

**Coelenterata versus Acrosomata –
zur Position der Rippenquallen (Ctenophora)
im phylogenetischen System der Metazoa**

GERHARD SCHOLTZ

Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Biologie/Vergleichende Zoologie,
Philippstr. 13, 10115 Berlin

Abstract: Coelenterata versus Acrosomata – on the position of comb jellyfish (Ctenophora) in metazoan phylogeny. The shared early cleavage patterns with their characteristic modes of unilateral cleavage, determination of the oral-aboral axis with the first cleavage, the determination of the site of mouth formation or gastrulation by the early first cleavage, the subdivision in four radial quadrants by the second cleavage, and the gastrulation site at the animal pole suggest a sister group relationship between Cnidaria and Ctenophora together forming the taxon Coelenterata. These characters find a correspondence neither in Porifera nor in Bilateria. The sperm characters supporting a sister group relationship of Ctenophora and Bilateria (Acrosomata-hypothesis) are neither very complex nor unambiguously distributed. An acrosome with a large vesicle occurs not only in Ctenophora and Bilateria but also in representatives of Porifera and Cnidaria. Coelenterata is suggested as the sister group to Bilateria. According to the Coelenterata-hypothesis, the medusa is part of the coelenterate ground pattern whereas the polyp evolved in the lineage leading to Cnidaria. Hence, the absence of a medusa stage in Anthozoa is considered as secondary.

Schaut man in ältere Zoologie-Lehrbücher, so findet man in der Regel Cnidaria (Nesseltiere) und Ctenophora (Rippenquallen) zur Gruppe der Coelenterata (Hohltiere) zusammengefasst (Abb. 1A), (z. B. KAESTNER 1969, MACKIE 1976, SCHMITT 1994, siehe AESCHT 1998). Heutzutage wird die Monophylie der Coelenterata eher bezweifelt, und die Übereinstimmungen zwischen den Medusen der Cnidaria und denen der Ctenophora werden als konvergent, d. h. als Anpassungsmerkmale eines pelagischen Lebensformtyps, angesehen. Obwohl es bei der Frage nach Verwandtschaft prinzipiell um Gemeinsamkeiten geht, betonen dennoch einige Autoren die Unterschiede in der Entwicklung und Morphologie zwischen Cnidaria und Ctenophora und bezweifeln dementsprechend eine nähere Zusammengehörigkeit (MARTINDALE et al. 2002). Auf der anderen Seite werden Merkmale aufgeführt, die für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Ctenophora und Bilateria sprechen – Coelenterata wären dementsprechend eine paraphyletische Gruppierung (Abb. 1B), (EHLERS 1993, AX 1995, NIELSEN 2001, SCHMIDT-RHAESA 2003). Computergestützte Analy-

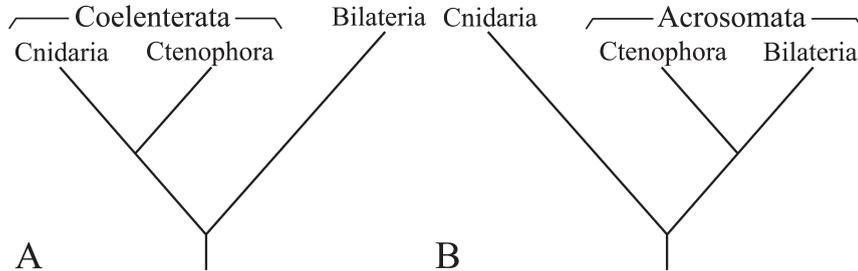


Abb. 1: Die im vorliegenden Artikel diskutierten Alternativen zur Stellung der Ctenophora im phylogenetischen System der Metazoa. A) Die Coelenterata-Hypothese. Die Ctenophora sind die Schwestergruppe der Cnidaria. Beide zusammen bilden die Schwestergruppe der Bilateria. B) Die Acrosomata-Hypothese. Die Ctenophora sind die Schwestergruppe der Bilateria. Beide zusammen bilden die Schwestergruppe der Cnidaria.

sen der Metazoenphylogenie unter Verwendung dieser Merkmale unterstützen diese Sichtweise (z. B. SØRENSEN et al. 2000, PETERSON & EERNISSE 2001).

Es gab und gibt aber noch weitere Hypothesen zur Stellung der Ctenophora im System der Tiere (siehe Übersichtsartikel: HARBISON 1985). NIELSEN (1995) z. B. vertritt die Ansicht, dass es sich um die Schwestergruppe der Deuterostomia handelt. Andere Autoren (LANG 1881) stellen die Rippenqualen in die Nähe der Plathelminthes, da einige benthische Formen habituelle Ähnlichkeiten zu Strudelwürmern aufweisen. Leider haben molekularphylogenetische Analysen keine Klärung in dieser Frage gebracht. Die Ctenophora tauchen hier in ganz unterschiedlichen Positionen auf. Teilweise erscheint eine Gruppe aus allen radiärsymmetrischen Taxa (Porifera, Cnidaria, Ctenophora) als monophyletisch und gemeinsam als Schwestergruppe der Bilateria (KOBAYASHI et al. 1996), oder gegenüber den Ctenophora sind die Cnidaria näher mit den Bilateria verwandt (PODAR et al. 2001, PETERSON & EERNISSE 2001, COLLINS 2002, GIRIBET 2002). Die Ctenophora erscheinen dabei manchmal sogar innerhalb der Schwämme positioniert (PETERSON & EERNISSE 2001).

Obwohl an vielen Stellen die Bedeutung von Furchungsteilungen und anderen frühontogenetischen Merkmalen für die phylogenetische Systematik von Metazoen und ihrer Teiltaxa betont worden ist (SIEWING 1979, DOHLE 1989, VALENTINE 1997, SCHOLTZ 2002), spielen die entsprechenden Muster und Merkmale in der phylogenetischen Diskussion und Forschung leider eher eine geringe Rolle – sieht man mal von einem so prominenten Beispiel wie den Spiralia ab (VAN DEN BIGGELAAR et al. 1997). Aber bereits bei der aktuellen Frage, ob die Tentaculata eine Teilgruppe der Spiralia bilden (die Lophotrochozoa-Hypothese; siehe SCHMIDT-RHAESA 2003, GIRIBET 2003, Beitrag von LÜTER), wird das Problem der so gänzlich von der Spiralfurchung abweichenden Frühentwicklung der Tentaculata so gut wie gar nicht thematisiert (Ausnahme siehe LÜTER & BARTOLOMAEUS 1997). Dies gilt auch für die Frage

der Verwandtschaft von Ctenophora, Cnidaria und Bilateria. Dabei sind – beginnend mit dem 19. Jahrhundert – einige Vertreter der Ctenophora und Cnidaria diesbezüglich sehr gut untersucht. Verschiedene Arten der Cnidaria gehören inzwischen sogar zu den Standardorganismen der modernen Entwicklungsbiologie.

In vorliegender Arbeit wird daher gezeigt, dass gerade bei der Frage der frühen Aufzweigung der Metazoa und der Frage der Schwestergruppe der Bilateria Spezifika der Furchungsmuster eine entscheidende Rolle spielen.

Im Folgenden möchte ich auf der Basis phylogenetisch-systematischer Argumentation die beiden Alternativen einer Schwestergruppenbeziehung der Ctenophora zu den Cnidaria (gemeinsam als Coelenterata) oder zu den Bilateria (gemeinsam als Acrosomata, Triploblastica) diskutieren (Abb. 1). Doch bevor wir uns den Merkmalen zuwenden, die als mögliche Apomorphien für die konkurrierenden Hypothesen gelten können, muss natürlich begründet werden, ob es sich bei den drei diskutierten Gruppen (Cnidaria, Ctenophora, Bilateria) jeweils um Monophyla handelt oder nicht. Überraschenderweise wird dies für die drei Taxa heutzutage von keiner Seite bezweifelt, und sowohl morphologische als auch molekulare Analysen unterstützen dies.

Cnidaria

Die Nesseltiere sind eindeutig als Monophylum begründbar. Die markanteste Apomorphie stellen die namengebenden Nesselzellen (Cnidocyten) dar. Diese hoch spezialisierten „Sekretzellen“ bilden intrazellulär die Cniden (Nesselkapseln) aus. Entsprechende Zelltypen treten sonst nirgendwo im Tierreich auf (WERNER 1984, HEEGER 1998).

SALVINI-PLAWEN (1978), SCHUCHERT (1993) und in der Folge AX (1995) stellen die Anthozoa allen restlichen Cnidaria-Gruppen (Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa; zusammen als Tesserazoa bzw. von manchen Autoren als Medusozoa bezeichnet) als Schwestergruppe gegenüber. Diese Gruppe wird auch in molekular-phylogenetischen Studien gut unterstützt (COLLINS 2002). Die Monophylie der Tesserazoa lässt sich recht gut mit mehreren Apomorphien begründen. Da ist zum einen die Ausbildung eines steifen Cnidocils der Nesselzellen gegenüber der Ausprägung als normale Cilie. Weiterhin ist das mitochondriale Genom linear angeordnet und nicht als Ring wie bei den Anthozoa und den anderen Metazoa.

Seltsamerweise führt AX (1995) den Besitz von Medusen und damit den metagenetischen Generationswechsel nicht als Apomorphie der Tesserazoa an. Er postuliert eine zweimal unabhängige Entstehung der Medusen in der Linie der Hydrozoa und in der Linie der Scyphozoa/Cubozoa (Rhopaliophora) und begründet dies mit der unterschiedlichen Bildungsweise der Medusen durch laterale Knospung bei den Hydrozoa und der Bildung durch direkte Transfor-

mation des Polypen (Cubozoa) bzw. durch Strobilation (Scyphozoa). Da sich bei den Cubomedusen die Polypen durch Knospung vermehren, kann hier ebenfalls von Metagenese gesprochen werden.

Nun ist es ein weit verbreitetes Phänomen in der Ontogenese von Organismen, dass homologe Strukturen auf unterschiedlichem Wege gebildet werden können (z. B. DOHLE 1989, SCHOLTZ 2004). Dementsprechend reicht eine unterschiedliche Bildungsweise nicht als Argument gegen eine Homologie der Medusen aus. Auf der anderen Seite ist es natürlich notwendig, Übereinstimmungen zwischen den Medusen der Hydrozoa und der Rhopaliozoa zu finden, um deren Homologie plausibel zu machen. Dafür kann in der Tat eine Reihe von Merkmalen aufgeführt werden, die eine einmalige Evolution des Medusenstadiums und damit der Metagenese anzeigen. Dies sind: ein schirmartiger/glockenförmiger Bau, die verdickte Mesogloea, ein Gastrovaskularsystem mit Radiärkanälen und Ringkanal, eine zum Manubrium ausgezogene Mund-After-Region, die Schwimmweise nach dem Rückstoßprinzip unter Ausstoß von Wasser aus dem Gastrovaskularsystem mittels rhythmischer Kontraktionen des Schirmes und eine Konzentration des Zentralnervensystems zu einem Nervenring am Schirmrand.

Allerdings kann anhand dieses morphologisch und molekular gut begründeten Stammbaumes die Frage, ob die Medusengeneration in das Grundmuster der Cnidaria gehört oder als Apomorphie der Tesserazoa (= Medusozoa) gelten muss, nicht eindeutig entschieden werden. Es ist ebenso sparsam anzunehmen, dass die Meduse in der Stammlinie der Anthozoa verloren gegangen ist. Wir werden weiter unten sehen, dass die Lösung dieses Problems auch von der phylogenetischen Position der Ctenophoren abhängt.

Traditionell und bis in die 70er-Jahre des vorigen Jahrhunderts wurden die Cubomedusen als Teilgruppe der Scyphozoa betrachtet. Nachdem WERNER et al. (1971) den Lebenszyklus eines Vertreters der Cubomedusen (*Tripedalia cystophora*) aufgeklärt hatten, wurden sie als eigenständige Gruppe Cubozoa abgetrennt (siehe WERNER 1984), und der Name Scyphozoa wurde auf ihre Schwestergruppe im Monophylum Rhopaliozoa eingeschränkt (SCHUCHERT 1993, AX 1995). Es wurden dabei die Unterschiede des Generationswechsels betont, der bei den Cubozoen über eine direkte Umwandlung des Polypen in eine Meduse verläuft, während die Scyphozoa die charakteristische „Strobilation“ zeigen. Dabei schnüren sich sequenziell scheibenartige Larven vom Oral-feld des Polypen ab, die sich später zur Meduse differenzieren. Jüngere molekulare Analysen haben nun ältere Hypothesen (HAECKEL 1879) wieder belebt, nach denen die Cubomedusen doch als Teilgruppe der Scyphozoa zu sehen sind und zwar als nächstverwandte Gruppe der sessilen Stauromedusen (COLLINS 2002). Gibt es nun morphologische Merkmale, die eine derartige Hypothese unterstützen könnten? Ein Polyp mit capitaten Tentakeln (d. h. die Nesselzellen befinden sich an ihrer Spitze), die direkte Umwandlung des Polypen in die Meduse und die Ausstattung der Medusen mit den „Polypenmerkma-

len“ 4 perradiale Gastralaschen sowie interradiale Gastralsepten mit eingezogenen Trichtern (siehe TARDENT 1978, WERNER 1984) können durchaus als Synapomorphien von Stauromedusen und Cubomedusen interpretiert werden (COLLINS 2002).

Ctenophora

Die Rippenquallen lassen sich durch eine Reihe von Apomorphien unzweifelhaft als monophyletische Gruppe begründen. Ein Merkmal sind die „Rippen“ (Ctenen), d. h. die 8 Bänder in Reihen angeordneter Cilienplatten aus fusionierten Cilien. Diese „Rippen“ fehlen bei den erwachsenen Tieren mancher Arten der benthischen Platyctenida, tauchen aber generell bei deren frühen Ontogenesestadien (Cydippe-Larve) auf. Ein weiteres Merkmal stellt das apicale Sinnesorgan dar. Dies ist ein der Oralseite gegenüber liegendes Organ, welches aus einem Statolithen besteht, der auf einem Cilienkranz gelagert ist und der von einer Kuppel aus Cilien umgeben wird. Auch die Tentakel können als Apomorphie der Ctenophora gewertet werden, obwohl die Beroida keine besitzen. Diese paarigen Tentakel sind retraktil und haben ihren Ursprung in Tentakeltaschen, die mit dem Gastrovaskularsystem assoziiert sind. Sie sind mit hoch spezialisierten Klebzellen, den Colloblasten ausgestattet, die dem Beutefang dienen und eine weitere Apomorphie darstellen. Was spricht nun dafür, dass Tentakel nicht erst innerhalb der Ctenophora entstanden sind? Embryologische Studien deuten darauf hin, dass auch bei den tentakellosen Beroida embryonale Anlagen für Tentakel vorhanden sind (METSCHNIKOFF 1885). Außerdem erscheinen bei morphologischen und molekularen phylogenetischen Analysen der Ctenophora die tentakellosen Beroida innerhalb der tentakeltragenden Rippenquallen, was für eine sekundäre Reduktion der Tentakel spricht (PODAR et al. 2001). Diese Sichtweise wird durch ein ökologisches Argument gestützt. Die Beroida leben fast ausschließlich von Tentakel tragenden Ctenophoren, die entsprechend bereits vor der Entstehung der Beroida existiert haben müssen (W. DOHLE, persönliche Mitteilung). Die Tentakelebene steht im rechten Winkel zur Oralebene, die durch den lang gezogenen Schlund charakterisiert ist. Durch diese beiden Ebenen ergeben sich die spezifischen apomorphen Symmetrieverhältnisse der Ctenophora. Der biradiale Furchungsmodus in Kombination mit einer so genannten determinierten Furchung mit weitgehend festgelegtem Zellschicksal (METSCHNIKOFF 1885, ORTOLANI 1989, MARTINDALE & HENRY 1997b) bildet ebenfalls einen überzeugenden Merkmalskomplex zur Begründung der Monophylie der Ctenophora (Abb. 3).

Die höherrangigen Taxa der Ctenophora – Beroida, Cestida, Lobata, Platyctenida und Thalassocalycida – sind sämtlich sowohl in morphologischen wie molekularen Analysen monophyletisch. Nur für die „Cydippida“ scheint dies nicht zu gelten, da eine Teilgruppe möglicherweise die Schwestergruppe der

restlichen Ctenophora bildet und eine andere Teilgruppe die Schwestergruppe der Beroida darstellt (HARBISON 1985, PODAR et al. 2001).

Bilateria

Die Monophylie der Bilateria ist durch eine ganze Reihe morphologischer und molekularer Merkmale belegt. Einige sollen hier genannt werden, ansonsten verweise ich auf die Literatur (z. B. DOHLE 1986, AX 1995, WESTHEIDE & RIEGER 1996, NIELSEN 2001, BRUSCA & BRUSCA 2003). Das namensgebende Merkmal stellt die Bilateralsymmetrie dar, d. h. die Körperlängsachse bildet die Symmetrieachse, an der linke und rechte Körperseite gespiegelt werden. Offensichtlich steht dies im Zusammenhang mit der Ausdifferenzierung des so genannten *Hox*-Gen-Clusters, welches wahrscheinlich eine weitere Apomorphie der Bilateria darstellt (MARTINEZ et al. 1998, MARTINDALE et al. 2002). Dies ist eine Gruppe von verwandten morphogenetisch wirkenden Genen, die entlang der Körperlängsachse exprimiert werden und sich in entsprechender Anordnung auf den Chromosomen befinden (CARROLL et al. 2001). Ein Mesoderm (Mesenchym) als drittes Keimblatt tritt auf. Der Körperbau ist durch einen Hautmuskelschlauch mit äußerer Ring- und innerer Längsmuskulatur charakterisiert. Am Vorderende bildet sich ein Nervenplexus (Gehirn). Molekulargenetisch ist dieses Gehirn u. a. durch die Expression der *Orthodenticle*-Gen-Gruppe charakterisiert (SPRECHER & REICHERT 2003). Häufig wird auch die Existenz von Protonephridien als Apomorphie der Bilateria aufgeführt.

Neuere morphologische und molekularsystematische Untersuchungen favorisieren allerdings eine basale Stellung der Acoela und Nemertodermatida innerhalb der Bilateria, d. h., entweder Acoela oder Nemertodermatida oder beide Gruppen zusammen bilden die Schwestergruppe der restlichen Bilateria (JONDELIUS et al. 2002, JENNER 2004). Dies würde bedeuten, dass einige der oben erwähnten Merkmale noch nicht bei der Bilateria-Stammart auftraten. Dies betrifft z. B. die Protonephridien und den kompletten Satz von *Hox*-Genen (COOK et al. 2004).

Mögliche Merkmale zugunsten eines Schwestergruppenverhältnisses Ctenophora und Bilateria

Spermien mit Acrosom

EHLERS (1993) und in der Folge AX (1995) und SCHMIDT-RHAESA (2003) propagieren ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ctenophora und den Bilateria hauptsächlich auf der Basis ultrastruktureller Merkmale der Spermien. Betont wird die Existenz eines einheitlichen Acrosoms und eines sub-

acrosomalen Perforatoriums bei beiden Gruppen, welche als Synapomorphien hypothetisiert werden. Entsprechend wurde das postulierte Monophylum mit dem Namen Acrosomata versehen. Als plesiomorpher Zustand wird die Existenz einer Reihe kleiner acrosomaler Vesikel beschrieben. AX (1995: 81–82) bezieht sich auf die Studie von EHLERS (1993) und schreibt: „Diese apomorphe Übereinstimmung kann konfliktfrei als eine Synapomorphie der Ctenophora und Bilateria ausgewiesen werden. Spermien mit einem Acrosom und subacrosomaler Substanz evoluierten einmal in einer nur den Ctenophora und Bilateria gemeinsamen Stammart.“ Leider sind die Verhältnisse nicht ganz so unproblematisch. Auch für Vertreter der Porifera werden Spermien mit einem Acrosom beschrieben (BACETTI et al. 1986), und ein vollständiger acrosomaler Komplex kommt bei der Staatsqualle *Muggiaea kochi* vor (CARRÉ 1984). Beides muss folgerichtig als konvergent zu den Bilateria interpretiert werden. Auf der anderen Seite gibt es zahlreiche Beispiele für das sekundäre Fehlen eines acrosomalen Komplexes innerhalb der Bilateria (z. B. EHLERS 1985, JAMIESON 1991).

Muskelzellen

Ein weiteres potentiell apomorphes Merkmal für die Acrosomata stellt das Vorkommen glatter Fasermuskelzellen dar, wie es sie außer bei Bilateria in der Mesogloea der Ctenophora gibt. Die für die Cnidaria charakteristischen und als für die Gruppe der Metazoa nach dem Abzweig der Porifera und Placozoa ursprünglich angesehenen Epithelmuskelzellen dagegen fehlen den Rippenquallen. Auch dieses Merkmal ist nicht eindeutig interpretierbar. Innerhalb der Cnidaria treten ebenfalls Muskelzellen in der Mesogloea auf, insbesondere bei großen Quallen der Scypho- und Cubozoa (WERNER 1984). Der Transformationsprozess von Epithelmuskelzellen zu Fasermuskelzellen während der Ontogenese ähnelt dabei entsprechenden Vorgängen bei Vertretern der Bilateria (SCHÄFER 1996).

Mesoderm

Es existiert seit langem eine kontroverse Diskussion darüber, ob die mit Muskel- und Nervenzellen versehene Mesogloea der Ctenophora ein „echtes“ Mesoderm darstellt (HERTWIG & HERTWIG 1881, SIEWING 1977, AX 1995, MARTINDALE & HENRY 1997a, b, NIELSEN 2001). NIELSEN (2001) setzt die Existenz eines Mesoderms sogar als Synapomorphie für Ctenophora und Bilateria ein. Entsprechend zieht er die Bezeichnung Triploblastica dem Namen Acrosomata vor. Die Frage ist, was hier verglichen wird. AX (1995: 80) übernimmt von RUPPERT (1991) eine sehr allgemeine, topographisch geprägte Definition von Mesoderm: „Alles in extrazelluläre Matrix eingebettete Gewebe zwischen Ektoderm und Entoderm – und zwar unabhängig davon, aus welcher

dieser beiden Körperschichten es entsteht.“ Dementsprechend wäre die Mesogloea von Cnidaria und Ctenophora als Mesoderm anzusehen, und das Mesoderm wäre möglicherweise keine Apomorphie für die Acrosomata (Triploblastica). Ein Unterschied zwischen den Cnidaria und den Ctenophora besteht darin, dass die Zellen in der Mesogloea bei den Cnidaria aus dem Epithelverband auswandern, wogegen sie bei den Ctenophora (zumindest teilweise) von distinkten Zellen (oralen Mikromeren) abstammen, die mit der Gastrulation einwandern. Letzteres erinnert oberflächlich an Verhältnisse der Mesodermbildung bei bestimmten Bilateria, z. B. bei der Spiralfurchung (VAN DEN BIGGELAAR et al. 1997) oder der Furchung von Crustaceen (SCHOLTZ & WOLFF 2002). Allerdings sind die Übereinstimmungen nicht sehr spezifisch, sodass eine Homologie dieser Vorgänge nicht besonders plausibel erscheint.

In letzter Zeit ist die Expression einiger Gene bei Cnidaria-Vertretern untersucht worden, die bei Bilateria eine Rolle bei der Mesodermbildung spielen, z. B. die Gene *twist*, *snail*, und *forkhead* (TECHNAU & SCHOLZ 2003; MARTINDALE et al. 2004). Interessanterweise werden fast alle diese Gene im Entoderm der Cnidaria exprimiert. Dies deutet einerseits auf einen Ursprung des Mesoderms der Bilateria aus dem Entoderm hin, andererseits spricht dies gegen die Existenz eines homologen Mesoderms bei Cnidaria. Es bleibt abzuwarten, welche diesbezüglichen Ergebnisse die Ctenophora bringen werden.

Das Gen *engrailed*

In seinem Übersichtsartikel über Vorkommen und Expression des Gens *engrailed* im Tierreich beschreibt GIBERT (2002) die Existenz des Gens bei Ctenophora und Bilateria während es bei Cnidaria nicht nachgewiesen werden konnte. Der angebliche Nachweis von *engrailed* bei Ctenophora ist allerdings auf eine Verunreinigung der Proben zurückzuführen (M. Q. MARTINDALE, persönliche Mitteilung). Ctenophora besitzen offensichtlich noch kein *engrailed* Gen, welches dann erst in der Stammlinie der Bilateria aufgetreten sein muss.

Mögliche Merkmale für ein Monophylum Coelenterata

Traditionelle Sicht

Wie erwähnt ist die traditionelle Sichtweise die, dass Ctenophora und Cnidaria eng miteinander verwandt sind. Dabei spielt zunächst die übereinstimmende allgemeine Gestalt der Medusen mit der stark ausgeprägten Mesogloea (verdickte extrazelluläre Matrix) und der Ausbildung von Tentakeln eine Rolle. Zusätzlich wird die auffällige Vierstrahligkeit (Tetramerie) betont, die zumindest in einem Ontogenesestadium der meisten Rippenquallen und Nesseltiere auftaucht. Mehrfach wurde der Versuch unternommen, die entsprechen-

den Merkmale im phylogenetisch-systematischen Sinne als Apomorphien der Coelenterata zu interpretieren (AX 1989, SCHMITT 1994).

Zusätzlich wurden einige Formen aufgrund ihrer Merkmalsverteilung als „Bindeglieder“ zwischen Nesseltieren und Rippenquallen interpretiert. Beispielsweise wurden bei der von ihrer Anatomie her eindeutig als Ctenophore ausgewiesenen Art *Haeckelia (Euchlora) rubra* Nesselkapseln nachgewiesen. Es stellte sich allerdings durch Fraßversuche heraus, dass es sich offensichtlich um so genannte „Kleptokniden“ handelt, d. h. *H. rubra* baut die Nesselzellen, die sie mit der Nahrung (hauptsächlich Cnidaria) aufnimmt, in ihre eigenen Fangtentakel ein (MILLS & MILLER 1984, NIELSEN 1987) – ein Phänomen, das auch von Schwämmen, Nacktschnecken, Priapuliden und Plattwürmern bekannt ist.

Ein Beispiel für ein mögliches Mosaik aus Ctenophoren- und Cnidariermerkmalen stellt die Meduse *Hydroctena salenskii* dar. Diese von DAWYDOFF (1903) beschriebene Art zeigt Anklänge an Rippenquallen (zwei retraktile Tentakel, deren Ektoderm eine Mesogloea mit longitudinalen Muskeln umhüllt und ein apicales Sinnesorgan mit Statolithen auf einem Bündel gebogener Cilien) sowie an Nesseltiere, insbesondere Narcomedusen (Gestalt, Nesselzellen, Manubrium, Velum, Fehlen der „Rippen“). Interessanterweise interpretiert NIELSEN (1987) die Art als Vertreter der Ctenophora, während HYMAN (1940) und BRUSCA & BRUSCA (2003) sowie in einer späteren Arbeit DAWYDOFF (1953) selbst sie zu den Cnidaria (Narcomedusae) zählen. Das Problem muss bis auf weiteres offen bleiben, da seit 1903 keine weiteren Exemplare von *H. salenskii* mehr gefunden wurden und die Originaltiere möglicherweise verschollen sind.

An dieser Stelle möchte ich einige ontogenetische Merkmale ausführlicher behandeln, die bislang fast gar keine Rolle für die Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse von Cnidaria und Ctenophora gespielt haben. Meiner Kenntnis nach werden entsprechende Merkmale nur kurz bei SCHUCHERT (1993) und JENNER (2004) erwähnt.

Die frühen Furchungsteilungen sind unilateral

Die unilaterale Furchung ist dadurch charakterisiert, dass bei den frühen Furchungsteilungen die Einschnürung nicht rund um die Zygote bzw. die Blastomeren gleichzeitig erfolgt, sondern an jeweils einer Seite der Zellen beginnt (GOLDSTEIN & FREEMAN 1996). Infolgedessen nimmt die sich teilende Zelle vorübergehend eine herzförmige Gestalt an. Die vegetativ gelegenen Regionen der Blastomeren werden zuletzt getrennt und bleiben eine Zeit lang durch eine Brücke verbunden (Abb. 2, 3).

Während insbesondere dotterreiche Eier bei Cnidaria eine große Variationsbreite an Furchungs- und Entwicklungsmodi zeigen – bis hin zu einer an Ar-

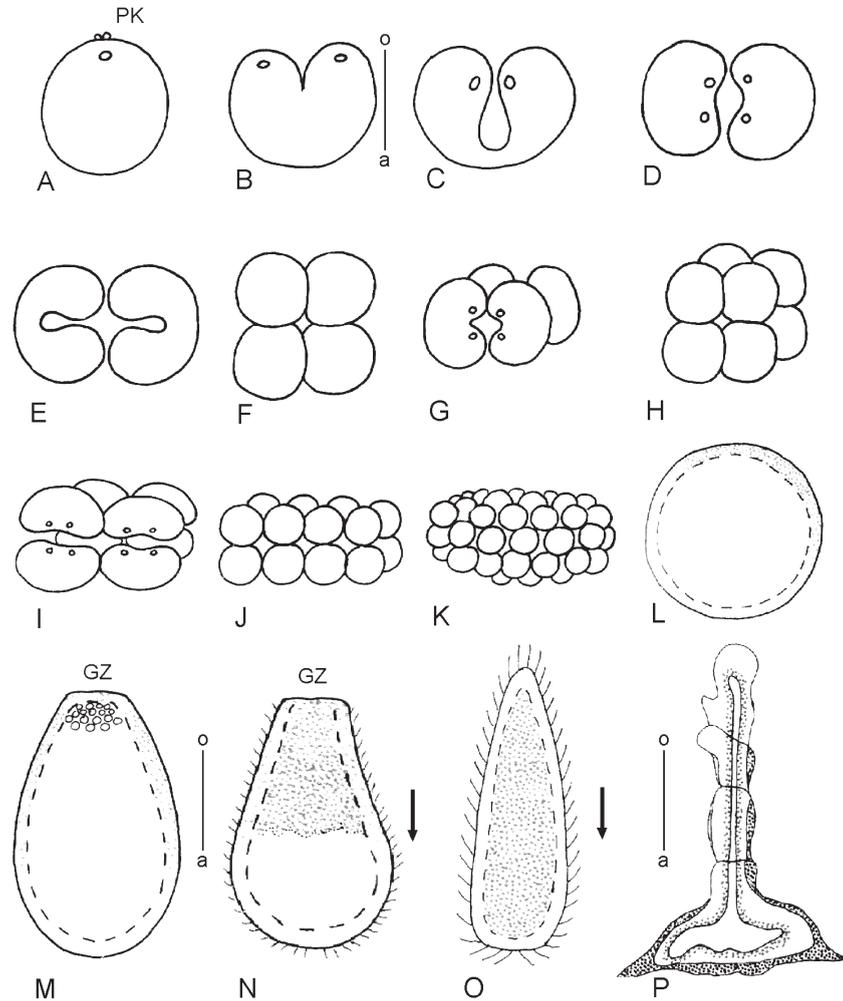


Abb. 2: Schematische Übersicht der Cnidaria-Entwicklung am Beispiel der Hydrozoe *Sertularia (Amphisbetia) operculata* (nach KRAUSE 1990, verändert). A) Zygote mit Polkörperchen (PK), den animalen Pol anzeigend; B) beginnende erste unilaterale Furchungsteilung; C) fortgeschrittene erste Teilung mit Plasmabrücke; D) 2-Zellstadium; E) beginnende zweite unilaterale Furchung; F) 4-Zellstadium; G) beginnende dritte unilaterale Furchung; H) 8-Zellstadium; I) beginnende vierte unilaterale Furchung; J) 16-Zellstadium; K) 32-Zellstadium; L) Blastula; M) beginnende Gastrulation; N) fortgeschrittene Gastrulation; O) Planula; P) junger Polyp. – GZ: Gastrulationszentrum; o-a: oral-aborale Achse; Pfeil gibt Fortbewegungsrichtung an.

thropodenkeime erinnernden superfiziellen Furchung (TARDENT 1978) –, dominiert bei dotterarmen Eiern die unilaterale Furchung. Diese ist für verschiedene Vertreter der Anthozoa (z. B. BALL et al. 2002), Hydrozoa (Abb. 2)

(z. B. MARTIN et al. 1997), Scyphozoa (z. B. TARDENT 1978) und Cubozoa (OKADA 1927) beschrieben worden. Man kann dementsprechend davon ausgehen, dass die unilaterale Furchung zum Grundmuster der Cnidaria gehört, also ein Kennzeichen ihrer Stammart war.

Die Ctenophora zeigen eine wesentlich größere Einheitlichkeit in Bezug auf das frühe Furchungsmuster. Alle bislang untersuchten Arten durchlaufen unilaterale frühe Furchungsteilungen (Abb. 3). Es liegen entsprechende Daten zu Vertretern der Lobata (MARTINDALE & HENRY 1997a, b), „Cydippida“ (METSCHNIKOFF 1885, FREEMAN 1977) und Beroida (SIEWING 1969, KRAUSE 1990) vor. Entsprechend kann auch für die Ctenophora von einer unilateralen Furchung im Grundmuster ausgegangen werden.

Die erste Furche initiiert die Oral-Aboralachse
des adulten Tieres, die zweite Furche unterteilt den Keim
in 4 radiäre Quadranten

Die erste meridionale Furche verläuft bei Cnidaria und Ctenophora entlang der späteren Längsachse, der Oral-Aboralachse des adulten Organismus, d. h. die ersten beiden Blastomeren entsprechen zwei Hälften entlang der oral-aboralen Körperachse (Abb. 2, 3) (GOLDSTEIN & FREEMAN 1996). Durch die zweite, ebenfalls meridional verlaufende Furchungsteilung werden 4 Blastomeren gebildet. Diese 4 Quadranten entsprechen jeweils einem Viertel des späteren Tieres entlang der oral-aboralen Achse. Dies wird eindrucksvoll durch Ablationsexperimente bei Ctenophoren (*Pleurobrachia pileus*, *Pl. bachei*, *Bolinopsis microptera*) deutlich (FREEMAN 1977, MARTINDALE & HENRY 1997b). Werden die Zellen des 2-Zellstadiums getrennt, entstehen zwei Halblarven mit jeweils einem Tentakel und 4 Wimpernreihen. Entsprechend bilden isolierte Blastomeren des 4-Zellstadiums eine Viertellarve aus. Ähnliche Ergebnisse wurden an einem Cnidaria-Vertreter erzielt (SCHLAWNY & PFANNENSTIEL 1991). Bei *Hydractinia echinata* ergab die Vitalfärbung einer Blastomere des 2-Zellstadiums eine zur Hälfte gefärbte und die Färbung einer Blastomere des 4-Zellstadiums eine in einem Viertel gefärbte Planularlarve.

Der Ort der beginnenden Einschnürung
der ersten Furchung markiert die spätere Region
der Gastrulation bzw. des Mund-Afters

FREEMAN (1977) konnte mit Zentrifugationsversuchen zeigen, dass bei verschiedenen Vertretern der Ctenophora die Region der beginnenden ersten unilateralen Furchungsteilung die Stelle des späteren Urmundes bzw. Mund-Afters determiniert, während die Position der Polkörperchen darauf keinen Einfluss hat. Entsprechendes gilt auch für die diesbezüglich mit verschiedenen

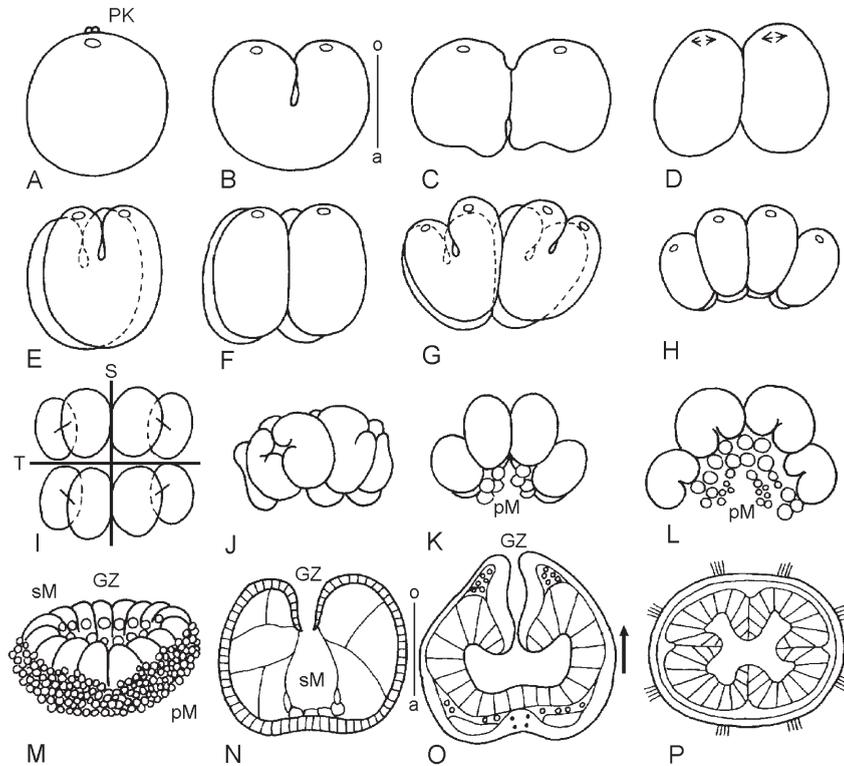


Abb. 3: Schematische Übersicht der Ctenophora-Entwicklung am Beispiel der Rippenqualle *Beroe* sp. (nach KRAUSE 1990, verändert). A) Zygote mit Polkörperchen (PK) am animalen Pol; B) beginnende erste unilaterale Furchungsteilung; C) fortgeschrittene erste Teilung mit gerade getrennter Plasmabrücke; D) 2-Zellstadium; E) beginnende zweite unilaterale Furchung; F) 4-Zellstadium; G) beginnende dritte unilaterale Furchung; H) 8-Zellstadium vom animalen Pol gesehen; Schlund- (S) und Tentakel- (T) Ebene zeigen den biradialen Furchungsmodus; J) beginnende vierte unilaterale Furchung; K) 16-Zellstadium mit 8 Makromeren und 8 primären Mikromeren (pM); L) beginnende sechste unilaterale Teilung; M) beginnende Gastrulation, die primären Mikromeren (pM) überwachen die Makromeren, letztere bilden die sekundären Mikromeren (sM); N) fortgeschrittene Gastrulation; O) Cydippe, Pfeil gibt Fortbewegungsrichtung an; P) Querschnitt durch Cydippe mit den 8 Ctenen und den 4 Gastraltaschen. – GZ: Gastrulationszentrum; o-a: oral-aborale Achse; pM: primäre, sM: sekundäre Mikromeren.

Methoden untersuchten Keime von Cnidariern (TEISSIER 1931, FREEMAN 1981, SCHLAWNY & PFANNENSTIEL 1991) (Abb. 2, 3).

An der Hydrozoe *Podocoryne carnea* ist dies auf molekularer Ebene durch die Expressionsmuster der *Hox*-verwandten Gene gezeigt worden. Das Gen *Cnox4* wird am animalen Pol im Bereich des Beginns der unilateralen ersten Furchung bis zum Blastulastadium zu Beginn der Gastrulation am posterioren

Ende der Larve exprimiert (YANZE et al. 2001). Entsprechende Daten für Ctenophora liegen leider noch nicht vor.

Die Polarität der Eier bei Cnidaria und Ctenophora ist verglichen mit der anderer Metazoa umgekehrt. Die Gastrulation erfolgt im Bereich des animalen Poles (Abb. 2, 3) und nicht – wie sonst – am vegetativen Pol. Der animale Pol ist durch die Position der Polkörperchen definiert. Obwohl dabei eine gewisse Variationsbreite vorliegt (und auch eine Unabhängigkeit zwischen Furchung und Polkörperchen besteht, FREEMAN 1977), befinden sich diese bei Ctenophora und Cnidaria im Bereich der ersten Furche, die auch die spätere Gastrulationsregion etabliert.

Durch die aufgelisteten Charakteristika ist die Furchung der Ctenophora und der Cnidaria einzigartig im Tierreich. Weder die Porifera noch Vertreter der Bilateria zeigen einen entsprechenden Furchungsverlauf in Bezug auf die einseitige Einschnürung und die Beziehung zwischen erster Furchung und Festlegung der Körperlängsachse und Region der Gastrulation. Für die Porifera ist für mehrere Arten der Kalk- und Kieselschwämme eine radiäre Furchung ohne Anzeichen einer Unilateralität und ohne Beziehung zur Gastrulation bzw. Längsachse beschrieben (SCHULZE 1875, ERESKOVSKY & GONOBLEVA 2000, ERESKOVSKY & BOURY-ESNAULT 2002).

Von einer Längsachse kann man ja bei den eher amorphen Schwämmen höchstens bei den Larven sprechen. Aber auch hier ergibt sich meist keine Korrelation von Furchung und Achsenbildung, mit Ausnahme des Kalkschwammes *Sycon raphanus*, bei dem die Längsachse der Larve ungefähr der Orientierung der ersten Teilungsfurche zu entsprechen scheint (DUBOSQ & TUZET 1937). Auch die Frage, ob man bei Schwämmen überhaupt von Gastrulation sprechen kann, wird durchaus kontrovers diskutiert.

Für das Grundmuster der Bilateria darf wohl ziemlich sicher eine Radiärfurchung ohne die für Ctenophora und Cnidaria beschriebenen Charakteristika bezüglich Unilateralität, Achsenbildung, Gastrulation und Körperorganisation angenommen werden (AX 1995, VALENTINE 1997, NIELSEN 2001).

Die klassischen Merkmale in neuem Licht

Die oben aufgezählten Merkmale der Furchung erlauben nun, auch die klassischen Merkmale teilweise in einem neuen Lichte zu betrachten. Zum Beispiel findet sich eine Vierstrahligkeit oder Viergliederung des Körperquerschnitts (Tetramerie) in allen Cnidaria-Gruppen, wenn auch zu unterschiedlichen Zeitpunkten in der Ontogenese. Am deutlichsten ist dies bei Scyphozoa zu sehen, sowohl bei den Polypen (Septen) als auch bei den Medusen (Gastralräume, Genitalorgane, Gastralfilamente, Subgenitalhöhlen, Mundarme). Gleiches gilt für die Medusen der Cubozoa (Form, Tentakel, Rhopalien, Genitalorgane, Gastralfilamente). Bei den Hydrozoa taucht eine deutliche Vier-

strahligkeit bei den Medusen auf. Dies ist häufig an den Gonaden, der Untergliederung des Gastralraumes, den Radiärkanälen und den Tentakeln bzw. Tentakelbüscheln erkennbar, zumindest bei jungen Medusen (TARDENT 1978, WERNER 1984, SCHÄFER 1996, HEEGER 1998). Aber auch in der Ontogenese der Anthozoa finden sich Stadien mit 4 Gastralsepten, und die Achteiligkeit des Gastralraumes der Octocorallia sowie die Vierteiligkeit des Gastralraumes der Hexacorallia stellen eine sekundäre Untergliederung der 4 Gastraltaschen dar (TARDENT 1978). Bei den Rippenquallen wird die Tetramerie bei der Cyprippe-Larve deutlich, die 4 Gastraltaschen aufweist (Abb. 3P). Die Achteiligkeit des Gastrovaskularsystems ergibt sich erst sekundär in der Ontogenese.

Früher war die Hypothese weit verbreitet, dass die Bilateria auf eine Tetramerie zurückführbar sind und dass sich das Coelom der Bilateria aus den Gastraltaschen, wie sie bei Cnidaria vorkommen, entwickelt hat (z. B. REMANE et al. 1974). Für diese Sichtweise fehlen allerdings auf Seiten der Bilateria sämtliche direkte Evidenzen. Dementsprechend wird heutzutage eher von einer mehrmals unabhängigen Evolution des Coeloms ausgegangen. Die Stammart der Bilateria besaß dementsprechend noch kein Coelom (AX 1995). Selbst wenn das Coelom aus Gastraltaschen abgeleitet sein sollte, so ergibt sich nicht zwangsläufig ein Ursprung von einer tetrameren Situation.

Sind Cnidaria und Ctenophora Schwestergruppen, und wann ist die Meduse entstanden?

Wertet man nun die oben genannten Merkmale der Entwicklung und der Morphologie als Apomorphien für eine Ctenophora und Cnidaria umfassende Gruppe, so kann dies einerseits bedeuten, dass Ctenophora und Cnidaria Schwestergruppen innerhalb eines Monophylums Coelenterata bilden. Auf der anderen Seite schließen die Merkmale aber nicht unbedingt aus, dass die eine Gruppe einer Teilgruppe der anderen Gruppe nächstverwandt ist. Gibt es dafür Hinweise? Die oben angeführten Apomorphien der Cnidaria fehlen sämtlichen Vertretern der Ctenophora. Sie haben keine Nesselzellen, aber auch das Polypstadien, die Planularlarve und die randständigen Tentakel der Cnidaria sind nicht vorhanden. Die Cnidaria zeigen ebenfalls keine Merkmale, die auf eine nähere Verwandtschaft mit einer Teilgruppe der Ctenophora hindeuten. Es spricht also alles dafür, dass Ctenophora und Cnidaria Schwestergruppen bilden.

Dies hat Konsequenzen für unsere Sicht auf die Evolution von Polypen- und Medusenstadien und der Metagenese. Es gibt durchaus Merkmale, die für eine Homologisierung der Medusen von Rippenquallen und Nesseltieren sprechen: die mächtige gallertige, vom Ektoderm gebildete Mesogloea, das Gastrovaskularsystem mit radiären Kanälen, der orale Nervenring, sowie die Differenzierung von Gonaden im Gastralraum, deren Produkte durch den Mund-After abgegeben werden können. Dementsprechend kann für das Grundmuster der Coelenterata ein Medusenstadium angenommen werden. Bei dieser An-

nahme bliebe allerdings zu klären, auf welche Weise eine gemeinsame Stammart geschwommen ist: Nach dem Rückstoßprinzip wie die Cnidaria oder mit Hilfe von Wimpernplatten wie die Ctenophora? Die Existenz bewimperter Jugendstadien in beiden Gruppen könnte darauf hindeuten, dass die Fortbewegung mit Wimpernschlag plesiomorph ist – in der Stammlinie der Ctenophoren haben sich dann die charakteristischen Wimpernplatten gebildet, während die Cnidaria die Wimpern der Meduse reduziert haben.

In der Stammlinie der Cnidaria wäre die Polypengeneration verbunden mit einem Generationswechsel als evolutive Neuerung entstanden. Die Anthozoa wären durch einen apomorphen Verlust der Medusengeneration gekennzeichnet. Dass dies prinzipiell möglich ist, zeigt eine Reihe von Hydrozoa (Athecata, Thecata), die konvergent verschiedene Grade der Reduktion der Meduse evoluiert haben (TARDENT 1978, WERNER 1984).

Zusammenfassung: Die Furchungsteilungen mit ihren charakteristischen Modi der unilateralen Furchung, dem Furchungsbeginn in der Region der Polkörper, der Festlegung der anteroposterioren Achse durch die erste Furchung, der Festlegung der Region des Urmundes durch die beginnende erste Furche sowie die damit verbundene Gastrulation am „animalen Pol“ und die Unterteilung des Keimes in 4 Quadranten, die jeweils ein Viertel des adulten Tieres bilden, sprechen eindeutig für ein Schwestergruppenverhältnis von Cnidaria und Ctenophora. Entsprechende Merkmale finden sich weder bei den frühen Furchungsteilungen der Porifera noch bei denen der Bilateria. Porifera und Bilateria zeigen die Symplesiomorphien einer totalen Radiärfurchung mit einer rund um die Eizelle sich einziehenden Furche und einer Gastrulation an der den Polkörpern abgewandten Seite (vegetativer Pol). Die Merkmale zugunsten der Acrosomata-Hypothese sind wenig komplex. Weder ist die Homologie der Acrosome als einfache Bläschen sowie der Perforatorien als elektronendichte Regionen gut begründbar, noch sind beide Strukturen auf Ctenophora und Bilateria beschränkt. Cnidaria und Ctenophora bilden dementsprechend gemeinsam das Monophylum Coelenterata und diese stellen die Schwestergruppe der Bilateria dar. Die Lebensform der Meduse könnte für die Coelenterata eine Apomorphie darstellen; dementsprechend wäre das Fehlen bei den Anthozoa als sekundär und abgeleitet zu interpretieren.

Literatur

- AESCHT, E. (1998): ERNST HAECKEL – Ein Plädoyer für die wirbellosen Tiere und die biologische Systematik. *Stapfia* 56, zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums, N.F. 131: 19–84.
- AX, P. (1989): Basic phylogenetic systematization of the Metazoa. In: FERNHOLM, B.; BREMER, K. & JÖRNVALL, H. (Eds.): *The Hierarchy of Life*, Nobel Symposium 70. Elsevier, Amsterdam: 229–245.
- (1995): *Das System der Metazoa I*. Fischer, Stuttgart.
- BACCETTI, B.; GAINO, E. & SARÀ, M. (1986): A sponge with acrosome: *Oscarella lobularis*. *J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res.* 94: 195–198.
- BALL, E. E.; HAYWARD, D. C.; REECE-HOYES, J. S.; HISLOP, N. R.; SAMUEL, G.; SAINT, R.; HARRISON, P. L. & MILLER, D. J. (2002): Coral development: from classical embryology to molecular control. *Int. J. Dev. Biol.* 46: 671–678.

- BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. (2003): Invertebrates, 2nd Ed. Sinauer, Sunderland.
- CARRÉ, D. (1984): Existence d'un complexe acrosomal chez les spermatozoides du cnidaire *Muggiaea kochi* (Siphonophore, Calycophore): différenciation et réaction acrosomale. *Int. J. Invertebr. Reprod. Develop.* 7: 95–103.
- CARROLL, S. B.; GRENIER, J. K. & WEATHERBEE, S. D. (2001): From DNA to Diversity. Blackwell Science, Malden.
- COLLINS, A. G. (2002): Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *J. Evol. Biol.* 14: 418–432.
- COOK, C.E.; JIMÉNEZ, E.; AKAM, M. & SALÓ, E. (2004): The *Hox* gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterians clade. *Evol. Dev.* 6: 154–163.
- DAWYDOFF, C. (1903): *Hydroctena salenskii*. *Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg.* 8 (ser. 14): 1–17, 1 Tafel.
- (1953): Contribution à nos connaissances de l'*Hydroctena*. *Compt. Rend. Séanc. Acad. Sci. Paris* 237: 1301–1302.
- DOHLE, W. (1986): Die Evolution der Wirbellosen. *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N.F.)* 26: 67–90.
- (1989): Zur Frage der Homologie ontogenetischer Muster. *Zool. Beitr. N.F.* 32: 355–389.
- DUBOSQ, O. & TUZET, O. (1937): L'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement des éponges calcaires. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générales* 79: 157–316, pl. VI–XIX.
- EHLERS, U. (1985): Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Fischer, Stuttgart.
- (1993): Ultrastructure of the spermatozoa of *Halammohydra schulzei* (Cnidaria, Hydrozoa): the significance of acrosomal structures for the systematization of the Eumetazoa. *Microfauna Marina* 8: 115–130.
- ERESKOVSKY, A. V. & BOURY-ESNAULT, N. (2002): Cleavage pattern in *Oscarella* species (Porifera, Demospongiae, Homoscleromorpha): transmission of maternal cells and symbiotic bacteria. *J. Nat. Hist.* 36: 1761–1775.
- & GONOBLEVA, E. L. (2000): New data on embryonic development of *Halisarca dujardini* Johnston, 1842 (Demospongiae, Halisarcidae). *Zoosystema* 22: 355–368.
- FREEMAN, G. (1977): The establishment of the oral-aboral axis in the ctenophore embryo. *J. Embryol. exp. Morph.* 42: 237–260.
- (1981): The cleavage initiation site establishes the posterior pole of the hydrozoan embryo. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 190: 123–125.
- GIBERT, J.-M. (2002): The evolution of *engrailed* genes after duplication and speciation events. *Dev. Genes Evol.* 212: 307–318.
- GIRIBET, G. (2002): Current advances in the phylogenetic reconstruction of metazoan evolution. A new paradigm for the Cambrian explosion? *Mol. Phyl. Evol.* 24: 345–357.
- (2003): Molecules, development and fossils in the study of metazoan evolution; Articulata versus Ecdysozoa revisited. *Zoology* 106: 303–326.
- GOLDSTEIN, B. & FREEMAN, G. (1996): Axis specification in animal development. *BioEssays* 19: 105–116.
- HAECKEL, E. (1879) Das System der Medusen. Erster Teil einer Monographie der Medusen. Fischer, Jena.

- HARBISON, G. R. (1985): On the classification and evolution of the Ctenophora. In: CONWAY MORRIS, S.; GEORGE, J. D.; GIBSON, R. & PLATT, H. M. (Eds.): *The Origins and Relationships of Lower Invertebrates*. Clarendon, Oxford: 78–100.
- HEEGER, T. (1998): *Quallen – Gefährliche Schönheiten*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- HERTWIG, O. & HERTWIG, R. (1881): *Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes*. Fischer, Jena.
- HYMAN, L. H. (1940): *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw-Hill Book Comp., New York.
- JAMESON, B. G. M. (1991): Ultrastructure and phylogeny of crustacean spermatozoa. *Mem. Queensl. Mus.* 31: 109–142.
- JENNER, R. A. (2004): Towards a phylogeny of the Metazoa: evaluating alternative phylogenetic positions of Platyhelminthes, Nemertea, and Gnathostomulida, with a critical reappraisal of cladistic characters. *Contrib. Zool.* 73: 3–163.
- JONDELIUS, U.; RUIZ-TRILLO, I.; BAGUNA, J. & RUITORT, M. (2002): The Nemertodermatida are basal bilaterians and not members of the Platyhelminthes. *Zool. Scripta* 31: 201–215.
- KAESTNER, A. (1969): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band 1: Wirbellose, 1. Teil*. Fischer, Stuttgart.
- KOBAYASHI, M.; WADA, H. & SATOH, N. (1996): Early evolution of the Metazoa and phylogenetic status of diploblasts as inferred from amino acid sequence of elongation factor-1 α . *Mol. Phyl. Evol.* 5: 414–422.
- KRAUSE, G. (1990): *Biogenetische Interphänotypen. Wegweiser durch die Stammeslinien der Tiere*. Parey, Hamburg.
- LANG, A. (1881): Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit den Cölateraten und Hirudineen. *Mitt. zool. Station Neapel* 3: 187–251.
- LÜTER, C & BARTOLOMAEUS, T. (1997): The phylogenetic position of Brachiopoda – a comparison of morphological and molecular data. *Zool. Scripta* 26: 245–253.
- MACKIE, G. O. (Ed., 1976): *Coelenterate ecology and behaviour*. Plenum Press, New York.
- MARTIN, V. J.; LITTLEFIELD, C. L.; ARCHER, W. E. & BODE, H. R. (1997): Embryogenesis in *Hydra*. *Biol. Bull.* 192: 345–363.
- MARTINDALE, M. Q. & HENRY, J. Q. (1997a): Reassessing embryogenesis in the Ctenophora: the inductive role of e₁ micromeres in organizing ctene row formation in the ‘mosaic’ embryo *Mnemiopsis leidyi*. *Development* 124: 1999–2006.
- & – (1997b): Ctenophorans, the comb jellies. In: GILBERT, S. F. & RAUNIO, A. M. (Eds.): *Embryology: Constructing the Organism*. Sinauer, Sunderland: 87–111.
- ; FINNERTY, J. R. & HENRY, J. Q. (2002): The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan. *Mol. Phyl. Evol.* 24: 358–365.
- ; PANG, K. & FINNERTY, J. R. (2004): Investigating the origins of triploblasty: ‘mesodermal’ gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum, Cnidaria; class, Anthozoa). *Development* 131: 2463–2474.
- MARTINEZ, D. E.; BRIDGE, D.; MASUDA-NAKAGAWA, L. M. & CARTWRIGHT, P. (1998): Cnidarian homeoboxes and the zootype. *Nature* 393: 748–749.

- METSCHNIKOFF, E. (1885): Über die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. *Z. wissenschaft. Zool.* 42: 648–673.
- MILLS, C. E. & MILLER, R. I. (1984): Ingestion of a medusa (*Aegina citrea*) by the nematocyst-containing ctenophore *Haeckelia rubra* (formerly *Euchlora rubra*): phylogenetic implications. *Mar. Biol.* 78: 215–221.
- NIELSEN, C. (1987): *Haeckelia* (= *Euchlora*) and *Hydroctena* and the phylogenetic interrelationships of Cnidaria and Ctenophora. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 25: 9–12.
- (1995): *Animal Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- (2001): *Animal Evolution*, 2nd Ed. Oxford University Press, Oxford.
- OKADA, Y. K. (1927): Note sur l'ontogénie de *Charybdaea rastonii* Haacke. *Bull. Biol. France Belg.* 61: 241–249.
- ORTOLANI, G. (1989): The ctenophores: A review. *Acta Embr. Morph. Exp.* 10: 13–31.
- PETERSON, K. J. & EERNISSE, D. J. (2001): Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol. Dev.* 3: 170–205.
- PODAR, M.; HADDOCK, S. H. D.; SOGIN, M. L. & HARBISON, G. R. (2001): A molecular framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Mol. Phyl. Evol.* 21: 218–230.
- REMANE, A.; STORCH, V. & WELSCH, U. (1974): *Kurzes Lehrbuch der Zoologie*, 2. Auflage. Fischer, Stuttgart.
- RUPPERT, E. E. (1991): Introduction to the aschelminth phyla: a consideration of mesoderm, body cavities and cuticle. In: HARRISON, F. W. & RUPPERT, E. E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates* 4. Wiley-Liss, New York: 1–17.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1978): On the origin and evolution of the lower Metazoa. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 16: 40–88.
- SCHÄFER, P. (1996): Cnidaria, Ctenophora. In: WESTHEIDE, W. & RIEGER, R. (Eds.): *Spezielle Zoologie*, Teil 1. Fischer, Stuttgart: 145–187.
- SCHLAWNY, A. & PFANNENSTIEL, H. D. (1991): Prospective fate of early blastomeres in *Hydractinia echinata* (Cnidaria, Hydrozoa). *Roux's Arch. Dev. Biol.* 200: 143–148.
- SCHMIDT-RHAESA, A. (2003): Old trees, new trees – is there any progress? *Zoology* 106: 291–301.
- SCHMITT, M. (1994): *Wie sich das Leben entwickelte. Die faszinierende Geschichte der Evolution*. Mosaik Verlag, München.
- SCHOLTZ, G. (2002): The Articulata hypothesis – or what is a segment? *Org. Divers. Evol.* 2: 197–215.
- (2004): Baupläne versus ground-patterns, phyla versus monophyla. In: SCHOLTZ, G. (Ed.): *Evolutionary Developmental Biology of Crustacea*. Balkema, Lisse: 3–16.
- & WOLFF, C. (2002): Cleavage pattern, gastrulation, and germ disc formation of the amphipod crustacean *Orchestia cavimana*. *Contrib. Zool.* 71: 9–28.
- SCHUCHERT, P. (1993): Phylogenetic analysis of the Cnidaria. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 31: 161–173.
- SCHULZE, F. E. (1875): Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* Haeckel. *Z. wissenschaft. Zool.* 25, Suppl.: 247–280.

- SIEWING, R. (1969): Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Parey, Hamburg.
- (1977): Mesoderm bei Ctenophoren. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 15: 1–8.
- (1979): Homology of cleavage types? *Fortschr. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 1: 7–18.
- SØRENSEN, M. V.; FUNCH, P.; WILLERSLEV, E.; HANSEN, A. J. & OLESEN, J. (2000): On the phylogeny of the Metazoa in the light of Cycliophora and Micrognathozoa. *Zool. Anz.* 239: 297–318.
- SPRECHER, S. G. & REICHERT, H. (2003): The urbilaterian brain: developmental insights into the evolutionary origin of the brain in insects and vertebrates. *Arthr. Struct. Dev.* 32: 141–156.
- TARDENT, P. (1978): Coelenterata, Cnidaria. In: SEIDEL, F. (Ed.): *Morphogenese der Tiere*, 1. Lieferung, AI. Fischer, Jena: 70–415.
- TECHNAU, U. & SCHOLZ, C. B. (2003): Origin and evolution of endoderm and mesoderm. *Int. J. Dev. Biol.* 47: 531–539.
- TEISSIER, G. (1931): Étude expérimentale du développement de quelques hydriaires. *Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 10)* 14: 5–60.
- VALENTINE, J. W. (1997): Cleavage patterns and the topology of the metazoan tree of life. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 94: 8001–8005.
- VAN DEN BIGGELAAR, J. A. M.; DICTUS, W. J. A. G. & VAN LOON, A. E. (1997): Cleavage patterns, cell-lineages and cell specification are clues to phyletic lineages in Spiralia. *Semin. Cell Dev. Biol.* 8: 367–378.
- WERNER, B. (1984): Cnidaria, Ctenophora In: GRUNER, H.-E. (Ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie* (begr. von A. KAESTNER), Band I, 2. Teil. Fischer, Stuttgart: 11–335.
- ; CUTRESS, C. E. & STUDEBAKER, J. P. (1971): Life cycle of *Tripedalia cystophora* Conant (Cubomedusae). *Nature* 232: 1071–1072.
- WESTHEIDE, W. & RIEGER, R. (Eds., 1996): *Spezielle Zoologie*, Teil 1. Fischer, Stuttgart.
- YANZE, N.; SPRING, J.; SCHMIDLI, C. & SCHMID, V. (2001): Conservation of *Hox/ParaHox*-related genes in the early development of a cnidarian. *Dev. Biol.* 236: 89–98.