

Was ist Koevolution?

Der folgende Text beruht auf dem Beitrag des Verfassers zum Seminar „Molekulare Systematik“ am 25.2.2000 in Tübingen. Im Zuge einer weitergehenden Überarbeitung kann als Zwischenergebnis die vorliegende Version vom 26.10.2003 präsentiert werden.

Markus Göker

Nothing would have pleased us more than to finish this book with an account of coevolution between insects and their host plants as the major force generating patterns in plant and insect diversity, driving the sweep of phytophagous insect evolution, creating patterns of species richness in contemporary time, promoting speciation, and supported by ecological interactions in contemporary time. The real ecological world is more complex and less tightly coupled than this.

Strong et al (1984, S. 220)

I. Einleitung

Der Begriff „Koevolution“ wird nicht einheitlich verwendet. In Arbeiten zur biologischen Systematik wird er häufig mit Begriffen synonymisiert, die für kongruente Phylogenien stehen, wie sie im Vergleich der Stammbäume von Parasiten und ihren Wirten oder in der Analyse mutualistischer Assoziationen auftreten. Ein aus Tübingen stammendes Beispiel für eine solche Gleichsetzung ist: „Von koevolutiven Zusammenhängen soll in dieser Arbeit dann gesprochen werden, wenn eine Korrelation zwischen den Verwandtschaftsverhältnissen bei Wirten und denen der zugehörigen Parasiten auftritt (Parallelkladogenese/Kospeziation)“ (Lutz 1999, S. 8).

Brooks (1979) will unter Koevolution zwei verschiedene Subphänomene fassen: „The term coevolution encompasses two phenomena, which I term co-accomodation and co-speciation. The former refers to the mutual adaptation of a given parasite species and its host(s) through time [...]. In evolutionary terms, co-accomodation refers to the relationship [...] during the period in which the parasite exhibits no cladogenesis. Co-speciation, on the other hand, refers to the cladogenesis of an ancestral parasite species as a result of, or concomitant with, host cladogenesis.“ Anstelle von „co-accomodation“ kam später auch „co-adaptation“ in Gebrauch (Hoberg et al 1997). Erstaunlicherweise wurde derselbe Begriff von einigen anderen Autoren (Tomback 1983, Olson 1983) im diametral entgegengesetzten Sinn, nämlich dem von Präadaptation gebraucht, d.h. es wurde getestet, ob „the species in a mutualistic relationship can be coadapted rather than coevolved, i.e., the species can acquire adaptations in separate evolutionary histories which are fortuitously compatible“ (Tomback 1983).

Im Vergleich dazu ist das Konzept „Kospeziation“ so gut wie unumstritten: „Cospeciation is the joint speciation of two or more lineages that are ecologically associated“ (Page 2003). Regenfuss (1978) definiert „Parallel-Cladogenese“ wie folgt: „Besondere Formen der Wirtsbindung können bewirken, daß phylogenetische Aufspaltungen der Wirtsgruppe zu entsprechenden Aufspaltungen der Parasiten führen“. In beiden Fällen wurde von einer zeitlich unmittelbar aufeinanderfolgenden parallelen Artbildung von Wirten und Parasiten ausgegangen. „Kospeziation“ bzw. „Parallel-Cladogenese“ sind also der im Vergleich zu „kongruente Phylogenie“ engere Begriff. Bei phylogenetischer Kongruenz wird nur die Übereinstimmung der Topologien der Wirts- und Parasitenbäume mit einbezogen (Page 2003).

Nun kann die Frage gestellt werden, ob unter „Kospeziation“ das gleiche wie unter „kongruenten Phylogenien“ zu verstehen ist. Noch bedeutender ist aber, ob „Koevolution“ mit den anderen Begriffen gleichgesetzt werden kann, und dies nicht nur deshalb, weil es wenig sinnvoll ist, für ein und denselben Sachverhalt eine Unmenge von Wörtern zu benutzen! Um diese Fragen zu

beantworten, muß zunächst geklärt werden, wie der Begriff „Koevolution“ sinnvoll definiert werden kann, wobei auch seine ursprüngliche Bedeutung untersucht werden muß (II). Sollte sich der Begriff mit „Kongruenz von Phylogenien“ oder „Kospeziation“ als nicht deckungsgleich erweisen, bleibt zu untersuchen, ob von einem dieser Phänomene auf eines der anderen geschlossen werden kann (III, IV).

II. Auf dem Weg zu einer angemessenen Definition von „Koevolution“

II.1 Ursprung des Begriffs

Seine erste Verwendung fand „Koevolution“ bei Mode (1958), aber erst durch Ehrlich und Raven (1964) wurde der Begriff in ein theoretisches Konzept eingebettet und allgemein bekannt. Sie definieren wie folgt: „One approach to what we would like to call coevolution is the examination of patterns of interaction between two major groups of organisms with a close and evident ecological relationship, such as plants and herbivores“ (Ehrlich und Raven 1964, S. 586). Kern der Arbeit ist eine Zusammenstellung der Futterpflanzen der verschiedenen systematischen Gruppen von Großschmetterlingen. Die Motivation dafür liegt in der Annahme, daß bestimmte Pflanzengruppen über bestimmte Abwehrmechanismen verfügen, vorrangig aus dem Bereich des Sekundärstoffwechsels, und daß die sich von ihnen ernährenden Schmetterlinge sich daran anzupassen hatten. „The evolution of secondary plant chemicals and the stepwise evolutionary responses to these by phytophagous organisms have clearly been the dominant factors in the evolution of butterflies and other phytophagous groups“ (Ehrlich und Raven 1964, S. 606).

Ob man diese Behauptung heute noch aufrechterhalten kann oder nicht - dazu unten mehr -, die Betonung liegt bei Ehrlich und Raven (1964) jedenfalls *nicht* auf der Übereinstimmung zwischen den Phylogenien von Wirten und Parasiten selbst, sondern auf der Interpretation, jene sei durch sequentielle Bildung neuer Abwehrmechanismen und entsprechender Antworten der Herbivoren entstanden (Janzen 1985). Daß das eine nichts mit dem anderen zu tun haben muß, ist den Autoren bewußt: „Thus, the choices exercised by phytophagous organisms [...] do not necessary indicate the plants' overall phenetic or phylogenetic relationships“ (Ehrlich und Raven 1964, S. 598).

Es sollte somit historisch unberechtigt sein, „Koevolution“ mit Begriffen für die Deckungsgleichheit der Stammbäume von Wirten und ihren Parasiten gleichzusetzen. Außerdem wurde der Begriff „Koevolution“ vielerorts, gerade in nicht stammesphylogenetisch interessierten Arbeiten, wie bei Ehrlich und Raven verstanden (z.B. Thompson 1994, S. 8; Page 2003), so daß eine Synonymisierung sicher Konfusion zur Folge hätte oder bereits gehabt hat. Überwiegend im Einklang mit den Intentionen von Ehrlich und Raven (1964) befindet sich hingegen die Definition von Janzen (1980): „Coevolution may be usefully defined as an evolutionary change in a trait of the individuals in one population in response to a trait of the individuals of a second population, followed by an evolutionary response by the second population to the change in the first“.

II.2 Brooks' Konzept

„Koevolution“ im eben genannten Sinne wäre nun lediglich unter den Terminus „co-accomodation“ von Brooks (1979) zu fassen, nicht unter seinen Begriff „co-speciation“. Allerdings fehlt bei „co-accomodation“ (Brooks 1979) ein klarer Bezug auf die sukzessive *Wechselseitigkeit* der Beeinflussung der Merkmale von Wirt und Parasit, die eine wesentliche Rolle im Konzept von Ehrlich und Raven (1964) spielt. Undeutlich sind hier auch Hoberg et al (1997). Brooks (1979) verfährt hier insofern konsequent, als daß eine reziproke Beeinflussung von Wirt und Parasit im Konzept der „Kospeziation“, das Brooks ebenfalls unter „Koevolution“ subsumieren möchte, gar nicht vorgesehen ist. Für sukzessive Kospeziationen genügt z.B. der Einfluß der Speziationen des Wirts auf die des Parasiten vollkommen; ein umgekehrter Einfluß muß nicht postuliert werden. Genausowenig muß es einen kausalen Einfluß einer Speziation auf die darauffolgende geben.

„Koadaptation“ und „Kospeziation“ haben also wesentlich weniger Parallelen, als man zunächst annehmen könnte. Es darf festgehalten werden, daß Brooks' (1979) Terminologie die konzeptuellen Probleme in keinem Fall lösen kann.

II.3 Ein angemessenes Konzept für „Koevolution“

Neben dem oben zitierten Ansatz von Janzen (1980) finden auch Strong et al (1984, S. 202) zu einer sinnvollen Definition: „The term ‘coevolution’ should be restricted to situations where it can be shown that there is a reciprocal evolutionary effect of adapted insects upon their host plants“. Nützlich ist auch die Formulierung von Janzen (1985): „As used here, *coevolution* is the event where the members of one species select for a change in another species successfully and then in turn evolutionarily respond to that change.“ Nur durch diese Einengung der Bedeutung wird der Begriff operational (Janzen 1985). In gewisser Hinsicht sind diese jüngeren Definitionsversuche aber weiter gefaßt als im Original (Ehrlich und Raven 1964), und das mit gutem Grund, denn „the commonly used arms race analogy of coevolution [...] focuses too narrowly on one of several aspects of coevolution between antagonists, and it does not provide the perspective that is necessary to understand the evolutionary continuum between antagonism and mutualism (Thompson 1986, S. 130).

III. Läßt sich von kongruenten Phylogenien auf Koevolution schließen?

Das wurde oft bejaht, ein Beispiel dafür findet sich in einem Artikel von Benson et al (1975). Auch Lutz (1999, S. 8) stimmt dem noch zu (anders verstanden wäre der folgende Satz in Verbindung mit obigem Zitat tautologisch): „In diesem Fall [von Kongruenz der Phylogenien] kann man annehmen, daß eine eng gekoppelte, sich gegenseitig beeinflussende Entwicklung der Organismen stattgefunden hat“.

Diese Auffassung wird heutzutage aber vielfach in Frage gestellt (Jermy 1976 und 1984, Gilbert 1977, Janzen 1980, Futuyma und Slatkin 1983, verschiedene Beispiele in Nitecki 1983). Die Ursachen für kongruente Stammbäume sind anscheinend vielfältig und müssen nicht mit koevolutiven Effekten zusammenhängen. Die Argumente lassen sich in zwei Teile gliedern.

III.1 Läßt sich von kongruenten Phylogenien auf Kospeziation schließen?

Gegen diese Hypothese wurde eingewandt, daß historische Assoziation von Parasiten, Herbivoren etc. und ihren Wirten nicht unbedingt erforderlich ist (Jermy 1976, Hennig 1982, S. 170). „Unilateral host-tracking adaptations“ beim Parasiten, Herbivoren etc. (Gould 1988) können zu weitgehend kongruenten Phylogenien führen. Auch Page (2003) hält solche „Pseudokospeziation“ für möglich, die kongruente Phylogenien ergeben würde, obwohl Wirte und Parasiten keiner historischen Assoziation unterlagen. Man kann sich eine Reihe aufeinanderfolgender allopatrischer Artbildungen beim Wirt vorstellen, denen der Parasit, soweit er einigermaßen stark spezialisiert wäre, beinahe zwangsläufig wegen genetischer Drift folgen würde. Eine perfekte Kospeziation könnte die Folge sein, ohne daß die genetischen Veränderungen beim einen Organismus im Sinne einer Angriff-Abwehr-Wechselwirkung Ursache für die genetischen Veränderungen des anderen gewesen wären. Diese auf „vicariance effects“ (Gould 1988) beruhenden Speziationen des Parasiten könnten in zeitlicher Nähe zu denen des Wirts, aber auch als Pseudokospeziation (Page 2003) ablaufen.

Page (2003) führt aber für Pseudokospeziation keine empirischen Belege an; es könnte demgegenüber durchaus möglich sein, daß die (insgesamt eher seltenen, s.u.) Belege für kongruente Phylogenien von Wirten und Parasiten immer nur aus etwas zeitgleichen Speziationen resultierten. Vielleicht läßt sich hier tatsächlich eine - wenn auch ins Negative gewendete - allgemeine Regel für die Evolution von Parasiten auf ihren Wirten finden.

III.2 Läßt sich von Kospeziation auf Koevolution schließen?

Mathematische Modelle zeigen, daß auch eine geringe Beeinflussung eines Parasiten durch seinen Wirt, präzisiert als die durch ein neues Allel in einem Abwehrgen des Wirts hervorgerufene Mortalität des daran nicht adaptierten Parasiten, zu einem hohen Anteil an Kospeziationen führen kann (Gould 1988). Es könnten demnach weitgehend kongruente Phylogenien entstehen, obwohl der Anpassungsdruck, den der Parasit auf den Wirt ausübt, gering ist - im Gegensatz zu den Voraussetzungen, die die Koevolutions-Hypothese macht (Ehrlich und Raven 1964). Auch Page (2003) sieht Kospeziation nicht notwendigerweise an Koevolution gekoppelt: „Correlated character change in hosts and parasites may reflect other processes; for example, if both host and parasite genes are evolving in a clocklike manner, then overall amounts of molecular evolution in the two lineages will be correlated without their having coevolved“.

Unter Umständen kennt man einige der Abwehrmechanismen, die nur bei bestimmten eng verwandten Pflanzen auftreten, und die Strategien der Überwindung dieser Mechanismen durch eine nur auf diesen Pflanzen vorkommende Gruppe eng verwandter Parasiten oder Herbivoren. Aber selbst dann müssen diese Strategien nicht in Anpassung an die heutigen Wirtspflanzen entstanden sein: Es kann sich auch um Präadaptionen handeln. Für mutualistische Assoziationen gilt entsprechendes; man vergleiche mit den Beispielen bei Janzen (1980). Generell kann der Adaptionismus, also die Auffassung, es handele sich bei sämtlichen Merkmalsausprägungen einer Art um Anpassungen an externe Bedingungen, als widerlegt gelten (Gould und Lewontin 1979).

Es wurde ferner gezeigt, daß die Bildung von „secondary plant chemicals“ keineswegs generell als Antwort auf herbivore Insekten zu interpretieren ist, da gerade unter Freilandbedingungen vielfältige Selektionsdrücke auf die Pflanzen einwirken (für z.B. Brassicaceae und Glucosinolate vgl. Chew 1988). Eine „einseitige Koevolution“, bei der Fähigkeiten herbivorer Insekten zum Verdau ihrer Nahrungspflanzen zwar als Antwort auf die Entwicklung von deren Sekundärmetaboliten entstanden sind, diese aber nicht als evolutive Reaktion auf die pflanzenfressenden Insekten, hat Jermy (1976) „sequentielle Evolution“ genannt und mit gutem Grund als die Regel postuliert, von der Koevolution die seltene Ausnahme wäre.

IV. Läßt sich von Koevolution auf kongruente Phylogenien schließen?

Angesichts der eben geschilderten erheblichen Probleme, Koevolution tatsächlich postulieren zu können, und wenn man zusätzlich davon absieht, daß auch abiotische Selektionsdrücke eine Rolle spielen können, scheint das Konzept einer „diffusen Koevolution“ nützlich. „Diffuse coevolution is the same process [wie Koevolution], except that one or both species in the foregoing definition are replaced by a suite of species“ (Janzen 1985).

Für die kausale Verknüpfung von Koevolution und Speziation bei Parasit oder Wirt läßt sich der Ausdruck „mixed process coevolution“ verwenden, der definiert werden kann „as reciprocal evolution of interacting species in which adaptation of a population of one species to a population of a second species causes the population of the second species to become reproductively isolated from other populations“ (Thompson 1986). Diesen Ausdruck halten wir für unglücklich gewählt, da er auf Brooks' (1979) Unterteilung von Koevolution in Koadaptation und Kospeziation beruht, die wir unter II.2 kritisiert hatten. Wie dem auch sei, Thompson (1986) nimmt an, daß dieser Prozeß als Koevolution zwischen nur zwei Gruppen nicht weit verbreitet sei, aber „clearly occurs as diffuse coevolution over long periods of evolutionary time“. Während er Kospeziation wie üblich als „reciprocal speciation“ auffaßt, bleibt aber völlig offen, wie diffuse Koevolution zwischen ganzen Ansammlungen einzelner Verwandtschaftsgruppen von Wirten und Parasiten zu kongruenten Phylogenien von je einer dieser Wirts- und Parasitengruppen führen soll.

In der Tat gibt es drei prinzipiell mögliche Antworten eines Parasiten oder Herbivoren auf eine neue Abwehrstrategie des Wirts (Gould 1988):

- (1) Er stirbt aus;
- (2) Er paßt sich an, überwindet die neue Abwehr und besiedelt weiterhin diesen Wirt;
- (3) Er wechselt auf einen anderen Wirt.

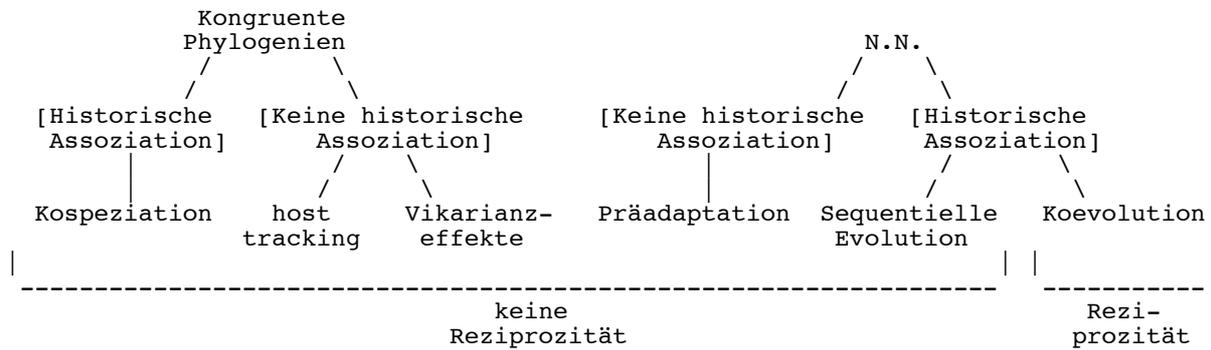
Die Möglichkeit (3) scheint dann gegeben, wenn ein geringer Anteil der Parasiten- oder Herbivorenpopulation bereits zuvor, und sei es mit geringem Erfolg, auf dem neuen Wirt siedeln konnte. Dieser muß mit dem alten Wirt nicht verwandt sein, und für Fahrenholz' (1913) Regel - „die Ahnen rezenter Parasitengruppen waren Parasiten der Ahnen ihrer rezenten Wirte“ - fanden sich vielfach Gegenbeispiele (u.a. Lyal 1986, Ehrlich und Raven 1964, S. 598f.). Mathematische Modelle (Gould 1988) bestätigen, daß inkongruente Phylogenien von Wirten und Parasiten durch eine Abfolge von Vorgängen gemäß (1) bis (3) zustande kommen können. Vorgang (3) ist auch (und z.T. gerade) bei einer hohen Letalität eines neuen Abwehrmechanismus auf den Parasiten oder Herbivoren möglich, also bei starkem Selektionsdruck, mithin einer der Annahmen der Koevolutions-Hypothese (Ehrlich und Raven 1964). Die Möglichkeit (2) macht außerdem deutlich, daß Koevolution oder sequentielle Evolution überhaupt nichts mit Kladogenese zu tun haben müssen. „If we define coevolution as the evolution of reciprocal adaptations in hosts and parasites, then it is clear that lineages can coevolve without cospeciating“ (Page 2003).

Eine weiterer Einwand gegen die Annahme, die Phylogenie der Parasiten würde die der Wirte widerspiegeln, wurde von Hennig (1982, S. 110ff.) formuliert. Wenn nur einzelne Artbildungen des Wirts vom Parasiten nicht mitgemacht werden oder der Parasit nachträglich auf einem der beiden Äste ausstirbt - „missing the boat“ bzw. „extinction“ in der üblichen Terminologie (Page 2003) -, ist das Vorkommen dieser Parasitengruppe auf einer Gruppe von Wirten eine Sympleiomorphie, läßt also keinen Schluß darauf zu, ob diese Wirtsgruppe monophyletisch ist oder nicht.

V. Zusammenfassung. Nomenklatorische Schlußfolgerungen

Wie in Abschnitt B geklärt, sollten „Koevolution“ und „kongruente Phylogenie“ nicht synonymisiert werden. Aus den Abschnitten C und D läßt sich entnehmen, daß die zwei Phänomene in keinem ursächlichen Zusammenhang stehen. Für phylogenetische Untersuchungen von Parasiten, Herbivoren oder mutualistischen Assoziationen, die lediglich in einem Vergleich der Topologie der jeweiligen Stammbäume von Wirten und Parasiten bestehen, ist daher zu fordern, daß eine Beschränkung auf den rein deskriptiven Begriff „kongruente Phylogenie“ stattfindet. Vor allem wird dadurch eine (terminologische!) Über- oder Fehlinterpretation ausgeschlossen.

Die hier vorgeschlagene Einschränkung sollte um so leichter fallen, als daß davon die Erstellung der Stammbäume selbst, sicher die Hauptaufgabe in der wissenschaftlichen Arbeit in diesem Bereich, nicht im mindesten betroffen ist. Umgekehrt ist der „Erfolg“ - die Publizierbarkeit? - phylogenetischer Analysen, die unter Orientierung an dem Begriff „Koevolution“ stattfanden, kein Beleg für dessen korrekte Anwendung.

Abb. 1. Übersicht über die hier vorgeschlagene Nomenklatur**Literatur**

- Benson, W.W. et al Coevolution of plants and herbivores: Passion flower butterflies. *Evolution* 29: 659- 680 (1975)
- Brooks, D.R. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Syst. Zool.* 28: 299-307 (1979)
- Chew, F.S. Searching for defensive chemistry in the Cruciferae, or, do Glucosinolates always control interactions of Cruciferae with their potential herbivores and symbionts? No! S. 81-112 in: Spencer, K.C. (Hrsg.), *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, Oxford 1988
- Ehrlich, P.R. und Raven, P.H. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608 (1964)
- Fahrenheit, H. Ectoparasiten und Abstammungslehre. *Zool. Anz.* 41: 371-374 (1913)
- Futuyma, D.J. und Slatkin, M. *Coevolution*. Sinauer, Sunderland (Mass.) 1983
- Gilbert, L.E. Development of theory in the analysis of insect-plant interactions, S. 117-154 in: D. Horn et al (Hrsg.), *Analysis of ecological systems*. Ohio State Univ. Press, Columbus 1977
- Gould, F. Genetics of pairwise and multispecies plant-herbivore coevolution. S. 13-55 in: Spencer, K.C. (Hrsg.), *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, Oxford 1988
- Gould, S.J. und Lewontin, R. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm. *Proceedings of the royal society (London)* 205: 581-598 (1979)
- Hennig, W. *Phylogenetische Systematik*. Berlin/Hamburg 1982
- Hoberg, E.P., Brooks, D.R. und Siegel-Causey, D. Host-parasite co-speciation: history, principles, and prospects. S. 212-235 in: Clayton, D.H. und Moore, J. (Hrsg.). *Host-parasite evolution. General principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford/New York/Tokio 1997
- Janzen, D.H. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612 (1980)
- Janzen, D.H. Coevolution as a process. What parasites of animals and plants do not have in common. S. 83-89 in: Kim, K.C. (Hrsg.). *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*. Wiley, New York 1985
- Jermey, T. Insect-host-plant relationship - Co-evolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.* 16: 109-113 (1976)
- ders. Evolution of insect/host plant relationships. *Am Nat.* 124: 609-630 (1984)

Lutz, M. Molekulare Analysen zur Phylogenie der Gattung Entyloma. Zulassungsarbeit, Universität Tübingen, 1999

Lyal, C.H.C. Coevolutionary relationships of lice and their hosts: a test of Fahrenholz's rule. S. 77-91 in: Stone, A.R. und Hawksworth, D.L. (Hrsg.), Coevolution and systematics. Oxford 1986

Mode, C.J. A mathematic model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts. *Evolution* 12: 158-165 (1958)

Nitecki, M.H. Coevolution. University of Chicago Press, Chicago 1983

Olson, E.C. Coevolution or codaptation? Permo-Carboniferous vertebrate chronofauna. S. 307-338 in: Nitecki, M.H. (Hrsg.), Coevolution. University of Chicago press, Chicago 1983

Page, R.D.M. Introduction. S. 1-21 in: Page, R.D.M. (Hrsg.), Tangled trees. Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution. University of Chicago press, Chicago 2003

Strong, D.R., Lawton, J.H. und Southwood, T.R.E. Insects on plants. Community patterns and mechanisms. Blackwell, Oxford 1984

Thompson, J.N. Patterns in coevolution. S. 119-143 in: Stone, A.R. und Hawksworth, D.L. (Hrsg.), Coevolution and systematics. Oxford 1986

Thompson, J.N. The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago 1994.

Tomback, D.F. Nutcrackers and pines: Coevolution or coadaptation? S. 179-223 in: Nitecki, M.H. (Hrsg.), Coevolution. University of Chicago press, Chicago 1983