Erschienen im MIKROKOSMOS 102, 321 – 330 (2013)

Der entwicklungsgeschichtliche Ursprung der Tiere und Pilze

Lange Zeit hatte die Evolutionsforschung die Stammbäume hauptsächlich auf die Analysen von strukturellen Körpermerkmalen und deren Veränderungen in den fossilen Funden über die Jahrmillionen aufbauen können. Mit der Möglichkeit, Gensequenzen zu analysieren und deren Ähnlichkeit oder Verschiedenheit im Zusammenspiel mit sogenannten molekularen Uhren als entwicklungsgeschichtliche Merkmale zu nutzen, ist der Evolutionsforschung seit den 1980er Jahren ein mächtiges, zusätzliches Instrument erwachsen, welches diesen Forschungszweig der Biowissenschaften sehr beflügelt und mit dazu beigetragen hat, das Gesicht der Biologie von einer hauptsächlich beschreibenden zu einer messenden Wissenschaft zu verändern (Jahn 2000).

Anfang der 1990er Jahre mehrten sich molekularbiologisch fundierte Arbeiten, die der spannenden Frage näher traten, welche Protistengruppe den Ursprung der Tiere, der Metazoa, markieren könnte. Oder sollte es etwa mehrere Entstehungspunkte gegeben haben? Einen frühen, umfangreichen Artikel zu diesem Themenkreis hatten Christen et al. 1991 vorgelegt. Als Mitautor findet sich dort auch der bekannte Zoologe und Ultrastrukturforscher Karl Gottlieb Grell (Tübingen), der seit den 1950er Jahren das Standardwerk „Protozoologie“ herausgegeben und sich auch lange und intensiv mit dem kleinen, sehr einfach strukturiertem marinen Organismus namens *Trichoplax adhaerens*, dem letzten Vertreter der Placozoa, auseinander gesetzt hatte.

Zunächst einige grundsätzliche Bemerkungen zu den behandelten Organismengruppen. Die Metazoa werden aus morphologischer Sicht in drei Hauptgruppen eingeteilt:

- Arten mit schwach ausgebildeter Gewebsdifferenzierung: Porifera (Schwämme) und Placozoa,
- Diploblasten, Arten mit zwei embryonalen Gewebsschichten (Keimblättern): Cnidaria (Nesseltiere) und Ctenophora (Rippenquallen),
- Triploblasten, Arten mit drei Keimblättern: alle anderen Tiergruppen.

Um die weiteren zoologischen Fachbegriffe einzuführen, die im Verlauf des Artikels auftauchen und sie mit Beispielorganismen zu belegen, sei hier kurz die moderne Unterteilung der Triploblasten referiert. Sie werden auch als Bilateria bezeichnet, sind zweiseitig symmetrisch und haben echtes Muskelgewebe. Die einfachsten, die A-coelomaten, besitzen keine Körperhöhle mit Ausnahme des Verdauungskanals. Es sind die Plattwürmer (Plathelmintes), zu welchen zum Beispiel die Egel und Bandwürmer gehören. Etwas komplizierter strukturiert sind die Pseudocoelomaten mit den beiden Gruppen Rädertiere (Rotifera) und Fadenwürmer (Nematoda). Die Coelomaten gliedern sich in die Protostomier mit den Gruppierungen Molluska (u. a. Schnecken), Annelida (Ringelwürmer) und Arthropoda (u. a. Insekten). Schließlich sind die Deuterostomier in die Echinodermata (z. B. Seesterne) und die Chordata aufgeteilt, zu welchen auch die Wirbeltiere zählen.

In der Welt der Pilze unterschied man um die Jahrtausendwende grob

- Chytridiomycota (Tröpfchenpilze, meist mikroskopisch klein und einzellig)
- Zygomycota (Jochpilze, darunter Mykorrhiza-Arten, die Wurzelsymbionten vieler Gefäßpflanzen)
- Ascomycota (Hefen, Schimmelpilze, Morcheln)
- Basidiomycota (Hutpilze, Rostpilze).

Zur Nomenklatur der erwähnten Protistengruppierungen sowie zu den Begriffen um den Aufbau der phylogenetischen Bäume siehe Bettighofer (2013) und die Beschreibung zur Übersichtsgrafik am Ende dieses Berichts.

Vorab noch ein paar Worte zu den in der Protistologie oft verwendeten Begriffen *Heterokonta*, *Chromista* und *Chromalveolata*:

1981 beschrieb Thomas Cavalier-Smith das eukaryotische Reich Chromista mit den Unterreichen Cryptophyta und Chromophyta. In den Chromophyta befanden sich die Heterokonta und die Haptophyta. Einige Zeit wurden die Chromista und Alveolata (Ciliaten, Dinoflagellaten u. a.) zur Supergruppe Chromalveolata (Cavalier-Smith 1999) zusammengefasst. Seit 2009 mehren sich jedoch Arbeiten, die zeigen, dass Haptophyten und Cryptophyten nicht zur näheren Verwandtschaft der Heterokonten und Alveolaten zählen. Ihre Platzierung im phylogenetischen Baum gilt heute als unsicher. Die Gruppe der Heterokonten musste ebenso geteilt werden. Von ihnen sind auch nur jene mit den Alveolaten näher verwandt, deren Geißeln bzw. Gametengeißeln dreiteilig aufgebaut sind (röhrenförmiger Schaft als Hauptachse, seitliche Anhängsel, die ihrerseits wieder Anhängsel haben, siehe Hausmann et al. 2003).

Das sind Goldalgen, Kieselalgen, Braunalgen, Oomyceten, Opalinaden und weitere, kleine Flagellatengruppen, die zusammen eine monopyhlyletische Gruppe namens Stramenopilaten bilden (lateinisch *stramen* = Stroh, *pilus* = Haar).
Hingegen hat sich herausgestellt, dass die Rhizaria, bestehend aus Cercozoa (zu welchen zum Beispiel die meisten filosen Amöben und viele Parasiten gehören), aus Foraminiferen und aus den Radiolariengruppen *Acatharia* und *Polycystinea*, nahe mit Stramenopilaten und Alveolaten verwandt sind und mit ihnen die monophyletische Gruppe SAR (Stramenopila, Alveolata, Rhizaria) bilden.

Sind die Metazoa monophyletisch?

Zurück zur Fragestellung von Christen et al. Hatten sich die drei Basis-Baupläne der Metazoa unabhängig voneinander entwickelt, oder hatte es einen gemeinsamen Ursprung gegeben? Dies wurde damals kontrovers diskutiert. Die Analyse des umfangreichen molekularbiologischen Datensatzes, den die Autoren erarbeitet hatten und der alle damaligen Stämme der Diploblasten einschloss (Placozoen, Schwämme, Cnidarien und Ctenophoren), verbunden mit einer noch umfangreicheren Datenbasis mit Sequenzen von Pilzen, Protisten, Triploblasten und Gefäßpflanzen, brachte interessante Ergebnisse (siehe Abb. 1):

- Frühe Abzweiger im Baum: Flagellaten und Schleimpilze (Amoebozoa I)
- Nächste Abzweiger: Ciliaten, Dinoflagellaten, Stramenopilaten und Ascomyceten.
- Wenig später zweigten Diploblasten, Triploblasten und Viridiplantae (Grünalgen und Gefäßpflanzen) jeweils als monophyletische Unterbäume ab.

Eine spannende Teilfrage blieb zunächst unbeantwortet: Welche Protistengruppe bildete den Ursprung der Metazoa?
Klassisch gab es zu dieser Frage zwei Haupttheorien, Haeckels Gastraea-Theorie, 1866 formuliert, und die Ciliatentheorie von Hadzi aus dem Jahre 1963. Haeckel vertrat die Auffassung, dass die Ontogenese der Tiere, also deren embryonale Entwicklung, ihre Phylogenese (ihre stammesgeschichtliche Entwicklung) widerspiegelt. So deutete er das früh-embryonale Becherkeimstadium (Gastraea-Stadium) als Hinweis darauf, dass sich die Mehrzeller aus koloniebildenden Einzellern mit Arbeitstei-

lung entwickelt hatten. Haeckel schloss daraus, dass den Hohltieren (Cnidaria) ähnliche Wesen am Ursprung der Mehrzeller gestanden haben müssten.

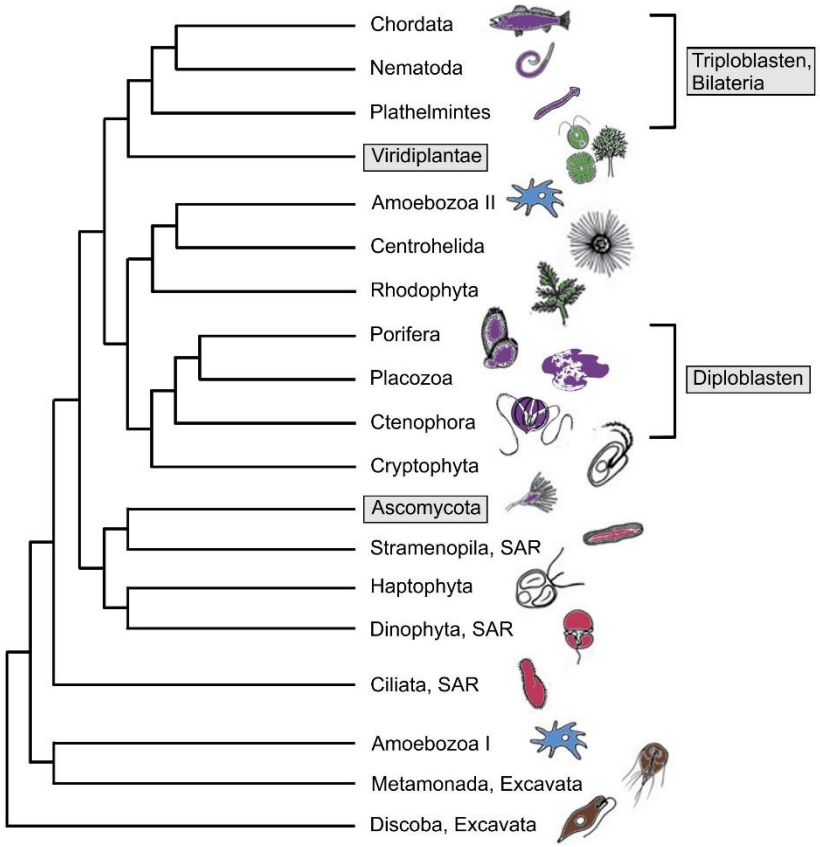


Abb. 1: Die Diploblasten und Triploblasten zeigen sich monophyletisch, Viridiplantae (Grünalgen und höhere Pflanzen) ebenso. Die untersuchten Pilze bilden gleichfalls eine Klade, die Protistengruppen entspringen jedoch uneinheitlich. Als Außengruppe dienten Trypaosomen (Discoba). Nach Christen et al. (1991), vereinfacht.

Hadzi vertrat hingegen die Ansicht, dass sich bei vielkernigen Ciliaten Zellwände um die Kerne herum gebildet hätten. Aus diese Anschauung leitete er ab, dass nicht Vertreter der Diploblasten (Cnidaria), sondern die darmlosen Plattwürmer (Plathelmintes, die ursprünglichsten Triploblasten) am Beginn der Geschichte der Metazoa gestanden haben sollten. Dass sich die Cnidarien hingegen aus den Plattwürmern entwickelt hätten, dies sollte ihre sogenannte Planula-Larve zeigen, die plattwurmähnlich ist. Somit griff Hadzi wieder auf Haeckels Basistheorie „Ontogenese spiegelt Phylogenese wider“ zurück.

Noch keine Spur zum Ursprung der Metazoa

Zurück in die 1990er Jahre. Christen und Mitarbeiter brachten deutlich zum Ausdruck, dass die ersten vorliegenden molekularbiologischen Phylogenese-Untersuchungen von Field et al. (1988) sowie ihre eigenen Ergebnisse die Frage nach der für die Metazoa ursprünglichen Protistengruppe nicht hatten erhellen kön-

nen. Es war allerdings interessant zu beobachten, dass es zwar nie gelang, einen Protisten mit den Kladen der Diploblasten oder Triploblasten zu verbinden, hingegen bildeten die einzelligen Grünalgen *Chlorogonium* und *Pyramimonas* stets eine monophyletische Einheit mit den Gefäßpflanzen. Das war zweifellos eine interessante Entdeckung, die sich auch heute noch als korrekt erweist (Review in Bettighofer 2013).

Bei den vielen, ganz unterschiedlichen Protistengruppen, die sich in diesen frühen molekularbiologisch fundierten phylogenetischen Analysen an vielen verschiedenen Stellen im Baum niederließen und sich einer sauberen Gruppenbildung verweigerten, mussten es die Forscher offen lassen, ob es nicht vielleicht mehr als nur einen Ursprung der vielzelligen Organisation bei den Tieren gegeben haben könnte. Solche Konzepte waren bereits von Bütschli (1910) diskutiert worden und fußten auf Beobachtungen, dass eine Reihe unterschiedlicher Protisten arbeitsteilige Zellverbände bilden.

Tiere und Pilze sind nächste Verwandte!

Lange Zeit war nicht daran gezweifelt worden, dass Pilze im Stammbaum der Pflanzen angesiedelt seien. Man nahm an, dass sie sekundär die Fähigkeit zur Assimilation verloren hätten, als sie in der ökologischen Nische des Saprophytismus, der Verwertung toten organischen Materials, heimisch geworden waren. So ordnete zum Beispiel die 30. Auflage des botanischen Standardwerks *Strasburger* (1971) die Mycophyta (Pilze) als 3. Abteilung nach den Schizophyta (Bakterien) und den Phycophyta (Algen im weiteren, morphologischen Sinne) in das Pflanzenreich ein. In der Einleitung zu den Mycophyta wurde jedoch schon klar herausgearbeitet, wodurch sie sich von den anderen Pflanzen unterscheiden:

- Sie leben heterotroph, sie haben keine Plastiden.
- Ihre Zellwände sind zumeist aus Chitin, nicht aus Zellulose.
- Ihre Reservestoffe sind Glykogen und Fett, niemals Stärke.

Man hätte dazu setzen können: Mit den Pflanzen haben sie gemein, dass sie nicht weglaufen.

So war es doch ein gehöriger Paukenschlag, als Sandra Baldauf und Jeffrey Palmer 1993 in den Proceedings of the National Academy of Sciences USA titelten: *Animals*

and fungi are each other's closest relatives: Congruent evidence from multiple proteins.

Dieser Paukenschlag wurde hauptsächlich in konservativen Botanikerkreisen als so laut empfunden, denn der Botaniker Robert H. Whittaker hatte bereits 1959 anstelle von Haeckels drei Reichen der belebten Natur (Haeckel 1894: *Protista*, *Plantae*, *Animalia*) auf Basis fundamental unterschiedlicher Baupläne fünf Reiche beschrieben: Die *Protista* teilte er in Lebewesen ohne und mit Zellkern (*Monera*, *Protista*), die *Plantae* in *Fungi* und *Plantae*.

Aber ebenso, wie Haeckels Abtrennung der einzellig organisierten Lebewesen von den Tieren wie den Pflanzen in der biowissenschaftlichen Welt nicht akzeptiert worden war, wurden auch Whittakers Thesen lediglich interessiert zur Kenntnis genommen. Nun, mit der Entwicklung des molekularbiologischen Diagnose-Instrumentariums, tat sich die wissenschaftliche Welt schwerer mit dem Ignorieren der festgestellten Gruppierungen und der genetischen Gräben dazwischen. Dass Tiere und Pilze möglicherweise eine nähere Verwandtschaft besäßen als bis dahin angenommen, hatte einige Jahre zuvor Thomas Cavalier-Smith (1987) anhand ultrastruktureller und biochemischer Ähnlichkeiten herausgearbeitet. Nach seiner damaligen Anschauung sollten die letzten gemeinsamen Vorfahren beider Großgruppen ähnlich den heute lebenden Choanoflagellaten gewesen sein.

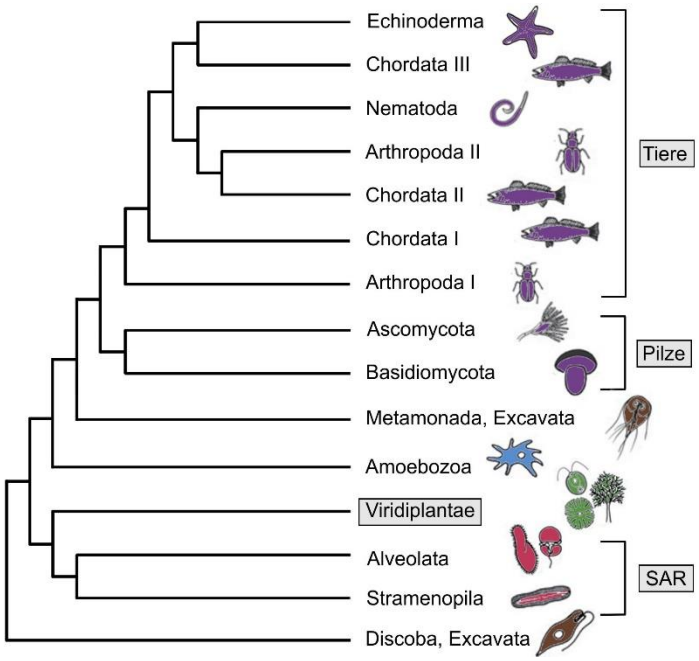


Abb. 2: Im Baum von Baldauf und Palmer (1993) gruppieren sich alle untersuchten Tiere sowie Pilze in je einem Unterbaum, beide Gruppen bilden Schwesterbäume. Auch die Supergruppe SAR mit Vertretern von Apicomplexa (Parasiten), Ciliaten, Braunalgen und weiteren Stramenopilaten bilden ein zusammenhängende Gruppe. Auch hier dienten Trypaosomen (Discoba) als Außengruppe.

Ergebnisse

Die Studie umfasste eine Vielzahl von Arten: 7 Archaeen, 27 Protisten, 12 Pflanzen einschließlich Grünalgen, 21 Pilze und 26 Tiere. Sequenzen aus 25 Proteinen wurden verwendet mit dem Ziel, vier unterschiedlich zusammengestellte Artengruppierungen zu testen. Allen sich ergebenden phylogenetischen Bäumen war gemein:

- Tiere und Pilze waren an ihrer Basis eng mit einander verbunden, bei einer Baumalternative gruppierten sich die Pilze sogar als Unterbaum der Tiere!
- Pflanzen inklusive Grünalgen bildeten in allen Fällen einen zusammenhängenden Unterbaum, der deutlich entfernt von denjenigen der Pilze und Tiere entsprang.
- Die ausgewählten Protisten mit Ausnahme der Algen gruppierten ebenfalls wieder uneinheitlich und auch nicht in stabilen Unterbäumen.

Abb. 2 zeigt exemplarisch eine der Baumalternativen in vereinfachter Form.

Die nächsten einzelligen Verwandten von Tieren und Pilzen

In der Folgezeit gab es viele Untersuchungen mit widerstreitenden Ergebnissen zur Frage, welche Protisten an den Wurzeln der phylogenetischen Bäume von Tieren und Pilzen zu finden seien. Es festigte sich jedoch die Ansicht, dass alle Lebewesen, die im Rahmen ihres Lebenszyklus ebenso wie die Tiere einzellige Stadien mit einer einzelnen Schubgeißel am Hinterende der Zelle ausbildeten, zur monophyletischen Gruppe der Opisthokonta gehörten.

2006 legten Steenkamp, Wright und Baldauf eine breit angelegte Untersuchung vor mit dem Ziel, die Abzweigungen der Metazoa und der Fungi aus der Gruppe der Opisthokonten heraus genauer zu beleuchten. Vier bis fünf Kernproteine codierende Gene mit langsamen Veränderungsraten waren dabei im Fokus. Folgende protistische Gruppen aus den Opisthokonten wurden mit jeweils mehreren Arten in die Untersuchung einbezogen:

- Choanoflagellaten: heterotrophe, im Wasser lebende Flagellaten,
- Nucleariiden: Nacktamöben mit Filopodien,
- Ministeriiden: kleine, marine, heterotrophe Protisten mit radialen, unbeweglichen Pseudopodien. Eine Spezies, *Ministeria vibrans*, zeigt in vegetativen Stadium ein Flagellum (Tong, 1997),

- Corallochytrien: kleine, amöbiode, flagellenlose, marine, saprophytisch lebende Protisten,
- Ichthyosporea: Tierparasiten mit amöboiden und flagellaten Stadien.

Außer den Choanoflagellaten und den Ichthyosporea sind alle anderen oben genannten Gruppen sehr artenarm.

Diese neu gewonnenen Werte wurden mit genetischen Daten einer Vielzahl von Tieren, Pilzen, Amoebozoa (lobose Amöben), Alveolata (u. a. Ciliaten und Dinoflagellaten), Stramenopilata (u. a. Diatomeen), Euglenozoa (u. a. Euglenen und Trypanosomen) und Viridiplantae (Grünalgen, höhere Pflanzen) korreliert.

Das Ergebnis zeigte eine stark unterstützte Gruppierung von Tieren, Pilzen und opisthokonten Protisten. Auch alle anderen oben genannten Großgruppen zeichneten sich deutlich ab, ferner wurde auch die phylogenetische Nähe der Amoebozoa zu den Opisthokonta einerseits sowie der Alveolata zu den Stramenopila andererseits (heute vereinigt in der Supergruppe SAR) sichtbar. Im Detail bildeten die Choanoflagellaten, *Ministeria, Corallochytrium* und die Ichthyosporea zusammen mit den Tieren einen gemeinsamen Unterbaum, welcher heute die taxonomische Gruppe der Holozoa darstellt, *Nuclearia* hingegen gruppierte sich mit den Pilzen (Abb. 3).

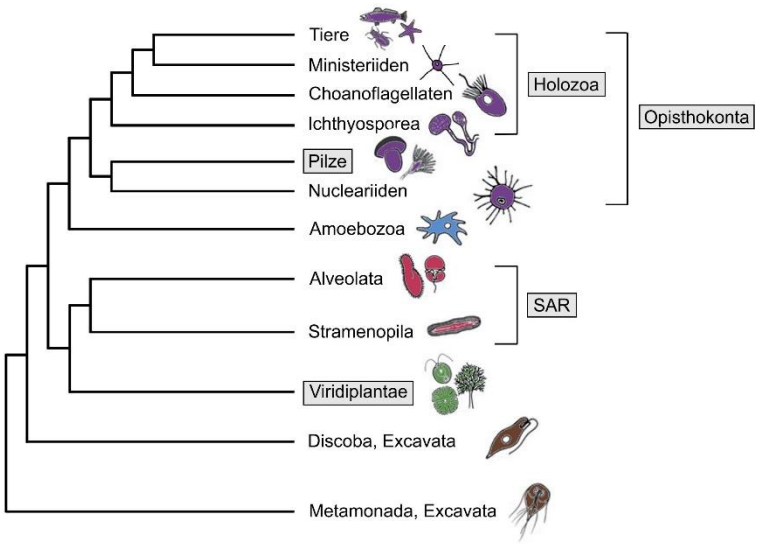


Abb. 3: Der phylogenetische Übersichtsbaum von Steenkamp et al. (2006) überspannt fast alle eukaryotische Großgruppen und zeigt die Opisthokonten monophyletisch.

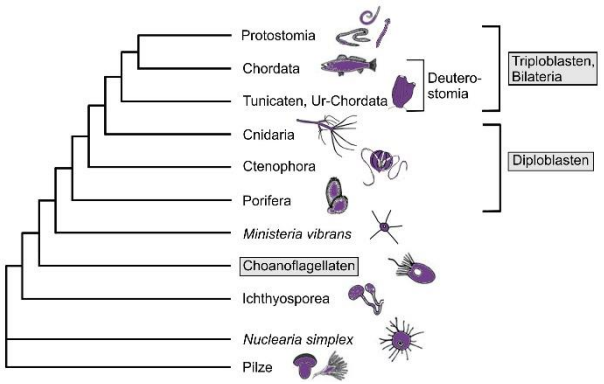
Der Stammbaum der Holozoa

Die so herausgearbeiteten protistischen Schwestergruppen der Tiere und der Pilze wurden nun wechselseitig als sogenannte Außengruppen verwendet, welche jeweils die Baumwurzeln festlegten. Dies ist methodisch günstig. Je näher eine Außengrup-

pe dem zu untersuchenden Baum steht, desto genauer können die Verhältnisse an dessen Wurzel herausgearbeitet werden.

Wie erwartet, bestätigte sich die Monophylie der Tiere (Abb. 4). Choanoflagellaten, Ministeriiden und der Ichthyosporea zeigten sich, wie schon in Abb. 3, als Schwestergruppen der Tiere, es war aber auch sichtbar, dass diese einzelligen, nahen Verwandten keine separate, monophyletische Schwestergruppe zur Klade der Tiere bildeten. Die Nähe von *Ministeria* zu den Tieren fiel stark ins Auge, diese Stellung erwies sich bei den angewendeten, unterschiedlichen Auswertungsmethoden jedoch als nicht stabil, sodass die Autorinnen hier vor einer Überbewertung ihres Ergebnisses warnten.

Bei den Tieren bildeten die höheren bilateralsymmetrischen, triplobastischen Protostomia und Deuterostomia eine robuste phylogenetische Einheit, die niedereren Gruppen (Porifera, Ctenophora und Cnidaria) zweigten konstant vor den Bilateria ab. Bemerkenswert war das Abzweigen der Protostomia inmitten der Deuterostomia. Aber auch diese Zweigbildung variierte bei den unterschiedlichen Auswertungsmethoden, die Diagnose war somit zu relativieren und zeigte, dass hier mehr Daten von mehr sich verwandtschaftlich nahe stehenden Bilateria gebraucht würden, um klarere Aussagen generieren zu können.



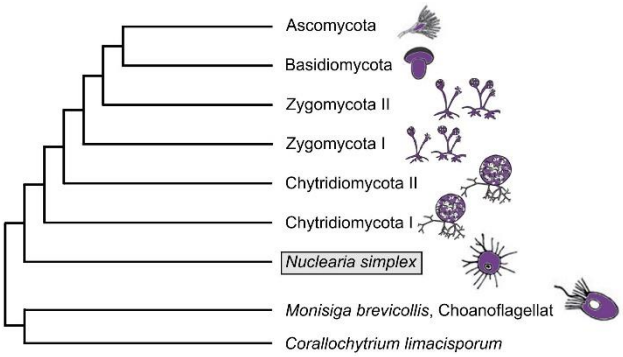


Abb. 4: Der Stammbaum der Holozoa zeigt die Gruppe der Choanoflagellaten als Schwestergruppen der Tiere. Nach Steenkamp et al. (2006). – **Abb. 5:** Der Stammbaum der Pilze mit der filosen Nacktamöbe *Nucelaria simplex* als ihrem nächsten Verwandten. Nach Steenkamp et al. (2006).

Der Stammbaum der Pilze und die Beziehung zu *Nuclearia*

Zur Festlegung der Wurzel beim Stammbaum der Pilze wurden mit *Monosiga brevicollis* und *Corallochytrium limacisporum* zwei Protisten in unmittelbarer Nähe der Wurzel der höheren Tiere verwendet. Alle Berechnungen der resultierenden Bäume

platzierten *Nuclearia* stabil an die Wurzel eines monophyletischen Pilz-Unterbaums (Abb. 5). Die höheren Pilze (Ascomyceten, Basidiomyceten) bildeten stabile, monophyletische Unterbäume, die Zygomyceten und die Chytridiomyceten gruppierten jeweils in geschachtelten Unterbäumen, waren also paraphyletisch.

Als Gesamtergebnis stellten die Autorinnen heraus, dass die Supergruppe Opisthokonta ein wichtiges Taxon sei, da es einzellige und mehrzellige Organismen umfasst. Sie legten nahe, bei weiteren phylogenetischen Untersuchungen an der Wurzel der Tiere bzw. Pilze immer auch opisthokonte Protisten mit in die Untersuchung einzureihen. Die Ergebnisse früherer Arbeiten, wonach Pflanzen und Pilze (Philip et al. 2005) oder Tiere und Pflanzen (Löytynoja und Milinkovitch 2001) jeweils gemeinsame Gruppen bilden sollten, wurden von den vorliegenden Daten eindrucksvoll widerlegt. Dabei war bemerkenswert, dass diese früheren Arbeiten sowohl die opisthokonten Protisten als auch Repräsentanten niederer Pilze oder Tiere aus ihrer Betrachtung ausgeschlossen hatten. Die Untersuchung zeigte aber auch einleuchtend, dass die alte Idee, dass die Choanoflagellaten gemeinsamer Ursprung von Tieren und Pilzen gewesen sein könnten (Cavalier-Smith 1987), nicht mehr haltbar war.

Präzisierungen an der Wurzel der Metazoa und Fungi

Inzwischen ist die Gattung *Ministeria* in die kleine Amöboflagellatengruppe Filasterea eingegangen. Die Choanoflagellaten erscheinen nun in vielen Analysen als echte Schwestergruppe der Tiere, Filasterea und Ichthyosporea siedeln sich basal in den Holozoa an (Abb. 6).

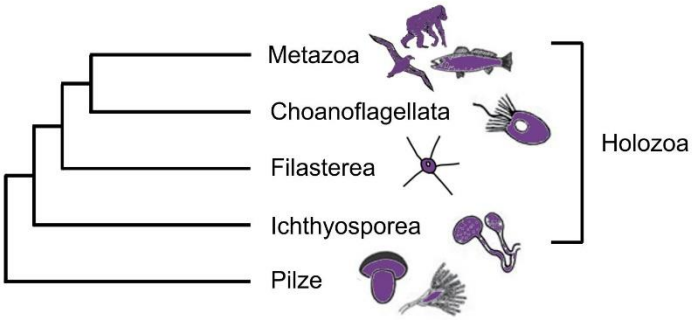


Abb. 6: Der aktuelle phylogenetische Baum der Holozoa. Pilze bilden die Außengruppe. Nach Torruella et al. (2012).

Sind die Choanoflagellaten nun unsere Vorfahren?

Schwämme bilden Kammersysteme, durch welche sie Wasser pumpen. In den sogenannten Kragengeißelkammern gibt es speziell aufgebaute Zellen, die Choanocy-

ten, die einen Kragen aus Mikrovilli besitzen, in welchem zentral eine Geißel sitzt. Die koordinierten Schläge dieser Geißeln bewirken eine gerichtete Strömung des Wassers, im Schwammkörper werden Schwebeteilchen wie Bakterien und andere kleine eukaryotische Plankter sowie organische, kolloidale Makromoleküle ausgefiltert (Westheide / Rieger 1996).

Choanoflagellaten sind den Choanocyten der Schwämme sowohl im Lichtmikroskop als auch ultrastrukturell sehr ähnlich. Sahen nun die gemeinsamen Vorfahren von Tieren und Choanoflagellaten wie diese aus? Carr et al. (2008) haben vier Gene von 16 ganz unterschiedlich aufgebauten Choanoflagellaten untersucht und die gewonnenen molekularbiologischen Merkmale gemeinsam mit ultrastrukturellen Merkmalen wie den Materialien und Bauplänen der unterschiedlich gestalteten Umhüllungen bzw. Gehäusen, den Zellteilungs-Charakteristiken sowie ökologischen Daten verarbeitet und bewertet. Sie kamen zum Schluss, dass die gemeinsamen Vorfahren sich wohl deutlich von den heutigen Choanocyten und Choanoflagellaten unterschieden haben sollten.

Tiere und Choanoflagellaten zeigten sich als gegenseitig jeweils klar abgegrenzte, monophyletische Schwestergruppen. Es gab nirgends Anzeichen, dass die Bäume ineinander verwoben, also paraphyletisch seien, was den Hinweis hätte geben können, dass Choanoflagellaten aus Metazoa oder umgekehrt hätten entstanden sein können. Es ließ sich ableiten, dass der gemeinsame Vorfahre ein sessiler, mariner Einzeller gewesen war. Die Tiere entwickelten sich daraus als mehrzellige, Gewebe bildende Organismen, während die Choanoflagellaten grundsätzlich bei der einzelligen Organisation verblieben, obwohl sie vielfach koloniebildende Lebensformen entwickelt haben. Auch ohne echte Vielzelligkeit waren und sind die Choanoflagellaten sehr erfolgreich, Sie bewohnen eine ganze Reihe unterschiedlicher Habitate im Meer und im Süßwasser als Plankter sowie im Aufwuchs, unter anderem auch in bakteriellen Biofilmen.

Die Situation bei den Pilzen

Bei den Fungi bestätigte sich, dass die Zygomycota und Chytridiomycota alter Prägung paraphyletisch waren. Aus den Chytridiomycota wurden die Blastocladiales ausgegliedert, die Zygomycota zerfielen in eine Reihe von Gruppen, deren Stellungen im taxonomischen Baum derzeit kontrovers diskutiert werden. Früher waren unter dem Dach der Zygomycota zum Beispiel die Glomeromycota, die Mykorrhiza

hervorrufende Gruppe der Wurzelsymbionten der höheren Pflanzen, mit den Mucoromycotina vereint, welche saprophytisch lebende Schimmelpilze beinhaltet. Genaueres findet man in Kwon-Chung (2012) und Adl et al. (2012). In letzterer Publikation ist eine übersichtliche Grafik (Abb. 7) zu den phylogenetischen Zusammenhängen zwischen den heute gültigen Großgruppen der Lebewesen mit Zellkernen abgebildet.

Die aktuelle Einteilung aller eukaryotischen Gruppen

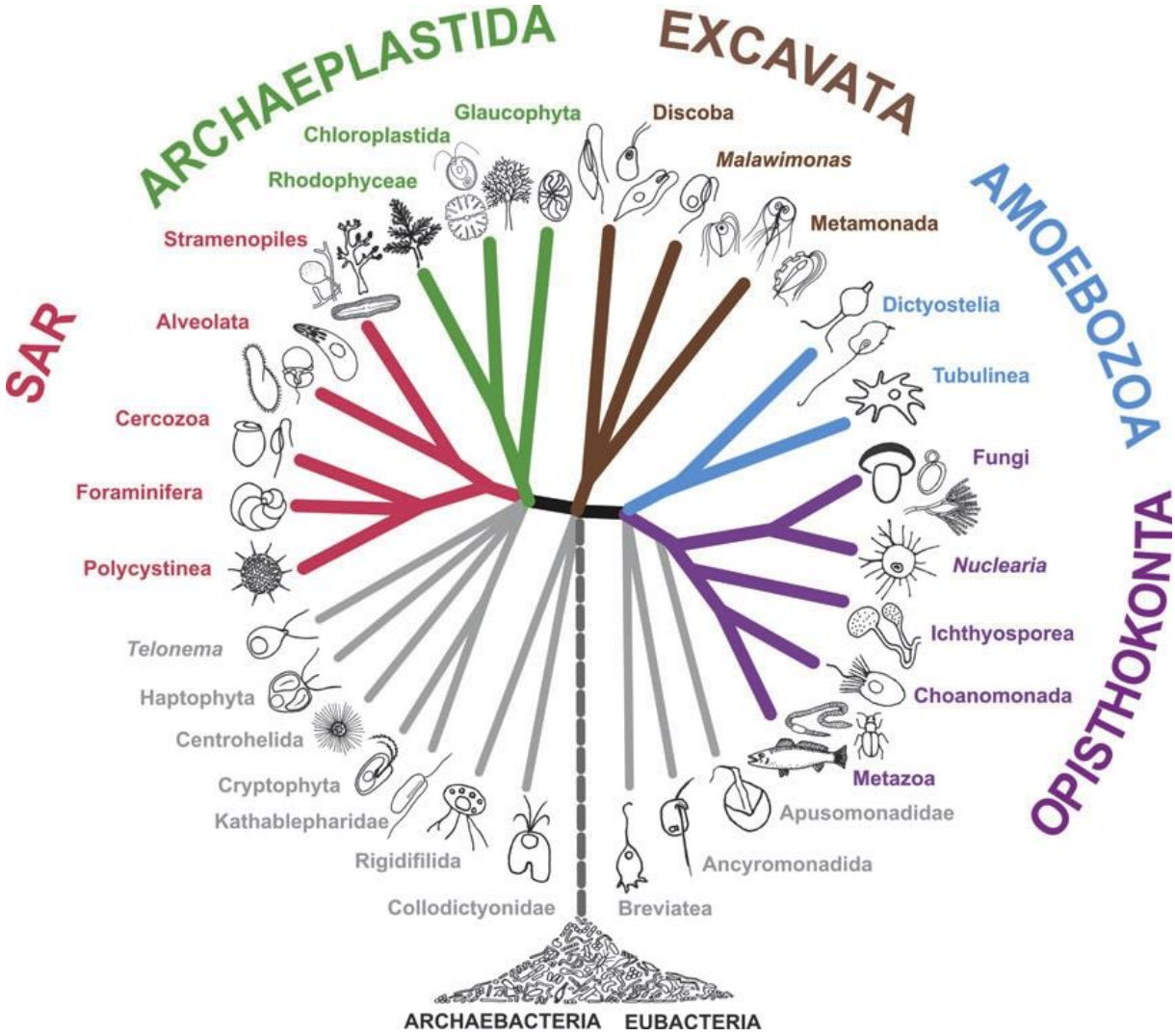


Abb. 7: Übersicht über die phylogenetischen Zusammenhängen zwischen den heute gültigen Großgruppen der Lebewesen mit Zellkernen. Nach Adl et al. (2012).

Eine weltumspannende Arbeitsgruppe um Sina M. Adl (Saskatoon, Canada) hatte bereits 2005 eine Revision der Eukaryoten-Klassifikation für die Internationale Protistologische Gesellschaft herausgegeben. So wie 2005 war es auch 2012 das erklärte Ziel der Wissenschaftler, eine, wie sie sich ausdrückten, „konservative Balance“ zwischen dem Einbeziehen von neuen, hauptsächlich molekularbiologischen Daten und vielfach geprüften und anerkannten bestehenden Gruppierungen zu finden. Die Klasseneinteilung sollte nur da aktualisiert werden, wo fundierte, mehrfach verifizierte Daten vorlagen.

Insgesamt ist festzustellen, dass der überwiegende Teil der Supergruppen, welche bereits 2005 Eingang in die Systematik gefunden hatten, erhalten blieb. Eine wichtige Ausnahme bildeten die Chromalveolata. Wie bereits eingangs erwähnt, sind sie mit großer Wahrscheinlichkeit eine entwicklungsgeschichtlich unzusammenhängende Gruppe, das heißt polyphyletisch. An ihrer Stelle steht nun SAR, welche einen Großteil der früheren Chromalveolata mit den Rhizaria verbindet.
In der Grafik weisen die Einfärbungen der Äste auf Großgruppenzugehörigkeit hin. Im unteren Teil des Kreises sind viele Äste grau. Dies soll widerspiegeln, dass deren Ursprung im phylogenetischen Baum zwar grob bekannt ist, die Daten aktuell aber noch nicht für eine sichere Zuordnung reichen. Die zwei schwarzen Striche zwischen den drei Großgruppen-Clustern sollen symbolisieren, dass der Baum wurzellos ist, d. h. es gibt noch zu wenig sichere Daten über die entwicklungsgeschichtliche Reihenfolge der Entstehung erster Vertreter der Großgruppen.

Ausblick

Das Leben auf der Erde hat an unterschiedlichen Stellen im Stammbaum der Eukaryoten unabhängig voneinander die Vielzelligkeit erfunden. Aus den Opisthokonten entsprangen die artenreichen Gruppen der Tiere und Pilze, aus den Amöbozoen die Schleimpilze, aus den Archaeplastida die höheren Pflanzen, die Rotalgen sowie einzelne Grünalgenlinien mit arbeitsteiliger Vielzelligkeit. Auch die Braunalgen aus den Stramenopilaten entwickelten komplexe, zum Teil meterlange Thalli („giant sea kelps“, z. B. *Laminaria*). Im marinen Flachwasser bilden sie dichte Wälder mit artenreichen Lebensgemeinschaften. Nicht vergessen werden sollten die Gelbgrünalgen (Xanthophyceen) und die Zellulosepilze (Oomyceten), ebenfalls Gruppen aus den Stramenopilaten.
Das heutige Verständnis der Biologie der Lebewesen mit Zellkernen entspringt hauptsächlich Untersuchungen über Tiere, Pilze und Gefäßpflanzen. Es sind jedoch die einzellig organisierten Lebewesen, die die meiste Diversität zeigen! Viele dieser Linien sind bisher wenig untersucht, doch gerade sie könnten uns viel über die Entwicklungskräfte und -strömungen veranschaulichen, welche die Diversität der Eukaryoten hervorgebracht haben. Diese Vielgestaltigkeit bringt es unter anderem mit sich, dass es für jede biowissenschaftliche Regel einige Arten im Reich der Protisten

gibt, die diese Regel brechen oder zumindest stark beugen. Wissen über diese Aspekte könnte uns lehren, wie die Natur arbeitet (Baldauf 2008).

Es dürfte also noch einige Zeit dauern, bis die Biowissenschaften stabile phylogenetische Bäume aller Organismengruppen mit Zellkernen werden zeichnen können. Vieles ist bei den Einzellern noch nicht verstanden, außerdem beginnt man erst gerade, die arten- und individuenreichen Gruppen der Nano- und Pico-Eucaryoten in den Meeren zu entdecken. Sie besitzen Bakteriengröße, einige haben Durchmesser von einem Mikrometer und kleiner (Massana et al. 2006), und sie stellen einen wichtigen Faktor im Ernährungsnetzwerk der Weltmeere dar.

Autor:
Wolfgang Bettighofer, Rutkamp 64, D-24111 Kiel,
Berliner Mikroskopische Gesellschaft.
email: wolfgang.bettighofer@gmx.de

Literatur

Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., Bowser, S. S., Brugerolle, G., Fensome, R. A., Fredericq, S., James, T. Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C. E., Lewis, L. A., Lodge, J., Lynn, D. H., Mann, D. G., Mccourt, R. M., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S. E., Nerad, T. A., Shearer, C. A., Smirnov, A.V., Spiegel, F. W. & Taylor, M. F. J. R.: The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. J. Eukaryot. Microbiol. 52, 399–451 (2005).

Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S. S., Brown, M. W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V.,Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Le Gall, L., Lynn, D. H., McManus, H., Mitchell, E. A. D., Mozley-Stanridge, S. E., Parfray, L. W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C. L., Smirnov, A., Spiegel, F. W.: The revised classification of eukaryotes. J. Eukaryot. Microbiol., 59, 429–493 (2012).

Baldauf, S. L.: An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes". Journal of Systematics and Evolution 46, 263–273 (2008).

Baldauf, S. L., Palmer, J. D.: Animals and fungi are each other's closest relatives: Congruent evidence from multiple proteins. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90, 11558–11562 (1993).

Bettighofer, W.: Die Schwestergruppe der Landpflanzen. Mikrokosmos 102, 97–104 (2013).

Bütschli,O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Bd. 1, Lfg.1. Springer, Berlin 1910.

Carr, M., Leadbeater, B. S., Hassan, R., Nelson, M. & Baldauf, S. L.: Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105,16641–16646 (2008).

Cavalier-Smith, T. Eukaryotic kingdoms: seven or nine? BioSystems 14, 461–481 (1981).

Cavalier-Smith, T.: The origin of fungi and pseudofungi. In Rayner, A. D. M., Brasier, C. M., Moore, D. (Hrsg.): Evolutionary biology of fungi, 339–353. Cambridge University Press, Cambridge, UK 1987.

Cavalier-Smith, T.: Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. J. Eukaryot. Microbiol. 46, 347–366 (1999).

Falkowski, P. G., Knoll, A. H. (Hrsg.): Evolution of primary producers in the sea. Elsevier, Amsterdam 2007.

Field, K. G., Olsen, G. J., Lane, D. J., Giovannoni, S. J., Ghiselin, M. T., Raff, E. C., Pace, N. R., Raff, R. A.: Molecular phylogeny of the animal kingdom. Science 239, 748–752 (1988).

Haeckel, E.: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen, 2 Bände. Verlag von Georg Reimer, Berlin 1866.

Hadzi,J.: The evolution of Metazoa. Pergamon Press, New York 1963.

Jahn, I. (Hrsg.): Geschichte der Biologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2000.

Kwon-Chung, K. J.: Taxonomy of fungi causing mucormycosis and entomophthoramycosis (zygomycosis) and nomenclature of the disease: Molecular mycologic perspectives. Clinical Infectious Diseases 54, S8–S15 (2012).

Löytynoja, A., Milinkovitch M. C.: Molecular phylogenetic analysis of the mitochondrial ADP-ATP carriers: the Plantae/Fungi/Metazoa trichotomy revisited. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98, 10202–10207 (2001).

Massana, R., Terrado, R., Forn, I., Lovejoy, C., Pedrós-Alió, C.: Distribution and abundance of uncultured heterotrophic flagellates in the world oceans. Environmental Microbiology 8, 1515–1522 (2006).

Philip, G. K., Creevey, C. J., McInerney, J. O.: The Opisthokonta and the Ecdysozoa may not be clades: stronger support for the grouping of plant and animal than for animal and fungi and stronger support for the Coelomata than Ecdysozoa. Mol. Biol. Evol. 22, 1175–1184 (2005).

Steenkamp, E. T., Wright, J., Baldauf, S. L.: The protistan origins of animals and fungi. Mol. Biol. Evol. 23, 93–106 (2006).

Strasburger: Lehrbuch der Botanik. 36. Auflage, neu bearbeitet von Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J. W., Neuhaus, G., Sonnewald, U. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2008.

Tong, S. M.: Heterotrophic flagellates and other protists from Southampton Water, U.K. Ophelia, Vol. 47, 71–131 (1997).

Torruella, G., Derelle, R. Paps, J., Lang, B. F., Roger, A. J., Shalchian-Tabrizi, S., Ruiz-Trillo, I.: Phylogenetic relationships within the Opisthokonta based on phylogenomic analyses of conserved single-copy protein domains. Mol. Biol. Evol. 29, 531–544 (2012).

Whittaker, R. H.: On the broad classification of organisms. The quarterly Review of Biology Vol 34, 210–226 (1959)

Westheide, W., Rieger, R. (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1996.