

Intro

Fast alle Tiere, die wir kennen – von Insekten über Würmer bis hin zum Menschen – gehören zu den Bilateria. Sie teilen einen gemeinsamen Bauplan mit rechter und linker Körperhälfte, was gezielte Bewegung und komplexe Strukturen ermöglicht.

Eine besonders spannende Untergruppe sind die Deuterostomia („Neumünder“): Bei ihnen entsteht der After zuerst – ein entscheidender Unterschied zur Schwesterngruppe der Protostomia. Ihre evolutionäre Geschichte gibt tiefe Einblicke in den Ursprung komplexer Tiere und die Entwicklung zentraler Organsysteme. Schaut auch in die Beschreibung für weiterführende Literatur und Studien.

Von den Metazoa zu den Bilateria

Die ersten Tiere, also Metazoa entstanden vor etwa 800 Mio. Jahren. Die Einteilungen an der Basis der Metazoa sind Gegenstand der Debatte. Die meisten Studien deuten darauf hin, dass die Schwämme (Porifera) die ursprünglichste Gruppe der Metazoa sind, andere sehen die Ctenophora, die Rippelquallen, die nur oberflächlich an Quallen erinnern, als basalste Tiere. Unabhängig davon, welche der beiden Gruppen die ursprünglichere ist, wir gehören keiner dieser beiden Gruppen an, sondern einer Gruppe, die man als Bilateria bezeichnet: alle Tiere die keine Schwämme (Porifera), Rippelquallen (Ctenophora), Nesseltiere (Cnidaria) und Placozoa sind.

Um das taxonomische Verwirrspiel auch hier zu machen: Alle Metazoa außer den Schwämmen werden als Eumetazoa bezeichnet. Man spricht auch von Gewebetieren, da bei diesen, außer den Schwämmen, echte Zellgewebe vorkommen, wie beispielsweise Sinneszellen, Nerven- oder Muskelgewebe aus. Weiterhin finden sich bei den Eumetazoa Gap Junctions, die bei den Schwämmen fehlen. Ein weiteres wichtiges Merkmal, das wir gleich näher beschreiben werden, ist die Ausbildung von Keimblättern während der Embryonalentwicklung, aus denen sich die verschiedenen Organsysteme entwickeln. Schwämme haben keine Keimblätter in ihrer Embryonalentwicklung.

Innerhalb der Eumetazoa finden sich die Parahoxozoa, die alle Eumetazoa außer den Ctenophora, den Rippelquallen, umfassen. Die Parahoxozoa sind durch das Vorhandensein bestimmter Gene, vornehmlich der Hox-Gene, definiert. Hox-Gene sind wichtige Regulationsgene bei der Embryonalentwicklung, die wir in einer gesonderten Episode behandeln werden. Innerhalb der Parahoxozoa finden sich die Planulozoa, die alle Parahoxozoa außer den Placozoa ausmachen. Neben dem Vorhandensein bestimmter Gene zeichnen sie sich durch eine Körpersymmetrie aus. Die Planulozoa teilen sich dann in die radiärsymmetrischen Nesseltiere (Cnidaria), zu denen die Quallen und Korallen gehören und die Bilateria auf.

Wir folgen zwar dieser taxonomischen Ordnung, jedoch gibt es auch einige phylogenetische Studien, die die taxonomische Stellung der Schwämme, Rippenquallen, Placozoa und Nesseltiere anders eingeordnet werden. Beispielsweise sehen einige Studien nicht die Schwämme, sondern die Rippenquallen als basalste Gruppe der Metazoa. Andere sehen wiederum die Rippenquallen als Schwestergruppe der Nesseltiere. Beide wären dann als Hohltiere (Coelenterata) den Bilateria gegenübergestellt. Auch die genaue Stellung der Placozoa wird debattiert. Die Placozoa bestehen nur aus einer Art, *Trichoplax adhaerens*, wobei es sehr wahrscheinlich ist, dass es sich hierbei um mehrere Arten handelt, weil zwischen Vertretern von *Trichoplax adhaerens* oft große genetische Unterschiede bestehen, die bei anderen Organismengruppen zu einer Einteilung in unterschiedliche Gattungen führen würden. Bisher sind über 200 genetische Linien bekannt, die sich aber morphologisch gleichen. Tatsächlich sind sie strukturell sehr einfach gebaut, 2-3 mm breit und 25 Mikrometer dick. Ihnen fehlen Gewebe und Organe und es gibt keine Körpersymmetrie. Dies wären Argumente sie an die Basis der Metazoa zu stellen, sogar noch basaler als die Schwämme. Gleichzeitig haben sie aber spezielle Zell-Zell-Verbindungen die den Schwämmen fehlen und auch Ansätze zur Ausbildung von Keimblättern. Sie sind möglicherweise auch sekundär vereinfachte Organismen und ihr einfacher Organisationsgrad ist demnach kein ursprünglicher Zustand, sondern eine abgeleitete Spezialisierung. Auch bei den anderen Nicht-Bilateria-Stämmen finden sich Merkmalskombinationen, die zu teils widersprüchlichen Aussagen kommen. Eine basale Stellung der Rippenquallen, die z. B. keine Hox-Gene haben, würde entweder bedeuten, dass auch Schwämme sekundär vereinfachte Tiere sind und dass sich vielleicht bestimmte Gewebe wie Muskelzellen und Nervengewebe bei Rippenquallen und den Parahoxozoa konvergent entwickelten. Künftige Forschungen werden sicherlich Klarheit über die Stellung dieser Stämme liefern. Tatsache ist aber, dass bei allen phylogenetischen Studien die Bilateria eine monophyletische Gruppe bildet, die sich nach diesen Nicht-Bilateria-Stämmen bildete.

Bilateral-Symmetrie und Cephalisation

Der Name Bilateria heißt übersetzt Zweiseiten, was bedeutet, dass die Tiere eine bestimmte Körpersymmetrie haben. Während z. B. Schwämme keinerlei Körpersymmetrie haben und die Nesseltiere radiärsymmetrisch sind, haben die Bilateria eine bilaterale Symmetrie. Sie haben eine linke und rechte Körperhälfte, die jeweils spiegelbildlich zueinander aufgebaut sind. Es sind keine weiteren Symmetrieebenen vorhanden. Sekundär können einzelne Organsysteme oder Körperteile wieder asymmetrisch werden (denken wir hierbei an unser Herz oder unsere Leber) oder ihr gesamter Körperbauplan kann wieder radiärsymmetrisch werden, wie bei Seesternen. Mit der Bilateralsymmetrie gehen eine Reihe morphologischer Veränderungen einher. Eine der wichtigsten Konsequenzen dieser Körpersymmetrie ist die Bewegungsrichtung und die Cephalisation. Wenn Organismen eine linke und rechte Körperhälfte haben, so haben sie auch ein oben und unten sowie ein vorne und hinten. Das ermöglicht die Fortbewegung gezielt in eine Richtung und

somit das Vorhandensein einer vorderen und hinteren Öffnung durch die die Nahrung befördert und verstoffwechselt werden kann. Die Hauptachse des Körpers verläuft durch das Vorder- und das Hinterende und die Bewegungsrichtung von vorne nach hinten. Folgerichtig bildet sich im vorderen Körperabschnitt der Kopf mit den Sinnesorganen und der Mundöffnung, um die Nahrung wahrnehmen und fressen zu können. Man spricht hier von Cephalisation. Auch hier kann es im Verlauf der Evolutionsgeschichte sekundär zu Veränderungen kommen. Die Bewegungsrichtung bei Tintenfischen ist morphologisch gesehen nach oben und andere Tiergruppen wie Manteltiere können wieder sessil, also festsitzend sein und Seesterne wieder radiärsymmetrisch. Woher wissen wir, dass Seesterne und Tintenfische trotz ihrer abweichenden Symmetrien und Fortbewegungsweisen Bilateria sind? Die Antwort liefert die Embryonalentwicklung und Entwicklungsgenetik und hier gibt es bei den Bilateria einige entscheidende evolutive Neuerungen.

Morula, Blastula, Gastrulation und Keimblätter

Wenn eine Eizelle befruchtet wird, so beginnt sie sich zu teilen. Zu Beginn der Zellteilung wird das Embryo nicht unbedingt größer, sondern die befruchtete Eizelle teilt sich in Kompartimente. Die Zellteilungen sind von außen als Furchen sichtbar, weshalb man dies als Furchung bezeichnet. Das Stadium dieser ersten Zellteilungen bezeichnet man als Morula, auch Maulbeerstadium genannt. Es handelt sich um einen kugeligen Organismus aus 16 bis 32 Zellen, der wie gesagt, vom Volumen sich nicht von der befruchteten Eizelle unterscheidet. Im Stadium der Morula differenzieren sich die Zellen in eine innere und eine äußere Zellmasse, die sich allerdings äußerlich noch nicht unterscheiden. Dabei bilden die äußeren Zellen untereinander undurchlässige Zellverbindungen aus und trennen so das Zellinnere vom äußeren Flüssigkeitsmilieu. Darauf folgt das nächste Stadium, was als Blastula bezeichnet wird. Dieses Stadium der Embryonalentwicklung wird durch einen inneren Hohlraum gekennzeichnet, das Blastocoel genannt wird. Sie wird auch primäre Leibeshöhle genannt. Man hat also eine äußere Zellschicht und einen innen liegenden Hohlraum. Dabei stülpt sich die Blastula ein und es kommt zur Ausbildung der Keimblätter. Hier spricht man von der Gastrulation. Man hat ein äußeres Keimblatt, das Ektoderm und ein inneres Keimblatt das Entoderm. Aus diesen Keimblättern bilden sich durch weitere Differenzierung die einzelnen Organsysteme. Aus dem Ektoderm werden z. b. das Nervensystem, die Sinnesorgane und die Epidermis, also die Haut samt ihrer Anhänge wie Hautdrüsen, Haare, Krallen etc. Aus dem Entoderm werden der Verdauungstrakt und die dazugehörigen Organe. Diese Keimblätter bilden sich bei allen Tieren mit Ausnahme der Schwämme, weswegen ich es am wahrscheinlichsten halte, dass Schwämme – und nicht die Rippenquallen, zu den ursprünglichsten Tieren gehören. Bei den Bilateria bildet sich jedoch ein drittes zusätzliches Keimblatt, das Mesoderm, das sich zwischen Ektoderm und Entoderm befindet. Aus dem Mesoderm entstehen eine Reihe von Organsystemen, so das Kreislaufsystem, die Muskulatur und die Nieren.

Die sekundäre Leibeshöhle: das Coelom

Mit der Entstehung des Mesoderms ist auch die Ausbildung der sekundären Leibeshöhle, auch Coelom genannt, verbunden. Es handelt sich dabei um einen flüssigkeitsgefüllten Hohlraum, der von einem mesodermalen Epithel umgeben ist und als Flüssigkeitspolster die Funktion eines Hydroskelettes übernimmt. Die primäre Leibeshöhle, das Blastocoel, wird im Wesentlichen schon während der Bildung der Keimblätter reduziert. Bei etlichen Tiergruppen ist das Coelom reduziert und nur noch unvollständig als Rest erhalten. Einige Tiergruppen, so der Stamm der Plattwürmer (Platyhelminthes) haben ihr Coelom sekundär verloren, sie sind also Acoelomaten. Einige Tierstämme haben eine pseudocoelomate Organisation, bei der die mesodermalen Zellverbände den Raum zwischen ektodermalen und entodermalen Bildungen nicht vollständig einnehmen, und die primäre Leibeshöhle auch adult als Pseudocoel als formbestimmender erhalten bleibt. Der Stamm der Fadenwürmer (Nematoda) sind z. B. solche Pseudocoelomaten. Als drittes gibt es noch die mixocoelomate Organisation, bei der die Coelomwände zur Bildung verschiedener Organsysteme (z. B. Muskulatur) aufgelöst werden. Dadurch kommt es zur Verschmelzung von primärer und sekundärer Leibeshöhle, der so entstandene Hohlraum wird Mixocoel (Hämocoel) genannt. Ermöglicht wird dies durch die Chitin-Cuticula, die die angenommene Hydroskelettfunktion der Coelomräume überflüssig macht. Als Folge der Mixocoelbildung entsteht ein offenes Blutgefäßsystem mit einer einheitlichen Flüssigkeit, der Hämolymphe. Diese Organisationsform findet sich bei den Arthropoden, also den Spinnen, Insekten, Krebstieren und Tausendfüßern.

Ursprünge des Mesoderms

Zur Entstehung des Mesoderms gibt es zwei Haupttheorien. Erstens die Neo-Mesoderm-Hypothese: nach dieser entstand das Mesoderm *de novo* in der Stammgruppe der Bilateria. Unterstützt wird dies durch molekulare Daten, die spezifische Genexpressionsmuster (z. B. Brachyury, Mef2, Twist) ausschließlich in Bilateria zeigen. Zweitens die Coelenteraten-Mesoderm-Homologie-Hypothese: Nach dieser gibt es bestimmte mesodermähnliche Zelltypen in Cnidaria, die homolog zum Mesoderm sein könnten. Dies wird durch die Expression ähnlicher Transkriptionsfaktoren gestützt.

Was immer die Ursprünge des Mesoderms sind, sie erlaubten die Entstehung eines effektiveren Muskulatursystems. Das Mesoderm ermöglichte die Evolution zahlreicher neuer Strukturen, so eines Herz-Kreislaufsystems und eines Coeloms, der sekundären Leibeshöhle. Das Coelom erfüllt im Körper tatsächlich verschiedene Aufgaben, vor allem im Zusammenhang mit den weiteren Organsystemen, die wir noch ansprechen werden. Alleine an diesem Beispiel werden wir erkennen, dass die einzelnen Organsysteme nicht eine bloße zufällige Ansammlung von Merkmalen sind, die willkürlich und frei kombinierbar sind, sondern in einem großen evolutionären Zusammenhang stehen. Denn ohne diese Leibeshöhle sind bestimmte Organsysteme der Bilateria undenkbar: allen voran der durchgehende Darm, das Exkretionssystem und das Kreislaufsystem.

Die Mesodermbildung innerhalb der verschiedenen Stämme der Metazoen steht in engem Zusammenhang mit anderen homöostatischen Funktionen. So ist sie beispielsweise mit der Bildung von Körperhöhlen verbunden, die an Verteilungsfunktionen, Speicherung und Bewegung beteiligt sind. Coelomräume sind ebenfalls abgeschlossene Räume ohne Kontakt zur Umgebung. Solche Körperhöhlen ermöglichen eine Vergrößerung des Bilateriakörpers. Zwar sind auch einige Nicht-Bilateria recht groß, es gibt z. B. Schwämme, die 2m groß werden. Aber mit der Bildung von Coelomräumen sind autonomiesierte Gewebe möglich.

Bei diploblastischen Tieren werden alle Funktionen durch das Oberflächenprinzip erfüllt; triploblastische Tiere, also jene die drei Keimblätter haben, reduzieren ihre Oberflächen und erreichen den Kontakt zur Umwelt über spezialisierte Strukturen. In diesem Sinne bieten eine größere Größe und die Funktionen des Zölops erhöhte Möglichkeiten der homöostatischen Kontrolle und Unabhängigkeit von der Umwelt.

Coelom und Körperform

Betrachten wir hierfür folgenden Aspekt: Der Bewegungsapparat mit seinen Muskeln und Nerven entwickelte sich zunächst im Dienste der Nahrungsaufnahme. Die freibeweglichen frühen Bilateria konnten sich zu ihrer entweichenden Nahrung hinbewegen, sich nach ihnen Biegen und schließlich auch durch aktives Hin- und Herbiegen Suchbewegungen durchführen. Diese, mit der Zeit auf den ganzen Körper ausgedehnte Bewegungskontrolle, hatte den lokomotorischen Nebeneffekt, dass der Körper horizontal zu schlängeln begann. Um eine effiziente horizontale Schlängelbewegung durchführen zu können, ist es sinnvoll, wenn auf der Körperlänge eine ganze Sinuswelle untergebracht werden kann. Diese Schlängelbewegung wurde zur ursprünglichen Hauptantriebsform. Dies kann nur in einem langgestreckten Körper geschehen, da ein zu kurzer Körper bei einer Ausbeulung nach außen hin nicht stabilisiert werden kann. Die horizontale Schlängelbewegung hat zudem den Vorteil, dass Reize wie Licht oder Schwerkraft als konstante Werte über die Sinnesorgane wahrgenommen werden können, wodurch die Bewegungssteuerung einfacher zu koordinieren ist. Beim vertikalen Schlängeln würden alle Punkte des Körpers ständigen Kippbewegungen unterliegen, sodass Lageveränderungen im Körper von den Sinnen viel schwerer zu kontrollieren wäre. Entsprechend haben sich die optischen Sinnesorgane, die sich nach dem Licht orientieren, am Vorderende angesiedelt. Des Weiteren lässt der Schlängelantrieb einen Übergang zum peristaltischen Kriechen und Graben in späteren Stadien der Bilateria-Evolution zu. Gleichzeitig entsteht aber ein ungünstiger Nebeneffekt durch das horizontale Schlängeln.

Da Schlängelbewegungen auch das Körperinnere in Stress versetzen, ist eine durch den ganzen Körper gehende muskel- und bindegewebsverspannte und damit relativ steife Konstruktion als Antriebsapparat ungünstig, da die nötigen Verformungen während der Bewegung einen hohen Kraftaufwand erzwingen. Der Verformungswiderstand verringert sich in der Ausweitung der zur Verdauung und

Nahrungstransport dienenden Kanäle, die flüssigkeitsgefüllt sind und die Muskel- und Bindegewebsmasse verdrängen. Gleichzeitig sind aber genügend Muskeln vorhanden, die ungewollte Formveränderungen verhindern und die Körperform aufrechterhalten. Nun kann aber die Ausweitung der Kanäle nicht auf „ganzer Länge geschehen“. Damit ein länglich gestreckter Körper auch stabil genug bleibt, sind Querverstrebungen nötig, die die Kontrolle der Körperform übernehmen. Kanalausweitung und Querschnittsverspannungen gehen Hand in Hand. Solch ein Körper ist also in mehrere Abschnitte segmentiert. So entstehen flüssigkeitsgefüllte Räume, die Coelomräume, die den Körper stabilisieren und gleichzeitig eine effiziente Schlägelbewegung ermöglichen. Eine eigene Gewebsschicht, das Coelothel, kleidet diese Räume aus und grenzt so das Coelom von anderen Geweben ab. Mit dem Coelom entstand ein Bewegungsapparat, der ohne Skelettverbindung funktioniert und gleichzeitig Konsequenzen für die Entwicklung anderer Organsysteme hat.

Es wird debattiert ob er Urbilateria schon über ein Coelom verfügte. Zumindest lassen aktuelle kladistische Analysen innerhalb der Bilateria zwei Hauptäste erkennen: Die Xenacoelomorpha und die Nephrozoa. Die Xenacoelomorpha sind eine relativ kleine Gruppe mit über 370 Arten von einfach gebauten Bilateria ohne Coelom. Ursprünglich wurden sie den Plattwürmern (Plathelminthes) zugeordnet. Letztere sind jedoch eindeutig Nephrozoa und haben ihr Coelom sekundär verloren und unterscheiden sich genetisch von den Xenacoelomorpha. Aber auch die Position der Xenacoelomorpha an der Basis der Bilateria ist nicht sicher und einige Analysen ordnen sie weiter höher im Stammbaum ein, genauer in die Nähe der Stachelhäuter. Die Nephrozoa sind hingegen die klassischen Bilateria, die ursprünglich ein Coelom hatten oder diesen abgewandelt haben.

Es ist jedoch nicht sicher, ob er Ur-Bilateria bereits segmentiert war, denn eine echte Segmentierung, im Sinne sich wiederholender Körperabschnitte mit identischen äußeren und inneren Strukturen, die durch Segmentgrenzen und paarige Körperanhänge sichtbar sind, gibt es nur in 3 Bilateria-Stämmen: Anneliden, Arthropoden und Chordaten. Die anderen 28 Bilateria-Stämme, wie Weichtiere oder Nematoden, verfügen eine solche Segmentierung nicht und die aktuellsten genetischen Studien sprechen nicht dafür, dass der Ur-Bilateria segmentiert war, die drei Segmentierten Tierstämme entwickelten ihre Segmentierung unabhängig voneinander. Hier ist aber die Frage wie man Segmentierung genau definiert. Die meisten Studien basieren auf genetische Untersuchungen oder morphologische Aufzählungen. Aber diese Arbeiten kränkeln daran, dass die Bedeutung des Coeloms für die Fortbewegung nicht oder kaum beachtet wird. Verschiedene Fortbewegungsmechanismen können zu einem starken Umbau der Körperkonstruktion führen, welches sich dann auch in Entwicklungsgenetischen Daten zeigt. Auch die jetzigen segmentierten Tierstämme haben zahlreiche Umbauten ihrer Körperkonstruktion und das Coelom beispielsweise stark reduziert, Z. B. durch die Verschmelzung von Coelomräumen. Außerdem setzt die Anwesenheit abgetrennter Coelomräume nicht zwingend voraus, dass in jedem Körperabschnitt gleiche Organe vorhanden sein müssen.

Ursprünge der Bilateria

Einige Fossilien dokumentieren den Beginn der Bilateria, die laut genetischen Untersuchungen vor etwa 650 Mio. Jahren entstanden. Zum Ende des Ediacariums, vor etwa 555 Mio. Jahren, tauchten Organismen wie Kimberella auf, welche eine Bilateralsymmetrie aufweisen. Aus dieser Zeit treten auch mineralisierte Hartteile auf, die der wurmförmigen Gattung Cloudina zugeordnet werden, welcher als sicherer Vertreter der Ringelwürmer (Annelida) gilt. Im März 2020 wurde die Entdeckung eines ähnlich alten Fossils, der die Bezeichnung *Ikaria wariootia* erhielt, veröffentlicht. Das etwa reiskorngroße Fossil wurde in Südaustralien entdeckt und auf ein Alter von 571 bis 539 Millionen Jahre datiert und gehört damit zu den ältesten Bilateria.

Deuterostomia

Doch wie geht es weiter in unserem Stammbaum in Richtung Mensch? Denn bisher haben wir Gemeinsamkeiten mit 99% aller Tierarten. Aber im nächsten Schritt können wir gleich den größten Teil der Tierwelt hinter uns lassen. Die Nephrozoa kann man eindeutig in zwei Hauptäste unterteilen: die Protostomia und Deuterostomia. Der entscheidende Schritt findet hier noch sehr früh in der Embryonalentwicklung statt. In den frühen Phasen der Embryonalentwicklung, der Morula, Blastula und Gastrula haben wir eine mehr oder weniger kugelförmige Gestalt. Aber eine kugelförmige Gestalt hat mehrere Symmetrieebenen, während die Bilateria jedoch nur eine Symmetrieebene haben. Wie kann also der Übergang von mehreren Symmetrieebenen zu einer, mit einer klaren Unterteilung in eine linke und rechte Körperseite, stattfinden? Wie kann daraus eine Cephalisation entstehen: also wo soll der Kopf und wo das Hinterende sein? Schon im Frühstadium der Embryonalentwicklung gibt es sowas wie eine Zellpolarität, d. h. wichtige Signalmoleküle, die sich im Cytoplasma der befruchteten Eizelle befinden, sind nicht gleichmäßig verteilt und bestimmen schon somit früh das Schicksal der Körpersymmetrien. Später setzen dann die Entwicklungsgene ein. Und einer der ersten Schritte zur Ausbildung der Körpersymmetrie ist es zu entscheiden wo sich die Mundöffnung und die Afteröffnung befinden, also damit auch die Entstehung des Verdauungstraktes. Dies geschieht schon während der Gastrulation, wo es zu einer Einstülpung des Embryos an einer Stelle kommt. Das ist der sogenannte Urmund oder Blastoporus. Die Einstülpung folgt bis an den entgegengesetzten Pol, wobei sich der Urdarm bildet und bricht dort ebenfalls durch und es bildet sich der Anus. D. h. in diesem Fall bildet sich zuerst der Mund und der Anus entsteht als zweite Öffnung. Tiere die, diesen Entwicklungsweg gehen, bezeichnet man als Protostomia, übersetzt Mund zuerst. Es gibt aber noch den zweiten Entwicklungsweg. Auch hier kommt es während der Gastrulation zur Einstülpung und es bildet sich der Blastoporus, der Urdarm und am anderen Ende die zweite Öffnung. Diese Entwicklung ist im Prinzip genauso, nur

anders. Denn in diesem Fall wird diese erste Öffnung, der Blastoporus, zum Anus und der Mund entsteht als zweite Öffnung. Diese Gruppe bezeichnet man als Deuterostomia, übersetzt „Mund als zweites“. Welche Tiergruppen gehören zu den Protostomia und welche zu den Deuterostomia? Um es aufzulösen: Die erste Öffnung, die sich bei uns bildet ist tatsächlich der Anus, wir sind also Deuterostomia. Zu den Protostomia gehören eine Reihe wirbelloser Tiere, alle Arten von Würmern, die Weichtiere, Arthropoden usw. Zu den Deuterostomia gehören alle Chordaten, also auch alle Wirbeltiere, aber auch z. B. die Stachelhäuter, also Seesterne, Seeigel und ihre Verwandten.

Es gibt noch viele weitere embryologische Ähnlichkeiten. Die Zellen in der befruchteten Eizelle teilen sich bei den meisten Tieren in einem spiralförmigen Muster, bei den Deuterostomia jedoch in einem radialen Muster. Deuterostomia-Embryonen haben Zellen, die unbestimmt sind, was bedeutet, dass ihr Schicksal nicht von Anfang an festgelegt ist (wie bei den meisten Tieren), sondern dass sie Teil eines neuen Organs werden oder sogar ein Organ regenerieren können, falls erforderlich. Wenn man die Larven eines Seeigels in einem frühen Entwicklungsstadium aufbricht, kann sich jede Zellgruppe in ein vollständiges Tier verwandeln. Schließlich bildet sich das Coelom der Deuterostomia durch Ausstülpung des Entoderms, und nicht durch eine Spaltung des Mesoderms, wie es bei Würmern und Gliederfüßern der Fall ist. All diese einzigartigen Spezialisierungen zeigen, dass das Larvenmuster der Stachelhäuter und Chordatiere das gemeinsame Bindeglied zwischen diesen beiden sehr unterschiedlichen Tierstämmen ist. Und in den letzten 20 Jahren hat jedes untersuchte molekulare System bestätigt, dass die Deuterostomia eine natürliche monophyletische Gruppe sind, sodass es unter Biologen keinen Zweifel mehr daran gibt, dass Seesterne und Seeigel zu unseren nahen Verwandten gehören. Eine kürzlich veröffentlichte Studie zeigt aber, dass die Monophylie der Deuterostomia eher wenig Unterstützung hat. Während eine Mehrheit der Gen-Datensätze stark die Monophylie der Protostomia stützt (~70 %), unterstützen weitaus weniger Gene die Deuterostomia als monophyletisch (~29 %). Weitere Forschungen werden zeigen, inwieweit diese Annahmen zutreffend sind.

Wie konnten die Bilateria entstehen?

Auf den ersten Blick mag dies völlig unsinnig erscheinen. Wie konnte die bilaterale Symmetrie bei den Deuterostomia auf den Kopf gestellt werden? Und wie konnte ein Mund seine Grundfunktion auf etwas völlig Gegenteiliges umstellen. Viele Tiergruppen verfügen über ein Larvenstadium und ein erwachsenes Adultstadium. Beide Stadien unterscheiden sich in ihrer Lebensweise.

Betrachten wir uns zuerst die Schwämme, die ursprünglichste Form vielzelliger Organisation der Metazoa. Schwämme haben keine Körpersymmetrie, ihnen fehlen Muskel-, Nerven- und Sinneszellen, also die typischen Gewebe der Tiere. Einer ihrer wichtigsten Zelltypen sind die Kragengeißelzellen, die in ihrer Gestalt den Choanoflagellaten ähneln. Schwämme sind, vereinfacht ausgedrückt, im Grunde riesige Kolonien einer bestimmten Art von Einzellern, die über ausgeprägte Geißeln verfügen, mit denen sie herumschwimmen. Bei den sessilen adulten Schwämmen werden diese Geißeln zur Erzeugung von Wasserströmungen verwendet, um

Nahrungspartikel einzufangen, während sich ihre Larven auf der Suche nach einem Siedlungsplatz frei durch das Wasser bewegen können. Interessant ist nun, wie diese verschiedenen Lebensstadien überhaupt entstanden sind. Hierfür kann als Erklärungsansatz das Copesche Gesetz angewendet werden, dass besagt, dass Lebewesen im Verlauf ihrer Evolutionsgeschichte größer werden, z. B. um vor Raubfeinden zu fliehen oder Nahrung zu suchen. Dieses Gesetz ist in der Paläontologie nicht unumstritten und kann sicherlich nicht als alleingültige Regel angenommen werden, da es bei vielen Organismengruppen auch die umgekehrte Tendenz gibt – so z. B. bei vielen Mollusken.

Wenngleich das Copesche Gesetz nicht generell anwendbar ist, so gilt es zumindest in den meisten Epochen für die Entwicklung aquatischer Tiere.

Bezogen auf die Schwämme könnte eine Kolonie von Choanoflagellaten weiterwachsen, bis ein kritischer Punkt erreicht ist, an dem die Geißeln nicht mehr effektiv genug sind, um sie herumzutragen, und sie auf den Boden sinken würde. Um auf diese Weise zu überleben, muss man sich an das Leben auf dem Substrat anpassen. Eine Möglichkeit besteht darin, den Körper zu verankern, um ihn stabil zu halten und das Wasser weiter zu filtern, wodurch die sessile Lebensweise der Schwämme entsteht. Ihre Larven sind aber noch freischwimmend und unterscheiden sich so vom Erwachsenenstadium. Solche Larvenstadien können sich so weit spezialisieren, dass sie eine ausgeprägte Polarität von vorne nach hinten erreichen, sodass sie sich in eine bestimmte Richtung bewegen können. Basierend auf den Forschungen des 2024 verstorbenen dänischen Biologen Claus Nielsen, der sich mit der Entstehung der Baupläne der Tiergruppen befasste, können in der frühen Evolution der Tiere bestimmte Entwicklungsstadien übersprungen werden. So konnte in der Linie zu den Eumetazoa das sessile Adultstadium der Schwämme übersprungen werden und die freischwimmende Larve zum neuen Adultstadium werden.

Diese könnten sich diese spezialisieren, indem ihre Zellen engere Verbindungen eingehen, um gemeinsam Epithelien zu bilden. Für diese haben sie spezialisierte Transmembranproteine, sogenannte Cadherine, umfunktioniert. Epithelien, die aus solchen geißeltragenden Zellen bestehen, werden als bewimpert bezeichnet. Sie verfügen über sogenannte Cilien, feine Plasmafortsätze der Zellen zur Erzeugung von Bewegung oder einem Wasserstrom. Eine solche bewimperte Larve ist ein sehr gutes Vorläufertier, das als Blastaea bezeichnet wird. Das Epithel auf einer Seite des Lebewesens spezialisiert sich dann stärker auf die Nahrungsaufnahme und -verdauung und faltet sich sogar nach innen, um einen primitiven Darm zu bilden. Ein Lebewesen mit dieser Konfiguration wird als Gastraea bezeichnet. Um gemäß dem Copeschen Gesetz wieder größer zu werden, müsste eine neue Strategie angewendet werden, um sich diesmal an das Substrat anzupassen. Hier ist eine polypähnliche Form mit Tentakeln, die Nahrung zum Mund führen, eine naheliegende Lösung. Dies ist im Grunde der Körperbauplan der Nesseltiere mit einer pelagischen Larve, die Planula genannt wird und als erwachsene Formen die Seeanemonen, Quallen oder dergleichen sind.

In der nächsten Phase werden die äußeren Zellen mit ihren Cilien in Ziliarkränen organisiert, die den Blastoporen umgeben. Da diese Ziliarkräne miteinander und mit den Sinnesorganen koordiniert werden müssen, um die Richtung zu bestimmen, bilden sie im Wesentlichen die Grundlage für das Nervensystem. Jetzt wird es wirklich interessant. Der frühe Vorfahre der Bilateria begann wahrscheinlich als eine weitere Modifizierung eines Tieres im Cnidaria-Stadium. Das Ergebnis ist ein höher organisiertes pelagisches, also freischwimmendes Tier, und diese Phase wird Trochaea genannt und von Claus Nielsen postuliert. Die Zilienepithelien sind zu Beginn vielleicht nicht stark genug, um einen zu großen Körper durch das Wasser zu

treiben, aber sie können helfen, ihn über den Untergrund zu bewegen. Während des Präkambrums war der Meeresboden mit mikrobiellen Matten bedeckt, sodass es dort auch reichlich zu fressen gab. Die Unterseite war der Ort, an dem sich alle Zilien konzentrierten, insbesondere um die Darmöffnung herum. Dies ist ein Bauplan, der sich auch heute noch bei den Xenacoelomorpha wiederfindet. Ihre Körper haben immer noch eine einzige Öffnung, die nach unten gerichtet ist, durch die sie alles Essbare aufnehmen und auch alles Unverdaute wieder ausscheiden. Die Nahrungsaufnahme ist sehr wichtig und wird durch die Zilienbänder erleichtert, die sich normalerweise um den Urmund oder Blastoporus gruppieren. Nach Claus Nielsens Trochaea-Theorie schloss sich der schlitzartige Blastoporus dann in der Mitte zusammen, sodass ein vorderes und hinteres Ende offenblieben. Die vordere Öffnung wurde dann zum Mund und die hintere zum Anus. Gleichzeitig schlossen sich auch die Ziliarkränze zusammen und wurden zum ventralen Nervensystem, wie es bei Protostomiern mit dem typischen zirkumoralen Ring zu sehen ist, der immer noch ein Hauptmerkmal dieser Gruppe ist.

Inversionshypothese zur Entstehung der Deuterostomia

Was führte dann zu einer Inversion, also einer Umkehrung der Mund- und After-Öffnung bei den Deuterostomia? Interessant ist hier anzumerken, dass einige wenige Tiergruppen innerhalb der Protostomia ebenfalls eine Deuterostomie vorweisen, so bei den Chaetognathen, den Pfeilwürmern, von denen 100 Arten in 15 Gattungen die Ozeane bewohnen. Aufgrund ihrer Embryonalentwicklung wurden sie ursprünglich zu den Deuterostomia gezählt, doch finden sie sich innerhalb der Protostomia. Ihr sekundär Mund entstand konvergent zu jenen der richtigen Deuterostomia. Dies zeigt zumindest, dass die Deuterostomia kein kompliziertes Einzelereignis innerhalb der Evolution der Tiere ist.

Wenn wir uns den Bauplan der Protostomia und Deuterostomia anschauen, haben wir eigentlich eine Umkehrung des Körperbauplans, eine sogenannte Inversion. Demnach ist ein Deuterostomia ein auf dem Rücken liegender Protostomia. Diese Inversionshypothese wurde schon 1822 von Geoffroy Saint-Hilaire postuliert, wurde aber im Verlauf der Geschichte kritisiert und geriet in Vergessenheit. Da aber solche frühen Larvenstadien, wie die von Carl Nielsen postulierten Trochaea-Larven, in ihrer Ernährungsweise nicht stark spezialisiert waren, ist eine Inversion prinzipiell denkbar. Auch wenn hier die Informationslage nicht ganz geklärt ist, sprechen einige Befunde aus der Entwicklungsgenetik ebenfalls für solch eine Inversion. Falls sich Rücken- und Bauchseite eines Tieres unterscheiden, müssen die Zellen der jeweiligen Körperseite „Lageinformationen“ bekommen, die ihnen sagen, ob sie zum Rücken oder zum Bauch gehören, damit sie sich dementsprechend verhalten.

Daher sind in den Rückenzellen andere Gene aktiviert als in denen der Bauchzellen – so werden etwa die Proteine der BMP-Gene nur in den Bauchzellen der Chordaten-Embryonen produziert. Die von entsprechenden Genen produzierten Proteine kommen auch bei den Insekten vor, dort werden sie aber in den Rückenzellen produziert. Auch andere Gene zeigen ein ähnliches Muster, so z. B. das Gen Netrin, welches an der Ausbildung des Nervensystems beteiligt ist.

Weil diese Gene auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen und beide im Prinzip dasselbe machen (nämlich den dorso-ventralen Aufbau des Körpers bestimmen), muss das entsprechende Ur-Gen beim gemeinsamen Vorfahren der Tiere bereits etwas Ähnliches gemacht haben. Der konkrete Einfluss der Ableger dieses Ur-Gens auf die anatomische Ausrichtung bei den Embryonen unterschiedlicher Tiergruppen ist jedoch ganz verschieden: Während der Evolution einzelner Tiergruppen hat sich die Aktivität dieser Gene verändert.

Dies könnte also die Entstehung der Deuterostomia erklären.

Homologie und Stammbaumerstellung

Die genauen verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Protostomia und Deuterostomia sind ebenfalls Teil der Forschung.

Wie kommt man überhaupt darauf, Lebewesen, die so unterschiedlich aussehen in eine verwandtschaftliche Beziehung zu stellen? Indem wir die grundlegenden Merkmale untersuchen, die einzelne Gruppen miteinander teilen.

Man kann molekularbiologische und morphologische Merkmale verwenden. Ziel der Morphologie ist es dabei, nicht nur den Bauplan der Organismen zu beschreiben, sondern auch die Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln, um so die Evolutionsgeschichte zu rekonstruieren. Dabei arbeitet die Morphologie vergleichend. Wir vergleichen also verschiedene Lebewesen und versuchen so verwandtschaftliche Verhältnisse zu ermitteln. Können Merkmale auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgeführt werden, spricht man von Homologien. Die Homologie-Koitionen wurden in den 1950ern von Adolf Remane eingeführt. Um es abzukürzen, nehmen wir nur ein Beispiel:

Wenn wir uns die Vordergliedmaßen verschiedener Wirbeltiere anschauen, unsere Arme, die Flosse eines Wals oder der Flügel einer Fledermaus, so sehen sie verschieden aus, haben aber denselben grundlegenden Aufbau, gehen also auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück.

Die Ermittlung verwandtschaftlicher Beziehungen der Lebewesen basiert dabei nicht auf willkürlichen Annahmen, sondern erfolgt aus der Kenntnis der Morphologie der Lebewesen. Kreationisten werfen gerne vor, dass das Konzept der Homologie eine Tautologie, also ein Zirkelschluss, sei: Evolution werde mit Homologie begründet und umgekehrt werde Homologie durch evolutionstheoretische Annahmen bestimmt. Kreationisten übersehen jedoch, wie perfekt diese Homologien in ein hierarchisch ineinander geschachteltes System gemeinsamer Abstammung passen.

Diese Ähnlichkeiten zeigen, dass sich Organismen auf natürliche Weise in ein hierarchisch verschachteltes System zusammenschließen. Zum Beispiel, dass Marienkäfer und Mistkäfer beides Käferarten sind, basiert auf verschiedenen gemeinsamen Merkmalen wie z. B. gehärteten Vorderflügeln; Käfer, Fliegen und

Heuschrecken sind Typen von Insekten, weil sie z. B. sechs Beine haben; Insekten, Skorpione und Tausendfüßler sind Typen von Arthropoden, weil sie z. B. einen Chitinschädel und gegliederte Laufbeine haben. Das heißt: selbst wenn man evolutionstheoretische Annahmen nicht beachten würde, würde man auf dasselbe hierarchisch verschachtelte System kommen. Genau das zeigte sich auch bei Linnes System der Taxonomie. Linne war kein Evolutionsbiologe, er glaubte an die Schöpfung und an die Unveränderlichkeit der Arten. Trotzdem ordnete er die Lebewesen in ein geordnetes hierarchisches System. Selbst wenn wir – um bei unseren Beispielen zu bleiben – über die Evolution der Arthropoden nichts wüssten, würden wir auf dasselbe hierarchisch verschachtelte System kommen. Erst aus der Fülle der Ähnlichkeitsmuster und verschachtelter Hierarchien kann auf eine gemeinsame Abstammung geschlossen werden. Warum? Homologe Merkmale sind auch Merkmale, die an die nächste Generation vererbt werden. Durch die Vererbung wissen wir, dass Merkmale einen gemeinsamen Ursprung haben. Und wir wissen, dass diese vererbten Merkmale variieren. So wie Kinder ihren Eltern ähneln und diese ihren anderen Familienmitgliedern und sich so zu größeren Familienstammbäumen gruppieren, ist es genauso mit den Arten. Ähnliche Arten haben ihre Merkmale von anderen ähnlichen Vorläufer-Arten geerbt etc., mit denen sie sich zu größeren Einheiten gruppieren und die verschiedenen systematischen Einheiten bilden.

Wenn also die Merkmale von Generation zu Generation weitervererbt werden, wenn zugleich aber auch ein allmäßlicher Wandel der Arten stattfindet, dann ergibt sich die logische Folgerung, dass zwischen den Arten eine (abgestufte) Formenähnlichkeit bestehen muss, die sich vom morphologischen bis hinab zum molekularen Bereich erstreckt.

Mittlerweile werden bei phylogenetischen Analysen eher molekulare Daten verwendet. Sie sind zum einen mittlerweile leichter zu gewinnen, zum anderen werden DNA-Moleküle direkt vererbt und unterliegen einer geringeren Beeinflussung durch die Umwelt, während morphologische Merkmale wesentlich variabler und damit plastischer sind. Sie sind in ihrer Ausprägung daher einfacher und evolvieren insgesamt gleichförmiger als morphologische oder physiologische Merkmale. Das heißt, dass z. B. bei morphologischen Merkmalen öfters mit dem Problem einer möglichen Konvergenz konfrontiert ist, was bei DNA-Vergleichen seltener auftritt. Um es mit einem lebhaften Beispiel zu verbilden: Stellt euch vor, ihr seid der potentielle Vater eines Kindes, seid euch aber über die Vaterschaft nicht sicher. Der sicherste Weg die Vaterschaft festzustellen wäre ein Vaterschaftstest, also ein Vergleich der DNA-Abschnitte des potentiellen Vaters mit dem Kind. Man könnte aber vielleicht auch gucken, ob das Kind dem Vater optisch ähnelt, vielleicht hat es ja die gleiche Augenfarbe oder Nasenform. Aber wenn der Postbote oder Nachbar auch dieselbe Augenfarbe wie der potentielle Vater hat, wird das Ganze unsicher.

Nun ist es auch so, dass Verwandtschaftsverhältnisse bei Lebewesen auch nicht immer klar sind und es zu Widersprüchen bei phylogenetischen Verwandtschaften kommt. Das hat schlicht und einfach damit zu tun, dass das Leben vielfältig ist und viele Merkmale hat. Sind die Verwandtschaftsverhältnisse der Wirbeltiere weitgehend

klar, ist dies bei Wirbellosen schon schwieriger, da sie die größte Artenvielfalt haben. So können bestimmte Homologien nicht erkannt werden oder Merkmale, die für Homologien gehalten werden, tatsächlich unabhängig voneinander, also konvergent, entwickelt worden sein. Solche Inkongruenzen zeigten sich, als molekularbiologische Daten einige bisher angenommene, morphologisch begründete, Verwandtschaftsverhältnisse in Frage stellten.

New Animal Phylogeny

Dies zeigte vor allem die „New Animal Phylogeny (kurz: NAP)“, einer mehrfach bestätigten Großphylogenie des Tierreichs basierend auf molekularbiologischen Daten. Das Interessante an dieser molekularen Systematik ist, dass sie mit wesentlichen Lehrmeinungen der traditionellen, morphologischen Systematik in Widerspruch steht. Der bekannteste Widerspruch zeigt die Verwandtschaft der Arthropoden und Anneliden. In der traditionellen Systematik wurden beide Taxa unter dem Großtaxon „Articulata“ zusammengefasst. Als Homologie galt dort u. a. die Segmentierung der beiden Taxa. Die molekulare Systematik hingegen konnte diese Verwandtschaft nicht bestätigen. Die Arthropoden werden zusammen mit den unsegmentierten Nematoden zu den „Ecdysozoa“ zusammengefasst, die neben genetischer Ähnlichkeit auch das Hormon Ecdyson gemeinsam haben, welches die Häutung bei Arthropoden und Nematoden kontrolliert. Die Anneliden bilden zusammen mit den Mollusken die „Lophotrochozoa“. Gemeinsam ist ihnen neben genetischen Merkmalen auch die Trochophora-Larve, ein Larvenstadium in der Entwicklung dieser Tiergruppen.

Die NAP ist besonders von morphologisch arbeitenden Systematikern nicht unwidersprochen aufgenommen worden. Großteils wurde darauf verwiesen, dass die Methoden der molekularen Systematik unausgereift seien. Jedoch konnten auch andere molekulare Analysen anderer DNA-Abschnitte die NAP bestätigen und die Fehlerquellen bei der Auswahl genetischer Marker reduziert. Mittlerweile ist die NAP gut abgesichert und durch viele weitere genetische, entwicklungsbiologische und morphologische Daten belegt.

Keineswegs ist aber diese Stammbaumvielfalt so zu interpretieren, dass man keine Ahnung habe und die Evolutionstheorie zu einer unfruchtbaren und wilden Spekulation verkomme. Kein Evolutionsbiologe wird bestreiten, dass Probleme in der Stammbaumkonstruktion bestehen. Es wäre jedoch verkehrt, daraus die Falschheit des Evolutionsgedankens abzuleiten:

Erstens kann man das Problem der „Stammbaumvielfalt“ minimieren, indem man einfach soviele Merkmale wie möglich zur Erstellung von Stammbäumen heranzieht. Eine verbesserte Datenlage erlaubt bessere Stammbäume bzw. erlaubt einen tieferen Blick in die Verwandtschaftsgruppen, was bei der NAP beispielsweise ebenfalls getan wurde. Zweitens führt keine Analyse zur Feststellung völlig chaotischer Merkmalsverteilungen. Viele Merkmale sind gesetzmäßig miteinander verbunden, eine

“freie” Kombination der Merkmale gibt es nicht. In der NAP waren zwar die Verwandtschaft der Arthropoden mit den Anneliden verworfen worden, aber innerhalb dieser Analysen waren z. B. die Arthropoden klar als monophyletische Gruppe charakterisiert. Die Käfer fanden sich nicht unter den Spinnen, die Fliegen nicht bei den Vögeln und die Tausendfüßer nicht bei den Würmern. Das heißt man findet im Ganzen eine hierarchische und “von gegenseitiger Abhängigkeit geprägter Ordnung”, die von Konvergenzen zwar gestört aber nicht aufgehoben wird. Stammbäume sind deshalb keine Fiktion, wir sind uns nur oft (noch) nicht im Klaren darüber, welcher Stammbaum “der Richtige” ist! Die Daten der Molekularbiologie bestätigen die vergleichende Morphologie in praktisch allen gut abgesicherten Fällen. Gut abgesichert bedeutet, dass auch die morphologischen Merkmale genau untersucht sind. Dort wo Widersprüche zutage treten hat sich entweder die Morphologie getäuscht oder die untersuchten Genabschnitte waren fehlerhaft. Weitere Forschungen haben solche Diskrepanzen zum Teil lösen können.

Outro

Ob Protostomier oder Deuterostomier, wo immer das Poloch beginnt – die Tierwelt ist seit dem Ursprung der Bilateria unglaublich vielfältig geworden. Aber viele ihrer Unterschiede beginnen schon ganz am Anfang – im Embryo. Im nächsten Video tauchen wir ein in die Welt der Embryonalentwicklung: Wir sprechen über Module, genetische Werkzeugkästen, Körperachsen und die große Frage, ob „Ontogenese die Phylogenetese rekapituliert“ – oder ob Herr Haeckel da vielleicht ein bisschen übertrieben hat. Und wir schauen, wie moderne Evo-Devo-Forschung mit Genen wie Hox, Pax und nodal die alte Entwicklungsbiologie auf den Kopf stellt – oder sie ganz neu zusammensetzt. Also: Abo nicht vergessen, Video liken, und bleib dabei – wenn wir der Evolution dabei zusehen, wie sie Körper plant... manchmal mit sehr kreativen Blaupausen. Bis bald im nächsten Kapitel!