

Systematik der Metazoa

Eine phylogenetische Übersicht

Version 2.0

Vorwort

Angeregt durch das Buch „Geschichten vom Ursprung des Lebens. Eine Zeitreise auf Darwins Spuren“ von Richard Dawkins (2009) nahm ich mir vor, meine Datei zur phylogenetischen Systematik der vielzelligen Tiere (Metazoa) zu überarbeiten.

Meine erste Datei habe ich 2005 fertig gestellt, was in meinem letzten Studienjahr war. Ich erstellte sie, um mir einen Überblick über die Verwandtschaftsverhältnisse zu verschaffen und sie diente mir als Lerngrundlage für die anstehende Diplomprüfung.

Nach Abschluss meines Studiums bot ich diese Datei auf meiner eigenen Internetseite frei zum herunterladen an.

Meine Hauptintention war es, Biologiestudenten und allen anderen Interessierten die Verwandtschaftsverhältnisse der Metazoa in einer einzigen, recht umfassenden Datei zur Verfügung zu stellen, so dass diese die Informationen nicht mühsam zusammengesucht werden müssen. Den Biologiestudenten, so hoffte ich, sollte diese Datei ebenfalls als Lerngrundlage für mögliche Prüfungen im Bereich der phylogenetischen Systematik dienen.

Schon damals war mir bewusst, dass diese Datei in einigen Belangen nicht mehr auf dem „neusten“ Stand war, war aber weiterhin der Überzeugung, dass sie als Lerngrundlage dienen könnte.

In den letzten Jahren hat sich, besonders aufgrund von molekularbiologischen Untersuchungen, bei zahlreichen Verwandtschaftshypothesen allerdings soviel geändert, dass eine Überarbeitung der Datei nötig war, um diesem Anspruch wieder gerecht zu werden.

Im folgenden werde ich etwas die Struktur der Datei erklären ¹.

Nach den einleitenden Sätzen der Vorbemerkungen werden die Verwandtschaftsverhältnisse der Metazoa in Form von sich verzweigenden Stammbäumen dargestellt. Dabei sind in der Regel pro Seite immer zwei Gruppen (Taxa) dargestellt, die zueinander Schwestergruppen sind und die auf nur eine ihnen gemeinsame Stammart zurückzuführen sind (monophyletische Taxa).

Wenn ein Taxon weiter aufgesplittet wird, erfolgt die Darstellung auf den folgenden Seiten hierarchisch vom umfangreichen bis zu weniger umfangreichen Taxa (Abbildung 1).

¹ Ich möchte darauf hinweisen, dass es für das Verständnis der Arbeit von Vorteil ist, grundlegende Kenntnisse zur phylogenetischen Systematik zu haben. Ich kann leider an dieser Stelle nicht näher auf die Grundprinzipien der phylogenetischen Systematik eingehen, da dies den Rahmen sprengen würde. Ich möchte diesbezüglich vor allem auf das Buch von Sudhaus & Rehfeld (1992) verweisen. Des Weiteren empfehle ich das Buch von Wiesenmüller, Rothe & Hanke (2002) sowie allgemein die Bücher von Peter Ax und selbstverständlich auch die Werke von Willi Hennig †, der die Methodik der Phylogenetischen Systematik „entwickelte“. In diesen Werken kann man sich grundlegend über die Methodik der Phylogenetischen Systematik informieren.

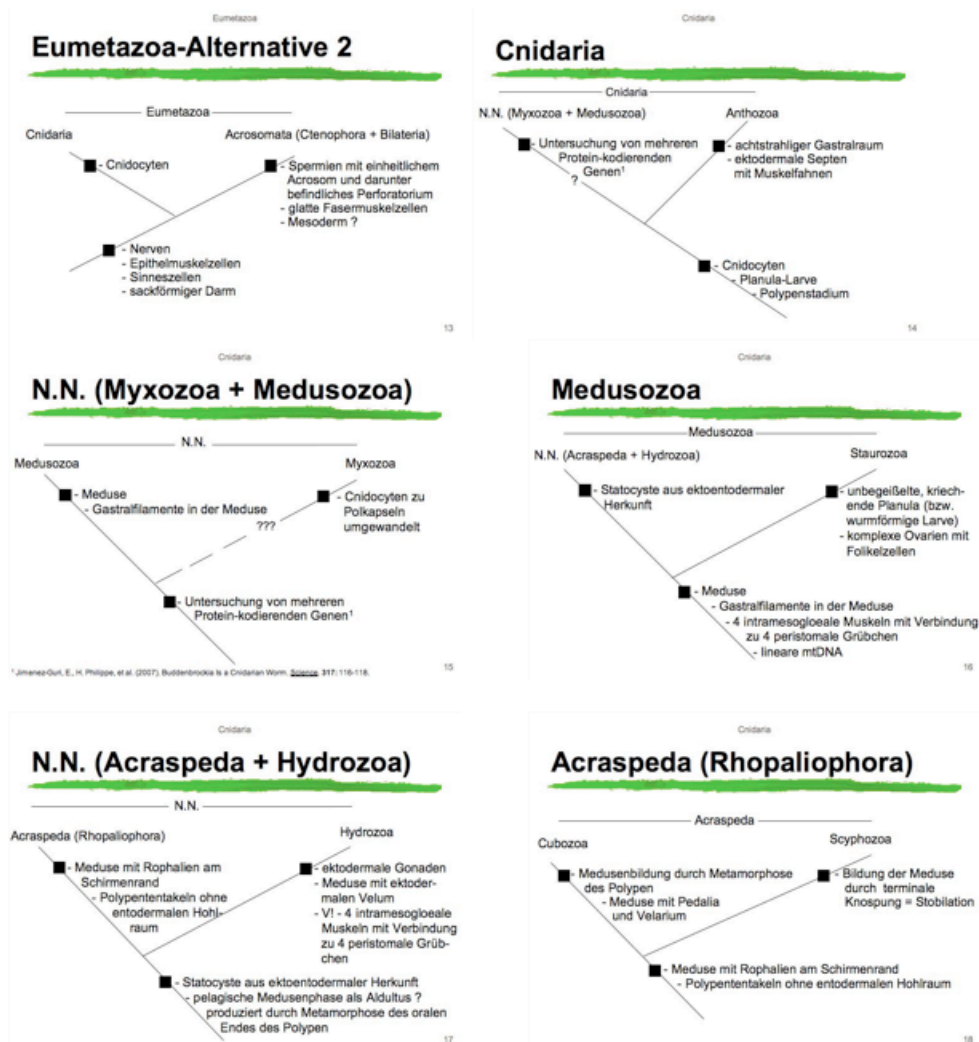


Abbildung 1: Hierarchische Darstellung des Taxons Cnidaria von umfangreicheren (oben links) bis weniger umfangreicheren Teilgruppen (unten rechts).

Jedes Taxon ist mindestens durch eine evolutive Neuheit (Apomorphie), also eine neu erworbene Eigenschaft gekennzeichnet².

Beim Erstellen dieser Arbeit sind die meisten Apomorphien direkt der Literatur entnommen. Nur in wenigen Fällen wurden durch Literaturvergleiche weitere mögliche Apomorphien ermittelt. Apomorphien werden nach Konversion in Stammbäumen durch ausgefüllte und Plesiomorphien (evolutiv alte Eigenschaften) in Form von unausgefüllten Rechtecken dargestellt (Abbildung 2).

² Einzelne Arten sind durch ihre genetische Isolation (ausschließlich Paarung mit Individuen der gleichen Population = biologisches Artkonzept), ihren spezifischen Umweltansprüchen und der damit verbundene Einnischung sowie Realisierung einer speziellen Ökologischen Nische (Ökospezieskonzept) von allen anderen Arten oder mehrere Arten umfassende Taxa abgrenzbar. Deshalb ist ein Aufführen weiterer Merkmale in Form von Apomorphien für einzelne Arten nicht zwingend nötig.

Ob eine Eigenschaft eine Apomorphie darstellt wird in der Regel über den sog. Außengruppenvergleich ermittelt. Dabei wird die Organismengruppe, für die man annimmt, dass sie nur auf eine ihnen gemeinsame Stammart zurückzuführen ist (Innengruppe), mit anderen Organismen verglichen, die nicht dazu gerechnet werden (Außengruppe). Nach dem Sparsamkeitsprinzip wird schließlich davon ausgegangen, dass es sich bei einer Eigenschaft, die auch in der Außengruppe vertreten ist, um eine evolutiv alte Eigenschaft handelt (Plesiomorphie) und wenn eine Eigenschaft nur in der Innengruppe vorkommt es sich dabei um eine evolutiv neue Eigenschaft handelt, die man als apomorphes Merkmal zur Begründung des Taxons nennen kann.

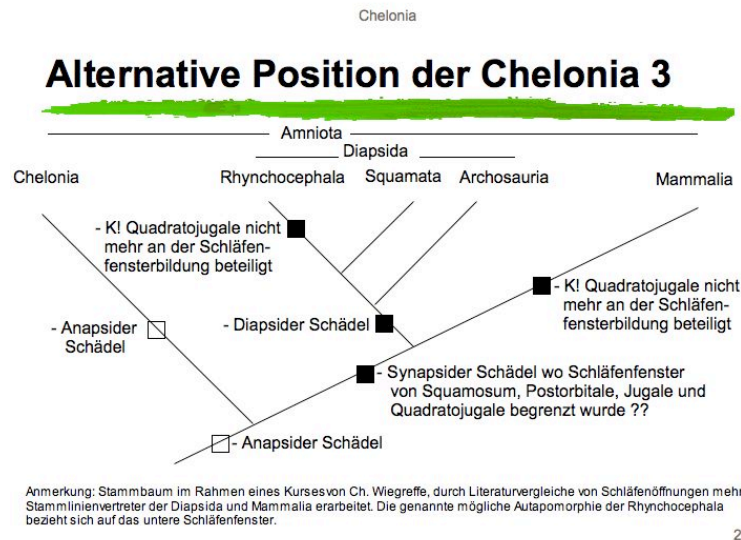


Abbildung 2: Darstellung von Apomorphien (ausgefüllte Rechtecke) und Plesiomorphien (unausgefüllte Rechtecke).

In der phylogenetischen Systematik (Cladistik) werden nur monophyletische Taxa zugelassen und die Dichotomie als methodische Grundvoraussetzung angenommen. Die Darstellung von Verwandtschaftsverhältnissen in der phylogenetischen Systematik sollte somit in einem konsequenten dichotomen Verzweigungsmuster geschehen.

Da die systematische Stellung vieler Tiergruppen ungewiss ist und kontrovers diskutiert wird, findet man aber in vielen Veröffentlichungen (z.B. Giribet et. al. 2009, Knoop & Müller 2009, Giribet 2008, Giribet et. al. 2007, Philippe & Telford 2006, Telford 2006, Todaro et. al. 2006, Wink 2006) zusammenfassende Stammbaumdarstellungen der Metazoa (oder größerer Teilgruppen der Metazoa) in Form von vielen Polytomien. Diese Art der Darstellung soll auf aktuelle Schwachstellen im System hinweisen und die Notwendigkeit weiterer Forschungen aufzeigen.

Ich entschloss mich hingegen, bei vielen strittigen Verwandtschaftsverhältnissen, für eine der gängigen Hypothesen. Somit konnte ich ein dichotomes Verzweigungsmuster nahezu konsequent beibehalten.

Für einige Verwandtschaftsverhältnisse werden zusätzlich Alternativhypothesen dargestellt oder bei den Anmerkungen auf diese hingewiesen.

Bei sehr unsicheren Positionen im System habe ich die entsprechende Verzweigung mit Fragezeichen versehen. Je mehr Fragezeichen aufgeführt sind, um so unsicherer ist die Stellung der jeweiligen Tiergruppe oder Tierart. In einigen Fällen habe ich die zum Taxon führende Linie zusätzlich gestrichelt und nicht wie sonst durchgehend dargestellt, um die unsichere Position noch zu betonen (Abbildung 3, siehe auch Abbildung 1).

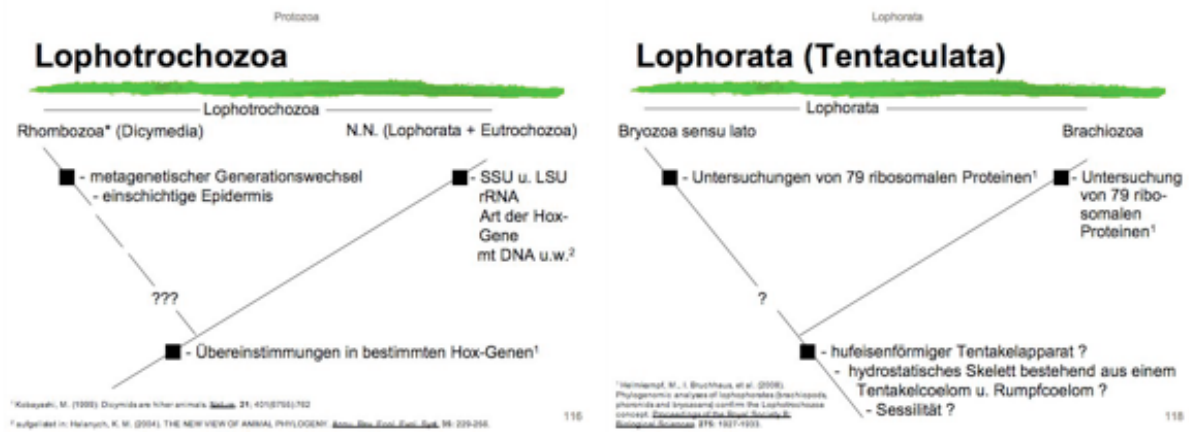


Abbildung 3: Darstellung von Taxa mit unsicheren Stellungen im System, dargestellt durch gestrichelte Linie und Fragezeichen bzw. nur Fragezeichen (links: sehr unsichere Stellung, rechts: etwas unsichere Stellung des Taxons).

Für die jeweiligen Hypothesen gebe ich entweder

1. „nicht molekularbiologische Merkmale“ (hauptsächlich sind das morphologische Merkmale aber es können auch z.B. Verhaltensweisen sein) oder
2. „nicht molekularbiologische + molekularbiologische Merkmale“ oder
3. nur „molekularbiologische Merkmale“ als Apomorphien an.

Die aufgeführten „molekularbiologischen Merkmale“ sind genauer gesagt Hinweise auf die jeweiligen herangezogenen molekularbiologische Untersuchungen, die die dargestellten Verwandtschaftsverhältnisse stützen. Diese Hinweise sind mit Fußnoten versehen, die auf der jeweiligen Seite aufgeführt sind. Die Fußnote besteht aus der vollständigen Quellenangabe der entsprechenden Arbeit bzw. Arbeiten³ (siehe z.B. Abbildung 3). In wenigen Fällen gibt es auch Fußnoten mit Hinweisen auf Arbeiten denen morphologische Merkmale entnommen wurden.

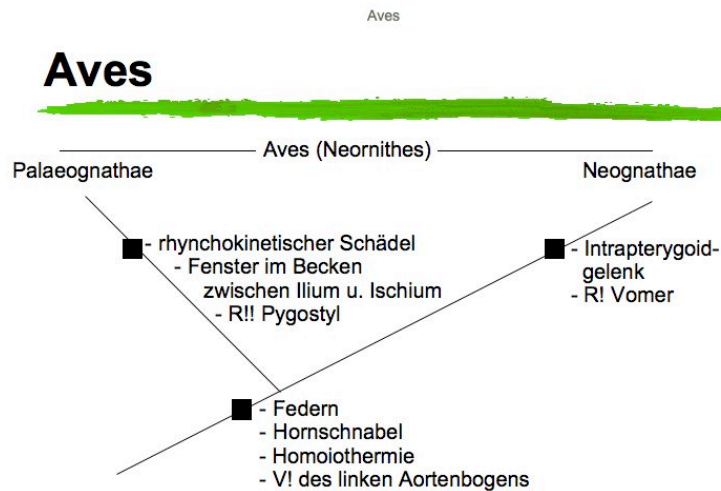
Fragliche bzw. unsichere Apomorphien sind mit Fragezeichen versehen.

Auf den einzelnen Seiten verwende ich des Öfteren die Abkürzungen R! und V! vor oder sel-
tener hinter Merkmalen.

Das R! Steht für die Reduktion eines Merkmales und V! für den Verlust eines Merkmales. In anderen Arbeiten (z.B. Hennig 1984 und 1986, Ax 1995, 1999 und 2001) wird nicht zwischen Verlust und Reduktion unterschieden sondern nur von Reduktionsmerkmalen gesprochen.

In dem Fall wenn ich nicht ermitteln konnte, ob ein Merkmal tatsächlich verloren gegangen ist oder „nur“ stark reduziert wurde habe ich es als Reduktionsmerkmal aufgeführt, wobei eine höhere Anzahl von Ausrufungszeichen für die Stärke der Reduktion steht (Abbildung 4).

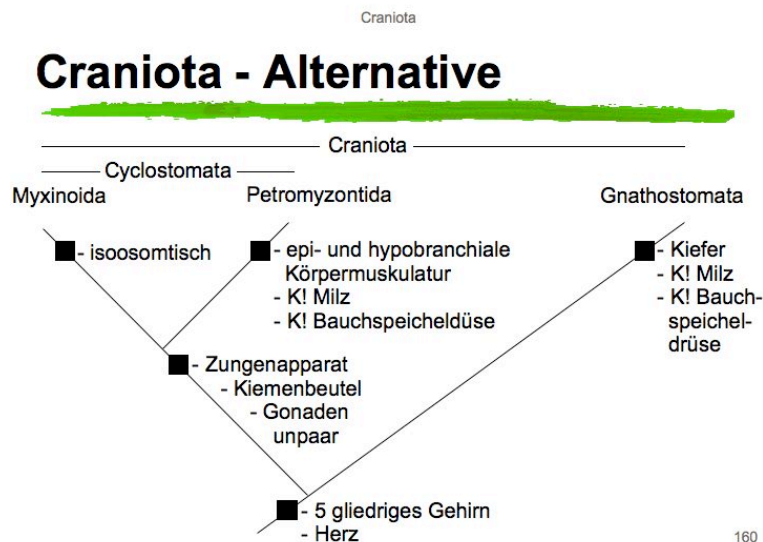
³ Selbstverständlich können nicht die Untersuchungen als solches eine Apomorphie für die jeweiligen Taxa sein sondern nur die jeweiligen Ergebnisse, also z.B. das Feststellen von Unterschieden in der Nukleotidsequenz bestimmter Gene an ganz bestimmten Stellen der Nukleotidfolge oder ähnliches. Der Einfachheit wegen wurde aber nur auf die jeweilige Arbeit bzw. Arbeiten hingewiesen. Jeder weiter Interessierte kann sich die zitierte Arbeit anschauen, um genauer die Ergebnisse zu begutachten.



235

Abbildung 4: Darstellung von Reduktionsmerkmalen (R!, R!!) unterschiedlicher Stärke und von einem Verlustmerkmal (V!).

In wenigen Fällen wird noch die Abkürzung K! verwendet, was für „Konvergenz“ steht und auf Merkmale hinweist, die bei der entsprechenden Verwandtschaftshypothese bei Taxa unabhängig voneinander entstanden sein müssen (Abbildung 5, siehe auch Abbildung 2).

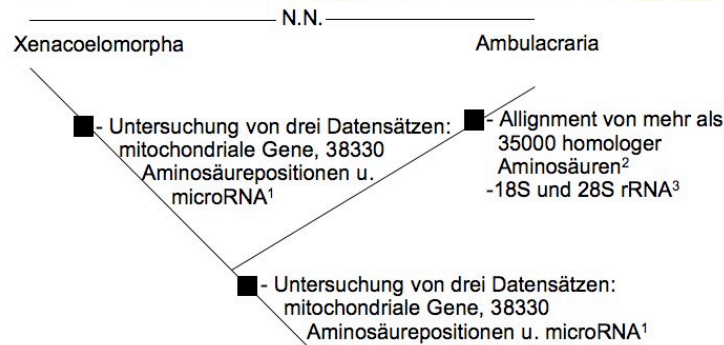


160

Abbildung 5: Darstellung von Konvergenzen (K!).

Viele Taxa haben noch keinen wissenschaftlichen Namen. Solche Taxa sind mit N.N. benannt (Abbildung 6, siehe auch Abbildung 1). Diese Abkürzung steht für „Nomen nominandum“ was lateinisch ist und für „zu nennender Namen“ steht. Hier muss bzw. sollte für das jeweilige Taxon noch ein Name vergeben werden. Für einige in der Datei mit N.N. bezeichneten Taxa existieren bereits wissenschaftliche Namen, auf die ich leider erst spät gestossen bin und daher nicht mehr eingearbeitet habe. Hier sei auf die Internetseite von Stefan Hintsche verwiesen (<http://www.sthco.de/Phylogenetik/index.htm>), wo der Versuch unternommen wird alle Lebewesen in ihren natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen darzustellen und für einige, in meiner Datei mit N.N. bezeichneten Taxa, wissenschaftliche Namen aufgeführt sind (z.B. Cetruminantia für das Taxon Ruminantia plus Whippomorpha). In wenigen Fällen habe ich selber ein Taxonname vergeben, worauf in den Anmerkungen hingewiesen wird.

N.N. (Xenacoelomorpha + Ambulacraria)



¹ Philippe, H., H. Brinkmann, et al. (2011). Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to Xenoturbella. *Nature*, 470: 255-258.

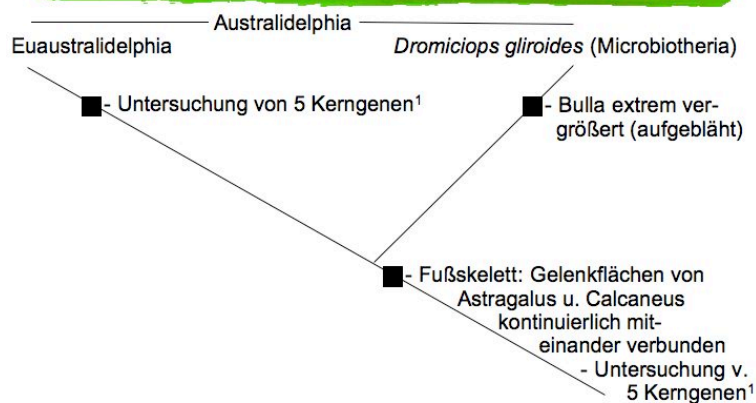
² Bourlat, S. J., T. Juliusdottir, et al. (2008). Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, 444: 85-88.

³ Mallatt, J. and C. J. Winchell (2007). Ribosomal RNA genes and deuterostome phylogeny revisited: more cyclostomes, elasmobranchs, reptiles, and a brittle star. *Mol. Phylogenet. Evol.* 43: 1005-1022.

Abbildung 6: Darstellung eines noch nicht wissenschaftlich benannten Taxons. Dieses mit N.N. bezeichnete Taxon besteht aus Xenacoelomorpha und Ambulacraria.

Für manche Taxonnamen wird in Klammern dahinter ein zweiter Taxonname angegeben, der in der Literatur ebenfalls häufig gebraucht wird (siehe Abbildung 3 für das Taxon: Rhombozoa und Lophorata oder Abbildung 4 für das Taxon: Aves). Dies kann auch der Fall sein, wenn eine einzelne, rezente Art die Schwestergruppe bzw. Schwesterart eines, viele Arten umfassendes Taxon ist⁴ (Abbildung 7).

Australidelphia



¹ Amrine-Madsen, H., M. Scally, et al. (2003). Nuclear gene sequences provide evidence for the monophyly of australidelphian marsupials. *Mol. Phylogenet. Evol.* 28: 186-198

Abbildung 7: Darstellung eines Falls, indem eine einzige Art die Schwesterart für ein viele Arten umfassendes Taxon ist. Für die einzelne Art ist in Klammern ein weiterer wissenschaftlicher Name in Klammern aufgeführt, der ebenfalls verwendet wird.

⁴ Der Grund warum für einzelne, rezente Arten ein Taxonname mit höherrangigen, kategorialen Rang existiert besteht meist darin, dass Fossilien gefunden wurden, die in nahe Verwandtschaft mit der noch lebenden Art gebracht werden. Für Verwandtschaftsdarstellung rezenter Arten ist dieser, die Fossilien umfassender, Taxonname nicht nötig.

Auf manchen Seiten sind Taxonnamen oder Merkmale mit einem Sternchen * versehen (Abbildung 8, siehe auch Abbildung 3). In wenigen Fällen wird auf der Seite selbst erklärt was das Sternchen zu bedeuten hat (Abbildung 8). In den meisten Fällen sind die Erläuterungen zu den Sternchen allerdings im Anhang bei „Anmerkungen“ zu finden.

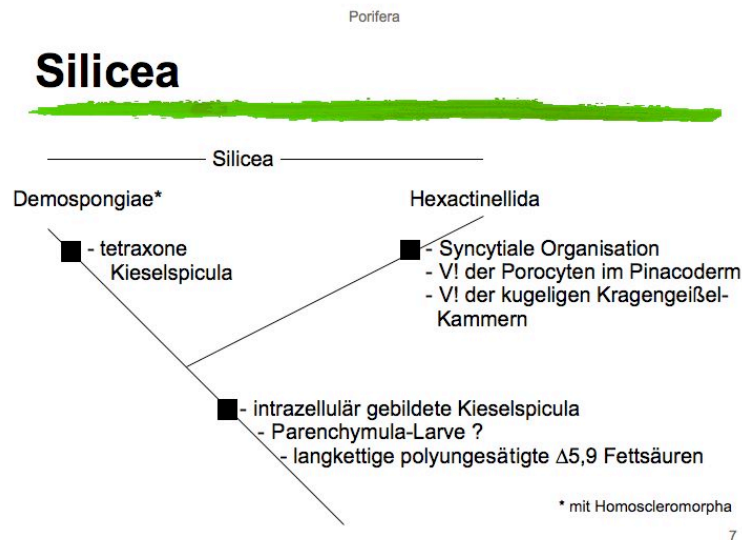


Abbildung 8: Darstellung eines Taxons, welches mit einem Sternchen * versehen ist und wo direkt auf der Seite dessen Bedeutung erklärt wird.

Nach den Seiten mit Darstellungen der einzelnen Stammbaumverzweigungen ist ein geschriebenes System der Metazoa dargestellt. Bei diesem geschriebenen System wurde, der Übersicht wegen, auf alle Alternativhypothesen und auf die in der Arbeit wenig vorkommenden, nicht aufgelösten Polytomien, verzichtet. Dieses geschriebene System stellt also eine gängige Hypothese zu den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Metazoa dar, der in der vorliegenden Datei primär gefolgt wurde. Dieses System kann als Lerngrundlage dienen und könnte sofort in einen dichotomen Gesamtstammbaum umgewandelt werden.

Im Anschluss des geschriebenen Systems folgen die Anmerkungen zu den auf einigen Seiten vorhandenen Sternchen *. Bei diesen Anmerkungen handelt es sich um zusätzliche Informationen oder Erklärungen, die ich an der jeweiligen Stelle für erwähnenswert hielt.

Nach den Anmerkungen folgt das Literaturverzeichnis. Hierbei habe ich eine Unterteilung in vier Kategorien vorgenommen.

Am Anfang sind verwendete Bücher aufgeführt, darauf folgt eine Auflistung verwendeter Mitschriften aus Kursen, Seminaren oder Vorlesungen aus meiner Studienzeit. Als drittes folgen Artikel, die auf den Seiten aufgeführt sind und als viertes Artikel, die mir der Bearbeitung dienten aber nicht direkt auf den einzelnen Seiten aufgeführt sind. Die letztgenannten Artikel sind zum Teil nicht minder wichtig als die Artikel die direkt auf den Seiten aufgelistet sind.

Alle Artikel sind alphabetisch nach den Autorennamen sortiert und im Falle gleicher Autorennamen, steht die aktuellere, „jüngere“ Arbeit zuerst.

Auf eine Auflistung von Internetseiten wurde im Literaturverzeichnis in der Metazoa-Datei verzichtet, weil für die Erstellung und Überprüfung der vorliegenden Datei keine weiteren Quellen als die aufgeführten nötig sind.

Diese aufgeführte Struktur ist vom Prinzip auch bei anderen Dateien, die Verwandtschaftsverhältnisse bestimmter Teilgruppen der Metazoa behandeln (z.B. „Systematik der Chiroptera“) verwendet worden. Dieser Aufbau wird von mir bei möglichen zukünftigen Dateien auch beibehalten.

Generell bleibt noch zu sagen, dass die „Metazoa-Datei“ als nicht beendet angesehen werden kann. Sie liegt jetzt ausschließlich in einer Form vor, die ich für präsentierbar halte, auch wenn das Layout noch an mehreren Stellen eine Feintuning nötig hätte. Auch inhaltlich könnten oder sollten viele Tiergruppen in einem noch umfangreicheren Maße behandelt werden.

Auch trifft es sicherlich zu, dass es zu einigen Gruppen noch neuere Verwandtschaftshypothesen gibt, die keine Berücksichtigung fanden. Insgesamt wurde versucht einen recht aktuellen Stand der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Metazoa zu präsentieren. Ich denke und hoffe, dass dies im Großen und Ganzen auch gelungen ist, so dass diese Datei wieder als Lerngrundlage für Biologiestudenten dienen kann und generell eine umfassende Übersicht über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Metazoa bietet.

Des Weiteren sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass viele der aufgeführten Apomorphien nur mittels Fachbüchern mit Abbildungen zu den jeweiligen Merkmalen wirklich verstanden werden können. Für z.B. Lernvorbereitungen oder bei allgemeinem Verständnisinteresse sollten die entsprechenden Fachbücher herangezogen werden, wie z.B. die Bücher, die in der Literaturliste aufgeführt sind (speziell Ax 1995, 1999 u. 2001; Mickoleit 2004; Westheide & Rieger (Hrsg.) 2003 bzw. die mir nicht vorliegende neuere Ausgabe von 2006).

Ich wünsche Ihnen / euch viel Spaß mit der Datei.

Ihr/Euer

Benjamin Nitsche

PS: Über Anmerkungen und/ oder konstruktiver Kritik würde ich mich freuen.

Zitationsvorschlag für die vorliegende Arbeit:

Nitsche, Benjamin (2012). Systematik der Metazoa. Eine phylogenetische Übersicht. Version 2.0. Online im Internet: http://nitsche-benjamin.de/Zum_Herunterladen.html; http://nitsche-benjamin.de/resources/Systematik_der_Metazoa.pdf [pdf-Datei, Online veröffentlicht am 01.05.2012]