

Kontroversenin der
Phylogenetischen
Systematik der
MetazoaStefan Richter &
Walter Sudhaus (Hg.)**Stefan Richter &
Walter Sudhaus
(Hg, 2004) Kontro-
versen in der
Phylogenetischen
Systematik der
Metazoa.****Sitzungsbericht****der Gesellschaft Naturforschender
Freunde zu Berlin. N. F. 43, 1-221.**

In vielen Lehrbüchern zur Evolution (wie z. B. der Neuauflage des renommierten „Linder Biologie. Lehrbuch für die Oberstufe“, 22. überarbeitete Auflage 2005) wird der Eindruck erweckt, molekulare Ähnlichkeitsbäume (Dendrogramme) würden gut mit den Stammbäumen übereinstimmen, die auf der Basis der vergleichenden Anatomie aufgrund morphologischer (gestaltlicher) Merkmale aufgestellt wurden. Die Fachliteratur zeichnet jedoch schon lange ein deutlich differenzierteres Bild. In einem 2004 veröffentlichten Sammelband „Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa“ wird in den einzelnen Beiträgen häufig darauf hingewiesen, dass die auf Gensequenzen beruhenden Stammbäume bislang sicher geglaubte Verwandtschaftsbeziehungen in Frage stellen. Im Vorspann-Artikel schreiben RICHTER & SUDHAUS (S. 5f.): „Die Verwirrung hält bis heute an. Molekular-systematische und morphologische Analysen kommen zu unterschiedlichen Ergebnissen oder aber die molekularen Analysen widersprechen einander genauso, wie das auch bei unterschiedlichen morphologischen Analysen der Fall ist. Auch die Kombination morphologischer und molekularer Daten in einen einheitlichen Datensatz hat in den meisten Fällen noch nicht zu wirklich überzeugenden Verwandtschaftshypothesen geführt.“ Die Autoren stellen weiter fest, dass zwar in vielen Fällen verschiedene molekular-systematische Untersuchungen auch morphologisch begründete Cladogramme bestätigt hätten, wir insgesamt aber dennoch heute in der Großsystematik in einer Phase großer Kontroversen stecken. Das werde leider in den meisten Lehrbüchern nicht deutlich, „wo nur ausnahmsweise Alternativen diskutiert werden, für die es ebenso gute Argumente gibt“ (S. 6).

Im folgenden sollen einige Streiflichter aus den neun Beiträgen zur Phylogenie verschiedener Großgruppen der Metazoen (vielzellige Tiere) zusammengestellt werden.

Gerhard SCHOLTZ befasst sich mit der Position der **Rippenquallen (Ctenophora)** im phylogenetischen System. Nach den charakteristischen Furchungsteilungen sind die Ctenophoren und Cnidarier (Nesseltiere) eindeutig Schwestergruppen, die klassisch als Coelenteraten (Hohltiere) zusammengefasst werden. Andererseits gibt es aber auch Merkmale, die für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ctenophoren und den Bilateria (zweiseitig symmetrische Tiere) sprechen, womit die Übereinstimmungen zwischen den Medusen der Cnidarier und denen der Ctenophoren als konvergent anzusehen wären (S. 15). Darüber hinaus wurden die Ctenophoren auch schon als Schwestergruppe der Deuterostomier („Neumünder“) und in die Nähe der Plathelminthes (Plattwürmer) gestellt. „Leider haben molekular-phylogenetische Analysen keine Klärung in dieser Frage gebracht. Die Ctenophora tauchen hier in ganz unterschiedlichen Positionen auf. ... manchmal sogar innerhalb der Schwämme positioniert“ (S. 16). Unangefochten ist jedoch die Monophylie der drei Gruppen Cnidaria, Ctenophora und Bilateria, sowohl aufgrund molekularer als auch morphologischer Analysen (S. 17).

Eine Pattsituation stellt Andreas SCHMIDT-RHAESA bei Hypothesen zur Position der **Articulata** (Gliedertiere; Annelida [Ringelwürmer] + Arthropoda [Gliederfüßer]) bzw. **Ecdysozoa** („Häutungstiere“;

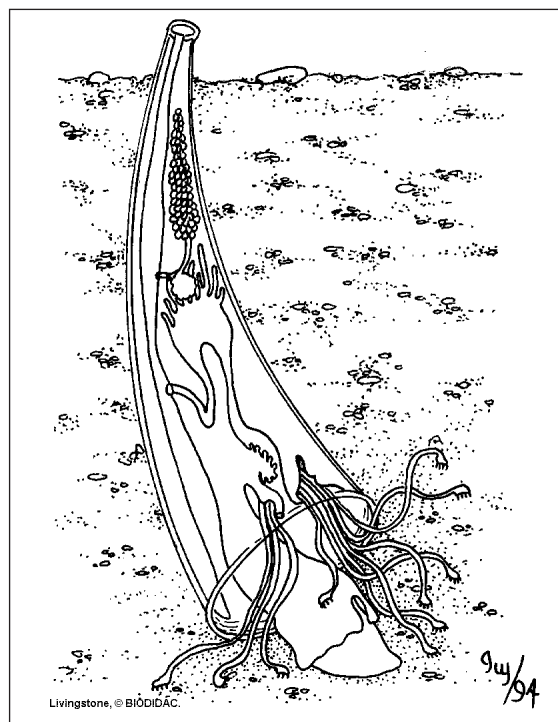


Abb. 1: Scaphopoden-Bauplan (© BIODIDAC, biodidac.bio.uottawa.ca; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Glossar

Annelida: Ringelwürmer**Apomorphie:** abgeleitetes („höherentwickeltes“) → homologes Merkmal**Articulata:** Gliedertiere**Arthropoda:** Gliederfüßer**Bilateria:** zweiseitig symmetrisch aufgebaute Tiere**Chelicerata:** „Scherenträger“**Cnidaria:** Nesseltiere, einfach gebaute, vielzellige Tiere der Meere und seltener von Süßgewässern. Zu ihnen z. B. die Schirm- und Würfelquallen, Seeanemonen und Korallen.**Crustacea:** Krebstiere**Ctenophora:** Rippenquallen, werden klassisch mit den → Cnidaria zu den Hohltieren (Coelenterata) zusammengefasst. Kennzeichnend sind kammartige Plättchen, mit denen die „Rippen“ bedeckt sind.**Deuterostomia:** „Neumünder“; → Bilateria, bei denen der Urmund während der Embryonalentwicklung des Darmes zum After wird. Der Mund durchbricht sekundär aus dem Urdarm.**Hexapoda:** „Sechsfüßer“, Insekten**Homologie:** Gleichwertigkeit von Strukturen oder Organen im Bau und in der Lage im Gesamtorganismus. Häufig im stammesgeschichtlichen Sinne als Gleichartigkeit von Merkmalen aufgrund gemeinsamer Abstammung interpretiert.**Konvergenz:** Mehrfach unabhängig (von verschiedenen Ausgangsstrukturen) entstandenes baugleiches Merkmal**Mandibel:** kräftige Kaulade (Mundwerkzeug) bei → Arthropoden**Metazoa:** vielzellige Tiere**monophyletische Gruppe:** Gruppe, die ausschließlich alle Nachfahren einer Stammart inklusive der Stammart selbst einschließt.**morphologisch:** die äußere Gestalt betreffend.**Myriapoda:** Tausendfüßer**Phylogenie:** Stammesgeschichte**Protostomia:** „Urmünder“; → Bilateria, bei denen der Urmund während der Embryonalentwicklung zum endgültigen Mund wird.**Schwestergruppe:** Zwei → Taxa, die auf eine nur ihnen gemeinsame Stammart zurückgeführt werden können.**Segmentierung:** Unterteilung in gleichartige Körperteile wie z. B. beim Regenwurm.**Taxon (pl. Taxa):** systematische Gruppe**Tentaculata:** „Tentakelträger“, Tiergruppe aus Bryozoen, Armfüßern (Brachiopoden) und Hufeisenwürmern (Phoroniden).**Synapomorphie:** mehreren → Taxa gemeinsames abgeleitetes („höherentwickeltes“) → homologes Merkmal

Cycloneuralia + Arthropoda) fest. Für beide sich ausschließenden Gruppen gibt es gleichwertige Argumente für eine Monophylie: „Für die Ecdysozoa spricht neben molekularen Daten der Komplex Cuticula/Häutung. Für die Articulata spricht der Komplex Segmentierung (Unterteilung in gleichartige Körperteile wie z. B. beim Regenwurm). Beide Komplexe sind aus Unterstrukturen aufgebaut, die für sich genommen eine weitere Verbreitung im Tierreich haben. Selbst wenn sich der Komplex Segmentierung stärker gewichten ließe als der Komplex Cuticula/Häutung, bleibt der Konflikt mit der (vielfältigen) molekularen Unterstützung der Ecdysozoa. Es muss also entweder eine weitreichende Übereinstimmung auf molekularer Ebene (bei den Ecdysozoa) oder eine weitreichende Übereinstimmung morphologischer Strukturen (bei den Articulata) konvergent entstanden sein“ (S. 45f.). Hier hat mehr Wissen eindeutig mehr offene Fragen bezüglich der Verwandtschaftsverhältnisse gebracht, denn lange Zeit „war im deutschen Sprachraum keine Frage, wer die nächsten Verwandten der Arthropoda sind“ (S. 35), nämlich die Annelida, mit denen sie zusammen das Taxon Articulata bilden. „Es war deshalb überraschend, dass sich bei

vergleichenden Analysen des 18S rRNA-Gens keine Unterstützung für die Monophylie der Articulata finden ließ“ (S. 35). Stattdessen boten sich die Cycloneuralia als Teiltaxon der Nemathelminthes (Schlauchwürmer) als Schwestergruppe der Arthropoda an. Das beiden Gruppen gemeinsame Merkmal der Häutung (Ecdysis) diente der Namensgebung Ecdysozoa. Die Schlussfolgerung auf weitreichende Konvergenz könnte allenfalls dann vermieden werden, wenn alle Merkmale in einem hypothetischen gemeinsamen Vorfahren ausgebildet gewesen wären, von denen dann einige in vielen Linien verlorengegangen sein müssten. SCHMIDT-RHAESA weist auch darauf hin, dass die Verwandtschaftsverhältnisse der Annelida, Arthropoda, Echiurida (Igelwürmer), Kamptozoa (Kelchwürmer), Mollusca (Weichtiere) und Sipunculida (Spitzwürmer) zueinander nicht befriedigend gelöst sind (S. 45).

Gerhard STEINER beleuchtet die Phylogenie der **Mollusken** (Weichtiere: Schnecken, Muscheln, Tintenfische). Auch hier treten z. T. massiver Merkmalswidersprüche auf. Entweder sind die morphologischen Übereinstimmungen der Scaphopoda (Kahnfüßer, Abb. 1) mit den Bivalvia (Muscheln) oder jene mit den Cephalopoden (Tintenfische) konvergent entstanden (S. 58).

Kontroversen in der phylogenetischen Systematik der **Euarthropoda** stellen Stefan RICHTER & Christian WIRKNER dar. Die Euarthropoden als ganze Gruppe stellen ein gut begründetes Monophylum dar. Von den vier größeren Euarthropoden-Taxa Chelicerata („Scherenträger“), Myriapoda (Tausendfüßler), Crustacea (Krebstiere) und Hexapoda („Sechsfüßer“, Insekten) ist jedoch keine allgemein als monophyletisch anerkannt (S. 73). Innerhalb der Mandibulaten konkurrieren das Tetraconata-Konzept (Crustacea + Hexapoda) und das Tracheata-Konzept (Myriapoda + Hexapoda) miteinander, was auch mit umstrittenen Homologisierungen zusammenhängt. Auch hier werden traditionelle Verwandtschaftshypothesen durch neuere

Mit der Zunahme der Anzahl
der phylogenetischen Analysen
ist auch die Zahl der unterschiedlichen
Verwandtschaftshypothesen gestiegen.

molekular-systematische Untersuchungen in Frage gestellt. Strittig ist auch die Monophylie der Mandibulata (Crustacea, Myriapoda und Hexapoda). Verschiedene molekular-systematische Analysen widersprechen einer Monophylie dieser Gruppe und favorisieren (wenn auch nicht unumstritten) eine Schwestergruppenbeziehung der Myriapoda zu den Chelicerata (S. 80f.). Für die Morphologen ist dieser Befund überraschend, da bisher keine Merkmale bekannt waren, die als Synapomorphien der

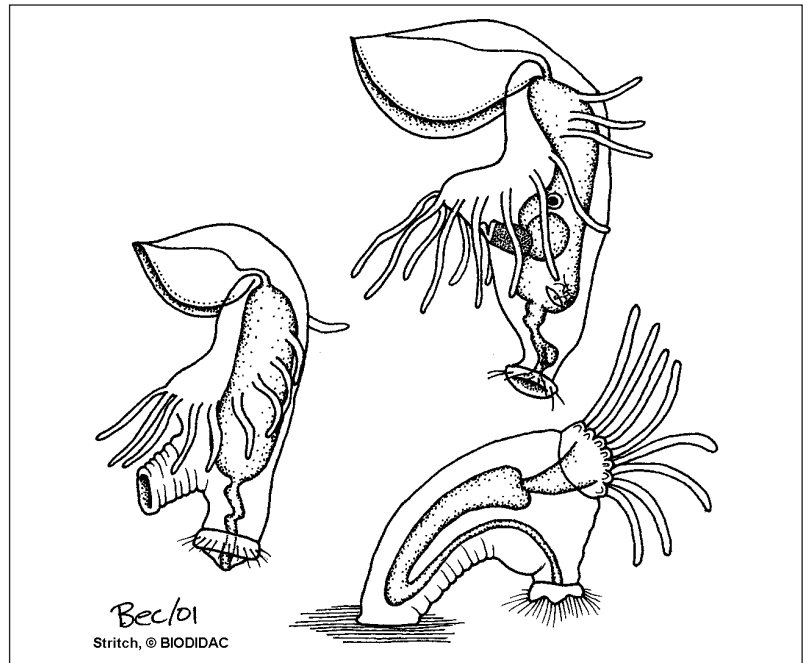
beiden Gruppen gewertet werden konnten (S. 81).

Unklar ist auch die Stellung der **Tentaculata** („Tentakelträger“) im phylogenetischen System, mit welchem sich Carsten LÜTER befasst. Diese Gruppe umfasst die Phoronida (Röhrenwürmer, Abb. 2), Brachiopoda (Armfüßer, Abb. 3) und Bryozoa (Moostierchen) und besitzt als auffällige Gemeinsamkeit das Lophophoralorgan (Armgerüst mit Tentakeln). Sie wurde „aufgrund morphologischer Merkmale traditionell als Schwestergruppe der Deuterostomia aufgefasst. Dagegen sprechen phylogenetische Analysen auf der Basis molekularer Merkmale für eine Position der Tentaculata als

„Beispielsweise können sich manche der primär als homolog angenommenen Merkmale als konvergent herausstellen oder es können Widersprüche durch sekundären Verlust eines Merkmals erklärt werden“ (W. Dohle, S. 126).

Gruppe der Lophotrochozoa innerhalb der Protostomia“ (S. 117). Auch die Zusammenschau aller heute verfügbaren Daten ermöglicht keine Klärung der phylogenetischen Stellung dieser Gruppe; lediglich „das Schwestergruppenverhältnis zwischen Phoronida und Brachiopoda kann als gut begründbar gelten“ (S. 117). LÜTER kommt zum Schluss, dass die Einordnung der Tentaculata in das phylogenetische System der Bilateria bisher nicht befriedigend gelungen sei und offen bleiben müsse – trotz enormen Wissenszuwachses (S. 115f.). Mit der Zunahme der Anzahl der phylogenetischen Analysen „ist auch die Zahl der unterschiedlichen Verwandtschaftshypothesen gestiegen. In Bezug auf die Tentaculata stehen sich Phylogeniehypothesen, die auf molekularen Merkmalen beruhen, und solche, denen morphologische Merkmale zugrunde liegen, in ihrer Aussage diametral gegenüber“ (S. 116). Auf niedrigerem taxonomischem Niveau dagegen wandelt sich das Bild: „Sowohl die Monophylie vieler Teilgruppen innerhalb der Brachiopoda als auch die Monophylie der Brachiopoda selbst wird von beiden Datensätzen unterstützt“ (S. 116). Auch die Monophylie der Teilgruppen Phoronida und Bryozoa wird nicht in Frage gestellt (S. 106). Es sei angemerkt, dass die Bezeichnung Coelomata („Leibeshöhlentiere“) nicht mehr verwendet wird, da heute von einer mehrfach unabhängigen Entstehung sekundärer Leibeshöhlen ausgegangen wird (S. 105).

Eine weitere Widersprüchlichkeit konstatiert Wolfgang DOHLE bei den Verwandtschaftsbeziehungen der Großgruppen der **Deuterostomier**. Er kommt in seinem Essay zu folgendem Schluss: „Wenn wir noch einmal Revue passieren lassen, welche Merkmale für eine Zusammenstellung von



Hemichordata + Chordata sprechen (Stomochord, Neuralrohr, Kiemenspalten) und welche für eine nähere Verwandtschaft Hemichordata + Echinodermata (Stachelhäuter, z. B. Seeigel, Seesterne) angeführt werden können (Dipleurula, Axialorgan), dann ergibt sich aus morphologischer Sicht eine Pattsituation“ (S. 156). Diese Frage solle daher vorerst offen gelassen werden. Dagegen ist die Monophylie der Hemichordata nach Ansicht des Autors gut begründet (S. 123); allerdings erwähnt er die Auffassung mancher Morphologen, die die Hemichordaten trennen wollen, während molekulare Analysen die Monophylie stützen. „Wieder haben wir das Dilemma einer widersprüchlichen Verteilung der Merkmale vor uns“ (S. 150). – Über die Übereinstimmung in Mund- und Afterbildung hinaus sind kaum andere eindeutige Apomorphien für die Deuterostomier zu finden (S. 127). Die Monophylie der Echinodermen und Tunikaten (Manteltiere) ist unbestritten, obwohl es keine Apomorphien gibt, die bei allen Tunikaten vorkommen (S. 137, 152). Die Rekonstruktion des Grundmusters der Chordaten sei derzeit nicht überzeugend durchzuführen, wenn man ein Minimum an metho-

Abb. 2: Phoroniden-Bauplan (© BIODIDAC, biodidac.bio.uottawa.ca; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

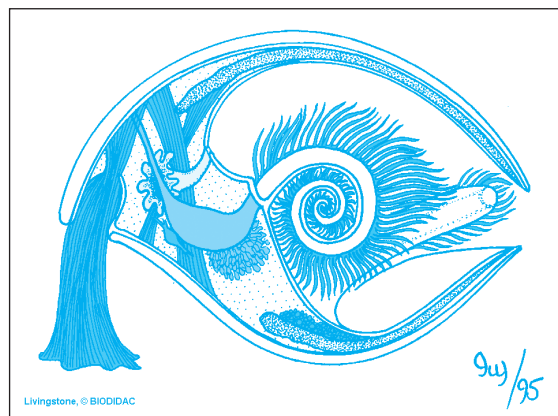


Abb. 3: Brachiopoden-Bauplan (© BIODIDAC, biodidac.bio.uottawa.ca; Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

discher Exaktheit durchhalten wolle (S. 145); die evolutiven Distanzen könnten nur mit Phantasie überbrückt werden (S. 144).

Andreas VILCINSKAS behandelt die phylogenetische Stellung der **Chondrichthyes** (Knorpelfische). Einmal mehr stellen auch bei dieser Gruppe molekulare Analysen klassische Verwandtschaftsbeziehungen in Frage. Die Knorpelfische sind demnach die Schwestergruppe zu den Actinopterygiern (Strahlflosser) oder auch zu den Sarcopterygiern (Fleischflosser). Nach klassischen Vorstellungen sind die Knorpelfische dagegen anezstral zu *beiden* anderen Gruppen. Fossilfunde erlauben bei vielen typischen Merkmalen der Knorpelfische keine klare Bewertung darüber, ob es sich um ursprüngliche oder abgeleitete Zustände handelt (S. 163). Die Monophylie der Knorpelfische ist dagegen gut begründet. Da aktuelle molekulargenetische Untersuchungen die Knorpelfische als Schwestergruppe der Strahlflosser oder der Fleischflosser ausweisen, ergeben sich „gravierende Konsequenzen im Hinblick auf die etablierte Bewertung zahlreicher morphologischer Charaktere“ (S. 170).

Einen Überblick über **Actinopterygier** (Strahlflosser-Fische) und **Sarcopterygier** (Fleischflosser-Fische) und die Frage der Schwestergruppe der Tetrapoden (Vierbeiner) gibt Hans-Peter SCHULTZE. Beide Gruppen sind durch mehrere Apomorphien deutlich gekennzeichnet. „Auch die frühesten Formen können aufgrund von Merkmalen mit wenigen Ausnahmen einem der beiden Taxa zugeordnet werden. Merkmale, die die heutigen Vertreter kennzeichnen, traten schrittweise in der Stammesgeschichte der beiden Taxa auf“ (S. 195).

Schließlich schildert Olivier RIEPPEL Kontroversen zur Stellung der **Schildkröten** (Testudines). Der Autor prognostiziert, dass deren Verwandtschaftsbeziehungen auch in Zukunft kontrovers diskutiert werden, bedingt auch durch das Problem

der fehlenden morphologischen Zwischenformen (S. 216). Der Autor beginnt seinen Artikel mit folgender Feststellung: „Obschon Rezent-Zoologen und Paläontologen sich seit Jahrzehnten intensiv mit der Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tetrapoden befassen, scheint ein Konsens noch in weiter Ferne zu liegen, ja vielleicht sogar in neuerer Zeit in weitere Ferne gerückt zu sein denn je“ (S. 201). Auch auf die Schildkröten trifft zu, dass morphologisch-paläontologische Daten andere Verwandtschaftsbeziehungen nahelegen als molekulare Daten (S. 213).

Kommentar

Der vorstehende Überblick zeigt, dass die Stellung vieler Großgruppen vielzelliger Tiere im System der Lebewesen nicht geklärt ist. Dabei brachten mehr Daten tendentiell mehr Widersprüche anstelle von mehr Klarheit. Der Grund dafür sind oftmals Widersprüche zwischen Morphologie und Molekülen, aber auch Inkongruenzen innerhalb dieser beiden Datenquellen. Es ist keine Seltenheit, dass ausgesprochene Komplexmerkmale einander widersprechende Verwandtschaftsverhältnisse unterstützen. Von einem widerspruchsfreien enkaptischen (eingeschachtelten) System, das evolutionär erwartet werden kann und auch erwartet wurde, ist die Verteilung maßgeblicher Merkmale teilweise weit entfernt.

Tendentiell scheinen Monophyla auf mittlerem taxonomischem Level eher begründbar zu sein als auf dem hohen Level; auch das entspricht nicht evolutionstheoretischen Erwartungen.

Reinhard Junker