	

**Tabelle 1:** Zusammenstellung der aus WHITINGS (2002) Abb. 4 entnommenen Bootstrap-Werte (Werte  $\geq 90$  % fett) und Bremer-Unterstützung mit Anzahl der eingeschlossenen terminalen Taxa. Zahlen vor den Taxa im unteren Teil der Tabelle entsprechen den Knoten in unserer Abbildung 1.

Das gleiche gilt für die supraordinalen Beziehungen, von denen nur die Mecoptera+Siphonaptera, die Amphiesmenoptera und die Halteria gut gestützt sind (Knoten 8-10) (**Abb. 1**). Für alle anderen Gruppen, inklusive der Holometabola insgesamt, gibt es keine oder nur eine schwache Unterstützung (Knoten 1-7) (**Abb. 1**). Unter Berücksichtigung einer  $> 70$  %-Grenze würde aus der Verwandtschaft der Holometabola eine Polytomie, bestehend aus Hymenoptera, Megaloptera, Raphidioptera, Neuroptera, Mecoptera+Siphonaptera, den erzwungen monophyletischen Coleoptera, den Amphiesmenoptera und Halteria. Dabei sollten vier dieser Taxa als Hinweis

auf schlechte (Hymenoptera, Neuroptera und Coleoptera) oder keine (Megaloptera) Unterstützung gestrichelt dargestellt werden.



**Abb. 1:** Vereinfachter Baum der Holometabolenphylogenie basierend auf 18S rDNA (nach WHITING 2002: Abbildung 7). Gepunktete Linien kennzeichnen schlecht unterstützte Knoten. Zahlen verweisen auf die supraordinalen Knoten in Tabelle 1.

Besonders problematisch ist die von WHITINGS (2002) Abbildung 4 ausgehende Abstraktion über seine Abbildung 7 hin zur Abbildung 3 in HASZPRUNAR (2004). So werden aus im ursprünglichen strikten Konsensus kaum unterstützten Gruppen (WHITING 2002: Abbildung 4; siehe auch unsere **Tabelle 1** und Knoten 2-5 in unserer **Abbildung 1**) scheinbar schwach unterstützte (WHITING 2002: Abbildung 7, gestrichelte Linien) und schließlich sogar scheinbar gut gesicherte Monophyla (HASZPRUNAR 2004: Abbildung 3, schlecht gestützte Knoten gar nicht hervorgehoben).

### Subjektive Entscheide

In WHITINGS (2002) Abb. 4 sind drei generell als morphologisch adäquat bis sehr gut unterstützt angesehene Gruppen (KRISTENSEN 1999, BEUTEL & GORB 2001) paraphyletisch (Coleoptera) oder polyphyletisch (Mecopterida und Antliophora). Während WHITING die Coleoptera a posteriori in Monophylie zwingt, da selbst ihm ihre Paraphylie extrem unglaubwürdig scheint, akzeptiert er die Polyphyly der Antliophora und Mecopterida als präsentables Ergebnis. Das Schwestergruppenverhältnis der Mecoptera+Siphonaptera mit den Neuroptera stellt er in Abb. 7 als schlecht unterstützt aber nicht als unglaubwürdig dar. Da er seine mit 18S rDNA gewonnenen Aussagen offensichtlich nicht umfassend und unvoreingenommen mit solchen anderer Merkmalskomplexe vergleicht, muss diese Darstellungsweise als subjektive Willkür erscheinen.

### Darstellungsweise

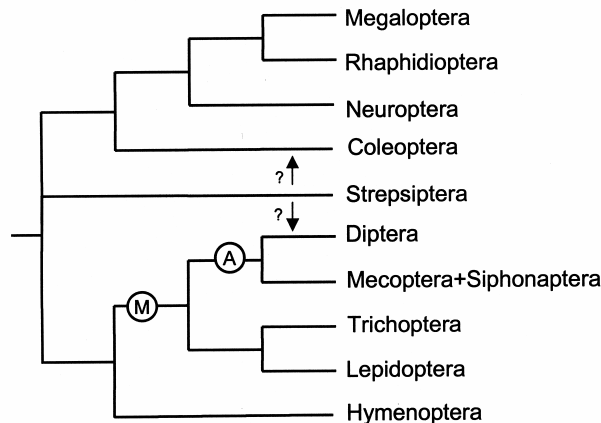
In seiner Einleitung erwähnt WHITING (2002) eine Anzahl verschiedener früherer Arbeiten über die Phylogenie der Holometabola und diesbezüglich aussagekräftige Merkmale (KRISTENSEN 1975, 1981, 1991, 1995, BOUDREAUX 1979, HENNIG 1981) ohne genauer auf deren Inhalt einzugehen. Seine eigenen Ergebnisse vergleicht er aber nur mit der Arbeit von KRISTENSEN (1999). Diese würdigt er als ausgezeichnete Übersicht des Themas und stellt fest, dass ihre Schlussfolgerungen sich hauptsächlich mit denjenigen von WHITING et al. (1997) decken. So entsteht der Eindruck, die scheinbar erste richtige Analyse der Holometabolenphylogenie gehe auf Whiting et al. (1997) zurück.

Tatsächlich wurden alle in WHITINGS Analyse einigermaßen gesicherten Knoten schon von KRISTENSEN (1975) oder sogar noch früher durch morphologische Merkmale gut belegt. WHITINGS Ergebnisse folgen also Kristensen und nicht umgekehrt. Darüber hinaus bringen sie – abgesehen von den sehr kontroversen Halteria (Strepsiptera+Diptera) – nichts überzeugendes Neues.

### Schlussfolgerungen

WHITINGS (2002) Ergebnisse zu den Holometabola bilden zwar eine testbare neue Hypothese, können aber keinesfalls als allgemein anerkannt d.h. als die „heutige Sicht“ eingestuft werden.

Unserer Ansicht nach, kommt diese vielmehr in den Arbeiten von KRISTENSEN (1999, unsere **Abbildung 2**) und BEUTEL & GORB (2001) zum Ausdruck. Im Gegensatz zu WHITINGS (2002) Arbeit berücksichtigt die von KRISTENSEN (1999) sämtliche zur Verfügung stehenden Merkmalsysteme, d.h. morphologische und molekulare. BEUTEL & GORB (2001) setzen sich kritisch mit den von Kristensen und anderen Autoren verwendeten morphologischen Merkmalen auseinander und vereinen sie mit einem weiteren, neu erschlossenen morphologischen Merkmalskomplex (Haftstrukturen). Im Bereich der Holometabola kommen KRISTENSEN und BEUTEL & GORB zu weitestgehend übereinstimmenden Ergebnissen, die bezüglich der Positionen der Hymenoptera, Coleoptera, Strepsiptera und Mecoptera+Siphonaptera deutlich von WHITINGS (2002) Hypothese abweichen.



**Abb. 2:** Verwandtschaftsbeziehungen der holometabolen Insektenordnungen nach KRISTENSEN (1999). A = Antliophora, M = Mecoptera.

Trotz der aktuellen Publikationen mit verschiedenen molekularen Phylogenien, beziehen sich viele Entomologen nach wie vor auf KRISTENSEN. Der von KRISTENSEN (1999) sehr ähnliche Phylogenien werden beispielsweise auch in der neuen Auflage des Lehrbuchs der speziellen Zoologie (WILLMANN 2003) und im "TREE OF LIFE PROJECT" (2005) vertreten.

Der Eindruck, dass die heutigen großen Fortschritte vor allem auf molekularer Ebene gemacht werden, täuscht. So sind z.B. kürzlich allein über Flügel und Flügelgeäder drei Arbeiten mit gewichtigen Argumenten erschienen (HÖRNSCHEMEYER 2002, WOOTTON 2002, KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE 2004). Während bei statistischen Analysen in anderen Wissenschaftsbereichen die Diskussion nicht signifikant gesicherter Ergebnisse als unwissenschaftlich gilt, werden in phylogenetischen Arbeiten oft (Konsensus-)Bäume publiziert, in denen auch nur schwach gestützte Knoten dargestellt sind. In Folgearbeiten, insbesondere Lehrbüchern oder Reviews der "gängigen wissenschaftlichen Meinung", geht durch Zusammenfassung und Vereinfachung fast unweigerlich gerade die Information darüber verloren, wie schwach unterstützt manche der Ergebnisse waren. Stark vereinfachte Darstellungen sind notwendig um auch diffizilere Erkenntnisse einem breiten Publikum zugänglich zu machen. Aber gerade hier sollte man sich auf Gesichertes beschränken oder zumindest Unsicherheiten und Widersprüche klar betonen. Sonst wird im Stile der Boulevardpresse Ungesichertes als Tatsache dargestellt, und schließlich für Wahrheit gehalten.

Für überzeugende phylogenetische Aussagen braucht es eine kritische Abwägung sämtlicher zur Verfügung stehenden Merkmale (siehe auch BEUTEL 2004). Nur durch den steten Vergleich mit morphologischen, physiologischen oder ökologischen Merkmalssystemen kann festgestellt werden, welche der gefundenen Verwandtschaftsverhältnisse man als glaubhaft einzustufen hat, und welche nicht. Es wäre wünschenswert, wenn in Zukunft vermehrt Analysen publiziert würden, bei denen möglichst viele Merkmalssysteme eingeschlossen wurden. Mit dem heute fast 100-jährigen Albert Hoffmann, Entdecker von LSD, möchten wir "vor der 'titanenhaften Einäugigkeit' einer Naturwissenschaft warnen, die ihre Teilergebnisse naiv als 'die ganze Wahrheit' verabsolutiert" (Zitat aus BIESENBENDER 2004).

### Dank

Für stimulierende Diskussionen und kritische Bemerkungen zum Manuskript danken wir unseren Kollegen Michael BALKE (München), Rolf BEUTEL (Jena), Ivan LÖBL (Genf) und Felix SPERLING (Edmonton) ganz herzlich.

### Zusammenfassung

Mit Bezug auf die Phylogenie der Holometabola beleuchten wir kritisch die allein auf der Analyse von 18S rDNA basierende Hypothese von WHITING (2002) und deren Diskussion durch Haszprunar (2004). Wir weisen in diesem Zusammenhang auf die Problematik der Veröffentlichung schwach gestützter Hypothesen hin, die in Folgepublikationen allzu oft als mehr oder weniger gut gesicherte Hypothesen zitiert werden, und so vorschnell zu allgemein anerkannten Ansichten avancieren können.

### Literatur

- BEUTEL, R. G. & GORB, A. N. 2001: Ultrastructure of attachment specializations of the hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. – *J. Zool. Syst. Evol. Research* 39, 177-207.
- BEUTEL, R. G. 2004: Aktuelle Entwicklungen in der Systematik der Insekten. – *Entomologie heute* 16, 21-50.
- BIESENBENDER, V. 2004: "Unsere Zeit bräuchte das LSD!". – *Basler Zeitung* 27.12.2004, Kultur, 8-9.

- BITSCH, J., BITSCH, C., BOURGOIN, T. & HAESE, C. D` 2004: The phylogenetic position of early hexapod lineages: morphological data contradict molecular data. – *Syst. Entomol.* **29**, 433-440.
- BOUDREAUX, H.B. 1979: *Arthropod phylogeny with special reference to insects*. John Wiley & Sons, New York.
- CATERINO, M.S., SHULL, V.L., HAMMOND, P.M. & VOGLER, A.P. 2002: Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA sequences. - *Zool. Scripta* **31**, 41-49.
- GIRIBET, G. & RIBERA, C. 2000: A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics* **16**, 204-231.
- HASZPRUNAR, G. 2004: Neues zur Phylogenie der Insekten. - *NachrBl. bayer. Ent.* **53**, 78-80.
- HENNIG, W. 1981: *Insect phylogeny*. John Wiley & Sons, New York, XV+514 pp.
- HÖRNSCHEMEYER, T. 2002: Phylogenetic significance of the wing-base of the Holometabola (Insecta). - *Zool. Scripta* **31**:17-29.
- KJER, K. M. 2004: Aligned 18S and Insect Phylogeny. – *Syst. Biol.* **53**: 506-514.
- KRISTENSEN, N.P. 1975: The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts. - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **13**, 1-44.
- - 1981: Phylogeny of insect orders. - *Ann. Rev. Entomol.* **26**, 135-157.
- - 1991: Phylogeny of extant hexapods. In: CSIRO (ed.): *The insects of Australia: A textbook for students and research workers*, 2. Aufl. Band I, pp. 125-140. Melbourne Univ. Press, Carleton, Victoria.
- - 1995: Forty years' insect phylogenetic systematics. - *Zool. Beitr. (N. F.)* **36**, 83-124.
- - 1999: Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. - *Eur. J. Entomol.* **96**, 237-253.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & LAWRENCE, J.F. 2004. Relationships among Coleoptera suborders and major endoneopteran lineages: Evidence from hind wing characters. - *Eur. J. Entomol.* **101**, 94-144.
- MITCHELL, A., MITTER, C. & REGIER, J. C. 2000: More taxa or more characters revisited: combining data from nuclear protein-encoding genes for phylogenetic analyses of Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera). - *Syst. Biol.* **49**, 202-224.
- Tree of Life Project. 2005: Endopterygota. <http://tolweb.org/tree?group=Endopterygota>
- WHEELER, W.C., WHITING, M.F., WHEELER, Q.D. & CARPENTER, J.M. 2001: The phylogeny of the extant hexapod orders. - *Cladistics* **17**, 113-169.
- WHITING, M.F., 1998: Phylogenetic position of the Strepsiptera: review of molecular and morphological evidence. - *Int. J. Insect Morph. Embryol.* **27**, 53-60.
- - 2002: Phylogeny of the holometabolic insect orders: molecular evidence. - *Zool. Scripta* **31**, 3-15.
- WHITING, M.F., CARPENTER, J. C., WHEELER, Q.D. & WHEELER, W.C., 1997: The Strepsiptera Problem: Phylogeny of the holometabolous insects orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. - *Syst. Biol.*, **46**, 1-68.
- WILLMANN, R. 2003: Phylogenese und System der Insecta. S. 1-65 in: DATHE, H.H. (Hrsg.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. KÄSTNER, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage.* Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin. WOOTTON, R.J. 2002: Design, function and evolution in the wings of holometabolous insects. - *Zool. Scripta* **31**, 31-40.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Marion KOTRBA  
 Zoologische Staatssammlung  
 Sektion Diptera  
 Muenchhausenstrasse 21  
 D-81247 München  
 Deutschland  
 Marion.Kotrba@zsm.mwn.de

PD Dr. Daniel BURCKHARDT  
 Naturhistorisches Museum  
 Augustinergasse 2  
 CH-4001 Basel  
 Schweiz  
 daniel.burckhardt@unibas.ch