



Universität Hamburg  
DER FORSCHUNG | DER LEHRE | DER BILDUNG



## **Diskussionen und Quellenangaben**

zum Phylogenetischen Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

Maike Blankenhagen

Valentina Fonseca Doncel

Emilian Gores

Mentor der studentischen Forschungsgruppe:

Prof. Dr. Matthias Glaubrecht

*Die studentische Forschungsgruppe wird gefördert vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) sowie der Freien und Hansestadt Hamburg im Rahmen der Exzellenzstrategie von Bund und Ländern.*

Ausgabe 08/2023

## Inhaltsverzeichnis

<b>EINFÜHRUNG</b> .....	<b>1</b>
<b>1. METAZOA: PORIFERA, CNIDARIA, BILATERIA</b> .....	<b>2</b>
1.1 PHYLOGENESE .....	2
1.2 APOMORPHIEN .....	3
<b>2. BILATERIA: PROTOSTOMIA, DEUTEROSTOMIA</b> .....	<b>4</b>
2.1 PHYLOGENESE .....	4
2.2 APOMORPHIEN .....	4
<b>3. PROTOSTOMIA: ECDYSOZOA, SPIRALIA</b> .....	<b>6</b>
3.1 PHYLOGENESE .....	6
3.2 APOMORPHIEN .....	6
<b>4. SPIRALIA: PLATHELMINTHES, TROCHOZOA</b> .....	<b>7</b>
4.1 PHYLOGENESE .....	7
4.2 APOMORPHIEN .....	8
<b>5. PLATHELMINTHES: NEODERMATA, CESTODA, TREMATODA</b> .....	<b>9</b>
5.1 PHYLOGENESE .....	9
5.2 APOMORPHIEN .....	10
<b>6. TROCHOZOA: ANNELIDA, MOLLUSCA</b> .....	<b>11</b>
6.1 PHYLOGENESE .....	11
<b>7. ANNELIDA: CLITELLATA</b> .....	<b>12</b>
7.1 PHYLOGENESE .....	12
<b>8. MOLLUSCA: BIVALVIA, CEPHALOPODA, GASTROPODA</b> .....	<b>13</b>
8.1 PHYLOGENESE .....	13
8.2 APOMORPHIEN .....	13
<b>9. ECDYSOZOA: ARTHROPODA, NEMATODA</b> .....	<b>15</b>
9.1 PHYLOGENESE .....	15
<b>10. ARTHROPODA S. STR.: MYRIAPODA, CHELICERATA, "CRUSTACEA", HEXAPODA</b> .....	<b>17</b>
10.1 PHYLOGENESE .....	17
10.2 APOMORPHIEN .....	19
<b>11. CHELICERATA: XIPHOSURA, ARACHNIDA: SCORPIONES, ARANEAE, OPILIONES, ACARI</b> .....	<b>21</b>

## Diskussionen und Quellenangaben

### Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

11.1 PHYLOGENESE .....	21
<b>12. „CRUSTACEA“: MALOCOSTRACA: DECAPODA, ISOPODA .....</b>	<b>22</b>
12.1 PHYLOGENESE .....	22
<b>13. HEXAPODA: BLATTOPTERA, HYMENOPTERA, DIPTERA, COLEOPTERA.....</b>	<b>23</b>
13.1 PHYLOGENESE .....	23
13.2 APOMORPHIEN .....	24
<b>14. DEUTEROSTOMIA: ECHINODERMATA, CHORDATA.....</b>	<b>26</b>
14.1 PHYLOGENESE .....	26
14.2 APOMORPHIEN .....	26
<b>15. CHORDATA: UROCHORDATA, ACRANIA, CRANIOTA.....</b>	<b>28</b>
15.1 PHYLOGENESE .....	28
15.2 APOMORPHIEN .....	28
<b>16. CRANIOTA: GNATHOSTOMATA, CYCLOSTOMATA: MYXINOIDEA, PETROMYZONTIDA .</b>	<b>29</b>
16.1 PHYLOGENESE .....	29
<b>17. GNATHOSTOMATA: OSTEOGNATHOSTOMATA, CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII, HOLOCEPHALI.....</b>	<b>30</b>
17.1 PHYLOGENESE .....	30
<b>18. OSTEOGNATHOSTOMATA: SARCOPTERYGII, ACTINOPTERYGII: TELEOSTEI .....</b>	<b>31</b>
18.1 PHYLOGENESE .....	31
18.2 APOMORPHIEN .....	31
<b>19. SARCOPTERYGII: ACTINISTIA, TETRAPODA .....</b>	<b>32</b>
19.1 PHYLOGENESE .....	32
<b>20. TETRAPODA: AMNIOTA, LISSAMPHIBIA: CAUDATA, ANURA.....</b>	<b>33</b>
20.1 PHYLOGENESE .....	33
20.2 APOMORPHIEN .....	33
<b>21. AMNIOTA: SAUROPSIDA, MAMMALIA .....</b>	<b>35</b>
21.1 PHYLOGENESE .....	35
21.2 APOMORPHIEN .....	35
<b>22. SAUROPSIDA: LEPIDOSAURIA, TESTUDINES, ARCHOSAURIA: CROCODYLIA, AVES .....</b>	<b>37</b>
22.1 PHYLOGENESE .....	37
22.2 APOMORPHIEN .....	37
<b>23. MAMMALIA: MONOTREMATA, MARSUPIALIA, PLACENTALIA: RODENTIA, PRIMATES, CARNIVORA, CETARTIODACTYLA, PERISSODACTYLA, CHIROPTERA .....</b>	<b>39</b>

# Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

23.1 PHYLOGENESE .....	39
23.2 APOMORPHIEN .....	40
<b>24. EINORDNUNG DER TAXA IN RANGSTUFEN.....</b>	<b>42</b>
<b>QUELLENVERZEICHNIS.....</b>	<b>43</b>

### Einführung

In Hinblick auf die Phylogenese und die Apomorphien der im Stammbaum erwähnten Taxa werden hier die verwendeten Quellen offengelegt. Für jedes Taxon, also für jede natürliche Abstammungsgemeinschaft bzw. monophyletische Gruppe, wird die Darstellung der Aufspaltungsverhältnisse von evolutionären Linien gerechtfertigt (Phylogenese) und die Auswahl der evolutionären Neuheiten (Apomorphien) diskutiert.

Von zentraler Bedeutung für dieses Projekt war die Lehre von Matthias Glaubrecht, Wencke Krings, Julian Glos und Alexander Haas an der Universität Hamburg, sowie das Lehrbuch „Systematische Zoologie“ von Hynek Burda, Gero Hilken und Jan Zrzavý.

# 1. Metazoa: Porifera, Cnidaria, Bilateria

## 1.1 Phylogenese

Wie der Titel fälschlicherweise vermuten lassen könnte, geht es in dieser Arbeit zu einem phylogenetischen Stammbaum zu den Organisationsformen des Tierreichs nicht um das traditionell so beschriebene *Regnum Animale* (Tierreich) im *Supraregnum Eukaryota* (Überreich der Eukaryoten). Tatsächlich hat sich die Klassifikation innerhalb der Eukaryoten derart verändert, dass hier gar kein Taxon mehr als Tier- „Reich“ zu bezeichnen wäre. Solche Lebewesen, die auch im normalsprachlichen Kontext als „Tier“ bestimmt werden, zählen heute zum „Reich“ der Opisthokonta. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 35ff.) Das Abstammungsverhältnis dieses Taxons und der Holozoa oder Choanoflagellata werden in diesem Stammbaum nicht behandelt. Stattdessen sind die Metazoa Ausgangspunkt unserer Arbeit, da jenes Unterreich als so genannte „Vielzeller“ oder „Tiere im engeren Sinne“ zuerst solche Lebewesen enthält, die unserer natürlichsprachlichen Rede von Tieren am ehesten gerecht werden. Aus diesem Grund ist der Ausgang von den Metazoa als Mittel für unser Ziel am ehesten geeignet, einen intuitiv erfassbaren Stammbaum zu den Organisationsformen des Tierreichs zu entwerfen. Insofern die Arbeit als Stammbaum der Metazoa bei diesem Taxon seinen Anfang nimmt, muss das Verhältnis dieser Klasse zu übergeordneten Taxa oder Schwestergruppen nicht thematisiert werden.

Die Entscheidung, die Porifera und Cnidaria den Bilateria gegenüberzustellen, bedarf jedoch einer weiteren Erklärung. Traditionell wurden die Porifera (als sog. Parazoa) den Eumetazoa gegenübergestellt. Sie wurden für besonders ursprünglich und einfach gehalten. (Siehe bspw. Munk 2011, S. 12 und Burda et al. 2016, S. 49f.) Dies konnte durch molekularphylogenetische Analysen nicht bestätigt werden. Vielmehr geht man nun davon aus, dass die Porifera (und Placozoa) sekundär vereinfacht sind und die Merkmale der Eumetazoa bereits sehr viel früher, nämlich schon an der Basis der Metazoa entstanden sind. Mithin fehlen Anhaltspunkte dafür, die Eumetazoa als eigenes Taxon den Porifera gegenüberzustellen und „Eumetazoa“ müsste synonym zu „Metazoa“ verwendet werden. Die Ctenophora findet man heute an der Basis der Metazoa, von denen sich in der Stammlinie zu den Bilateria diploblastische Gruppen in der Reihenfolge: Ctenophora – Porifera – Placozoa – Cnidaria abspalten. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 50) Diesen Zusammenhang haben wir aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht abgebildet und uns auch auf die Gruppen der Porifera und Cnidaria beschränkt, da es uns um die Darstellung der Zugehörigkeit der Porifera, Cnidaria und Bilateria zu den Metazoa geht.

## 1.2 Apomorphien

Gerade in Abgrenzung zu den koloniebildenden Zusammenhängen von Einzelzellen (z.B. bei Choanoflagellata), die man ebenfalls als Körper bezeichnen könnte, ist der nun vielzellige Körper der Metazoa das auffälligste Merkmal dieser Klasse. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 37) Diese Zellen stehen miteinander in Verbindung und sind insofern differenziert, als dass sie sich in Geschlechtszellen (Gameten) und Körperzellen (Somazellen) unterscheiden lassen. (Vgl. Munk 2011, S. 10) Als zentrale evolutionäre Neuerung wurde die Vielzelligkeit mit der Illustration eines Gewebeausschnitts mit Radialtuben von *Sycon raphanus* (Kronenkalkschwamm) dargestellt. An dem Tier als Vertreter der Porifera und damit als Vertreter der basalen Metazoa, kann verdeutlicht werden, wie die Vielzelligkeit als evolutive Neuerung langsam Einzug in das Tierreich gehalten hat. In der Illustration sind hoch spezialisierte Körperzellen wie die Kragengeißelzellen (Chanozyten) (a) zu sehen, aber auch Eizellen (b), Skelettnadeln (Spiculum) (c) und zuführende Kanäle (d):

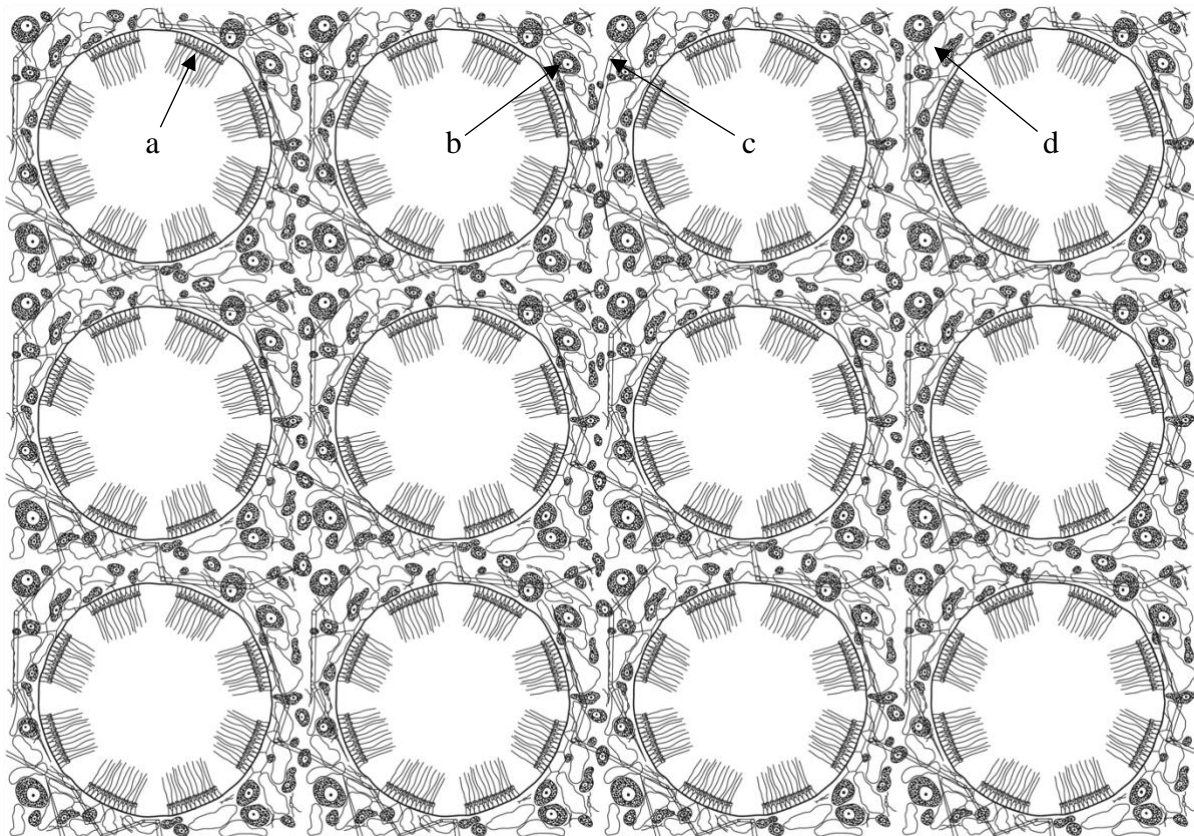


Abb. 1: Vielzelligkeit – Gewebeausschnitt von *Sycon raphanus*. (Eigene Darstellung nach Storch et al. 2004, S. 40 und Brohmer et al. 2002)

## 2. Bilateria: Protostomia, Deuterostomia

### 2.1 Phylogenese

Nach dem heutigen Kenntnisstand kann die traditionelle Aufteilung der Bilateria in die beiden phylogenetischen Linien Protostomia und Deuterostomia nicht mehr durchgehalten werden. Acoelomorpha hielt man für sekundär vereinfachte Tiere innerhalb der Protostomia (Subtaxon der Plathelminthes), Xenoturbellida hielt man für sekundär vereinfachte Tiere innerhalb der Deuterostomia, die mit Hemichordata und Echinodermata verwandt sind. (Vgl. Bourlat et al. 2003 und Burda et al. 2016, 4.3-4.4.2) Tatsächlich zeigen neue Analysen aber eine ursprüngliche Stellung der beiden Taxa. Acoelomorpha und Xenoturbellida sind demnach Schwestergruppen, die als Xenacoelomorpha zusammengefasst werden. Xenacoelomorpha stehen noch vor der Differenzierung in Proto- und Deuterostomia an der Basis der Bilateria und bilden damit die Schwestergruppe zu allen anderen Bilateria bzw. Eubilateria. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 84f.) Nicht alle Bilateria sind also Protostomia oder Deuterostomia.

Da es uns aber lediglich um die Einordnung der Spiralia, Ecdysozoa und Deuterostomia ging, wurde dennoch die Einteilung in Protostomia und Deuterostomia vollzogen. Denn innerhalb der Eubilateria werden heute die Spiralia, Ecdysozoa, Deuterostomia und Chaetognatha unterschieden, von denen – jedenfalls in Bezug die Entwicklung des Blastoporus – Spiralia und Ecdysozoa Protostomia sind. Obwohl die Monophylie der Protostomia häufig in Frage gestellt wird, legen morphologisch-molekulare Studien nahe, dass Spiralia und Ecdysozoa wohl Schwestergruppen sind. Die Protostomia könnten also möglicherweise in einer von der traditionellen Fassung abweichenden Zusammensetzung weiterhin Bestand haben, wie es auch im Stammbaum dargestellt wurde. (vgl. Burda et al. 2016, S. 98) Diese Darstellung bietet die Möglichkeit, auf zentrale Gemeinsamkeiten der Spiralia und Ecdysozoa im Gegensatz zu den Deuterostomia einzugehen. Chaetognatha und Xenacoelomorpha haben wir aus Gründen der Übersichtlichkeit und aufgrund des unsicheren Forschungsstandes ausgelassen.

### 2.2 Apomorphien

Obwohl wir mit den Protostomia und Deuterostomia nur Gruppen der Eubilateria aufführen, ging es uns um die Darstellung der zentralen Apomorphien der Bilateria. Insofern darunter auch basale Bilateria wie Xenacoelomorpha fallen, konnte die Entwicklung von zentralen Nerven- und Sinnessystemen hier nicht genannt werden. Auch die Ausbildung von Mesoderm, also der triploblastischen Organisation im Gegensatz zur diploblastischen Organisation der anderen Metazoa, musste als Apomorphie der Eubilateria in unserer Darstellung wegfallen. Für die



## Diskussionen und Quellenangaben

Bilateria ist die Entstehung der bilateralen Symmetrie ein wesentliches Merkmal, die wir mit folgendem Symbol dargestellt haben:

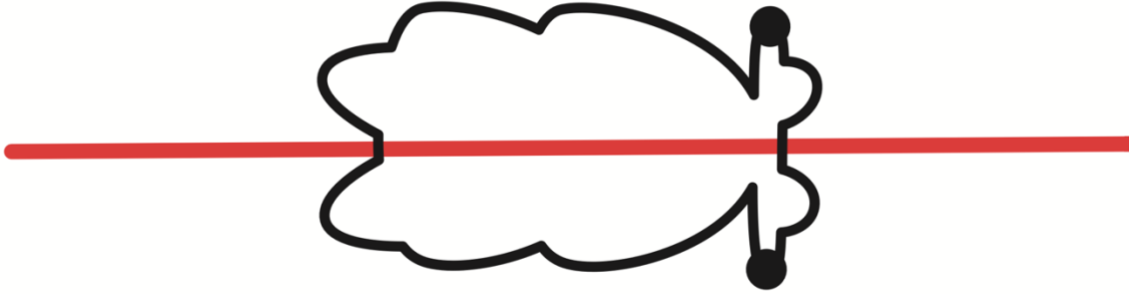


Abb. 2: Bilateralsymmetrie. (Eigene Darstellung)

### 3. Protostomia: Ecdysozoa, Spiralia

#### 3.1 Phylogenese

Siehe zur Zugehörigkeit der Ecdysozoa und Spiralis zu den Protostomia 2.1.

#### 3.2 Apomorphien

Bei den Protostomia formt sich der Blastoporus (Urmund) in der Embryonalentwicklung zu einem länglichen Spalt, dessen seitliche Lippen fusionieren und dabei vorne und hinten die Mund- und Afteröffnung freilassen. Oft wird der Blastoporus damit zum definitiven Mund (Mundöffnung). Die Ausbildung eines solchen Darmkanals ermöglicht die mechanische oder chemische Verarbeitung der Nahrung in mehreren Etappen. (Vgl. Storch 2004, S. 80, 82 und Burda et al. 2016, S. 88) Dieser Zusammenhang wurde wie folgt illustriert:



Abb. 3: Blastoporus (Urmund) entwickelt sich zum definitiven Mund. (Eigene Darstellung)

## 4. Spiralia: Plathelminthes, Trochozoa

### 4.1 Phylogenese

Obwohl die Monophylie der Spiralia (Lophotrochozoa) nach derzeitigem Kenntnisstand kaum noch gesichert ist, wird die Einordnung der Platyzoa, „Lophophorata“, Trochozoa und (evt.) Chaetognatha und „Mesozoa“ zu dieser Gruppe trotzdem vorgenommen, um anzuzeigen, dass die Stammart der Spiralia vermutlich eine Spiralfurchung aufwies (bei manchen sekundär reduziert), die nach gängiger Ansicht nur einmal entstanden ist. (Vgl. Munk 2011, S. 39 und Burda et al. 2016, S. 106f.) „Lophophorata“, Chaetognatha und „Mesozoa“ wurden im Stammbaum aus Gründen der Übersichtlichkeit und wegen der unsicheren Zuordnung vollständig weggelassen. Platyzoa gelten als basale Spiralia, zu denen Plathelminthes, Gnathifera und Gastrotricha gehören, wobei nur die artenreichen Plathelminthes im Stammbaum abgebildet sind, die für den Menschen von besonderer Bedeutung sind. Die Zugehörigkeit der Plathelminthes zu den Platyzoa wurde daher unterschlagen und nur die Verwandtschaft zu den Spiralia dargestellt.

Die Zugehörigkeit der Trochozoa zu den Spiralia wurde im Stammbaum aufgenommen, obwohl die Spiralfurchung der Trochozoa und die Spiralfurchung der Plathelminthes evt. nicht homolog zueinander sind. (Vgl. Munk 2011, S. 39) Hierin kann ein Grund für den Zweifel an der Monophylie der Spiralia gesehen werden. Solange sich jene Zweifel aber nicht weiter erhärten, nehmen wir die im Stammbaum vorgenommene Einordnung für gerechtfertigt.

#### 4.2 Apomorphien

Bleibt die Monophylie der Spiralia bestehen, ist die Spiralfurchung eine zentrale Apomorphie. Sie beschreibt einen Furchungstyp, bei dem sich jeweils vier neue Zellen spindelförmig abschnüren. Das sich daraus ergebende Spiralmuster wurde wie folgt illustriert:

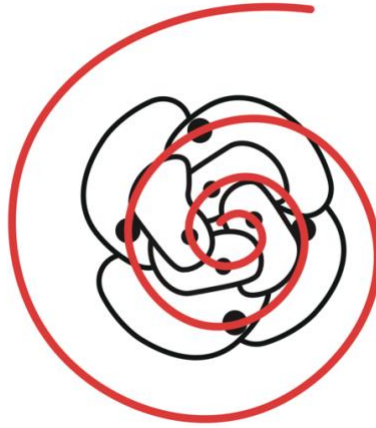


Abb. 4: Spiralfurchung. (Eigene Darstellung)

## 5. Plathelminthes: Neodermata, Cestoda, Trematoda

### 5.1 Phylogenese

Es ist heute sicher, dass die traditionelle Einteilung der Plathelminthes in „Turbellaria“, Trematoda und Cestoda nicht die wirklichen phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Plathelminthes widerspiegelt. Nach neuem Forschungsstand teilen sich die Plathelminthes in Catenulida und Rhabditophora auf, wobei die allermeisten Arten auf die Rhabditophora entfallen. Hier wird in weitere Taxa eingeteilt, dessen Stellung zueinander noch nicht abschließend geklärt ist: Macrostomorpha, Polycladida, Lecithoepitheliata, Proseriata, Adiaphanida, Rhabdocoela und Euneoophora, wobei die Gruppe der Euneoophora die mit Abstand größte ist. (Vgl. Burda et al. 2016, 6.1.2) Wegen der unklaren Zuordnung und der geringen Artenzahl, die auf die anderen Taxa entfällt, wurden sie im Stammbaum nicht aufgeführt. Zum Taxon der Euneoophora gehören die meisten Taxa, die traditionell zu den „Turbellaria“ gerechnet wurden (bspw. Rhabdocoela mit *Mesostoma ehrenbergi*), sowie die ausschließlich parasitär lebenden Monogenea, Cestoda und Trematoda, die als Neodermata zusammengefasst werden. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 110) Auf diese artenreichen Taxa entfallen bedeutende Parasiten und Krankheitserreger für den Menschen und Nutztiere. Da die Monophylie der Monogenea in Frage steht, haben wir uns in der Darstellung auf die Subtaxa Cestoda und Trematoda konzentriert.

## 5.2 Apomorphien

Das Nervensystem der Plathelminthes ist netzförmig angeordnet und zeichnet sich durch eine Konzentration im Vorderende aus (Gehirn). (Vgl. Storch et al. 2004, S. 101 und Munk 2011, S. 44) Dieser charakteristische Aufbau würde wie folgt illustriert:

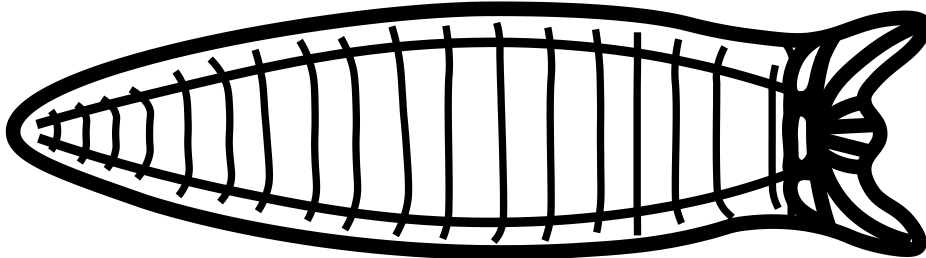


Abb. 5: Konzentration des Nervensystems am Vorderende (ZNS). (Eigene Darstellung)

Plathelminthes haben Ring-, Längs- und Diagonalmuskeln unter der Epidermis und Dorsoventralmuskeln im Parenchym. Dieser Hautmuskelschlauch arbeitet gegen das Hydroskelett, den nicht komprimierbaren Flüssigkeitskörper (Parenchym). (Vgl. vgl. Munk 2011, S. 43f.) Dieses System dient den Tieren zur Fortbewegung. Für den Stammbaum wurde es wie folgt illustriert:

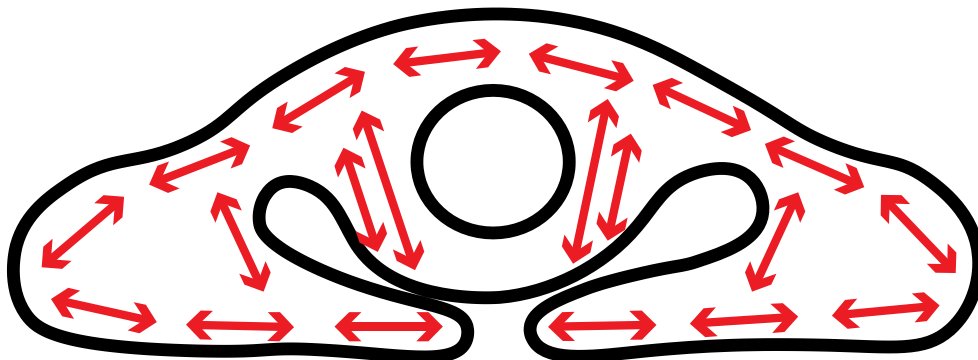


Abb. 6: Hautmuskelschlauch aus Epidermis, Ring- und Dorsoventralmuskeln. (Eigene Darstellung)

## 6. Trochozoa: Annelida, Mollusca

### *6.1 Phylogenese*

Zu den Trochozoa gehören Mollusca, Annelida und wahrscheinlich Nemertea. Sie eint u.a. ein ventral gelegenes Nervensystem und die Trochophora-Larve. Die Zuordnung der Nemertea ist jedoch weiterhin unklar. So wurden sie traditionell den Plathelminthes nahestellt, andere Hypothesen erwägen jedoch verwandtschaftliche Beziehungen mit Annelida, Brachiozoa oder sogar eine enge Verwandtschaft mit Chordata. (vgl. Burda et al. 2016, S, 143) Die Nemertea wurden wegen ihrer unklaren Einordnung im Stammbaum ausgelassen. Die Aufspaltung der Trochozoa in Annelida und Mollusca ist gut belegt.

## 7. Annelida: Clitellata

### 7.1 Phylogenese

Die traditionelle Einteilung der Annelida in „Polychaeta“ und Clitellata wurde spätestens durch phylogenetische Analysen mit 28S rRNA und durch Kombination mehrerer Gene mit morphologischen Befunden in Frage gestellt. So geht man heute von zwei Linien der Anneliden aus, Errantia und Sedentaria (nicht zu verwechseln mit den traditionell so genannten Taxa). Den Errantia entsprechen annäherungsweise die traditionell so genannten Aciculata und zu den Sedentaria gehören „Canalipalpata“, „Scolecida“ und Clitellata. In die paraphyletische Gruppe der „Polychaeta“ werden heute Clitellata, Echiura, Sipuncula und Pogonophora gestellt. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 158ff.) Die Bedeutung der Annelida für die Bioturbation ist nicht zu unterschätzen. Manche Arten gelten regional als Delikatesse (Sipuncula). Dennoch konnten wir aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht alle Taxa auflisten, zumal die Einordnung vieler Arten und Gruppen noch unklar ist. Wir haben uns daher auf die Darstellung der Clitellata beschränkt, die mit ca. 7000 Arten eine der größten Gruppen der Anneliden bilden und für den Menschen wichtige Vertreter wie z.B. *Lumbricus terrestris* (Regenwurm) oder *Hirudo medicinalis* (Medizinischer Blutegel) umfasst. Da wir nicht auf andere Sedentaria eingehen, wurde dieser Zusammenhang in der Darstellung vernachlässigt.



## 8. Mollusca: Bivalvia, Cephalopoda, Gastropoda

### 8.1 Phylogenese

Die Mollusken sind neben den Arthropoden der artenreichste Tierstamm. (Storch et al. 2004, S. 157) Innerhalb der Mollusca werden heute Aplacophora, Polyplacophora, „Monoplacophora“, Bivalvia, Gastropoda, Scaphopoda und Cephalopoda unterschieden. Zu den basalen Mollusken zählen nach der klassischen Malakzoologie entweder Polyplacophora und Aplacophora gemeinsam als Aculifera (Amphineura) oder nach der modernen Phylogenetik lediglich Aplacophora, wobei Polyplacophora dann die Schwestergruppe der Conchifera wäre. Zu den Conchifera gehören „Monoplacophora“, Gastropoda, Cephalopoda, Scaphopoda und Bivalvia. (Vgl. Burda et al. 2016, 8.3.2) Die basalen Mollusken Polyplacophora und Aplacophora wurden im Stammbaum wegen ihrer vergleichsweise geringen Artenzahl (Polyplacophora ca. 1000, Aplacophora ca. 300) und für den Menschen weniger zentralen Bedeutung zugunsten der Conchifera ausgelassen.

Bei den Conchifera gelten die „Monoplacophora“ als Schwestergruppe der Ganglioneura. Innerhalb der Ganglioneura werden die Cephalopoda meist als Schwestergruppe zu den Pleistomollusca (Scaphopoda, Gastropoda und Bivalvia) angesehen. (Vgl. Burda ebd.) Die „Monoplacophora“ wurden aufgrund ihrer Paraphylie und die Scaphopoda wegen ihrer geringen Artenzahl (ca. 350) und geringen direkten Bedeutung für den Menschen nicht im Stammbaum erwähnt. Auf Gastropoda und Bivalvia entfallen 95% der bekannten Mollusca, für die das gemeinsame Taxon Pleistomollusca (zu Deutsch treffenderweise: „die meisten Mollusken“) vorgeschlagen wurde. Da sich das Taxon aber höchstens auf molekulare Analysen stützt und nur sehr vage morphologische Synapomorphien vorschlägt, wurde dieser Zusammenhang im Verhältnis zu den Cephalopoda unterschlagen und lediglich die Zugehörigkeit der drei Taxa zu den Mollusca betont. (Vgl. Kocot et al. 2011)

### 8.2 Apomorphien

Alle sieben sich stark unterscheidenden Taxa der Mollusca eint (primär) u.a. der in Kopf, Fuß und Eingeweidesack gegliederte Körper, die Radula und das stark reduzierte Coelom, das als Gonoperikard ausgebildet ist. (Vgl. Munk 2011, S.50 und Burda et al. 2016, S. 144) Mollusken im Allgemeinen und auch Cephalopoda, Bivalvia und Gastropoda umfassen außerordentlich diverse Baupläne. Die primäre Körpergliederung aller Mollusken hat sich bei den Cephalopoda insofern weiterentwickelt, als dass der Fuß zu Fangarmen und dem Trichter umgebildet wurde. Bei Bivalvia ist wiederum der Kopf sekundär reduziert, wobei Fuß und Eingeweidesack

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

erkennbar sind. Der Eingeweidesack der Gastropoda ist um 180° gedreht. Dieses Schicksal der primären Apomorphie der Mollusca bei Cephalopoda, Gastropoda und Bivalvia (von links nach rechts) wurde mit dem folgenden Symbol dargestellt:

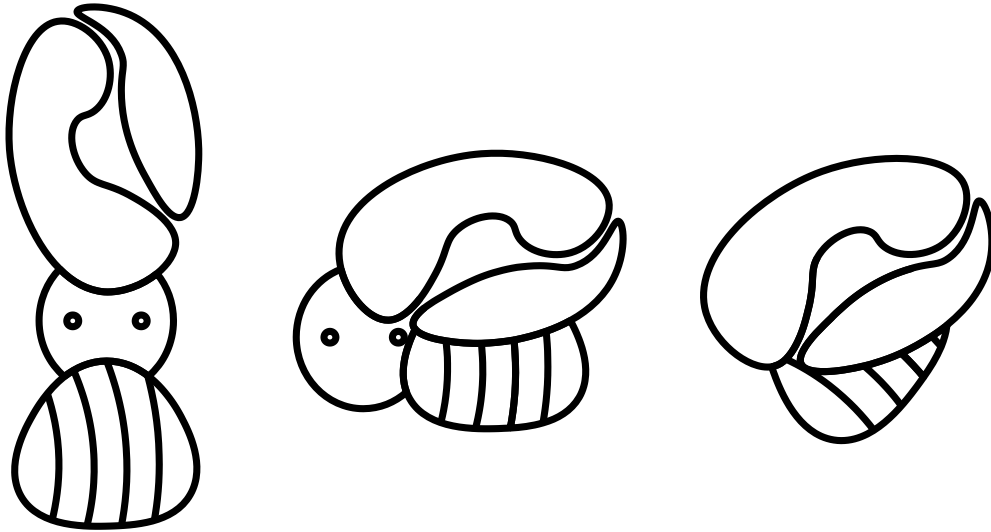


Abb. 7: Gliederung in Kopf, Fuß und Eingeweidesack. (Eigene Darstellung)

## 9. Ecdysozoa: Arthropoda, Nematoda

### 9.1 Phylogenese

Die Tiergruppe Ecdysozoa schließt die Subtaxa Scalidiphora, Nematoida und Panarthropoda ein. Unter anderem ist Ihnen die Häutung unter Einfluss eines ecdysteroiden Hormons gemein. Obwohl das Taxon der Ecdysozoa nach molekularsystematischen Studien erst in den letzten Jahrzehnten eingeführt wurde, scheint sich die Ecdysozoa-Hypothese in verschiedener Hinsicht gut zu bewähren. (Vgl. Burda et al. 2016, 9.1)

Basale Ecdysozoa sind Scalidiphora und Nematoida. Obwohl von großer Bedeutung für das Verständnis der Phylogenese der Ecdysozoa, haben wir die sehr artenarme Gruppe (ca. 250) der Scalidiphora im Stammbaum weggelassen. Auch innerhalb der Nematoida mussten wir aus Gründen der Übersichtlichkeit Abstriche machen. Hier unterscheidet man Nematomorpha und Nematoda. Aufgrund ihrer geringen (direkten) Relevanz für den Menschen, mussten die Nematomorpha zugunsten der ungleich größeren und bedeutsamen Gruppe der Nematoda zurückstehen. Die Nematoda stellen mit ca. 25.000 beschriebenen und eine halbe Million geschätzten Arten ein sehr großes Taxon dar. Als bedeutende Parasiten sind sie für den Menschen, aber auch für das Ökosystem von großer Wichtigkeit. Zu ihnen gehören *Ascaris lumbricoides* (Spulwurm), *Caenorhabditis elegans* (Modellorganismus), *Dracunculus mediensis* (Medinawurm), *Globodera rostochiensis* (Kartoffelnematode), *Heterodera schachtii* (Rüben-nematode) und *Trichinella spiralis* (Trichine). Da wir die Gruppe der Nematomorpha nicht behandeln, viel in der Darstellung auch das höhere Taxon Nematoida weg. Nematoden und Arthropoden unterscheiden sich stark voneinander. Auch als Vorfahren der Arthropoden kommen sie nicht in Frage, denn Nematoden sind sekundär stark vereinfacht. (vgl. Burda et al. 2016, 9.2) War haben dennoch die Nematoden den Arthropoden gegenübergestellt, da das Ecdysozoa-Konzept vor allem auf den gemeinsamen Merkmalen der Nematoden und Arthropoden beruht. So kann der Stammbaum anzeigen, dass das Ecdysozoa-Konzept dem konkurrierenden Articulata-Konzept vorzuziehen ist, das sich auf die gemeinsamen Merkmale der Anneliden und Arthropoden stützt.

Tadigrada, Onychophora und Euarthropoda (Arthropoda s. str.) bilden die letzte Gruppe der Ecdysozoa: die Panarthropoda (Arthropoda s. lat.). (vgl. Burda et al. 2016, S. 183) Ob die Tardigrada tatsächlich zu dieser Gruppe gehören oder eher eine Schwestergruppe zu den anderen Panarthropoda bilden, war lange unklar. Obwohl ihre Zugehörigkeit zu den Panarthropoda nun gesichert scheint, haben wir uns entschieden, sie und die Onychophora zugunsten der Euarthropoden auszulassen, zumal die Onychophora nur wenige Arten umfassen,

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

die von vergleichsweise geringerer Bedeutung für den Menschen sind. Auf diese Weise konnten wir das höhere Taxon der Panarthropoden weglassen und so den Fokus auf die Euarthropoden als Arthropoden s. str. setzen, die als artenreichstes Taxon der Tiere ökologisch enorm relevant und auch für den Menschen eine unmittelbar relevante Rolle spielen.

## 10. Arthropoda s. str.: Myriapoda, Chelicerata, „Crustacea“,

### Hexapoda

#### 10.1 Phylogenese

Mit ca. 1,5 Millionen beschriebenen und vermutlich mehreren Millionen unbeschriebenen Arten ist kein Taxon der Tiere artenreicher als das der Arthropoden s. str. (Euarthropoden). (Vgl. Burda et al. 2016, S. 195) Angesichts dieser enormen Vielfalt schien es uns geboten, diesen Artenreichtum auch im Stammbaum abzubilden. Während wir bisher im Auflösungsgrad des klassischen Linnéschen-Systems höchstens bis zu den Klassen vorgedrungen sind,<sup>1</sup> haben wir die Arthropoden s. str. insofern wesentlich detaillierter dargestellt, als dass sogar auf Ordnungen eingegangen wurde.<sup>2</sup>

Zunächst sind aber die rezenten Subtaxa zu besprechen, in die sich die Arthropoda s. str. aufteilen: Myriapoda, Chelicerata, „Crustacea“ und Hexapoda. Bezüglich ihrer Stellung zueinander sind verschiedene Verwandtschaftshypothesen im Umlauf. Nach der Schizoramia-Hypothese bilden Crustacea und Chelicerata die Gruppe der Schizoramia, deren Schwestergruppe, die Uniramia, aus den Myriapoda und Hexapoda besteht. Diese Hypothese betont u.a. die primär marine Lebensweise der Crustacea und Chelicerata, die den für ein Landleben charakteristischen Merkmale der Myriapoda und Hexapoda (Tracheata) gegenübersteht.

Nach dem Mandibulata-Konzept bilden Crustacea, Myriapoda und Hexapoda das Taxon der Mandibulata, das den Chelicerata gegenübersteht. Innerhalb der Mandibulata werden dabei Myriapoda und Hexapoda als Tracheata zusammengefasst, zu denen Crustacea die Schwestergruppe bildet. Dieses Konzept stützt sich insbesondere auf abgeleitete Merkmale, wie den Bau des Kopfes der Mandibulata, der ein Paar Antennulae, Antennen und Mandibeln, sowie zwei Maxillenpaare aufweist. Die Chelicerata können durch die andersartige Tagmatisierung des Körpers von den Mandibulata abgegrenzt werden (siebenteiliges Prosoma mit sechs Extremitätenpaaren und ein Opisthosoma mit 13 Segmenten).

Molekulargenetische Studien unterstützen jene Unterscheidung von Chelicerata und Mandibulata nicht und befürworten das Pancrustacea-Konzept. Demnach bilden Hexapoda und „Crustacea“ das Taxon Pancrustacea, dem die Myriochelata oder Paradoxopoda mit den

---

<sup>1</sup> Bei Mollusca: Cephalopoda, Bivalvia, Gastropoda. Bei Neodermata: Cestoda, Trematoda

<sup>2</sup> Bei den Arachniden: Scorpiones, Araneae, Opiliones, Acari. Bei den „Crustacea“: Decapoda, und Isopoda. Bei den Hexapoda: Blattoptera, Hymenoptera, Diptera und Coleoptera.

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

Myriapoda und Chelicerata gegenüberstehen. Neben molekularphylogenetischen Merkmalen bezieht sich dieses Konzept u.a. auf die Ultrastruktur der Ommatidien der Komplexaugen der Hexapoda und „Crustacea“ und deren in einigen Punkten übereinstimmende Entwicklung des Nervensystems. Die nahe Verwandtschaft der Myriapoda und Chelicerata (z.B. als Myriochelata) wird jedoch nur von molekularen und nicht von morphologischen Analysen gestützt.

Eine andere Auffassung, die auf einer Kombination von morphologischen, molekularen und phylogénomischen Analysen beruht, hält das traditionelle Mandibulata-Konzept wieder für gangbar. (Vgl. Burda et al. 2016, 11.3)

Die Forschungsmeinung geht also in verschiedenen Punkten auseinander. Deswegen betont der Stammbaum lediglich die Zugehörigkeit der Myriapoda, Chelicerata, „Crustacea“ und Hexapoda zu den Arthropoda s. str. (Euarthropoda) und enthält sich in weiten Teilen einer Entscheidung zur genaueren Stellung der Taxa untereinander. Dass in neuerer Zeit eher das Pancrustacea-Konzept befürwortet wird, wollten wir aber nicht unerwähnt lassen. Wir haben uns dafür entschieden, in Anlehnung an das Pancrustacea Konzept, die „Crustacea“ als paraphyletische Gruppe zu behandeln, da sich die Überzeugung von der Paraphylie der Crustacea anscheinend durchgesetzt hat, auch wenn die Stellung der Klassen der Pancrustacea untereinander und die Stellung der Chelicerata und Myriapoda neben den Pancrustacea noch äußerst klärungsbedürftig ist. (Vgl. 12.1 Phylognese der Crustacea)

## 10.2 Apomorphien

Eine zentrale evolutionäre Neuerung der Arthropoden s. str. (Euarthropoden) sind die Arthropodien, die gegliederten Extremitäten. Hier sind die Einzelglieder (Poditen) durch Gelenke verbunden und können durch Muskeln gegeneinander bewegt werden. (vgl. Munk 2011, S. 90) Das ursprüngliche Arthropodium bestand wahrscheinlich aus einem kurzen, basalen Protopodit und einem langen, endständigen Telopodit, wobei dieses Bein vermutlich einen äußeren Exopodit und einen inneren Endopodit trug. Als ein solches Spaltbein könnte es den ursprünglichen Extremitäten der Crustacea ähnlich sein. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 196f.) Dieser Zusammenhang wurde im Stammbaum wie folgt abgebildet:

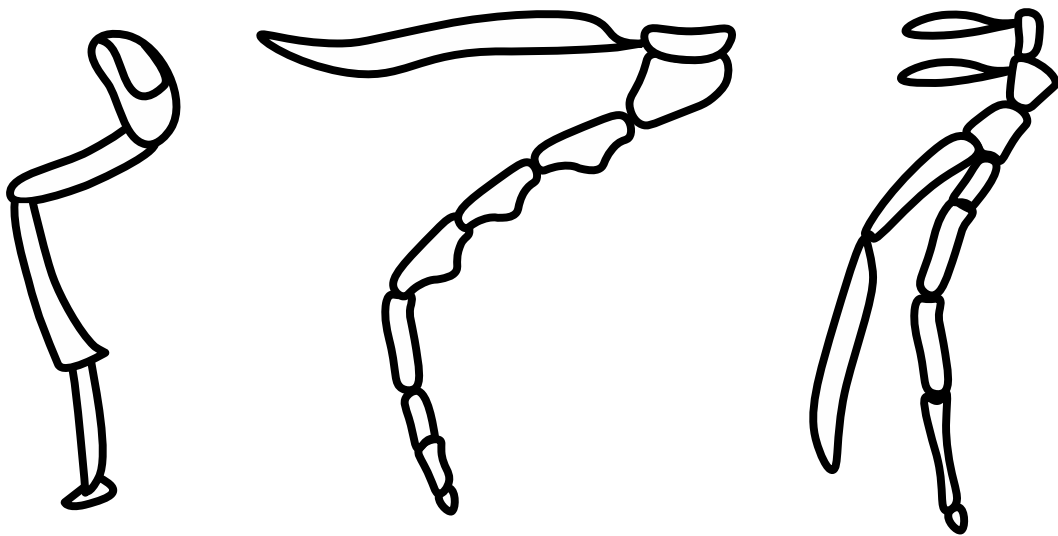


Abb. 8: Gegliederte Extremitäten. (Eigene Darstellung)

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

Tagmata sind funktionelle Körperabschnitte, die als weitere Apomorphie der Arthropoda s. str. gelten. Hier verschmelzen Segmente zu funktionellen Einheiten, wie „Thorax“ (Brustkorb) oder „Abdomen“ (Hinterleib), wobei diese Begriffe bei den Euarthropoden unterschiedliche Abschnitte bezeichnen. Bei den Malacostraca werden andere Begriffe für die Einteilung des Körpers verwendet (Pereion, Pleon und Abdomen). Für jene Apomorphie haben wir folgende Darstellung gefunden:

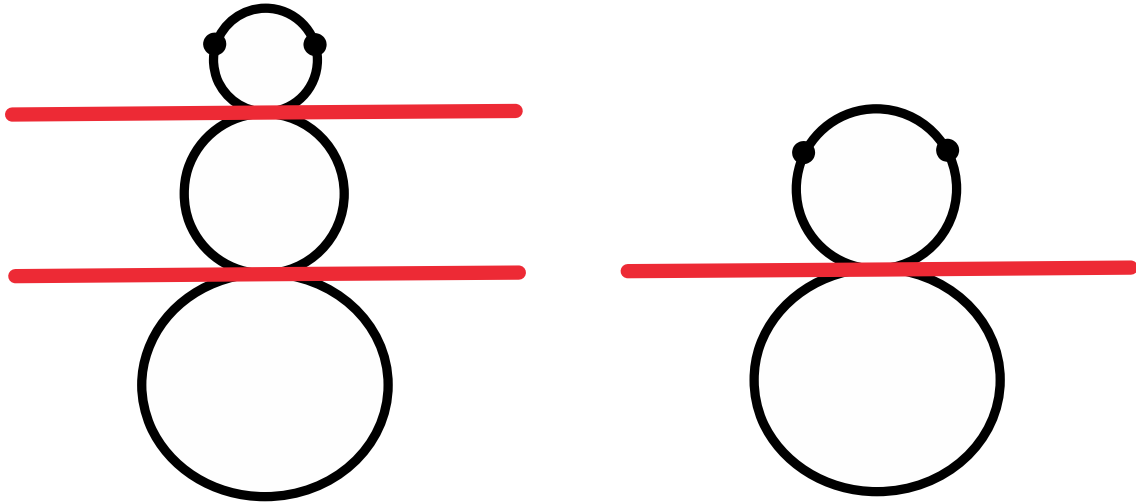


Abb. 9: Verschmelzung von Segmenten zu funktionellen Einheiten. (Eigene Darstellung)



## 11. Chelicerata: Xiphosura, Arachnida: Scorpiones, Araneae, Opiliones, Acari

### *11.1 Phylogenese*

Traditionell versteht man die Pantopoda als Schwestergruppe der Euchelicerata, zu denen die Xiphosura und Arachnida gehören. In diesem Sinne behandeln wir lediglich die Euchelicerata, werden aber im Weiteren von Chelicerata sprechen, da die Pantopoda auch regelmäßig an die Basis der „Euchelicerata“ bzw. Chelicerata gestellt werden. (Vgl. Storch et al. 2004, S. 271 oder Munk 2011, S. 98)

Die Aufteilung der Chelicerata in Xiphosura und Arachnida hält sich bis heute. Nicht zuletzt wird diese Gabelung durch die ihre unterschiedlichen Lebensweisen gestützt. Denn sowohl die Stammart der Xiphosura, als auch deren rezente Vertreter sind aquatische Organismen (auch Pantopoda), während in gegenteiliger Übereinstimmung die Stammart der Arachnida, als auch ihre rezenten Vertreter eine terrestrische Lebensweise führen (bis auf solche Arten, die sekundär zu einer semiaquatischen Lebensweise zurückgekehrt sind). (Vgl. Burda et al. 2016, S. 212f.)

Innerhalb der Arachnida werden wenigstens 11 Taxa unterschieden: Opiliones, Scorpiones, Palpigradi, Ricinulei, Opilioacariformes (und Parasitiformes), Acariformes, Solifugae, Pseudoscorpiones, Araneae, Amblypygi und Uropygi. Wir konzentrieren uns im Stammbaum auf die Darstellung der artenreichen Taxa: Opiliones, Scorpiones, „Acari“ und Araneae. Solifugae und Pseudoscorpiones wären wenigstens ebenso artenreich, mussten aber aus Gründen der Übersichtlichkeit wegfallen, da sie für den Menschen weniger von direkter Relevanz sind und auch im Wiedererkennungswert vor den anderen zurückstehen. Dass die Monophylie der „Acari“ heutzutage angezweifelt wird, haben wir auch im Stammbaum festgehalten. Unter diese paraphyletische Gruppe fallen die Subtaxa: Acariformes, Opilioacariformes und Parasitiformes. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 213 und 218-221)

## 12. „Crustacea“: Malacostraca: Decapoda, Isopoda

### *12.1 Phylogenese*

Nach dem Pancrustacea-Konzept sind die Hexapoda und „Crustacea“ den Pancrustacea zuzuordnen. Die paraphyletische Gruppe der „Crustacea“ umfasst dann drei hochrangige Taxa: Oligostraca, Vericustracea (mit Malacostraca) und „Allotriocardia“ (paraphyletisch, weil hier auch die Hexapoda hineingehören). Obgleich dieses Konzept in neuerer Zeit die meiste Zustimmung erfährt und sich wohl am besten bestätigen lässt, wurden im Stammbaum der Übersicht halber, aufgrund der weiterhin unklaren Beziehung der Pancrustacea-Taxa zueinander und wegen den Unstimmigkeiten bei der Einordnung der Chelicerata und Myriapoda neben den Pancrustacea (Vgl. 10.1 Phylogenese der Arthropoda s. str.) „Crustacea“ und Hexapoda nicht als den Pancrustacea zugehörig dargestellt. Dass es sich bei den „Crustacea“ aber aller Wahrscheinlichkeit nach um eine paraphyletische Gruppe handelt wurde im Stammbaum festgehalten. (Vgl. Burda et al. 2016, 13.2)

Die „Crustacea“ umfassen 10 Klassen: Ostracoda, Mystacocarida, Branchiura, Pentastomida, Malacostraca, Thecostraca, Copepoda, Branchiopoda, Cephalocarida und Remipedia. Angesichts dieser Vielfalt mussten wir uns auf wesentliche Klassen beschränken. Mit ca. 39.000 beschriebenen Arten sind die Malacostraca das artenreichste Taxon der „Crustacea“. Hinsichtlich ihrer Sinnesleistungen und Verhaltensweisen werden sie für die am weitesten entwickelten „Crustacea“ gehalten. Darüber hinaus sind gerade die Ordnung Malacostraca, die für den Menschen bedeutende Speisekrebse umfassen, und Isopoda als bedeutende Streuzersetzer zu erwähnen. Neben den Malacostraca haben auch die Copepoda Eingang in den Stammbaum gefunden. Sie spielen als weltweit größte Quelle für tierisches Eiweiß eine herausragende Rolle in der Nahrungskette. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 229, 233 und 236)

## 13. Hexapoda: Blattoptera, Hymenoptera, Diptera, Coleoptera

### *13.1 Phylogenese*

Hexapoda sind bezüglich ihrer Artenvielfalt (vermutlich mehrere Millionen) und den unterschiedlichen Nischen, die sie besetzen, die erfolgreichste und vielfältigste rezente Tiergruppe überhaupt. Die Stellung der Subtaxa der Hexapoda zueinander ist jedoch Thema unterschiedlicher Debatten. Nach der Entognatha-Ectognatha-Hypothese bilden Protura, Collembola und Diplura aufgrund ihrer entognathen Mundwerkzeuge die Entognatha, während Archaeognatha, Zygentoma und Pterygota, deren Mandibeln und Maxillen freiliegen, als Ectognatha zusammengefasst werden. Nach der Ellipura-Cercophora-Hypothese bilden Collembola und Protura das Taxon der Ellipura, deren Schwestergruppe die Cercophora mit Diplura und Insecta s. str. wäre. In Angesicht dieser anhaltenden Kontroversen, wurde die Aufteilung der Subtaxa der Hexapoda im Stammbaum ausgelassen. Aus Gründen der Übersichtlichkeit mussten außerdem Diplura, Collembola, Archaeognatha und Zygentoma ausgelassen werden, damit auf einige Ordnungen der Pterygota genauer eingegangen werden kann: Odonata, Blattodea, Coleoptera (Vorratsschädling, Pflanzenbestäuber, Nützlinge), Hymenoptera (Honiglieferant, Bestäuber, Nützling, Schädling), Lepidoptera, Diptera (Bestäuber, Schädlinge, Parasiten, Überträger von Krankheiten). (Vgl. Burda et al. 2016, 14.2 und 14.3) Diese Taxa wurden neben ihrer enormen Relevanz für den Menschen und für unterschiedlichste Ökosysteme auch deswegen gewählt, da sie mit ihrem Wiedererkennungswert eine Einordnung bereits bekannter Tiere leicht ermöglichen.

### 13.2 Apomorphien

Die namensgebende Apomorphie der Hexapoda ist der Thorax mit drei Paaren sechsgliedriger Extremitäten. Strenggenommen handelt es sich hier um zwei Apomorphien. Einmal den Thorax mit drei Paaren lokomotorischer Extremitäten und dann die Sechsgliedrigkeit der Laufbeine. Diese Glieder werden Coxa (Hüfte), Trochanter (Schenkelring), Femur (Schenkel), Tibia (Schiene) und Tarsus (Fuß) genannt. Der Tarsus endet in einer Klaue. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 240f.) Diese Apomorphie haben wir wie folgt dargestellt:

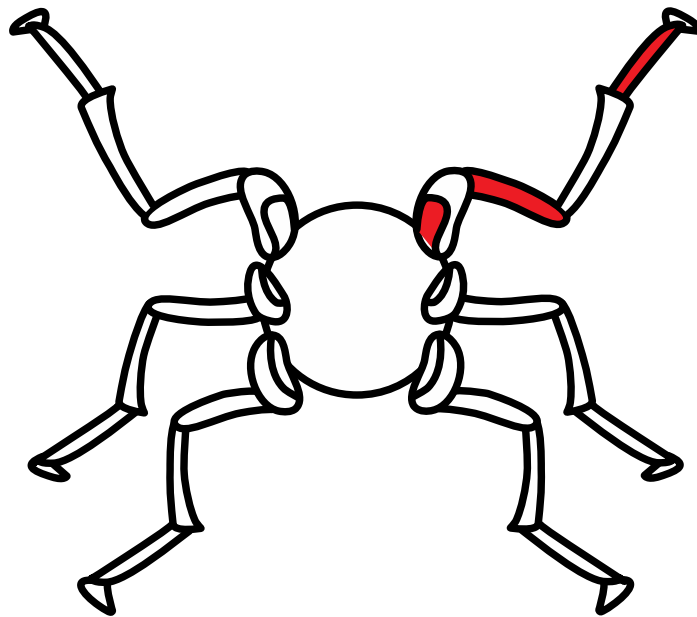


Abb. 10: Thorax mit drei Paaren sechsgliedriger Extremitäten. (Eigene Darstellung)

## Diskussionen und Quellenangaben

Eine weitere Besonderheit ist die Gliederung des Rumpfes in drei Tagmata: Kopf, Thorax und Abdomen, die wie folgt Eingang in den Stammbaum gefunden hat:

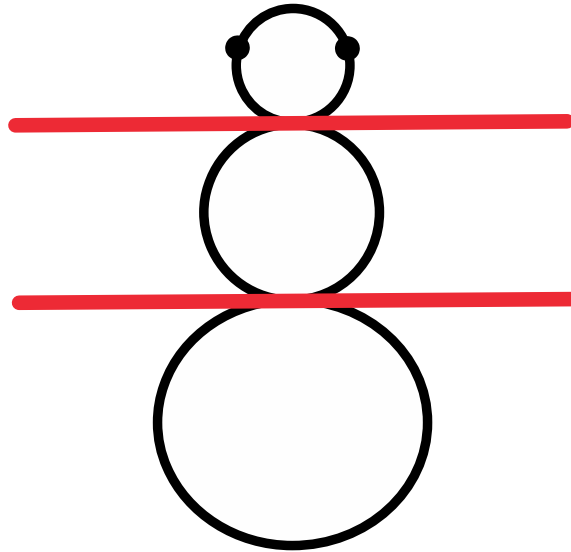


Abb. 11: Rumpfgliederung in Kopf, Thorax und Abdomen. (Eigene Darstellung)

## 14. Deuterostomia: Echinodermata, Chordata

### 14.1 Phylogenese

Der Großteil der Tierarten entfallen auf die Protostomia. Dennoch nehmen die Deuterostomia im Stammbaum einen ebenso großen Raum ein, wie die Protostomia, weil sie zum einen im Hinblick auf die Biomasse den Vergleich nicht zu scheuen brauchen<sup>3</sup> und zum anderen in der Auffassung des Menschen vom Tierreich eine wichtige Rolle spielen.

Die Deuterostomia spalten sich in die Chordata und Ambulacraria auf. Zu den Ambulacraria gehören die Hemichordata und Echinodermata. Eine veraltete Deutung sieht die Chordata als Schwestergruppe der Hemichordata. Trennt man sich von dieser Auffassung, sind die Chordata nicht, wie früher angenommen, die Nachfolger der Ambulacraria. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 257 und 260f.) Wegen ihrer geringen Artenzahl wurden die Hemichordata im Stammbaum nicht erwähnt (ca. 110 Arten Enteropneusta, ca. 19 Arten Pterobranchia. Vgl. ebd. 265ff.). So konnten wir zugunsten der Echinodermata auch das höhere Taxon der Ambulacraria auslassen.

### 14.2 Apomorphien

Zentrale Apomorphie der Deuterostomia ist die Entwicklung des Blastoporus zur Analöffnung und die Neubildung des definitiven Mundes (Mundöffnung). (Vgl. Burda et al. 2016, S. 259)

Zur Veranschaulichung wurde folgendes Symbol erstellt:



Abb. 12: Blastoporus (Urmund) entwickelt sich zum definitiven Mund. (Eigene Darstellung)

---

<sup>3</sup> Von den schätzungsweise 550 Gt C (gigatons of carbon) der gesamten Biomasse auf Erden, entfallen ungefähr 1,6 Gt C auf Tiere, die zu den Protostomia und 0,9 Gt C auf Tiere, die zu den Deuterostomia gezählt werden. (vgl. Bar-On et al. 2018: Schätzungsweise 1,2 Gt C Arthropoden, 0,2 Gt C Anneliden, 0,2 Gt C Mollusken und 0,02 Gt C Nematoden bzw. 0,7 Gt C „Fische“, 0,1 Gt C „Livestock“, 0,06 Gt C Menschen, 0,007 Gt C restliche Säugetiere und 0,002 Gt C Vögel. Die Schätzungen sind jedoch sehr vage)

## Diskussionen und Quellenangaben

Die Embryonalentwicklung verläuft radiär, insofern die Blastomere in einem radiärsymmetrischen Muster gebildet werden. Nie verläuft die Embryonalentwicklung mit einer Spiralfurchung, wie sie für die Spiralia charakteristisch ist. Dieser Zusammenhang hat wie folgt Eingang in den Stammbaum gefunden:

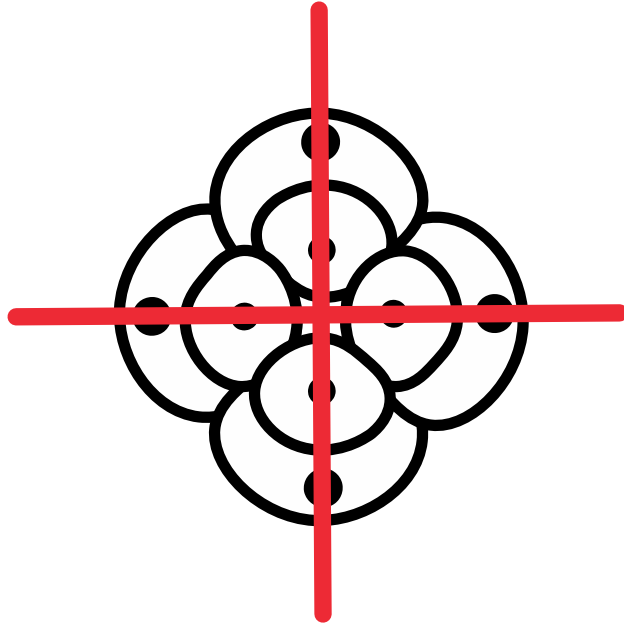


Abb. 13: Radiärfurchung. (Eigene Darstellung)

## 15. Chordata: Urochordata, Acrania, Craniota

### 15.1 Phylogenese

Innerhalb der Chordata unterscheidet man die Urochordata, Acrania (= Cephalochordata) und Craniota. Für die Erklärung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander sind vor allem zwei Hypothesen im Umlauf: Nach der Notochordata-Urochordata-Hypothese werden Acrania und Craniota als Notochordata zusammengefasst. Für diese Hypothese sprechen einige morphologische Merkmale, die jedoch auch als Merkmale aller Chordata verstanden werden könnten. Dann wären die Urochordata bloß sekundär vereinfacht, wovon außerdem die Reduktion der Hox-Gene bei den Urochordata spricht. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 285f.)

Nach der Olfactores-Cephalochordata-Hypothese bilden Urochordata und Craniota das Taxon der Olfactores, dem die Acrania gegenüberstehen. Es sind vor allem Merkmale der Ontogenese, die diese Verwandtschaftshypothese stützt. (Vgl. ebd. S. 287) Nach unserer Auffassung ist aber keine dieser Hypothesen klarerweise vorzuziehen, weshalb die jeweils daraus folgenden höheren Einordnungen im Stammbaum ausgelassen wurden. Dass Urochordata, Acrania und Craniota zur monophyletischen Gruppe der Chordata gehören wird nicht bestritten.

Weshalb wir von Craniota und nicht von Vertebrata (Wirbeltiere) sprechen wird in Abschnitt 16 erläutert.

### 15.2 Apomorphien

Eine Neuerung, die für die weitere Evolution der Chordata eine wichtige Rolle spielt, ist der Kiemendarm. Hier wird durch seitliche Öffnungen, den sogenannten Kiemenspalten, Nahrung aus dem Wasser gefiltert. Gefilterte Nahrungspartikel werden von einem Schleimfilm aufgefangen und durch Wimpern zur weiteren Verdauung transportiert. Für diesen Zusammenhang haben wir die folgende Darstellung gefunden:

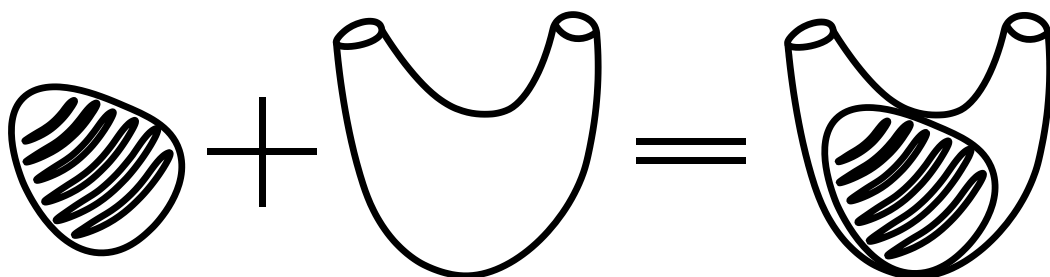


Abb. 14: Kiemendarm. (Eigene Darstellung)



## 16. Craniota: Gnathostomata, Cyclostomata: Myxinoidea, Petromyzontida

### *16.1 Phylogenese*

Die Craniota werden von vielen Autoren synonym zu den Wirbeltieren (Vertebrata) behandelt. (Vgl. Storch et al. 2004, S. 507 oder Burda et al. 2016, S. 279) Obwohl diese Benennung vielleicht didaktischen Nutzen hat, wurde im Stammbaum der Name Craniota gewählt. Da es zu den Wirbeltieren kein taxonomisches Gegenstück gibt („Wirbellose“ oder „Evertebrata“), halten wir die Gegenüberstellung Craniota (Schädeltiere) und Acrania (Schädellose) für weniger irreführend.

Andere Autoren verstehen die Myxinoidea (Schleimaale) als Schwestergruppe aller anderen Taxa der Craniota, die sie als Vertebrata s. str. oder Myopterygii (Petromyzontida + Gnathostomata) zusammenfassen. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 301 und Munk 2011, S. 200ff.) Diese Hypothese steht der traditionellen Cyclostomata-Hypothese entgegen, nach der Petromyzontida und Myxinoidea als Cyclostomata die Schwestergruppe der Gnathostomata bilden. Die letzte Hypothese wird dabei nicht bloß durch eine Reihe von morphologischen Merkmalen, sondern auch durch moderne molekulare Studien gestützt. Wir halten diese Auffassung daher für tragfähiger, weshalb sie Eingang in den Stammbaum gefunden hat. Geht man diesen Weg, müssen die Myxinoidea als sekundär stark vereinfacht verstanden werden und einige gemeinsame Merkmale der Petromyzontida und Gnathostomata (auf denen die Vertebrata s. str.-Hypothese beruht) gehören dann bereits in die Stammlinie der Craniota. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 308, 311) Hierin sehen wir einen anderen Grund, weshalb Vertebrata als Synonym für Craniota aufgefasst werden müsste.

Myxinoidea und Petromyzontida werden weiterhin zu den Agnatha gerechnet. Agnatha bezeichnet eine große Gruppe kieferloser Organismen, deren meiste Taxa ausgestorben sind. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 310)

## 17. Gnathostomata: Osteognathostomata, Chondrichthyes:

### Elasmobranchii, Holocephali

#### *17.1 Phylogenese*

Die rezenten Gnathostomata spalten sich in Chondrichthyes und Osteognathostomata auf, deren Monophylie durch eine Reihe von abgeleiteten Merkmalen gestützt ist. Das Schwestertaxon der Placodermi ist ausgestorben. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 314, 319)

Die Chondrichthyes (Knorpelfische), bei denen die Knochen sekundär reduziert sind, umfassen die beiden Subtaxa Holocephali und Elasmobranchii. Für die Knorpelfische ist der torpedoförmige Hai- oder der dorsoventral abgeflachte Rochenhabitus charakteristisch. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 321, 322).

## 18. Osteognathostomata: Sarcopterygii, Actinopterygii: Teleostei

### 18.1 Phylogenese

Innerhalb der Osteognathostomata können die Sarcopterygii und Actinopterygii unterschieden werden. Die „Knochenfische“, die man als Schwestergruppe der Knorpelfische auffassen könnte, bilden keine natürliche Gruppe, denn während zwar die meisten „Knochenfische“ zu den Actinopterygii gezählt werden, gehören Dipnoi (Lungenfische) und Actinistia (Quastenflosser) zu den Sarcopterygii, unter die aber auch die Tetrapoda fallen, die wiederum nicht zu den „Knochenfischen“ gehören. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 319)

Zu den Actinopterygii zählen Cladista, Chondrostei, Ginglymodi, Halecomorphi und Teleostei, wobei nur die letzte Gruppe aufgrund ihrer hohen Artenzahl Eingang in den Stammbaum gefunden hat. (Vgl. ebd. S. 320)

### 18.2 Apomorphien

Die Osteognathostomata zeichnen sich durch einen Dermalschädel aus, der die ganze Kopfregion umhüllt. (Munk 2011, S. 208) Dieses Dermatocranium besteht aus Schädeldach und -seitenwand, Gaumendach und Mundrandelementen, die die Zähne tragen. (Burda et al. 2016, S. 316) Diese Teile des Schädels wurden mit den Zähnen und einem angedeuteten Teil des Viscerocraniums wie folgt illustriert:

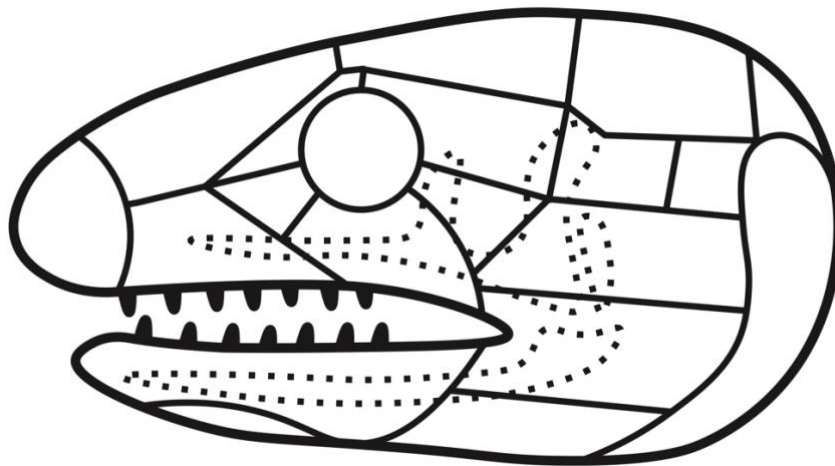


Abb. 15: Zahntragende und kieferbildende Deckknochen (Dermatocranium) / Großflächige Schädeldeckknochen (Dermatocranium). (Eigene Darstellung)

## 19. Sarcopterygii: Actinistia, Tetrapoda

### *19.1 Phylogenese*

Zu den Sarcopterygii gehören die Actinistia (Quastenflosser), Dipnoi (Lungenfische) und Tetrapoda (Vierfüßer). Ihre Beziehung zueinander ist jedoch unklar und die Interpretation durch eine Vielzahl an Fossilien erschwert. Nach der allgemeinen Auffassung sind die Tetrapoden aus den „Crossopterygii“ hervorgegangen, zu denen neben den Actinistia die „Rhipidista“ gezählt werden. Manche Autoren bezweifeln aber diese Hypothese, da zu den „Rhipidista“ vermutlich Gruppen gehören, die nicht miteinander verwandt sind und von denen einige „Osteolepiformes“ wohl noch mit Flossen im Wasser lebten, aber bereits zu den Tetrapoden gezählt werden. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 334, 335)

Einigkeit herrscht bei der Auffassung, dass die Actinistia die basalste Gruppe der Sarcopterygii darstellen. Mit bloß zwei rezenten Arten ist dieses Taxon das mit Abstand kleinste im ganzen Stammbaum. Wegen ihrer Bedeutung für die Interpretation der Tetrapoda-Evolution haben wir sie dennoch mitaufgenommen.

Dipnoi und Tetrapoda sind evt. Schwestergruppen und könnten als Choanata zusammengefasst werden. Da Choanen aber mindestens zweimal unabhängig voneinander bei Lungenfischen und Tetrapoden entstanden sind, ist wenigstens der Name unglücklich gewählt. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 336) Darüber hinaus haben wir auch die unsichere Zuordnung als Anlass genommen, diese Unterscheidung nicht in den Stammbaum mit aufzunehmen. Auch die Dipnoi wurden wegen ihrer geringen Artenzahl (lediglich 6 rezente Arten) zugunsten der Quastenflosser ausgelassen.

## 20. Tetrapoda: Amniota, Lissamphibia: Caudata, Anura

### 20.1 Phylogenese

Die rezenten Tetrapoda teilen sich in Amniota und Lissamphibia auf. Die Einordnung fossiler Stammlinienvertreter gibt mitunter Anlass zu Zweifel an der Monophylie dieser Taxa. Mit dem Fokus des Stammbaums auf rezente Taxa, müssen diese Bedenken aber unbehandelt bleiben. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 339)

Zu den Lissamphibia (moderne Amphibien) werden lediglich die rezenten Gymnophiona (Blindwühlen), Caudata (Schwanzlurche) und Anura (Frösche) gerechnet, wobei das Taxon Amphibia daneben auch ausgestorbene Tiere miteinschließt. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 342)  
Die Gymnophiona wurden der Übersicht halber nicht im Stammbaum erwähnt.

### 20.2 Apomorphien

Die namensgebende Apomorphie der Tetrapoda sind die paarigen, pentadactylen (fünfstrahligen) Extremitäten, die wohl aus solchen paarigen Fleischflossen entstanden sind, die heute noch bei den Quastenflossern gefunden werden können. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 340) Diese Entwicklung wurde wie folgt dargestellt:

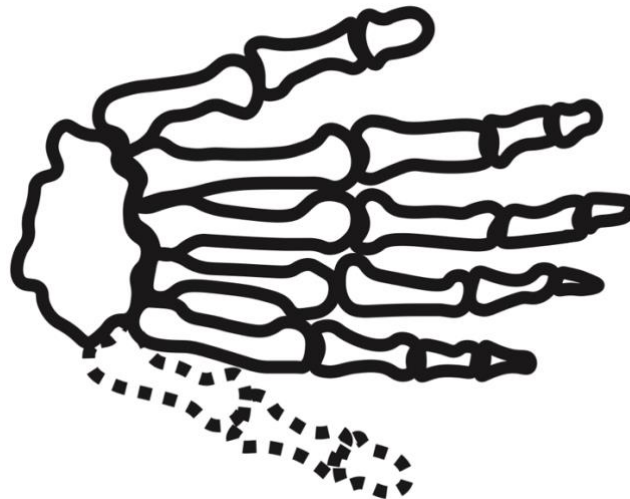


Abb. 16: Reduktion der Finger und Zehen auf fünf. (Eigene Darstellung)

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

Das Mittelohr der Tetrapoda ist von den Kiemenspalten abgeleitet und enthält das erste Gehörknöchelchen (Columella, Steigbügel), das wiederum aus dem Hyomandibulare abgeleitet ist. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 340) Diese Apomorphie hat wie folgt Eingang in den Stammbaum gefunden:

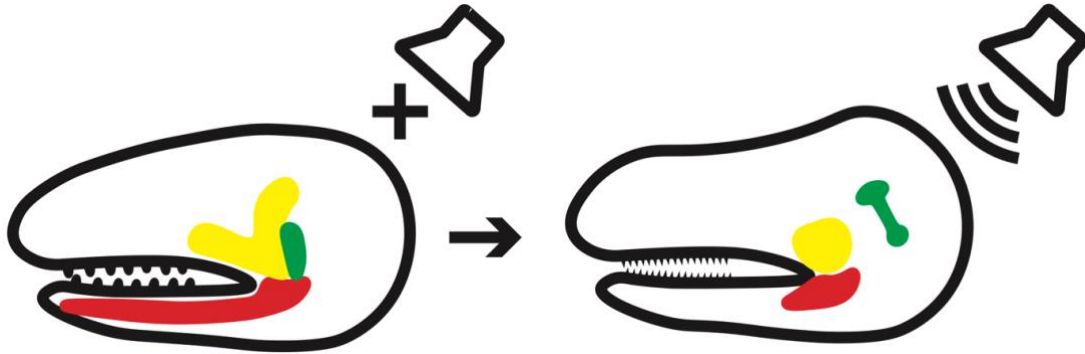


Abb. 17: Mittelohr mit aus Hyomandibulare hergeleitetem Gehörknöchelchen. (Eigene Darstellung)

Eine Apomorphie der Lissamphibia (moderne Amphibia) ist die (weitere) Reduktion auf jetzt vierfingerige Vorderextremitäten. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 341) Diese Entwicklung wurde wie folgt illustriert:

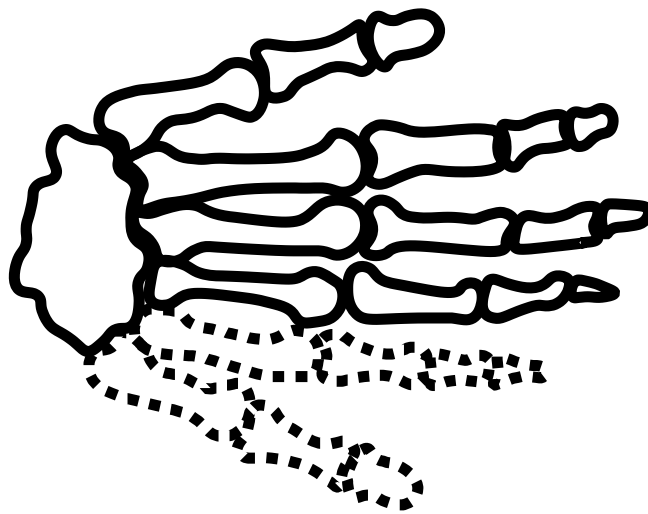


Abb. 18: Reduktion der Finger auf vier. (Eigene Darstellung)

## 21. Amniota: Sauropsida, Mammalia

### 21.1 Phylogenese

Die Monophylie der Amniota wurde nie angezweifelt. Sie spalten sich in die Subtaxa Sauropsida und Mammalia. Traditionell wurden die Sauropsida und Synapsida unterschieden, wobei die Mammalia zu der letzten Gruppe gehören. (Vgl. Munk 2011, S. 226 und Burda et al. 2016, S. 345)

### 21.2 Apomorphien

Das zentrale und namensgebende Merkmal Amniota ist der vollständigen Trennung vom Leben im Wasser geschuldet. Aus der Keimscheibe, aus der sich das Embryo entwickelt, bilden sich zwei Keimhüllen um das Embryo: das innenliegende Amnion und die äußere Serosa. Dazwischen legt sich die Allantois als embryonale Harnblase. Das Embryo liegt nun geschützt in der vom Amnion gebildeten flüssigkeitsgefüllten Amnionhöhle, wobei der gesamte Komplex vor dem Austrocknen und physischen Schäden zusätzlich von Eihüllenschichten geschützt wird. (Vgl. Munk 2011, S. 226 und Burda et al. 2016, S. 345) Diese Entwicklung wurde wie folgt abgebildet:

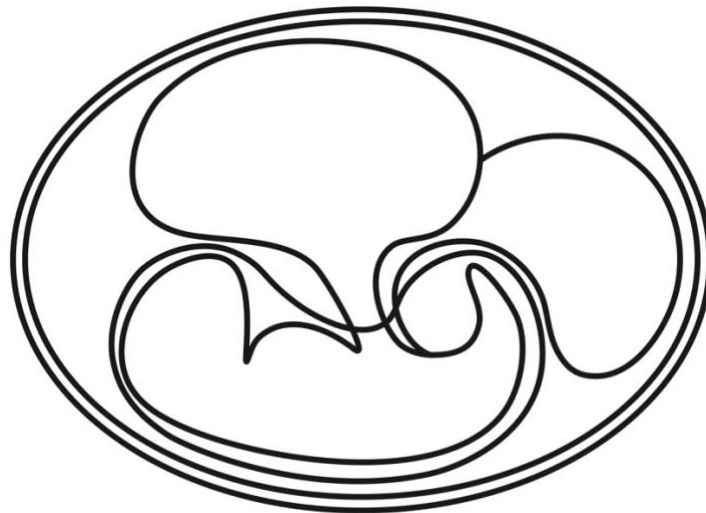


Abb. 19: Amnion und Serosa. Eierstruktur und embryonale Schutzhülle. (Eigene Darstellung)

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

Amniota haben 1-2 Blinddärme. Bei einigen Tieren dient er als Verdauungsraum bzw. Gärkammer. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 345) Diese Apomorphie wird mit folgendem Symbol dargestellt:



Abb. 20: 1-2 Blinddärme. (Eigene Darstellung)



## 22. Sauropsida: Lepidosauria, Testudines, Archosauria: Crocodylia, Aves

### 22.1 Phylogenese

Die Stellung der einzelnen Sauropsida-Linien zueinander wird kontrovers diskutiert. Gerade die Stellung der Schildkröten ist unklar. Ein Ansatz ist die Aufteilung in „Parareptilia“ und Eureptilia. In die „Parareptilia“ zählt man dabei lediglich paläozoische Arten und in die Eureptilia die Lepidosauria (Brückenechen und Squamaten), Sauropterygia und Ichthyosauria (beide ausgestorben), sowie Archosauria, zu denen die Krokodile, Flugsaurier und Dinosaurier gerechnet werden, wobei Aves zu den Dinosauriern gehört. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 347ff.) Da der Stammbaum sich lediglich auf rezente Arten konzentriert, muss bei der Frage nach der primären Aufteilung der Sauropsida keine Stellung bezogen werden. „Parareptilia“ kann demnach wie Eureptilia im Stammbaum entfallen. Damit bleiben die Lepidosauria und Testudines ohne höheres Taxon, wie es auch im Stammbaum dargestellt wurde. Die Zugehörigkeit von Crocodylia und Aves zu den Archosauria wurde erwähnt.

### 22.2 Apomorphien

Das Skelett der Vögel ist durch zahlreiche Knochenfusionen und -reduktionen ausgezeichnet. So sind ihre Finger auf drei reduziert, was im Stammbaum illustriert wurde. Vögel haben noch vier Zehen, von denen drei nach vorne und einer nach hinten gerichtet ist. (Vgl. Burda 201, S. 358 und Storch et al. 2004, S. 691)

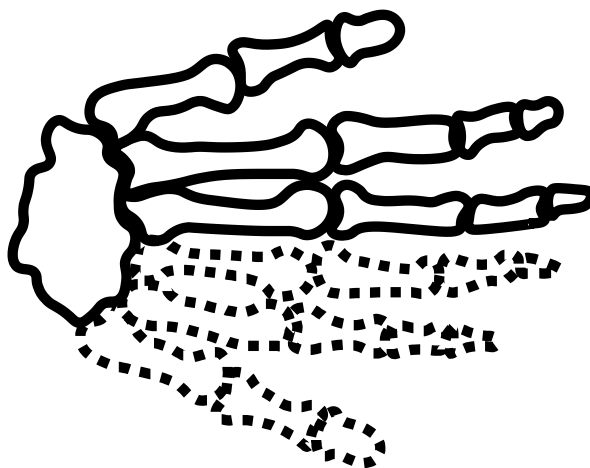


Abb. 21: Reduktion der Finger und Zehen auf drei. (Eigene Darstellung)

## Phylogenetischer Stammbaum zu den Organisationsformen im Tierreich

Die Federn und die in Flügel umgewandelten Vorderextremitäten ermöglichen den Vogelflug. Während die Entwicklung der Federn als Synapomorphie mit den Dinosauriern verstanden wird, ist der Umbau des Skeletts der Vorderextremitäten für die Vögel charakteristisch. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 358) Im Stammbaum wurde eine Konturfeder illustriert. Zu den Konturfedern gehören Deck- und Schwungfedern, die Luft tragen und den Vogelflug ermöglichen. Daneben tragen Vögel Daunenfedern, die lediglich der thermischen Isolation dienen. (Vgl. Munk 2011, S. 239f.) Dieser Zusammenhang wurde wie folgt illustriert:

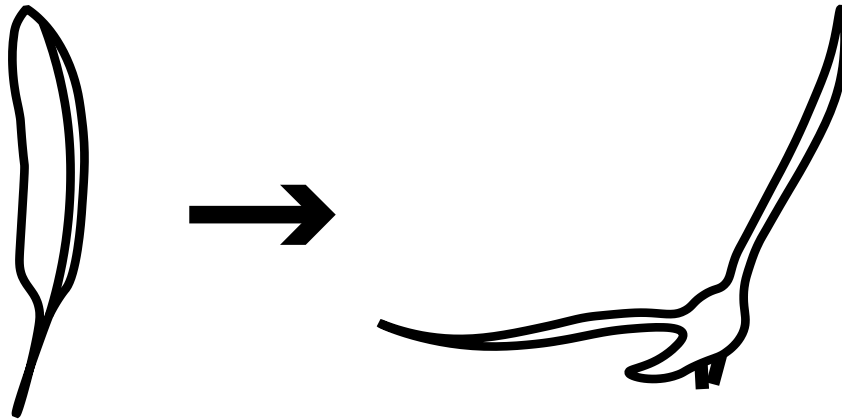


Abb. 22: Federn und Flugvermögen. (Eigene Darstellung)

## 23. Mammalia: Monotremata, Marsupialia, Placentalia: Rodentia, Primates, Carnivora, Cetartiodactyla, Perissodactyla, Chiroptera

### 23.1 *Phylogenese*

Die Monophylie der Mammalia ist aufgrund zahlreicher Apomorphien unumstritten. Die rezenten Mammalia spalten sich in Protheria (Ovipare Säugetiere) und Theria (Vivipare Säugetiere) auf. Rezente Taxa sind hier lediglich die Monotremata, die zu den Protheria gerechnet werden, die Marsupialia, die innerhalb der Theria zu den Metatheria gehören und die Placentalia, die innerhalb der Theria zu den Eutheria gehören. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 369, 372f.)

Für die Darstellung dieser drei Taxa, schien uns die Einführung der höheren Rangstufen für jeweils ein Taxon den Zusammenhang unübersichtlich zu machen. Insofern konzentriert sich der Stammbaum auf die Darstellung der Zugehörigkeit der Monotremata, Marsupialia und Placentalia zu den Mammalia.

Zu den Placentalia gehören Tubulidentata (Röhrenzähler), Afrosoricida (Tenrekartige), Macroscelidea (Rüsselspringer), Proboscidea (Rüsseltiere), Hyracoidea (Schliefer), Sirenia (Seekühe), Xenarthra (Nebengelenktiere), Lagomorpha (Hasenartige), Rodentia (Nagetiere), Scandentia (Spitzhörnchen), Dermoptera (Pelzflatterer), Primates (Herrentiere), Eulipotyphla („Insektenfresser“), Chiroptera (Fledertiere), Cetartiodactyla (mit „Artiodactyla“ (Paarhufer) und Cetacea (Wale)), Perissodactyla (Unpaarhufer), Pholidota (Schuppentiere) und Carnivora (Raubtiere). (Vgl. Burda et al. 2016, 26.2.2) Aus Gründen der Übersichtlichkeit konnten nicht alle Taxa Eingang in den Stammbaum finden. Wir haben uns daher für den Menschen zentrale und leicht wiederzuerkennende Taxa entschieden: Rodentia (Nagetiere), Primates (Herrentiere), Chiroptera (Fledertiere), Cetartiodactyla, Perissodactyla (Unpaarhufer) und Carnivora (Raubtiere).

### 23.2 Apomorphien

Von Scheißdrüsen abgeleitet, entwickeln Säugetiere Milchdrüsen, mit denen sie ihre Jungen säugen können. Säugen können Mammalia wegen ihres sekundären Gaumens, der Saugzunge und ihren Lippen. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 370f.) Dieser Zusammenhang wurde wie folgt abgebildet:

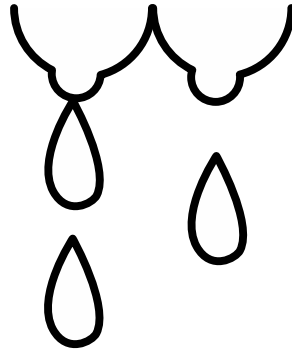


Abb. 23: Milchdrüsen. (Eigene Darstellung)

Das primäre Kiefergelenk der Tetrapoda wird bei den Mammalia durch ein sekundäres Kiefergelenk ersetzt. Das Quadratum und Articulare wurden dadurch frei und als zweites und drittes Gehörknöchelchen (Hammer und Amboss) ins Ohr verlagert. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 370). Für diese Apomorphie haben wir das folgende Symbol gefunden:

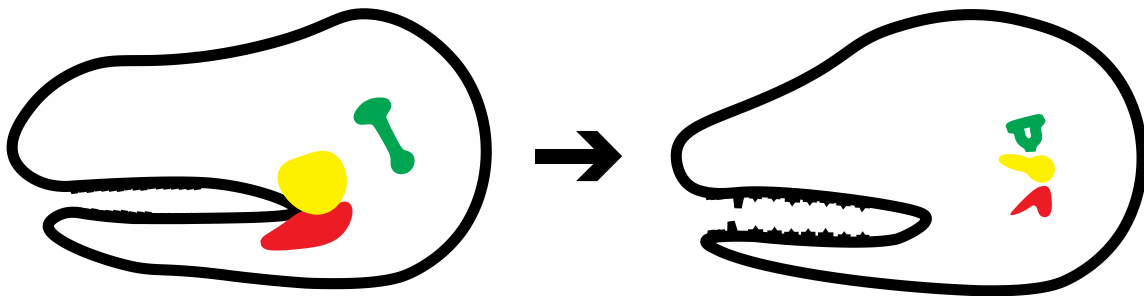


Abb. 24: Zusätzlich zum Steigbügel, dem 1. Gehörknöchelchen, ein 2. (Amboss) und 3. (Hammer) aus Quadratum und Articulare. (Eigene Darstellung)

## Diskussionen und Quellenangaben

Die Hoimiothermie ist bei den Mammalia unabhängig von den Vögeln entstanden und steht hier mit der Entwicklung einer neuen Wärmeisolation in Zusammenhang: Dem Haarkleid. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 370) Das hat wie folgt Eingang in den Stammbaum gefunden:

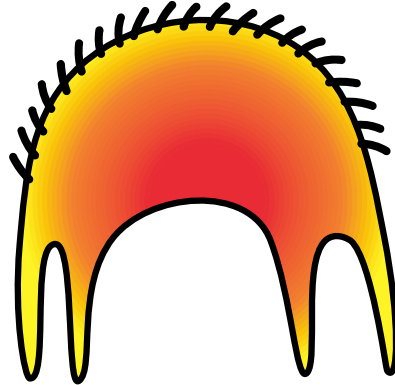


Abb. 25: Homoiothermie und Haarkleid. (Eigene Darstellung)

## 24. Einordnung der Taxa in Rangstufen

Im Stammbaum wurden die Taxa nach Rangstufen farblich sortiert. Das Linnésche System der Taxa unterscheidet dabei Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse, Stamm und Reich. Ergänzungskategorien werden durch die Präfixe Infra-, Unter- oder Über- kenntlich gemacht. Einige Unterstützung bei der Benennung und Einordnung der Taxa bieten die Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur. Oberhalb der Gattungsebene ist die taxonomische Nomenklatur aber nicht bindend, weshalb es in der Fachliteratur und den Lehrbüchern sehr unterschiedliche Einteilungen und Bezeichnungen der Taxa gibt. (Vgl. Burda et al. 2016, S. 17) Für die vorliegende Auffassung haben wir uns vor allem an Storch et al. 2004 orientiert, wobei wir Taxa weiß gelassen haben, bei denen wir häufig divergierende Auffassungen vorgefunden haben oder bei denen die Einteilung in Rangstufen gar nicht vorgenommen wurde (oft ist dies auch gar nicht möglich ohne weitere Ergänzungskategorien einzuführen).

## Quellenverzeichnis

- Bar-Ona, Yinon M.; Phillips, Rob; Miloa, Ron. 2018. The biomass distribution on Earth. Proceedings of the National Academy of Sciences: Vol. 115, No. 25.
- Bourlat, S. J.; Nielsen, C.; Lockyer, A. E.; Timothy, D.; Littlewood, J.; Telford, M. J. 2003. Xenoturbella is a deuterostome that eats molluscs. In: Nature. Vol. 424, S. 925–928.
- Brohmer, P.; Tischler W.; Schaefer, M. 2002. Fauna von Deutschland. Heidelberg: Quelle und Meyer.
- Burda, Hynek; Hilken, Gero; Zrzavý, Jan. 2016. Systematische Zoologie, 2. Auflage. Stuttgart: UTB.
- Kocot, K. M.; Cannon, J. T.; Todt, C.; Citarella, M. R.; Kohn, A. B.; Meyer, A.; Santos, S. R.; Schander, C.; Moroz, L. L.; et al. 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. In: Nature. Vol. 477, S. 452–456.
- Munk, Katharina (Hrsg.). 2011. Taschenlehrbuch Biologie, Zoologie. Stuttgart, New York: Georg Thieme.
- Storch, Volker; Welsch, Ulrich. 2004. Systematische Zoologie. Heidelberg, Berlin: Spektrum.