

INLEIDING TOT HET CLADISME

Jan DE LAET & Erik SMETS
Laboratorium voor Systematiek,
Instituut voor Plantkunde, K.U. Leuven
Kard. Mercierlaan 92, B-3001 Heverlee (België)

SAMENVATTING. — Aan de hand van een aantal theoretische en concrete voorbeelden wordt een algemeen beeld geschetst van de cladistische methode. Hierbij ligt de nadruk niet zozeer op technische details of op praktische aspecten, maar vooral op de algemene redeneringen die de grondslag vormen van de cladistische filosofie. Een degelijk inzicht in deze basisprincipes is onontbeerlijk om de waarde van het cladisme correct te kunnen inschatten.

SUMMARY. — *An introduction to cladism.* — Based on some theoretical and concrete examples, the cladistic methodology is discussed. As a clear understanding of the basic principles of the cladistic philosophy is essential to appreciate the power of cladism, these general principles are emphasised rather than technical details or practical problems. Because the objective of this text is mainly educational, it is presented in Dutch.

1. INLEIDING EN KORTE HISTORIEK

In deze bijdrage zullen we een overzicht schetsen van de cladistische methode, waarbij we vooral de nadruk willen leggen op de algemene grondslagen. Tegelijkertijd zullen we de meest gebruikte termen verklaren. Een degelijk inzicht in de basisprincipes is onontbeerlijk om de waarde van het cladisme in het algemeen en van cladogrammen in het bijzonder correct te kunnen inschatten. Om duidelijk te maken dat er behoefte is aan een tekst die deze basisprincipes behandelt, volstaat het erop te wijzen dat de meningen over het cladisme nog steeds al te vaak sterk gepolariseerd zijn. Enerzijds is er vooral bij sommige klassieke systematici een afwijzende houding die voornamelijk gebaseerd is op de foutieve veron-

derstelling dat er binnen de cladistische filosofie geen plaats zou zijn voor het traditioneel systematisch werk, of voor de inzichten die daaruit voortvloeien. Anderzijds vindt men vooral bij sommige moleculaire systematici nog steeds een te blind en te ongenueanceerd vertrouwen in de evolutionaire waarheid van alle mogelijke dendro- en cladogrammen die ze op een computerscherm te voorschijn halen. We hopen dat deze tekst kan bijdragen tot het tot stand komen van een meer realistische visie op het cladisme en van een dieper inzicht in de systematische methode in het algemeen.

Het cladisme („*cladism*”, „*cladistics*”) is een stroming in de systematiek waarin volgens een strikt bepaalde methode getracht wordt een zo juist mogelijke fylogenetische reconstructie van de

levende wereld te verwezenlijken. Hierbij ligt de nadruk in de eerste plaats op het vertakkingspatroon of het *cladistisch* aspect van de evolutie (*κλαδος*: tak). Dit vertakkingspatroon tracht men te reconstrueren door een analyse van de verspreiding van kenmerktostanden over de bestudeerde taxa (bv. de toestanden geel, rood en blauw van het kenmerk bloemkleur). Grafisch wordt het voorgesteld door een *cladogram*. Deze cladogrammen kunnen vervolgens een belangrijk interpretatiekader vormen voor de *patristische*, *chronistische* en *fenetische* aspecten van de evolutie (figuur 1; sommige van deze termen hebben wel al naargelang de geraadpleegde auteurs verschillende en soms erg uiteenlopende definities).

Naast de in het cladisme gebruikte methode, namelijk de *sparzaamheidsanalyse* („*parsimony analysis*”, zie verder), bestaan er nog andere methoden die als doel hebben het fylogenetisch vertakkingspatroon te reconstrueren (1). De term *sparzaamheidsanalyse* wordt momenteel meer en meer gebruikt als synoniem voor cladisme. Soms worden hiervoor ook de termen *fylogenetica* of *fylogenetische systematiek* („*phylogenetics*”, „*phylogenetic systematics*”) gehanteerd. Deze termen zijn eigenlijk te breed om de *sparzaamheidsmethodes* aan te duiden, maar wel bruikbaar als verzamelnaam voor alle methodes die er expliciet op gericht zijn om fylogenetische verwantschappen te achterhalen. Deze fylogenetische aanpak staat dan tegenover de strikt fenetische methodes van de *numerieke taxonomie* („*numerical taxonomy*”; zie 3.) (2). In de *conventionele systematiek*, waar de gegevens op een heuristische wijze geïnterpreteerd worden, worden fylogenetische en fenetische aspecten — bewust maar vaak ook onbewust — met elkaar gecombineerd (zie ROBBRECHT 1991).

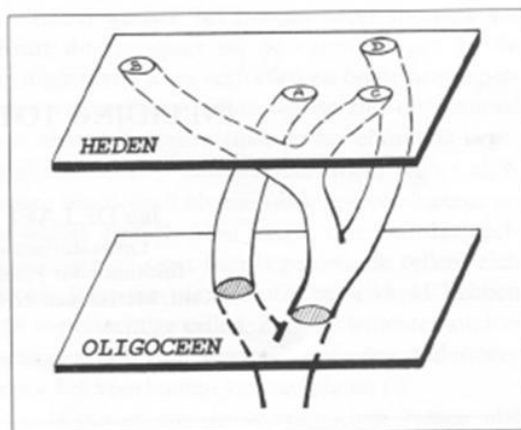


FIG. 1. — De verschillende aspecten van de fylogenie, aan de hand van een schematische voorstelling van de evolutie van vier taxa, A, B, C en D:

Het *cladistische* aspect heeft te maken met het vertakkingspatroon van de evolutionaire lijnen; vb.: B en C zijn van elkaar gescheiden door slechts één vertakkingspunt, C en D daarentegen door twee; C is cladistisch dus nauwer verwant met B dan met D.

Het *patristische* aspect heeft te maken met de divergentie van kenmerken binnen evolutionaire lijnen (dit wordt soms ook *anagenetische* of *fyletische* evolutie genoemd; deze kunnen al dan niet gepaard gaan met speciatie binnen de lijn); vb.: B en C zijn ontstaan uit eenzelfde meest recente gemeenschappelijke voorouder; B wijkt echter veel meer af van deze voorouder dan C; dit betekent dat de divergentie in de lijn naar B veel groter is dan in de lijn naar C.

Het *chronistische* aspect heeft betrekking op de datering van evolutionaire gebeurtenissen; vb.: de meest recente gemeenschappelijke voorouder van A, B, C en D leefde net voor het oligoceen.

Het *fenetische* aspect heeft betrekking op het globaal verschil in kenmerken tussen taxa in een bepaalde tijdsdoorsnede (merk op dat dit zowel fenotypische als genotypische kenmerken kunnen zijn); vb.: in de huidige tijdsdoorsnede vertonen A, C en D een grote gelijkheid, terwijl B er sterk van afwijkt.

Het cladisme zoals we het nu kennen vindt zijn oorsprong in de werken van Willi Hennig (1913-1976), een Duits entomoloog die aan *Diptera* werkte. HENNIG schreef in 1950 een eerste theoretisch werk, getiteld „*Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*”, dat echter weinig succes kende. „*Phylogenetic Systematics*” (1966), zijn tweede boek, kende veel meer bijval en ligt aan de basis van de doorbraak die het

(1) Zie bv. FELSENSTEIN (1988) en DARLU & TASSY (1993) voor een overzicht en bespreking.

(2) Sommige fenetische methodes leveren dendrogrammen die onder bepaalde voorwaarden evolutionair geïnterpreteerd mogen worden. Deze methodes worden daarom soms eveneens als fylogenetische methodes beschouwd. We verwijzen naar DARLU & TASSY (1993) voor een goede bespreking van het gebruik van fenetische methodes in fylogenetisch onderzoek.

cladisme vanaf de jaren '70 kende, eerst in zoölogische kringen en enkele jaren later ook in de plantensystematiek (3).

W. H. Wagner, een Amerikaans pteridoloog, ontwikkelde in de jaren vijftig de *grondplan-divergentie methode* („groundplan divergence method”; zie WAGNER (1961); de methode werd eerst gepubliceerd door HARDIN (1957), een student van Wagner). Deze methode heeft als doel om grafisch voor te stellen hoe de nakomelingen van een gemeenschappelijke voorouder in de loop van de evolutie van elkaar divergeren. De achterliggende theoretische overwegingen sluiten nauw aan bij Hennig's ideeën, maar werden onafhankelijk hiervan ontwikkeld. Wagner's werk bleef, net zoals Hennig's eerste boek, praktisch onopgemerkt, waardoor het een minder belangrijke rol gespeeld heeft in de ontwikkeling van het cladisme.

Het cladisme is ondertussen uitgegroeid tot één van de grote methodologische richtingen in de systematiek. De cladistische literatuur werd in het verleden vaak gekenmerkt door heftige en scherpe discussies en extreme standpunten. Met de jaren zijn de inzichten echter gerijpt en momenteel bestaat er over de belangrijkste principes vrijwel eensgezindheid; cladistische analyses zijn nu zo goed als een standaardprocedure in systematisch onderzoek.

In het begin van de jaren '80 was er een echte explosie van boeken (vaak congresverslagen) die volledig aan het cladisme zijn gewijd (o. a. FUNK & BROOKS 1981, NELSON & PLATNICK 1981, WILEY 1981, JOYSEY & FRIDAY 1982, PLATNICK & FUNK 1983, DUNCAN & STUESSY 1984). De snelle ontwikkeling en opgang van het cladisme in het vorige decennium komt ook tot uiting in de oprichting van het tijdschrift „Cladistics” in 1985 en door het groot aantal artikelen over of met toepassing van cladistische technieken in tijdschriften als „Systematic Zoology” (het huidige „Systematic Biology”), „Systematic Botany” en „Taxon”. Recenter heeft de doorbraak van moleculaire systematiek een nieuwe impuls bezorgd aan de ontwikkeling van fylogenetische methoden. Getuige daarvan is bv. het tijdschrift „Molecular Phylogenetics and Evolution” dat in 1992 opgericht werd. Eén van de doelstellingen van dit

tijdschrift is om de samenwerking en de dialoog tussen klassieke en moleculaire systematici te bevorderen (zie in dit verband eveneens DOYLE, 1993). Ook in de klassieke systematische tijdschriften krijgen moleculaire studies meer en meer hun plaats. Een indrukwekkend voorbeeld hiervan is het derde nummer van „Annals of the Missouri Botanical Garden” uit 1993, dat volledig gewijd is aan de cladistische analyse van de nucleotidesequentie van het *rbcL*-gen bij de zaadplanten, voornamelijk angiospermen. Het hoofdartikel van dit nummer (CHASE *et al.* 1993; met meer dan 40 co-auteurs uit meer dan 20 laboratoria) is gewijd aan een analyse van 500 verschillende sequenties, verspreid over alle zaadplanten (4).

In de loop van de voorbije jaren werden ook meerdere review-artikelen over het cladisme gepubliceerd. We vermelden de belangrijkste. LINDER (1988) geeft een overzicht van de verschillende technieken en stromingen binnen het cladisme. STEWART (1993) bespreekt de huidige consensus in verband met de cladistische methode. CRONQUIST (1987) formuleerde een aantal kritieken op het cladisme zoals die bij veel botanici leven. Deze kritieken, die vaak berustten op een onvolledige kennis van de cladistische theorie, werden door HUMPHRIES & CHAPPILL (1988) en door DONOGHUE & CANTINO (1988) vanuit een puur cladistische filosofie bekeken en weerlegd.

FOREY *et al.* (1992), WILEY *et al.* (1992) en DARLU & TASSY (1993) zijn drie recente en elkaar aanvullende handboeken over het cladisme. Ook in de meeste handboeken over systematiek vindt men tegenwoordig een algemene inleiding tot het

(3) „Phylogenetic Systematics” is eigenlijk een — vrij slechte — vertaling van een Duitstalig manuscript van Hennig. Dit Duitstalig manuscript, een volledig herschreven en sterk gewijzigde versie van „Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik”, werd pas in 1982 uitgegeven, onder de titel „Phylogenetische Systematik” (HENNIG 1982).

(4) Het *rbcL*-gen ligt op het chloroplast-genoom en codeert voor de grote subeenheid van RuBisCO, het centrale enzyme uit de Calvin-cyclus. Dit gen is één van de eerste plantengenen die door moleculaire systematici bestudeerd werden. Momenteel is de volledige sequentie gekend voor meer dan duizend soorten (tegenover vijf soorten amper zes jaar geleden). Zie BAUM (1994), voor een situering en een evaluatie van dit project.

cladisme. Aanbevelenswaardig zijn bv. QUICKE (1993) en STACE (1989).

Eén van de eerste wetenschappers die het belang van het theoretisch werk van Hennig ingezien heeft, was de Gentse zoöloog Kiriakoff. Zo is zijn handboek „Beginselen der dierkundige systematiek voor hoogstudenten en biologen” (1956) reeds helemaal geschreven vanuit de cladistische filosofie. De ideeën van Hennig waren toen nog vrij onbekend, en het is dan ook niet verwonderlijk dat KIRIAKOFF (1960: 15) vaststelde dat „de literatuur in onze taal erover betrekkelijk arm is”. Meer dan 30 jaar later en na de sterke ontwikkeling die het cladisme doormaakt heeft, is dat echter nog steeds zo. Voor zover we konden nagaan, bestaat er buiten de summiere inleiding van SCHOCKAERT (1992) geen andere recente en ruim beschikbare Nederlandse literatuur over dit onderwerp.

2. BELANGRIJKE BEGRIPPEN

In de loop van de evolutie kan een bepaalde evolutionaire lijn kenmerken ontwikkelen die haar van alle andere lijnen onderscheidt. Deze waarneembare en overerfbare eigenschappen worden evolutionaire nieuwigheden of „apomorfieën” genoemd. Wanneer een lijn, gekenmerkt door een aantal apomorfieën, zich later zal splitsen, zullen de dochterlijnen deze apomorfieën overerven. Apomorfieën zijn dus de sleutel om cladistische verwantschappen tussen lijnen op te sporen: een apomorfie die voorkomt in twee of meer groepen, is met grote waarschijnlijkheid ontstaan in de meest recente gemeenschappelijke voorouder van deze groepen. Tegenover apomorfie of afgeleide toestand staat „plesiomorfie”, wat op een primitieve toestand slaat. In tegenstelling tot apomorfieën zijn plesiomorfieën niet informatief met betrekking tot cladistische relaties, wat in de volgende voorbeelden geïllustreerd wordt. Deze voorbeelden tonen eveneens aan dat apomorfie en plesiomorfie relatieve begrippen zijn, die pas een betekenis krijgen wanneer duidelijk gemaakt wordt op welk hiërarchisch niveau ze betrekking hebben.

Voorbeeld 1. Het transport van organische stoffen gebeurt bij de vaatplanten in een gespe-

cialiseerd weefsel, het floëem. Meer specifiek gebeurt dit transport bij de varenachtigen en de gymnospermen via zeevaten en bij de angiospermen via zeefvaten. Deze laatste zijn opgebouwd uit zeevatelementen (met de bijbehorende begeleidende cellen). Een zeevatelement wordt algemeen beschouwd als een sterk gespecialiseerde en afgeleide zeevatelement (met hun begeleidende cellen) zich in de loop van de evolutie ontwikkeld hebben uit zeevatelementen. Zeevatelementen onderscheiden zich van „gewone” zeevaten ondermeer door het voorkomen van zeevaten (5).

Wanneer we de verwantschap tussen alle families van vaatplanten willen bestuderen, zijn de zeevaten van de angiospermen apomorf of afgeleid ten opzichte van de zeevaten die voorkomen bij de verschillende groepen van de varenachtigen en de gymnospermen. Het voorkomen van zeevaten is dus een bruikbaar argument voor de conclusie dat alle families van angiospermen onderling nauwer met elkaar verwant zijn dan met eender welke familie van varenachtigen of gymnospermen. De aanwezigheid van zeevaten (in de enge zin) daarentegen is op het niveau van de vaatplanten een plesiomorfie en onbruikbaar voor fylogenetische conclusies. Op basis van het voorkomen van zeevaten kan namelijk niet besloten worden dat de varenachtigen en de gymnospermen nauwer met elkaar verwant zijn dan één van hen met de angiospermen.

We kunnen vervolgens het bereik van de analyse verkleinen en ons beperken tot de verwantschappen binnen de monocotylen. Vermits alle angiospermen zeevaten bezitten, is het voorkomen van zeevaten op dit niveau plesiomorf en dus onbruikbaar om cladistische verwantschappen te achterhalen.

De situatie is weer verschillend wanneer de oorspronkelijke analyse uitgebreid wordt met de bladmossen, de levermossen en de groenwieren. Op dit niveau (alle groene planten) beschouwen we het zeevatelement van de angiospermen als een gespecialiseerd type zeevatelement en is de aanwe-

(5) Verder in de tekst zullen we een onderscheid maken tussen zeevaten in de enge zin (met uitsluiting van zeefvaten) en zeevaten in de brede zin (met inbegrip van zeefvaten).

zigheid van zeefcellen apomorf ten opzichte van hun afwezigheid. Het voorkomen van zeefcellen (in de brede zin dus) is nu wel fylogenetisch informatief en kan gebruikt worden om te argumenteren dat alle vaatplanten nauwer met elkaar verwant zijn dan met eender welk mos of groenwier. De afwezigheid van zeefcellen bij bladmossen, levermossen en groenwieren is plesiomorf en kan niet gebruikt worden om bv. te argumenteren dat de levermossen en de bladmossen nauwer met elkaar verwant zijn dan met de vaatplanten.

Zonder aan te geven over welk hiërarchisch niveau men spreekt of ten opzichte waarvan een kenmerktoestand afgeleid of primitief is, hebben uitspraken over al dan niet afgeleid zijn dus duidelijk geen zin. De uitspraak „de aanwezigheid van zeefvaten is afgeleid” is even onvolledig als de uitspraak „Jan is ouder dan”.

Wanneer we er rekening mee houden dat kenmerken convergente evolutie en/of evolutionaire omkeringen (reversies) kunnen vertonen, wordt de situatie complexer. Dit verandert echter niets aan de essentie van de redenering, zoals het volgende voorbeeld aantoont.

Voorbeeld 2. De vorming van secundair triploïd endosperm in de zaden van angiospermen is een karakteristiek die niet aanwezig is bij andere vaatplanten. Op het niveau van alle vaatplanten is de vorming van endosperm dus een apomorfie of een afgeleid kenmerk dat geïnterpreteerd wordt als ontstaan in de gemeenschappelijke voorouder van alle angiospermen (zie FRIEDMAN 1992). Deze apomorfie kan gebruikt worden om te argumenteren dat de angiospermen onderling nauwer met elkaar verwant zijn dan met eender welke andere groep van vaatplanten. De afwezigheid van secundair endosperm is op dit niveau de plesiomorfe toestand.

De situatie is anders wanneer we de verwantschap tussen de genera van de *Orchidaceae* zouden willen bestuderen. In sommige genera van deze familie wordt secundair endosperm aangelegd, terwijl in heel wat andere genera geen secundair endosperm gevormd wordt (of zelfs geen dubbele bevruchting plaatsvindt). Op basis van andere kenmerken is er echter geen twijfel

mogelijk dat de *Orchidaceae* monocotylen zijn en dus een tak binnen de angiospermen zijn. De afwezigheid van secundair endosperm in sommige geslachten van deze familie wordt daarom beschouwd als een evolutionaire omkering. Op dit hiërarchisch niveau is de aanwezigheid van secundair endosperm dus de plesiomorfe toestand en niet bruikbaar om te argumenteren dat de genera met secundair endosperm nauwer met elkaar verwant zijn dan met de genera zonder. Omgekeerd is de afwezigheid van secundair endosperm op dit niveau apomorf en dus wel fylogenetisch informatief.

Een apomorfie die door een aantal taxa gedeeld wordt, wordt een „synapomorfie” van deze groep genoemd; al de taxa die de synapomorfie bezitten vormen een *monofyletische groep*. In het bovenstaande voorbeeld vormen varens, gymnospermen en angiospermen een monofyletische groep en is de aanwezigheid van zeefcellen in de brede zin een *synapomorfie* die deze groep kenmerkt. Een monofyletische groep wordt beschouwd als de verzameling van alle nakomelingen van de voorouder die de apomorfie ontwikkelde. Monofyletische groepen van verschillende niveaus zijn hiërarchisch gerangschikt (binnen de hogervermelde groep vormen bv. de angiospermen op hun beurt een monofyletische groep van een lager niveau, gekenmerkt door de aanwezigheid van zeefvaten). Zulk een hiërarchie van monofyletische groepen wordt grafisch voorgesteld in een *cladogram*. Een cladogram geeft dus de historische volgorde van de splitsingen tussen groepen weer. Elk vertakkingspunt in een cladogram staat voor de splitsing van een stamgroep in twee dochtergroepen. Twee monofyletische groepen die rechtstreeks ontstaan zijn uit eenzelfde stamgroep noemt men *zuster-groepen* („*sister groups*”). Zo vormen de groepen (B, C, D) en (E, F) in figuur 2 twee zuster-groepen; (B) en (C, D) zijn eveneens twee zuster-groepen. Uit de definitie van zuster-groepen volgt dat elke monofyletische groep met haar zuster-groep een monofyletische groep vormt van hogere rang. Wat men in een cladistische analyse wil ontdekken zijn precies deze *zuster-groep-relaties*.

De groep van al de taxa waartussen men de cladistische verwantschappen wil ophelderen

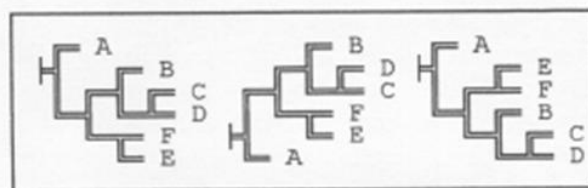


FIG. 2. — Drie mogelijke voorstellingen van eenzelfde cladogram: de volgorde waarin de zustergruppen geplaatst worden speelt geen enkele rol.

wordt de *binnengroep* („ingroup”) genoemd. De zustergroep van de binnengroep noemt men de *buitengroep* („outgroup”). Wanneer de gebruikte kenmerken gepolariseerd worden door middel van buitengroepvergelijking (zie verder), zullen ook de taxa van de buitengroep in de analyse betrokken worden. De individuele taxa die in de gegevensmatrix opgenomen zijn vormen de *evolutionaire units* of EU's van de analyse (cf. de operationele taxonomische units of OTU's uit de numerieke taxonomie). Omdat deze EU's verschijnen aan de uiteinden van de takken van het cladogram, worden ze vaak de *terminale taxa* genoemd. In een cladistische studie probeert men de zustergroep-relaties binnen de binnengroep op te helderen door de verspreiding van kenmerktoestanden over de EU's te analyseren.

De *lengte van een kenmerk* op een bepaald cladogram is het minimaal aantal overgangen tussen kenmerktoestanden dat volgens het cladogram vereist is om de toestandsverspreiding over de EU's te verklaren. Zo hebben kenmerken 1, 3, 4 en 6 in figuur 3 lengte 1, kenmerk 2 heeft lengte 2 en kenmerk 5 lengte 0. De *lengte van een cladogram* behorende bij een bepaalde gegevensmatrix is de som van de lengte van alle kenmerken uit die matrix op dat cladogram. Het cladogram van figuur 3 heeft dus lengte 6.

Voor een gegeven aantal EU's bestaat een groot aantal verschillende cladogrammen. Het cladogram dat in figuur 3 getoond wordt, is het kortst mogelijke of *meest spaarzame cladogram* voor de gegeven matrix. In een cladistische analyse van een bepaalde gegevensmatrix aanvaardt men het meest spaarzame cladogram als de meest waarschijnlijke evolutionaire hypothese die gemaakt kan worden aan de hand van de informatie uit die matrix. Andere hypothesen zijn

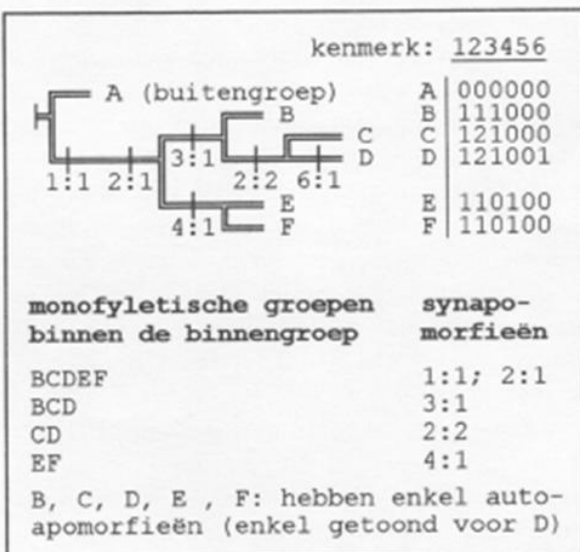


FIG. 3. — Een voorbeeld van een cladogram voor 6 evolutionaire units (EU's), gebaseerd op een gegevensmatrix die de verspreiding geeft van de toestanden van 6 kenmerken over deze taxa;

A is de buitengroep, B, C, D, E en F vormen samen de binnengroep. De cladistische structuur van de binnengroep volgt uit de matrix met de kenmerkverdelingen (zie tekst); „a:b” staat voor het ontstaan van kenmerktoestand b van kenmerk a; kenmerktoestand 0 is steeds de plesiomorfe toestand.

mogelijk, maar minder waarschijnlijk. Deze keuze op basis van de minimale lengte is een toepassing van het zogenaamde *parsimonie- of spaarzaamheids criterium* („parsimony criterion”). Op basis van het parsimoniecriterium kiezen we voor het cladogram waarop de globale *congruentie tussen de kenmerken* maximaal is. Dit impliceert eveneens dat de globale *homoplasie* (6) (convergente

(6) De graad van homoplasie van een kenmerk op een bepaald cladogram wordt vaak uitgedrukt door de *consistentie-index ci* of door de *retentie-index ri* (zie FARRIS 1989).

— De consistentie-index is de verhouding van de lengte van het kenmerk indien het geen homoplasie zou vertonen (m) en de werkelijke lengte op het cladogram (s); ci bereikt zijn maximale waarde 1 wanneer het kenmerk geen homoplasie vertoont en wordt kleiner naarmate de homoplasie toeneemt.

— In de retentie-index wordt ook rekening gehouden met de maximale homoplasie die een kenmerk op eender welk cladogram kan vertonen. Deze maximale waarde is (g-m), met g de maximale lengte die het kenmerk op eender welk cladogram kan vertonen. De retentie-index is dan gedefinieerd als

evolutie + evolutionaire omkeringen) minimaal is. Op het cladogram van figuur 3 vertoont geen enkel kenmerk homoplasie en is de congruentie tussen de kenmerken dus 100%.

Een plesiomorfie die door een aantal taxa gedeeld wordt, wordt een *symplesiomorfie* van deze groep genoemd. Kenmerktoestand 5:0 in figuur 3 is een voorbeeld van een *symplesiomorfie*. Deze toestand was reeds aanwezig in de gemeenschappelijke voorouder van A, B, C, D, E en F en is bijgevolg niet informatief op het niveau van de onderlinge relaties tussen deze taxa. Een *symplesiomorfie* is eigenlijk een *synapomorfie* die op een te laag taxonomisch niveau beschouwd wordt. Enkele *symplesiomorfieën* van de angiospermen zijn bv. het bezit van plastiden, het voorkomen van tracheïden, de aanwezigheid van chlorofyl en het voorkomen van zaden.

Een *autoapomorfie* (*autapomorfie*) duidt op de unieke aanwezigheid van een apomorfie in slechts één enkele EU uit de analyse (bv. kenmerktoestand 6:1 voor taxon D in figuur 3). Autoapomorfieën zijn net als *symplesiomorfieën* niet bruikbaar voor het achterhalen van verwantschappen. Om informatief te zijn moet een kenmerktoestand immers in minstens twee EU's voorkomen.

Het bovenstaande betekent echter niet dat autoapomorfieën totaal onbelangrijk zijn. Autoapomorfieën van EU's zijn immers aanwijzingen dat deze EU's elk op zich monofyletisch zijn, en dit is een belangrijke randvoorwaarde, zoals het volgende voorbeeld aantoont. Men zou de families van de angiospermen op basis van de eerste letter van hun naam kunnen indelen in 26 suprafamiliale taxa. Louter technisch is er geen enkel probleem

om de „verwantschappen” tussen deze alfabetische groepen cladistisch te analyseren, maar aangezien de EU's in dit geval hoogst artificiële groepen zijn, is een dergelijke analyse absurd. De vraag of de EU's al dan niet monofyletisch zijn, is dan ook één van de eerste vragen die men zich moet stellen wanneer men een gegevensmatrix wil opstellen. Strikt genomen staat de monofylie van de EU's tijdens de eigenlijke analyse niet meer ter discussie.

Ook de vraag of de groep van alle EU's samen een monofyletische groep vormt, valt buiten de analyse in de strikte zin. Zo is het bv. perfect mogelijk om een cladistische analyse uit te voeren van een gegevensmatrix voor alle angiospermenfamilies waarvan de naam met een A begint. Het feit dat het technisch mogelijk is om hiervoor cladogrammen op te stellen, betekent echter niet dat men mag besluiten dat deze families een monofyletische groep zouden vormen binnen de angiospermen. Dit zou men enkel kunnen concluderen op basis van *synapomorfieën* die deze groep families onderscheidt van alle andere families.

Naast monofyletische groepen, kan men ook parafyletische en polyfyletische groepen onderscheiden (figuur 4). Een *parafyletische groep* is een groep die gekarakteriseerd wordt door plesiomorfe kenmerktoestanden (FARRIS 1991). Zo kan men bv. binnen de monofyletische vaatplanten een parafyletische groep „varenachtigen + progymnospermen” afbakenen op basis van het ontbreken van de kenmerktoestand zaadvorming. Deze kenmerktoestand, een levenscyclus zonder zaden, is binnen de vaatplanten plesiomorf ten opzichte van een levenscyclus met zaden. Een parafyletische groep is dus eigenlijk een monofyletische groep waaruit een aantal takken die de apomorfe toestand van een kenmerk ontwikkeld

(g-s)/(g-m). Ook r_i bereikt zijn maximale waarde 1 wanneer er geen homoplasie aanwezig is.

De homoplasie van een volledige gegevensmatrix op een cladogram wordt vaak uitgedrukt door de *globale consistentie-index* CI (*ensemble consistency index*; $CI = \Sigma m / \Sigma s$; de sommatie gebeurt over alle kenmerken) of door de *globale retentie-index* RI (*ensemble retention index*; $RI = \Sigma (g-s) / \Sigma (g-m)$). Zo heeft kenmerk b op cladogram I van figuur 14 $c_i = 1 (1/1)$ en $r_i = 1 ((2-1)/(2-1))$; kenmerk c heeft op datzelfde cladogram $c_i = 0.5 (1/2)$ en $r_i = 0 ((2-2)/(2-1))$. Voor de volledige matrix van figuur 13 geldt $CI = (1+1)/(1+2) = 0.66$ en $RI = (1+0)/(1+1) = 0.5$.



FIG. 4. — Een voorbeeld van een mono-, een para- en een polyfyletische groep (naar DAHLGREN 1983).

hebben, verwijderd zijn. Andere bekende voorbeelden zijn de groenwieren en de sporeplanten.

Polyfyletische groepen zijn groepen die gekarakteriseerd worden door convergente kenmerktoestanden (FARRIS 1991). Mogelijke voorbeelden hiervan op het niveau van de angiospermen zijn de groepering van al de parasitaire bloemplanten, of alle soorten met rode bloemen, al de waterplanten enz.

Ook de begrippen „*grade*” en „*clade*” staan hiermee in verband. „*Grades*” zijn groepen die gekarakteriseerd worden door een bepaald ontwikkelingsniveau, dat vaak begrepen kan worden als een aanpassing aan een specifiek milieu. Het betreft dan ook vaak artificiële, niet-monofyletische groepen, zoals bv. de mossen (parafyletisch) of alle parasitaire planten (polyfyletisch). „*Clades*” daarentegen zijn per definitie monofyletische groepen.

De term „*monofylie*” werd al lang voor het cladisme zich ontwikkeld had, gebruikt om groepen aan te duiden die volgens de bovenstaande definities ofwel mono- ofwel parafyletisch zijn. Monofyletische groepen werden dan aangeduid als *holofyletisch*; voor parafyletische groepen bestond geen aparte term. Dit terminologisch verschil heeft in de jaren '70 vaak tot misverstanden en steriele discussies geleid tussen voor- en tegenstanders van het cladisme. Sporadisch wordt in de literatuur ook over *convexe groepen* gesproken. Dit zijn groepen die volgens bovenstaande definities ofwel mono- ofwel parafyletisch zijn.

Ter illustratie volgen nu enkele concrete voorbeelden. Een eerste is een geschematiseerde cladistische voorstelling van de klassieke visie op de relaties binnen de landplanten (figuur 5; naar CRANE 1985).

De volgende groepen zijn hierin monofyletisch:

(1) Embryofyten

synapomorfie: de zygote produceert een multicellulair embryo dat zijn vroege ontwikkeling reeds doormaakt in het archegonium of in de embryozak;

(2) Tracheofyten

synapomorfie: de aanwezigheid van tracheïden met secundaire celwandverdichtingen;

(3) deze groep bezit nog geen naam

synapomorfie: de aanwezigheid van secundair xyleem en floëem;

(4) Spermatofyten

synapomorfie: vorming van zaden;

(5) Angiospermen

synapomorfie: dubbele bevruchting met vorming van secundair endosperm.

Bryofyten, pteridofyten, progymnospermen en gymnospermen zijn parafyletische groepen.

Het tweede voorbeeld (WEYNANTS 1993) behandelt de cladistische verwantschappen van de *Primulanae* (sensu SMETS 1988) op familieniveau. Deze superorde van de angiospermen omvat twee ordes, de *Primulales* en de *Ebenales*. Naast de vijf families van de *Primulales* (*Theophrastaceae*, *Myrsinaceae*, *Aegicerataceae*, *Primulaceae* en *Coriariaceae*) en de vier families van de *Ebenales* (*Sapotaceae*, *Ebenaceae*, *Lissocarpaceae* en *Styracaceae*) werden ook de *Symplocaceae* in de analyse betrokken. Deze familie (in de *Cornales* sensu SMETS 1988) wordt door sommige auteurs in de *Ebenales* geplaatst en fungeert hier als buitengroep. De gegevensmatrix werd opgesteld aan de hand van gegevens uit de literatuur en omvat 66 morfologische, anatomische en chemische kenmerken.

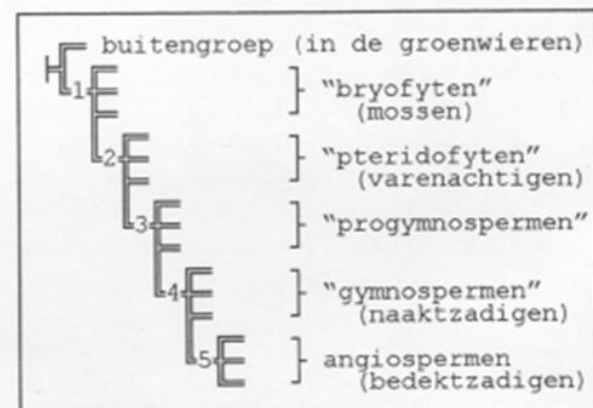


FIG. 5. — Cladogram van de embryofyten (naar CRANE 1985); de parafyletische groepen staan tussen aanhalingstekens.

Het meest spaarzame cladogram heeft lengte 115 en wordt weergegeven in figuur 6. Op basis van dit cladogram kunnen we besluiten dat de

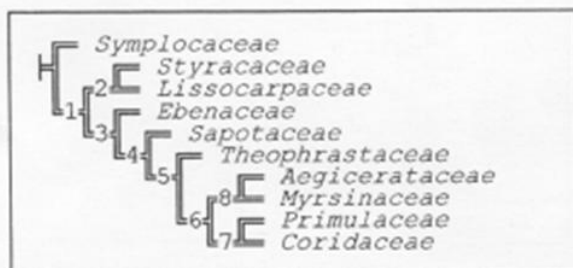


FIG. 6. — Het meest spaarzame cladogram voor de *Primulanae* (lengte 115).

Primulales een monofyletische orde vormen, terwijl de *Ebenales* parafyletisch zijn.

In dezelfde analyse werd ook nagegaan hoeveel cladogrammen er waren met één stap meer (dus lengte 116, en met een iets mindere waarschijnlijkheid). Dit waren er drie, die grotendeels overeenkwamen met het kortste cladogram. In figuur 7 wordt het strikte consensuscladogram (7) van deze vier cladogrammen gegeven.

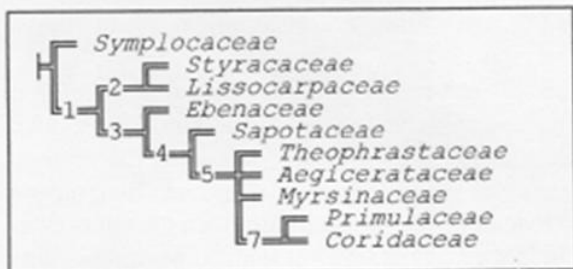


FIG. 7. — Strikt consensusdiagram van alle bomen met lengte 115 en 116.

Het hiërarchisch niveau waarop een bepaalde analyse plaatsvindt, beperkt de mogelijke vragen waarop de analyse een antwoord kan vinden. In de bovenstaande analyse van de *Primulanae* zijn bv. de *Coridaceae* een monotypische familie (*Coris* als enige geslacht), die door meerdere auteurs opgenomen wordt in de *Primulaceae* sensu lato (hetzelfde geldt voor de monotypische *Aegicerataceae* ten opzichte van de *Myrsinaceae*). De bovenstaande analyse kan echter geen antwoord geven op de vraag of *Coris* al dan niet de zustergroep is van de *Primulaceae* sensu stricto en

bijgevolg eventueel als familie mag worden erkend. Door de *Primulaceae* sensu stricto in deze analyse als EU te aanvaarden, maken we immers impliciet de hypothese dat de *Primulaceae* sensu stricto monofyletisch zijn. De mogelijkheid bestaat echter dat dit niet zo is en dat de *Primulaceae* zonder *Coris* een parafyletische groep vormen. Of dit effectief zo is kan enkel uitgemaakt worden door een cladistische analyse op een lager taxonomisch niveau uit te voeren. Een mogelijkheid is bv. om de verschillende genera van de *Primulaceae* samen met *Coris* te analyseren. Op basis van de bovenstaande analyse kunnen we als buitengroep(en) enkele genera van de *Theophrastaceae* en van de *Myrsinaceae* sensu lato toevoegen (zie verder : buitengroepvergelijking). Op die wijze spelen analyses op verschillende hiërarchische niveaus op elkaar in.

3. CLADISTISCHE VERSUS FENETISCHE ANALYSE

De doelstelling van een fenetische analyse is om zo goed mogelijk de globale similariteit („overall similarity”) tussen de bestudeerde taxa weer te geven om zo tot een zo stabiel mogelijke classificatie te komen. Fylogenetische overwegingen, die centraal staan in een cladistische analyse, spelen hierbij geen rol (zie echter voetnoot 2).

We illustreren de belangrijkste verschillpunten tussen beide methodes aan de hand van een hypothetische gegevensmatrix voor vier taxa A, B, C en D (figuur 8 ; a-n zijn kenmerken met elk twee

| | a | b | c | d | e | f | g | h | i | j | k | l | m | n |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| B | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| C | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| D | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

FIG. 8. — Een hypothetische gegevensmatrix voor 4 taxa en 14 kenmerken ; „0” staat telkens voor de plesiomorfe toestand, „1” voor de apomorfe.

(7) In een consensuscladogram worden de overeenkomsten tussen een aantal verschillende cladogrammen weergegeven ; zie QUICKE (1993) voor de verschillende manieren waarop dit kan gebeuren.

toestanden, 0 en 1; 0 staat telkens voor de plesiomorfe toestand, 1 voor de apomorfe).

In een fenetische analyse zal deze matrix herleid worden tot een tabel waarin de paarsgewijze globale similariteit tussen de taxa af te lezen valt. Een mogelijke maat voor de similariteit tussen twee taxa is het aantal kenmerken waarvoor deze dezelfde kenmerktoestand vertonen (figuur 9). Uit deze tabel blijkt dat taxa A, C en D onderling een vrij hoge similariteit bezitten, terwijl taxon B van elk van deze drie taxa vrij sterk verschilt.

| | A | B | C | D |
|---|---|---|----|----|
| A | - | 3 | 10 | 11 |
| B | - | - | 5 | 4 |
| C | - | - | - | 11 |
| D | - | - | - | - |

FIG. 9. — De globale similariteit tussen de taxa A, B, C en D.

| | A | B | C | D |
|---|---|----|---|----|
| A | - | 11 | 4 | 3 |
| B | - | - | 9 | 10 |
| C | - | - | - | 3 |
| D | - | - | - | - |

FIG. 10. — De globale afstand of dissimilariteit tussen de taxa A, B, C en D.

Een gelijkaardig resultaat bereiken we door een tabel op te stellen waarin we het aantal kenmerken aangeven waarin de taxa onderling verschillen (figuur 10). Dit is één van de mogelijke maten om de globale afstand („overall distance”) of dissimilariteit tussen de taxa paarsgewijs weer te geven. Zoals te verwachten was, kunnen we uit deze tabel afleiden dat de afstand tussen taxon B enerzijds en taxa A, C en D anderzijds veel groter is dan de afstand tussen A, C en D onderling.

We vinden dus in beide gevallen twee clusters van taxa: (A, C, D) en (B). Uitgaande van deze resultaten zouden we vervolgens de classificatie van figuur 11 kunnen voorstellen.

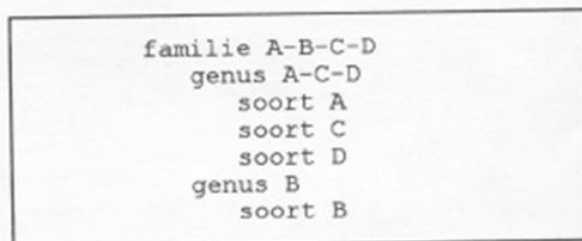


FIG. 11. — Classificatie van de taxa A, B, C en D, gebaseerd op een fenetische analyse.

Zoals hierboven vermeld, spelen fylogenetische overwegingen geen rol bij het tot stand komen van een fenetische classificatie. Zulk een classificatie is in principe zelfs niet fylogenetisch te interpreteren. Toch bestaat het gevaar dat dit gebeurt — bewust of onbewust — en dat de hiërarchie uit een fenetische classificatie gelijkgesteld wordt met een evolutionaire hiërarchie. Om te illustreren tot welke problemen dit leidt, zullen we nagaan wat we vanuit deze fenetische classificatie over de evolutie van familie A-B-C-D te weten kunnen komen indien we dit zouden wensen.

In een eerste stap moeten we dan wel nagaan welke van de gebruikte kenmerktoestanden afgeleid of primitief zijn, overwegingen die geen rol speelden in de fenetische analyse. Stel dat we vinden dat veel van de toestanden die voorkomen in B afgeleid zijn. Hieruit kunnen we dan besluiten dat B een afgeleid genus is dat ontstaan is uit het primitievere genus A-C-D. Deze wijze van voorstellen lijkt op het eerste gezicht misschien heel plausibel, maar wat moeten we ons voorstellen bij de bewering dat genus B zich uit genus A-C-D ontwikkeld heeft?

Vier taxa kunnen op 15 verschillende manieren cladistisch met elkaar in verband staan (figuur 12), maar de fenetische analyse biedt geen houvast om tussen deze 15 mogelijkheden te kiezen, zelfs niet met de supplementaire informatie dat B veel afgeleide kenmerken bezit. De bewering dat het monotypisch genus B zich uit genus A-C-D ontwikkeld heeft is op zich niet foutief, maar deze uitspraak is zo vaag dat ze op alle mogelijke cladogrammen kan slaan. De voorgestelde classificatie is bv. verenigbaar met cladogram 9 indien

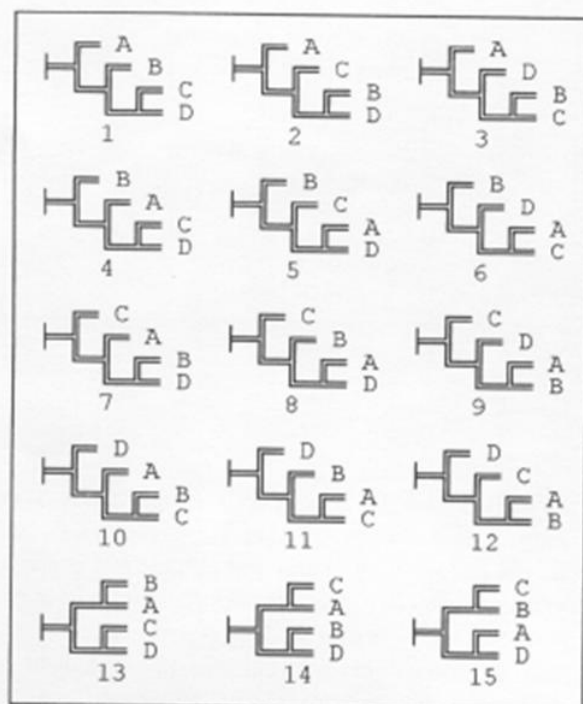


FIG. 12. — De 15 verschillende mogelijkheden waarop vier taxa A, B, C en D cladistisch verwant kunnen zijn.

we aannemen dat taxon B zich vrij recent afgesplitst heeft van taxon A, maar sindsdien een heel sterke patristische evolutie doorgemaakt heeft. Taxa A, C en D daarentegen zouden dan sinds hun ontstaan uit de gemeenschappelijke voorouder van A, B, C en D (het basale vertakkingspunt) maar een heel geringe patristische evolutie gekend hebben. Hiermee hebben we dan verklaard hoe het komt dat A, C en D er alle drie nog vrij primitief uitzien terwijl B veel sterker geëvolueerd is.

Met andere evolutionaire veronderstellingen is dezelfde classificatie echter te verenigen met elk van de andere 14 cladogrammen. Stel dat we bv. aannemen dat taxon B zich al heel vroeg afgesplitst heeft van de gemeenschappelijke voorouder van A, B, C en D, terwijl A, C en D nog maar heel recent uit elkaar gedivergeerd zijn. Dit scenario zou leiden tot een keuze voor cladogram 4, 5 of 6. We kunnen dus enkel kiezen voor één van de mogelijke cladogrammen wanneer we veronderstellingen maken over de evolutiesnelheden in verschillende takken van een cladogram.

Waarop moeten zulke veronderstellingen echter gebaseerd worden? We kennen de evolutie van de bestudeerde groep immers niet. Meer nog, dit is net het probleem waarin we inzicht willen krijgen.

In plaats van, zoals hierboven, a priori bepaalde veronderstellingen over evolutiesnelheden te gaan pomen, zal men in een cladistische analyse de gebruikte kenmerken aan een nauwkeuriger onderzoek onderwerpen. Hierbij valt het op dat er in de gegevensmatrix van figuur 8 heel veel autoapomorfieën aanwezig zijn (kenmerken d tot n). Deze kenmerken zijn niet informatief voor het gestelde probleem. Bovendien is kenmerk a een symplesiomorfie, en dus evenmin bruikbaar op dit niveau. Uiteindelijk leveren enkel kenmerken b en c informatie die toelaat om tussen de verschillende cladogrammen te kiezen. De cladistische analyse zal zich bijgevolg concentreren op de gereduceerde gegevensmatrix van figuur 13.

| | b | c |
|---|---|---|
| A | 0 | 0 |
| B | 1 | 1 |
| C | 1 | 1 |
| D | 1 | 0 |

FIG. 13. — Enkel de kenmerken b en c bezitten fylogenetische informatie om het gestelde probleem (de onderlinge verwantschap tussen de taxa A, B, C en D) op te lossen.

Zoals hierboven vermeld, is het criterium waarop we de keuze tussen de cladogrammen baseren de lengte van de verschillende cladogrammen voor de gegevensmatrix van figuur 13. In figuur 14 wordt voor enkele cladogrammen aangegeven hoe de lengte berekend kan worden. Samenvattend heeft cladogram 3 van figuur 12 lengte 2; cladogrammen 1, 2, 10 en 15 hebben lengte 3 en de overige cladogrammen hebben lengte 4.

Cladogram 3 is dus het meest parsimone of spaarzame cladogram. Dit betekent dat dit cladogram het best de hiërarchische structuur weergeeft die in de gegevens vervat ligt. De groep (B, C, D) wordt op cladogram 3 ondersteund

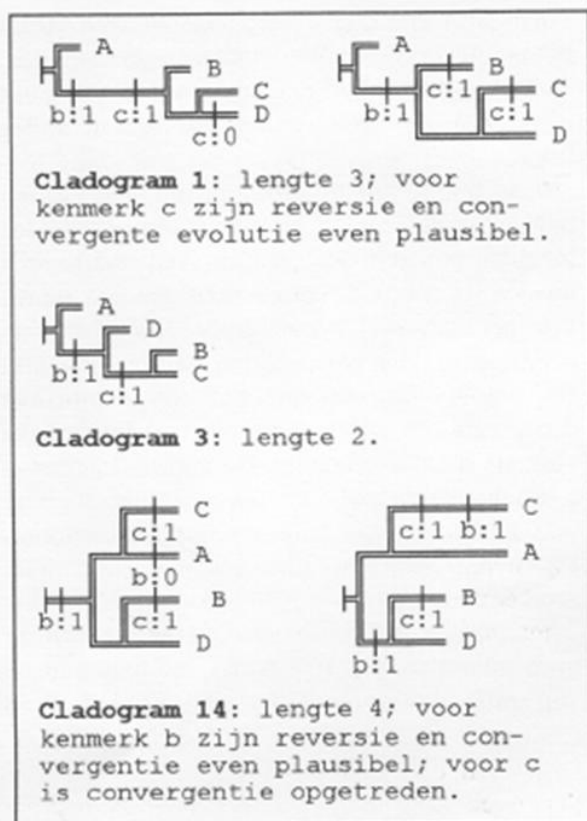


FIG. 14. — Lengte van enkele mogelijke cladogrammen (figuur 12) voor de gegevensmatrix van figuur 13.

door kenmerk b, de groep (B, C) door kenmerk c. Elke tak wordt hier dus maar door één enkel kenmerk ondersteund. Het spreekt voor zich dat de conclusie betrouwbaarder zal zijn als de groepen door meer kenmerken ondersteund worden.

De cladistische analyse zal dan uiteindelijk leiden tot de classificatie van figuur 15. Een dergelijke cladistische classificatie weerspiegelt de zustergroep-relaties zoals die in het meest spaarzame cladogram weergegeven worden (zie verder).

Autoapomorfieën en symplesiomorfieën hebben op elk mogelijk cladogram dezelfde lengte. Dit maakt nogmaals duidelijk dat zulke kenmerken geen informatie bevatten die een keuze tussen verschillende cladogrammen mogelijk maakt. Het vrij groot fenetisch verschil tussen de clusters (A, C, D) en (B) is vooral te wijten aan het groot aantal autoapomorfieën dat B ontwikkeld heeft.

```

familie A-B-C-D
onderfamilie A
genus A
soort A
onderfamilie B-C-D
genus B-C
soort B
soort C
genus D
soort D
  
```

FIG. 15. — Cladistische classificatie van de taxa A, B, C en D.

Wat cluster (A, C, D) bij elkaar houdt is een groot aantal plesiomorfe gelijkenissen, die, zoals we hierboven zagen, niet geschikt zijn om het correcte vertakkingspatroon te achterhalen. In de fenetische analyse wordt echter gegroepeerd op basis van globale gelijkenis, zonder een onderscheid te maken tussen plesiomorfe en apomorfe gelijkenissen. Doordat er in deze groep taxa veel meer plesiomorfe gelijkenissen zijn dan apomorfe, wordt de parafyletische groep (A, C, D) erkend.

We willen er tenslotte op wijzen dat uit deze vergelijking van fenetische en cladistische analyses niet mag worden geconcludeerd dat fenetische clusteranalyses geen rol meer zouden spelen in systematisch onderzoek. In heel wat gevallen blijven clusteranalyses waardevol als voorbereiding of als aanvulling op een cladistische analyse, of om geheel andere vraagstellingen te onderzoeken.

4. CLADISME IN EEN BREDER KADER : HET HOMOLOGIECONCEPT

Het homologieconcept is een centraal concept in systematisch onderzoek. De introductie van de term „homologie” wordt gewoonlijk toegeschreven aan de Britse anatoom en paleozoöloog Richard Owen (1804-1892), maar de wortels van het concept achter de term kunnen zonder veel moeite gevolgd worden tot in de achttiende eeuw. Owen definieerde een homologie („*homologue*”) als „*the same organ in different animals under every variety of form and function*”. Oorspronkelijk was het een zuiver morfologisch con-

cept, maar na de doorbraak van het evolutionair denken in de tweede helft van de vorige eeuw was het snel duidelijk dat homologie alles te maken had met gemeenschappelijk afkomst. Sindsdien is er bijna ononderbroken een controverse geweest rond de vraag of homologie een morfologisch (in de breedste zin van het woord) dan wel een evolutionair concept is of zou moeten zijn. Al naargelang de aspecten die men het belangrijkst vindt of wil benadrukken, bestaan er meerdere mogelijkheden om deze vraag te benaderen (zie DONOGHUE 1992, voor een overzicht).

Een mogelijk antwoord op deze vraag vertrekt van het standpunt dat het homologieconcept beide aspecten in zich verenigt. Elke vergelijkende biologische studie is immers een procedure die uit twee onafhankelijke en complementaire stappen bestaat. In de eerste fase staat het genereren van homologie-hypothesen centraal. Deze primaire hypothesen worden in de tweede fase getest op hun algemeenheid (RIEPEL 1988, DE PINNA 1991).

In de eerste fase van een vergelijkend onderzoek, gaat men op zoek naar gelijkenissen waarvan men op basis van vergelijkend morfologisch-anatomisch, ontogenetisch en/of ander onderzoek kan vermoeden dat ze op gemeenschappelijke afkomst wijzen. Zulke gelijkenissen worden *primaire homologieën* genoemd. Twee regelmatig gebruikte synoniemen zijn *similariteit* (bv. REECK *et al.* 1987) of *topografische correspondentie* (RIEPEL 1988).

De criteria die in de eerste fase gehanteerd worden, worden in de literatuur vaak de *homologiecriteria* genoemd. Deze zijn niet absoluut, maar fungeren als algemene richtlijnen die helpen om goed gekarakteriseerde van minder goed gekarakteriseerde kenmerken te onderscheiden. Hieronder vallen bv. de drie klassieke hoofdcriteria van REMANE (1952). Het eerste hiervan is het *positie criterium* („*das Kriterium der Lage*”). Dit criterium zoekt naar gelijkenissen op basis van de positie van een structuur binnen een bepaald grondplan, zoals bv. de positie van een nektarklier in een pentamere tetracyclische bloem, of de positie van een bepaald nucleotide in de sequentie van het *rbcL*-gen. Hogerop hebben we zeefvaten gekarakteriseerd als cellen waardoor

transport van organische stoffen plaatsvindt en die bij volledige differentiatie zeefplaten bezitten. Deze karakterisatie kan gezien worden als een toepassing van Remane's tweede criterium, het criterium van *speciale eigenschappen* („*das Kriterium der speziellen Qualität*”). Remane's derde criterium, dat van de *overgangsvormen* („*das Stetigkeitskriterium*”), kan meestal herleid worden tot één van de twee vorige criteria. Soms wordt ook het *conjunctie criterium* gebruikt. Dit criterium stelt dat een structuur a die voorkomt in een bepaald taxon niet homoloog kan zijn met een structuur b in een ander taxon indien er taxa bestaan die zowel structuur a als structuur b bezitten.

Bij het tot stand komen van primaire homologiehypothesen (het definiëren van goede kenmerken) mogen de mogelijke evolutionaire verwantschappen tussen de bestudeerde organismen geen rol spelen. Het is immers precies de functie van primaire homologieën om, gebaseerd op intrinsieke eigenschappen van de bestudeerde structuren, dergelijke evolutionaire hypothesen te genereren. Zo is in ons voorbeeld met betrekking tot de zeefvaten de primaire evolutionaire hypothese dat alle planten die zeefvaten bezitten nakomelingen zijn van eenzelfde meest recente voorouder. Binnen de vaatplanten bezitten enkel de angiospermen zeefvaten, maar als we de analyse uitbreiden tot alle planten, dan blijkt dat ook bij heel wat bruinwieren de organische stoffen getransporteerd worden via cellen die zeefplaten bezitten. Indien we de bovenstaande karakterisatie aanvaarden, moeten we dit eveneens zeefvaten noemen. De primaire homologiehypothese is dan dat deze bruinwieren samen met alle angiospermen afstammen van eenzelfde meest recente gemeenschappelijke voorouder.

Of een dergelijke primaire hypothese al dan niet correct is, wordt getest in de tweede fase van vergelijkend onderzoek. Dit testen gebeurt niet door kenmerken individueel te gaan bekijken, zoals in de eerste fase, maar door een groot aantal primaire homologieën tegelijkertijd te vergelijken. Dit is precies wat er gebeurt in een cladistische analyse, die als doel heeft om de *congruentie* tussen zoveel mogelijk primaire homologieën te maximaliseren. In een dergelijke analyse zal blij-

ken dat er veel meer kenmerken zijn die de angiospermen met de overige landplanten verenigen dan met de bruinwieren. Op basis van deze *congruentietest* besluiten we dan dat zeefvaten in de loop van de evolutie van de planten tweemaal ontstaan zijn: éénmaal binnen de bruinwieren, en een tweede maal in de gemeenschappelijke voorouder van de angiospermen. Dit is een voorbeeld van convergente evolutie.

Merk op dat de congruentietest een primaire homologiehypothese nooit volledig verwerpt: de congruentietest zal ofwel de primaire homologie op het oorspronkelijk niveau van algemeenheid bevestigen (wanneer het kenmerk geen homoplasie vertoont op het cladogram), ofwel dat niveau vervangen door twee of meer lagere niveaus van algemeenheid (het kenmerk vertoont wel homoplasie). In het voorbeeld van de zeefvaten is de oorspronkelijk primaire hypothese omgezet in twee *secundaire hypothesen*: (1) binnen de landplanten zijn alle zeefvaten homoloog en (2) binnen de bruinwieren zijn alle „zeefvaten” homoloog. Het feit dat het oorspronkelijke niveau van algemeenheid (alle planten) verworpen wordt, betekent evenmin dat het kenmerk al zijn waarde verliest. Binnen de landplanten blijft de aanwezigheid van zeefvaten in de angiospermen immers een synapomorfie die deze groep onderscheidt van alle andere landplanten. In deze benadering van het homologieconcept worden secundaire homologieën dus gelijkgesteld met synapomorfieën.

Tussen het onderzoek van individuele kenmerken (de eerste fase) en de analyse van de congruentie tussen verschillende kenmerken (de tweede fase) bestaat een constante wisselwerking. Deze wisselwerking werd door Hennig *wedzijdse opheldering* („*reciprocal illumination*” of „*reciprocal clarification*”) genoemd. Zo kan men na het uitvoeren van de congruentietest de „zeefvaten” van de bruinwieren en de zeefvaten van de angiospermen aan een nieuw morfologisch onderzoek onderwerpen. Indien deze studie tot nieuwe structurele informatie leidt, kan een hernieuwde en verfijnde karakterisering voorgesteld worden die dan op haar beurt kan gebruikt worden in nieuwe cladistische analyses.

5. POLARISEREN EN ORDENEN VAN KENMERKEN

In het bovenstaande zijn we ervan uitgegaan dat we voor elk kenmerk konden bepalen welke toestand apomorf en welke plesiomorf was. Het maken van dit onderscheid noemt men het *polariseren* van een kenmerk. Het hoeft weinig betoog dat dit een essentieel punt is: de cladistische analyse is er immers op gericht om groepen te ontdekken die door synapomorfieën gekenmerkt worden. In de loop van de jaren werden heel wat polarisatiecriteria voorgesteld en besproken. De meeste hiervan zijn echter onhoudbaar gebleken of te herleiden tot enkele basiscriteria (zie bv. DE JONG 1980 of STEVENS 1980 voor een overzicht). Momenteel erkent men twee fundamentele criteria: *buitengroepvergelijking* ⁽⁸⁾ („*outgroup comparison*”) en het *ontogenetisch criterium* ⁽⁹⁾. Van deze twee wordt in de praktijk voornamelijk buitengroepvergelijking toegepast. Vooraleer we deze criteria bespreken, gaan we even in op twee andere polarisatiemethodes die vaak opduiken in de literatuur.

De eerste, gebaseerd op fossielen, kan mits de nodige omzichtigheid in sommige omstandigheden toch bruikbaar zijn. Een mogelijke formulering is als volgt: „wanneer er twee fossielen bestaan die elk een andere toestand van een kenmerk bezitten en wanneer beide fossielen sterk in ouderdom verschillen, is de toestand in het oudste fossiel de plesiomorfe toestand”. De volgende variante maakt een vergelijking tussen fossielen en nu levende organismen: „wanneer een fossiel en een nu levend organisme een verschillende toestand van een kenmerk bezitten, is de toestand in het fossiel plesiomorf”. Op het eerste gezicht zijn deze regels heel plausibel, maar er zijn meerdere factoren die de juistheid van de redenering kunnen beïnvloeden. In de eerste plaats is men nooit zeker of de vroegste vertegenwoordigers met een bepaalde kenmerktoestand

(8) Zie NIXON & CARPENTER (1993) voor een recente discussie van buitengroepvergelijking.

(9) Zie WESTON (1988) voor een goede samenvatting van de discussies rond het ontogenetisch criterium.

ook gefossiliseerd zijn. En zelfs indien dit zo is, moeten deze fossielen ook nog gevonden worden. Verder is het eveneens mogelijk dat een bepaald fossiel weliswaar jong is, maar afkomstig is van een soort die vrij veel plesiomorfe kenmerken bewaard heeft (cf. „levende fossielen”); anderzijds kunnen heel oude fossielen vertegenwoordigers zijn van sterk gespecialiseerde evolutionaire lijnen. Deze overwegingen weerspiegelen gewoon dat elke evolutionaire lijn op elk moment een mengeling van afgeleide en primitieve kenmerken bezit. Dit verschijnsel wordt soms aangeduid met de term *heterobatismie*.

Een tweede criterium, dat vooral in de vroege cladistische literatuur gehanteerd werd, is het „*common is primitive*” principe. Dit principe stelt dat de kenmerktoestand die het vaakst voorkomt in de binnengroep de plesiomorfe toestand is (mogelijke varianten van dit principe bekijken het voorkomen in buitengroep + binnengroep of uitsluitend in de buitengroep). Dit principe, in al zijn varianten, is totaal verschillend van buitengroepvergelijking, waarmee het vroeger vaak verward werd. Het is vrij gemakkelijk om aan te tonen dat een strikte toepassing van „*common is primitive*” tot foute resultaten leidt. Stel dat je bv. de verwantschap tussen drie taxa bestudeert. De enige kenmerken die voor een dergelijk drie-taxon-probleem relevant zijn, zijn synapomorfieën die in twee van de drie soorten voorkomen. Maar volgens het „*common is primitive*” principe zijn alle toestanden die in twee van de drie taxa voorkomen plesiomorf, zodat je zou moeten besluiten dat er enkel autoapomorfieën voorkomen en elk drie-taxon-probleem in principe onoplosbaar is. Meer concreet zou toepassing van dit principe binnen de angiospermen bv. kunnen leiden tot de hypothese dat cyclisch ingeplante bloemorganen primitief zijn en spiralig ingeplante afgeleid; binnen de zaadplanten zou dubbele bevruchting primitief zijn; toegepast op alle levende wezens zou de eukaryote celstructuur primitiever zijn dan de prokaryote, ...

5.1. BUITENGROEPVERGELIJKING

In een vereenvoudigde versie kan dit criterium als volgt geformuleerd worden: „de ken-

merktoestand die plesiomorf is voor een gegeven binnengroep is die toestand die ook voorkomt in de zustergroep van die binnengroep (= de buitengroep)”. Dit criterium is theoretisch heel goed gefundeerd, maar heeft als praktisch nadeel dat de buitengroep bekend moet zijn, waarvoor een cladistische analyse op een hoger taxonomisch niveau vereist is (waar dan weer de buitengroep voor dat hoger niveau bekend moet zijn...).

In de praktijk zal men vaak analyses uitvoeren zonder dat het „echt” vaststaat wat de buitengroep is (het blijft immers steeds een hypothese). Er kunnen bv. meerdere kandidaat-buitengroepen zijn, wat meer regel dan uitzondering is. Vaak gebruikt men dan een *hypothetische voorouder* („*hypothetical ancestor*”), een hypothetische EU die wordt toegevoegd aan de matrix met de gegevens van de binnengroep. De kenmerktoestanden die toegekend worden aan dit taxon zijn die toestanden waarvan men op basis van het voorkomen in de mogelijke buitengroepen vermoedt dat ze plesiomorf zijn voor de binnengroep. Dit hoeft niet noodzakelijk voor alle kenmerken te gebeuren. Meer nog, het is zelfs beter om dit enkel te bepalen voor die kenmerken waar je vrij zeker van bent. De hypothetische voorouder wordt soms ook de *synthetische buitengroep* („*synthetic outgroup*”) genoemd.

5.2. HET ONTOGENETISCH CRITERIUM

Dit criterium legt een verband tussen ontogenie en fylogenie. Haeckel's alom gekende en vaak verguisde recapitulatiewet stelt dat de ontogenie de fylogenie recapituleert, maar het ontogenetisch criterium staat mijlenver van deze onge-nuanceerde boutade. Het kan veeleer beschouwd worden als een veralgemening van de wet van von Baer, die stelt dat gedurende de ontogenie het minder algemene afgeleid wordt van het meer algemene. Een mogelijke formulering is als volgt: „wanneer er gedurende de ontogenie een overgang waargenomen kan worden tussen twee toestanden van een kenmerk, dan is de minst algemeen voorkomende toestand apomorf, de meest algemeen voorkomende plesiomorf”. Dit criterium kan zo-wel toegepast worden op de ontogenie van een volledig organisme (bv. zaad - kiemplant - vege-

tatieve groei - generatieve groei - afsterven), als op de ontogenie van individuele organen (de organogenese).

Het volgende voorbeeld (uit WESTON 1988) toont aan hoe dit criterium correct gebruikt kan worden. Bij sommige soorten van het geslacht *Acacia* (*Fabaceae*) worden er gedurende heel de levensloop samengestelde bladeren gevormd. Bij de andere soorten komen enkel in het kiemplantstadium samengestelde bladeren voor, terwijl de volwassen planten enkelvoudige fylloden dragen. Vermits (1) alle soorten die in volwassen toestand fylloden dragen samengestelde bladeren bezitten in hun kiemplantstadium en (2) er soorten zijn die uitsluitend samengestelde bladeren hebben, is het bezit van samengestelde bladeren binnen *Acacia* meer algemeen voorkomend dan het bezit van fylloden. Samengestelde bladeren zijn bijgevolg plesiomorf en fylloden apomorf. Merk op dat deze polarisatie onafhankelijk is van het aantal soorten met fylloden: ook al zouden 99% van alle *Acacia*-soorten fylloden dragen in volwassen toestand, het bezit van fylloden blijft een apomorfie volgens dit criterium (terwijl het volgens „*common is primitive*” dan een plesiomorfie zou zijn).

Zoals het voorbeeld aantoont, is één van de voordelen van het ontogenetisch criterium dat de buitengroep niet bekend hoeft te zijn: de vergelijking gebeurt volledig binnen de binnengroep. Daarom wordt dit ook een *direct* criterium genoemd. Buitengroepvergelijking is daarentegen een *indirecte* methode.

Hoewel ontogenetisch onderzoek in plantensystematisch onderzoek een belangrijke rol speelt om hypothesen te ontwikkelen over primaire homologieën tussen bepaalde structuren, wordt ontogenie als polarisatiecriterium maar heel weinig gebruikt. De reden is heel eenvoudig: gevallen zoals het bovenstaande voorbeeld waar het criterium zonder al te grote problemen toegepast kan worden, zijn heel schaars.

5.3. POLARISEREN VERSUS ORDENEN

Tot nu toe hebben we nagenoeg uitsluitend *tweetoestandskenmerken* of *binaire kenmerken* beschouwd. Hiernaast bestaan ook *veeltoestands-*

kenmerken („*multistate characters*”) of kenmerken met meer dan twee toestanden. De polarisatie van zulke kenmerken verloopt net zoals bij binaire kenmerken, maar er stelt zich een bijkomend probleem: wat is de relatie tussen de overblijvende toestanden? Meestal worden deze op basis van bv. morfologische informatie in een *toestandsboom* („*character state tree*”) geplaatst (de termen *morfocline*, *transformatieserie* en *semofyletische reeks* zijn min of meer synoniemen hiervoor). Het opstellen van zulk een toestandsboom noemt men het *ordenen* van een kenmerk. Hierdoor wordt vastgelegd welke directe overgangen tussen de verschillende toestanden aanvaard worden en welke verworpen.

Een concreet voorbeeld is het kenmerk „transport van organische stoffen” in de landplanten (figuur 16a). Wanneer we veronderstellen dat de zustergroep van de landplanten groenwieren zijn, vinden we met buitengroepvergelijking dat de plesiomorfe toestand binnen de landplanten „transport via relatief ongespecialiseerde cellen” is. Indien we nu op basis van bv. morfologische, anatomische of ontogenetische informatie kunnen aantonen dat zeefvaten opgebouwd zijn uit een gespecialiseerd soort zeefcellen, kunnen we de toestanden ordenen. Dit betekent dat we de hypothese maken dat zeefvaten in de loop van de evolutie nooit rechtstreeks uit relatief ongespecialiseerde cellen ontstaan zijn, maar altijd uit zeefcellen. Deze zeefcellen hebben zich in de loop van de evolutie op hun beurt uit relatief weinig gespecialiseerde cellen ontwikkeld. Dit impliceert dus dat een overgang van toestand 0 naar toestand 2 op een cladogram niet 1 maar 2 stappen zal bijdragen tot de lengte van het cladogram. Op deze wijze worden de resultaten van het vergelijkend morfologisch-anatomisch onderzoek geïntegreerd in de cladistische analyse. Geordende veeltoestandskenmerken kunnen altijd voorgesteld worden als een reeks van binaire kenmerken (figuren 16b en 16c). Dit wordt *binair additief coderen* („*binary additive coding*”) genoemd.

In het theoretisch voorbeeld van figuur 17 worden de 28 verschillende mogelijkheden opgesomd waarop een willekeurig kenmerk met vier toestanden kan geordend worden (merk op dat



FIG. 16. — Twee evenwaardige voorstellingen van hetzelfde geordend veeltoestandskenmerk „transport van organische stoffen”.

toestandsbomen ook vertakt kunnen zijn). Vermits elk van deze ordeningen op 4 verschillende mogelijkheden gepolariseerd kan worden, zijn er in totaal 112 verschillende combinaties van ordening en polarisatie. Elk van deze combinaties weerspiegelt een verschillende visie op de evolutie van het kenmerk.

Wanneer men anderzijds een veeltoestandskenmerk heeft waarvoor nog geen uitgebreid kenmerkenonderzoek plaats heeft gevonden, kan men beslissen dat men in de analyse geen beperkingen wil opleggen aan de mogelijke toestandsveranderingen binnen dat kenmerk. Het kenmerk wordt dan als *ongeordend* beschouwd, wat inhoudt dat elke overgang tussen twee willekeurige toestanden van een kenmerk steeds maar één enkele stap vereist.

Een ongeordende analyse van veeltoestandskenmerken wordt ook *sparzaamheid volgens Fitch* („*Fitch parsimony*”) genoemd, naar Fitch



FIG. 17. — Ordenen en polariseren van kenmerken.

die als eerste een praktisch bruikbaar algoritme ontwierp dat een ongeordende analyse van kenmerken toelaat (FITCH 1971). De geordende analyse wordt dan *sparzaamheid volgens Wagner* („*Wagner parsimony*”) genoemd, dit omdat de eerste algoritmes die hiervoor gebruikt werden, gebaseerd waren op het werk van Wagner (zie 1.).

6. DE CLADISTISCHE CLASSIFICATIE

De principes van cladistische classificatie zijn heel eenvoudig: (1) enkel monofyletische groepen worden erkend en (2) zuster groepen krijgen dezelfde rang. Deze twee vereisten hebben als gevolg dat het oorspronkelijk cladogram ondubbelzinnig kan worden gereconstrueerd uit de classificatie. Een strikt cladistische classificatie van de *Primulanae* volgens het cladogram van figuur 6 zou er kunnen uitzien zoals in figuur 18 (er zijn meerdere mogelijkheden: er wordt immers enkel vereist dat

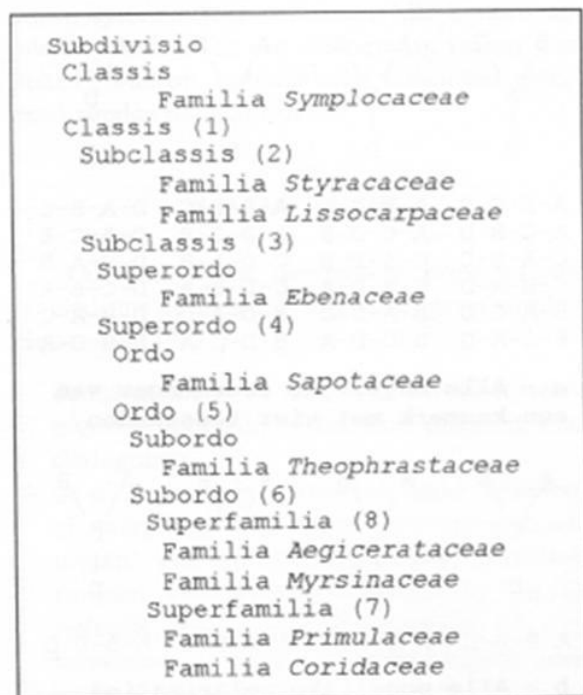


FIG. 18. — Een strikt cladistische classificatie van de *Primulanae* voor het cladogram van figuur 6 (de getallen verwijzen naar de vertakkingspunten op dat cladogram).

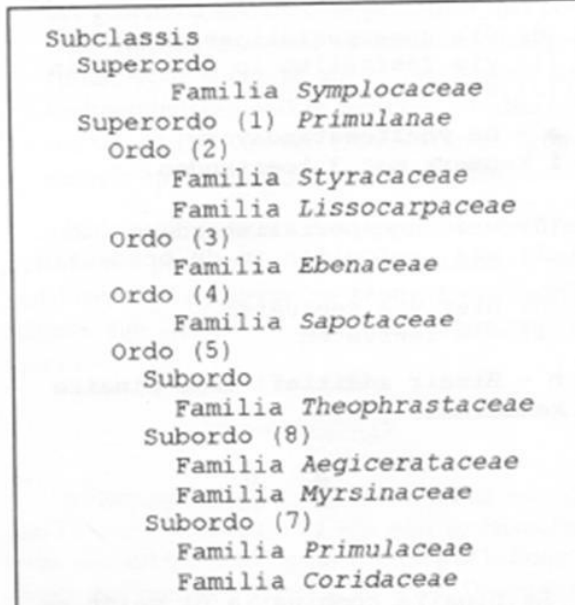


FIG. 19. — Een cladistische classificatie (met gebruik van de sequentieregels) van de *Primulanae* voor het cladogram van figuur 6 (de getallen verwijzen naar de vertakkingspunten op dat cladogram).

zuster groepen dezelfde rang krijgen, welke rang dat moet zijn volgt niet uit het cladogram).

Een nadeel van de strikt cladistische classificatie is dat hiervoor heel veel rangen vereist zijn. Om deze proliferatie van rangen enigszins in te dijken, bestaan een aantal conventies (WILEY 1979), waarvan de sequentieregels de belangrijkste is. Deze regel stelt dat een opeenvolging van een aantal taxa van dezelfde rang in een classificatie impliceert dat het eerste taxon van deze sequentie de zuster groep is van alle andere taxa uit die reeks en zo verder. Met behulp van deze regel kan bv. de classificatie van figuur 19 voorgesteld worden.

Vaak zijn bepaalde takken van een cladogram maar erg weinig ondersteund (bv. een gering aantal synapomorfieën en/of het mogelijk optreden van homoplasie in deze synapomorfieën). In zulke gevallen kan het wenselijk zijn om, tegen de regels van de cladistische classificatie in, toch parafyletische groepen te aanvaarden. Op die manier kan men soms bestaande classificaties voorlopig behouden. Het zou immers al te voor-

barig zijn om bestaande classificaties op basis van weinig ondersteunde takken van een cladogram te gaan wijzigen. Zo kan men zich in dit voorbeeld aansluiten bij de ideeën van Takhtajan (vide BRUMMITT 1992) en diens indeling van de *Primulanae* voorlopig aanvaarden (figuur 20). Volgens de uitgevoerde analyse zijn de *Ebenales* uit deze classificatie dan wel parafyletisch.

7. PATROONCLADISME

Gedurende de jaren '80 hebben discussies omtrent het zogenaamde *patrooncladisme* of *ge-transformeerd cladisme* („*pattern cladistics*” of „*transformed cladistics*”) binnen de cladistische wereld voor heel wat animo gezorgd. Het patrooncladisme is terug te voeren tot een artikel van PLATNICK (1979), waarin hij zijn visie schetste op de cladistische filosofie en meer in het bijzonder op de relatie tussen het cladisme en evolutie. Hierbij beoogde hij samen te vatten over welke essentiële punten het merendeel van de

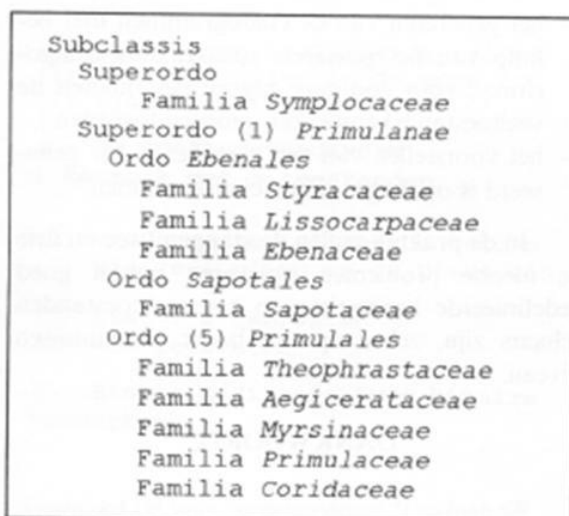


FIG. 20. — Een classificatie (met inbegrip van de para-fyletische Ebenales) van de *Primulanae* voor het cladogram van figuur 6 (de getallen verwijzen naar de vertakkingspunten op dat cladogram).

cladisten het toen eens waren. Zijn toon is dan ook allermintst polemisch of uitdagend, integendeel. Toch ontstond er naar aanleiding van dit artikel een golf van kritiek. Deze kritiek was bijna steeds gebaseerd op een te sterk vereenvoudigde of zelfs ronduit foutieve weergave van Platnick's ideeën⁽¹⁰⁾ en is moeilijk te begrijpen vanuit een puur wetenschappelijk standpunt. De foutieve interpretatie van Platnick's visie ging al heel snel een eigen leven leiden en bleef zo de kritiek voeden. De auteurs die Platnick's visie bekritiseerden noemden zichzelf vertegenwoordigers van het „echte” of „Hennigiaanse” cladisme, en brachten alle auteurs die Platnick's visie ondersteunden samen onder de noemer „patrooncladisten” of „getransformeerde cladisten”. Nochthans vormen deze „patrooncladisten” geen homogene groep: over heel wat punten binnen het cladisme verschillen ze grondig van mening. De aanvallen van bepaalde „echte” cladisten op het patrooncladisme waren onbegrijpelijk heftig en hadden vaak meer weg van stemmingmakerij dan van gegronde wetenschappelijke kritiek.

Omdat heel deze discussie te maken heeft met de basisprincipes van het cladisme, geven we in wat volgt de voornaamste stelling van het

patrooncladisme zoals ze uit de oorspronkelijke literatuur naar voren komt. Dit is tevens de aangewezen manier om in te zien dat heel de hetze tegen het patrooncladisme een slag in het water geweest is.

Een cladogram is in essentie gewoon een hiërarchische samenvatting van de verspreiding van kenmerktoestanden; het spaarzaamheids-criterium zorgt hierbij voor maximale congruentie tussen verschillende kenmerken en dit resulteert in de efficiëntste hiërarchische samenvatting van de gegevens. Deze hiërarchie wordt vervolgens evolutionair geïnterpreteerd, waarbij we aannemen dat evolutie heeft plaatsgevonden en tot een hiërarchisch patroon leidt⁽¹¹⁾. Het cladisme is dus een procedure om de hiërarchische structuur van de levende wereld te ontdekken en te beschrijven, terwijl de evolutietheorie dit patroon verklaart.

Meermaals werd naar de geschiedenis van de systematiek verwezen om deze visie te ondersteunen (bv. BRADY 1985, 1994): reeds in de achttiende eeuw had men proefondervindelijk ontdekt dat de belangrijkste patronen in de levende wereld hiërarchische patronen waren. Deze hiërarchische structuur was een eigenschap van de levende wereld die men voor 1859, het jaar waarin Darwin's „*Origin of species*” verscheen, moeilijk kon verklaren. Een hiërarchische structuur volgt daarentegen op een heel natuurlijke wijze uit Darwin's theorie van „*descent with modification*”. Darwin beschouwde dit trouwens als één van de sterkste argumenten die hij voor zijn ideeën naar voren kon brengen.

Dat men de hiërarchische structuur van de levende wereld kon ontdekken los van de verklarende evolutietheorie, hoeft niet te verwonderen. Een classificatie van een bepaalde groep organismen is immers niet iets dat volgt uit de kennis van de evolutie van die groep, maar uit een studie van de kenmerken van die groep. Zo zijn bv. convergenties en evolutionaire omke-

(10) Zie bv. DE LATORRE (1991) voor een bespreking van enkele voorbeelden.

(11) Merk op dat dit niet altijd opgaat. Bij planten komt bv. frequent hybridisatie voor, en door hybridisatie ontstaat er veeleer een netwerk in plaats van een hiërarchie (zie hiervoor bv. FUNK 1985).

ringen systematische conclusies (die kunnen afgelezen worden van een cladogram), veeleer dan „feiten” waarop systematische conclusies gebaseerd zouden moeten zijn.

8. CONCLUSIE

De belangrijkste theoretische principes van het cladisme kunnen als volgt samengevat worden (SCOTLAND 1992):

- de hiërarchie in de natuur kan worden weergegeven door een vertakkend diagram, een cladogram;
- de status van een kenmerktoestand verandert al naargelang het beschouwde hiërarchisch niveau; kenmerktoestanden die in alle leden van een bestudeerde groep aanwezig zijn (of zelfs een grotere verspreiding hebben) zijn niet bruikbaar om verwantschappen binnen deze groep te bestuderen;
- congruentie van kenmerken is van doorslaggevend belang om homologie van niet-homologie te onderscheiden;
- congruentie van kenmerken kan geoptimaliseerd worden door het spaarzaamheidsprincipe.

Practisch gezien zullen bij elke cladistische analyse de volgende stappen aan bod komen (naar STUESSY 1990):

- de keuze van de EU's die gezamenlijk de binnengroep zullen uitmaken; deze EU's moeten elk individueel monofyletisch zijn (dus autoapomorfiën bezitten) en het geheel van de binnengroep moet eveneens een monofyletische groep vormen;
- de keuze van goede kenmerken die bovendien voldoende variatie vertonen binnen de binnengroep (uit de literatuur en/of uit eigen onderzoek); een goed morfologisch kenmerk kan niet gedefinieerd worden zonder grondig vergelijkend onderzoek in de bestudeerde groep;
- het polariseren van de kenmerken (bij buitengroepvergelijking gebeurt dit door één of meerdere buitengroepen in de analyse te betrekken);
- het opstellen van de gegevensmatrix;

- het genereren van de cladogrammen met behulp van het passende spaarzaamheidsalgoritme; voor sommige algoritmes moeten de veeltoestandskenmerken geordend worden;
- het voorstellen van een classificatie die gebaseerd is op de gevonden cladogrammen.

In de praktijk zullen de stappen twee en drie de meeste problemen opleveren omdat goed gedefinieerde kenmerken en kenmerktoestanden schaars zijn, zeker op een hoger taxonomisch niveau.

DANKWOORD

We danken P. Vanvinckenroye voor het tekenwerk. Jan De Laet bedankt het NFWO voor de financiële steun voor het bijwonen van de workshop „Cladistics: theory and practice”, ingericht door de Systematics Association (Museum of Natural History, London, 6-10 april 1992), en de Vlaamse Leergangen Leuven voor de financiële steun voor het bijwonen van het 13de congres van de Willi Hennig Society („Biodiversity and Phylogeny”, Kopenhagen, 23-26 augustus 1994).

REFERENTIES

- BAUM D., 1994. — *rbcL* and seed-plant phylogeny. *TREE* 9: 39-41.
- BRADY R. H., 1985. — On the independence of systematics. *Cladistics* 1: 113-126.
- BRADY R. H., 1994. — Pattern description, process explanation, and the history of morphological sciences. In: GRANDE L. & RIEPPEL O. (Eds.), *Interpreting the hierarchy of nature. From systematic patterns to evolutionary process theories*: 7-31. Academic Press, San Diego.
- BRUMMITT R. K., 1992. — Vascular plant families and genera. Royal Botanic Gardens, Kew.
- CHASE M. W., SOLTIS D. E., OLMSTEAD R. G., MORGAN D., LES D. H., MISHLER B. D., DUVAL M. R., PRICE R. A., HILLS H. G., QIU Y.-L., KRON K. A., RETTIG J. H., CONTI E., PALMER J. D., MANHART J. R., SYTSMA K. J., MICHAELS H. J., KRESS W. J., KARROL K. G., CLARK W. D., HEDRIN M., GAUT B. S., JANSEN R. K., KIM K.-J., WIMPEE C. F., SMITH J. F., FURNIER G. R., STRAUSS S. H., XIANG Q.-Y., PLUNKETT G. M., SOLTIS P. S., SWENSEN S. M., WILLIAMS S. E., GADEK P. A., QUINN C. J., EGUIARTE L. E., GOLENBERG E., LEARN G. H.

- JR., GRAHAM S. W., BARRETT S. C. H., DAYANANDAN S. & ALBERT V. A., 1993. — Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **80**: 528-580.
- CRANE P. R., 1985. — Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of the angiosperms. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **72**: 716-793.
- CRONQUIST A., 1987. — A botanical critique of cladism. *Bot. Rev.* **53**: 1-52.
- DAHLGREN R., 1983. — Monocotyledon evolution. Characters and phylogenetic estimation. In: HECHT M. K., WALLACE B. & PRANCE G. T. (Eds.), *Evolutionary Biology* **16**: 255-395. Plenum Publishing Corporation.
- DARLU P. & TASSY P., 1993. — Reconstruction phylogénétique, concepts et méthodes. Collection Biologie théorique, Masson, Paris.
- DE JONGH R., 1980. — Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* **18**: 1-23.
- DE LATORRE A. M., 1991. — Another defence of pattern cladistics! *Cladistics* **7**: 201-206.
- DE PINNA M. C. C., 1991. — Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**: 367-394.
- DONOGHUE M. J., 1992. — Homology. In: KELLER E. F. & LLOYD E. A. (Eds.), *Keywords in evolutionary biology*: 170-179. Harvard University Press, Cambridge.
- DONOGHUE M. J. & CANTINO P. D., 1988. — Paraphyly, ancestors and the goals of taxonomy: a botanical defense of cladism. *Bot. Rev.* **54**: 107-128.
- DOYLE J. J., 1993. — DNA, phylogeny, and the flowering of plant systematics. *BioScience* **43**: 380-389.
- DUNCAN T. & STUESSY T. F. (Eds.), 1984. — Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history. Columbia University Press, New York.
- FARRIS J. S., 1989. — The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* **5**: 417-419.
- FARRIS J. S., 1991. — Hennig defined paraphyly. *Cladistics* **7**: 297-304.
- FELSENSTEIN J., 1988. — Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Ann. Rev. Genet.* **22**: 521-565.
- FITCH W. M., 1971. — Towards defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Syst. Zool.* **20**: 406-416.
- FOREY P. L., HUMPHRIES C. J., KITCHING I. J., SCOTLAND R. W., SIEBERT D. J. & WILLIAMS D. M., 1992. — Cladistics, a practical course in systematics. Clarendon Press, Oxford.
- FRIEDMAN W. E., 1992. — Evidence of a pre-angiosperm origin of endosperm. Implications for the evolution of flowering plants. *Science* **255**: 336-339.
- FUNK V. A., 1985. — Phylogenetic patterns and hybridisation. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **72**: 681-715.
- FUNK V. A. & BROOKS D. R. (Eds.), 1981. — Advances in cladistics Vol. 1. New York Botanical Garden, New York.
- HARDIN J. W., 1957. — A revision of the American *Hippocastanaceae*. *Brittonia* **9**: 145-171 & 173-195.
- HENNIG W., 1950. — Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutsche Centralverlag, Berlin.
- HENNIG W., 1966. — Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- HENNIG W., 1982. — Phylogenetische Systematik. Pareys Studentexte 34. P. Parey, Berlin.
- HUMPHRIES C. J. & CHAPPILL J. A., 1988. — Systematics as a science: a response to Cronquist. *Bot. Rev.* **54**: 129-144.
- JOYSEY K. A. & FRIDAY A. E. (Eds.), 1982. — Problems of phylogenetic reconstruction. Academic Press, London.
- KIRIAKOFF S. G., 1956. — Beginselen der dierkundige systematiek voor hoogstudenten en biologen. De Sikkel, Antwerpen.
- KIRIAKOFF S. G., 1960. — Filosofische grondslagen van de biologische systematiek. *Natuurwet. Tijdschr.* **42**: 35-57.
- LINDER H. P., 1988. — A review of cladistics for botanists. *S.-Afr. Tydskr. Plantk.* **54**: 208-220.
- NELSON G. J. & PLATNICK N. I., 1981. — Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- NIXON K. C. & CARPENTER J. M., 1993. — On outgroups. *Cladistics* **9**: 413-426.
- PLATNICK N. I. & FUNK V. A. (Eds.), 1983. — Advances in cladistics Vol. 2. Columbia University Press, New York.
- PLATNICK N. I., 1979. — Philosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.* **28**: 537-546.
- QUICKE D. L. J., 1993. — Principles and techniques of contemporary taxonomy. Chapman & Hall, London.
- REECK G. R., DE HAEN C., TELLER D. C., DOOLITTLE

- R. F., FITCH W. M., DICKERSON R. E., CHAM-
BON P., McLACHLAN A. D., MARGOLISH E.,
JUKES T. H. & ZUCKERKANDL E., 1987. —
Homology in proteins and nucleic acids: a
terminology muddle and a way out of it. *Cell*
50 : 667.
- REMANE A., 1952. — Die Grundlagen des natürlichen
Systems, der vergleichenden Anatomie und der
Phylogenetik. Akademische Verlagsgesellschaft,
Leipzig.
- RIEPEL O. C., 1988. — Fundamentals of comparative
biology. Birkhäuser Verlag, Basel.
- ROBBRECHT E., 1991. — Bijdragen tot de classificatie
en de fylogenie van de *Rubiaceae*. Proefschrift,
R.U.G. en Nationale Plantentuin van België.
- SCHOECKAERT E., 1992. — Moderne trends in de syste-
matiek. *Jaarboek V.O.B.* : 105-112. De Sikkel,
Antwerpen.
- SCOTLAND R. W., 1992. — Cladistic theory. In : FOREY
et al. (Eds.), *Cladistics, a practical course in
systematics* : 3-13. Clarendon Press, Oxford.
- SMETS E., 1988. — Florale nektariën van de *Magnoliophytina* : karakterisering en systematische be-
tekenis. Proefschrift, Instituut voor Plantkunde,
K.U. Leuven.
- STACE C. A., 1989. — Plant taxonomy and biosyste-
matics, 2nd ed. Edward Arnold, London.
- STEVENS P. F., 1980. — Evolutionary polarity of
character states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11 : 333-
358.
- STEWART C.-B., 1993. — The powers and pitfalls of
parsimony. *Nature* 361 : 603-607.
- STUESSY T. F., 1990. — Plant taxonomy. Columbia
University Press, New York.
- WAGNER W. H., 1961. — Problems in the classification
of ferns. *Recent Advances in Botany* 1 : 841-
844.
- WESTON P. H., 1988. — Indirect and direct methods
in systematics. In : HUMPHRIES C. J. (Ed.),
Ontogeny and systematics : 27-56. British Mu-
seum (natural history), London.
- WEYNANTS C., 1993. — Studie van de sytematische
verwantschappen binnen de *Primulanae* door
middel van een cladistische analyse. Eindverhan-
deling, Instituut voor Plantkunde, K.U. Leuven.
- WILEY E. O., 1979. — The annotated Linnean hier-
archy, with comments on natural taxa and
competing systems. *Syst. Zool.* 28 : 308-337.
- WILEY E. O., 1981. — Phylogenetics : the theory and
practice of phylogenetic systematics. Wiley In-
terscience, New York.
- WILEY E. O., SIEGEL-CAUSEY D. J., BROOKS D. R.
& FUNK V. A. 1991. — The compleat cladist :
a primer of phylogenetic procedures. Museum
of Natural History, Lawrence, University of
Kansas.

APPENDIX : PROGRAMMAPAKKETTEN VOOR CLADISTISCHE ANALYSES

Momenteel zijn de meest verspreide pakketten
voor cladistische analyses Hennig86, Clados, PAUP,
MacClade en Phylip. Phylip wordt gratis verdeeld door
zijn auteur (via „anonieme ftp” of na opsturen van
lege schijven) ; MacClade kost 75 USD en de overige
pakketten 50 USD (telkens zonder verzendingskosten).
Hieronder volgen de volledige referenties en een korte
bespreking.

Hennig86

Farris, J. S.
Naturhistoriska Riksmuseet
Molekylärsystematiska laboratoriet
Box 50007 S-104 05 Stockholm, Zweden

Hennig86 is enkel beschikbaar voor IBM-compati-
bele PC's. De meest recente versie is Hennig86 1.5
(1988). Het is een heel compact en snel programma
dat alle essentiële mogelijkheden voor cladistische
analyse bevat. Het belangrijkste pluspunt ten opzichte
van de vroegere versies van PAUP was de snelheid
waarmee de analyses uitgevoerd werden en het feit dat
de heuristische algoritmes kortere bomen vonden. Heel
wat functies die nu ook in PAUP beschikbaar zijn,
vonden hun oorsprong in Hennig86 (o.a. het onder-
drukken van niet ondersteunde takken bij de grafische
weergave van een cladogram).

Clados

Nixon, K. C.
L. H. Bailey Hortorium
462 Mann Library
Cornell University Ithaca
New York 14853, U.S.A.

Clados is enkel beschikbaar voor IBM-compati-
bele PC's en is wat betreft invoer van gegevens com-
patibel met Hennig86, waarmee het vaak in combinatie
gebruikt wordt. De meest recente versie is 1.2 (1992).
Het sterke punt van Clados zijn de grafische mo-
gelijkheden om de toestandsveranderingen van ken-
merken op cladogrammen uit te zetten. Dit is precies één
van de zwakke punten van Hennig86.

PAUP

Swofford, D. L.
LMS/MS/NMNH
Smithsonian Institution
Washington, D.C. 20560, USA
e-mail : swofford@onyx.si.edu

PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) is momenteel enkel beschikbaar voor MacIntosh computers. De meest recente versie is PAUP/Mac 3.1.1 (1993). Er wordt reeds enkele jaren een versie voor IBM-compatibele PC's aangekondigd, maar deze laat nog steeds op zich wachten. PAUP is momenteel het volledigste cladistische programmapakket dat beschikbaar is. Het is veel gebruiksvriendelijker dan Hennig86 en het beschikt over een ganse reeks mogelijkheden en opties die niet beschikbaar zijn in Hennig86.

MacClade

Maddison, W. P. & D. R. Maddison (auteurs)
Sinauer Associates Inc.
Sunderland, Massachusetts (verdelers)
fax : (413) 6657292

MacClade is enkel beschikbaar voor MacIntosh computers en is wat betreft invoer van gegevens com-

patibel met PAUP, waarmee het vaak in combinatie gebruikt wordt. De meest recente versie is 3 (1992). Net zoals Clados beschikt MacClade over uitgebreide grafische mogelijkheden om de toestandsveranderingen van kenmerken op cladogrammen uit te zetten.

PHYLIP

Felsenstein, J.
Department of Genetics SK-50
University of Washington
Seattle, Washington 98195, U.S.A.
e-mail : joe@genetics.washington.edu
ftp adres : evolution.genetics.washington.edu
(128.95.12.41)

PHYLIP is beschikbaar als broncode in Pascal of in C en als uitvoerbare bestanden voor een aantal verschillende computersystemen. De meest recente versie is PHYLIP 3.5 (1993). PHYLIP is een reeks programma's voor fylogenetische analyse, waaronder ook een aantal programma's voor cladistische analyse. Eén van de grote nadelen van de cladistische programma's van PHYLIP is hun traagheid.