

**Phylogenomische Analysen bei Metazoen**  
**-Zur Stellung der Xenoturbellida und**  
**Syndermata-**

**Dissertation**

**zur Erlangung des Grades**

**„Doktor der Naturwissenschaften“**

am Fachbereich Biologie

der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Alexander Witek

geboren in Trier

**Mainz 2009**

Dekan:

1. Berichterstatter:

2. Berichterstatter:

Tag der mündlichen Prüfung: 12.3.2009

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung .....</b>	<b>1</b>
1.1	Die Phylogenie der Metazoa .....	1
1.2	Phylogenomik – die Lösung des Problems? .....	6
1.3	„Strange worms“: Unsere Taxa im DFG Schwerpunktprogramm 1174 „Deep Metazoan Phylogeny“ .....	9
1.3.1	Xenoturbellida: ein neuer Stamm der Deuterostomia .....	9
1.3.2	Syndermata .....	13
1.3.2.1	Die Stellung der Syndermata innerhalb der Metazoa.....	15
1.3.2.2	Die interne Phylogenie der Syndermata.....	17
1.4	Zielsetzung der Arbeit .....	19
<b>2</b>	<b>Material und Methoden .....</b>	<b>21</b>
2.1	Molekularbiologische Methoden.....	21
2.1.1	Taxon-Sampling .....	21
2.1.2	RNA Präparation .....	21
2.1.3	cDNA Bank Herstellung und Sequenzierung.....	21
2.2	Bioinformatische Methoden .....	22
2.2.1	Sequenzverarbeitung .....	22
2.2.2	Eintragen der EST-Sequenzen in die Datenbanken .....	23
2.2.3	Erstellen der Alignments für ribosomale Proteine .....	24
2.2.4	Information der Alignments .....	24
2.2.5	Phylogenetische Rekonstruktion .....	25
2.2.6	Hypothesentests.....	27
<b>3</b>	<b>Ergebnisse .....</b>	<b>28</b>
3.1	Untersuchung zum phylogenetischen Informationsgehalt der ribosomalen Proteine durch Likelihood-mapping.....	28
3.2	Phylogenomische Analysen von <i>Xenoturbella bocki</i> .....	32

## INHALTSVERZEICHNIS

---

3.2.1	Vergleich der EST Datensätze .....	32
3.2.2	Phylogenetische Untersuchung von <i>Xenoturbella bocki</i> .....	35
3.3	Phylogenomik der Syndermata – Acanthocephala und Monogononta .....	42
3.3.1	Phylogenie der Syndermata innerhalb der Spiralia .....	42
3.3.2	Phylogenie der Gnathifera.....	47
3.3.3	Interne Phylogenie der Syndermata .....	54
3.3.4	Zusammenfassung der phylogenetischen Untersuchungen der Syndermata .....	60
<b>4</b>	<b>Diskussion .....</b>	<b>61</b>
4.1	Phylogenomik – methodische Ansätze und Bewertungen .....	61
4.2	Ribosomale Proteine als phylogenetische Marker .....	64
4.3	Phylogenomische Analysen der Xenoturbellida .....	65
4.3.1	Kontamination der EST Daten .....	65
4.3.2	<i>Xenoturbella</i> und die Phylogenie der Deuterostomia .....	66
4.4	Phylogenomische Analysen der Syndermata .....	70
4.4.1	Die phylogenetische Stellung der Syndermata.....	70
4.4.2	Zur internen Phylogenie der Syndermata.....	72
4.5	Ausblick .....	75
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>76</b>
<b>6</b>	<b>Literaturverzeichnis.....</b>	<b>78</b>
<b>7</b>	<b>Anhang .....</b>	<b>88</b>
<b>8</b>	<b>Publikationen.....</b>	<b>117</b>
<b>9</b>	<b>Danksagung.....</b>	<b>119</b>
<b>10</b>	<b>Lebenslauf .....</b>	<b>120</b>

**Abbildungsverzeichnis**

Abbildung 1.1: Aktuelle Vorstellung der „tiefsten“ Verzweigungen der Metazoa ..... 3

Abbildung 1.2: Die Phylogenie der Metazoa ..... 5

Abbildung 1.3: *Xenoturbella bocki* ..... 10

Abbildung 1.4: *Xenoturbellida* innerhalb der Deuterostomia – konkurrierende Hypothesen ..... 12

Abbildung 1.5: die verschiedenen Subtaxa der Syndermata ..... 15

Abbildung 1.6: Konkurrierende Hypothesen zur internen Phylogenie der Syndermata ..... 18

Abbildung 2.1: Beispielresultat zum Likelihood mapping..... 25

Abbildung 3.1: Likelihood mapping der kompletten konkatenierten ribosomalen Proteine ..... 31

Abbildung 3.2: Likelihood mapping des *Xenoturbella* Alignments..... 36

Abbildung 3.3: *Xenoturbella* Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion ..... 37

Abbildung 3.4: *Xenoturbella* Phylogenie durch MrBayes-Rekonstruktion ..... 38

Abbildung 3.5: *Xenoturbella* Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion ..... 39

Abbildung 3.6: *Xenoturbella* Phylogenie durch PhyML-Rekonstruktion ..... 40

Abbildung 3.7: Likelihood mapping des Alignments zur Phylogenie der Spiralia ..... 44

Abbildung 3.8: Spiralia-Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion ..... 45

Abbildung 3.9: Spiralia-Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion ..... 46

Abbildung 3.10: Likelihood mapping des Alignments zur Gnathifera Phylogenie ..... 47

Abbildung 3.11: Gnathifera-Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion ..... 49

Abbildung 3.12: Gnathifera-Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion..... 50

Abbildung 3.13: Gnathifera-Phylogenie durch PhyML-Rekonstruktion ..... 51

Abbildung 3.14: Gnathifera-Phylogenie durch partitionierte Treefinder-Rekonstruktion ..... 52

Abbildung 3.15: Likelihood mapping des Alignments zur Syndermata Phylogenie ..... 55

Abbildung 3.16: Syndermata Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion..... 56

Abbildung 3.17: Syndermata Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion ..... 57

Abbildung 3.18: Syndermata Phylogenie durch PhyML-Rekonstruktion..... 58

Abbildung 3.19: Zusammenfassung der Phylogenie der Syndermata..... 60

Abbildung 4.1: Kombinierte Darstellung der Phylogenie und der Unterstützungswerte zur Stellung der *Xenoturbellida*..... 67

Abbildung 4.2: Phylogenie der Deuterostomia in der Zusammenfassung ..... 69

Abbildung 4.3: Hypothetische interne Phylogenie der Syndermata und Evolution morphologischer Charaktere 74

## Tabellenverzeichnis

Tabelle 2.1: Eingetragene Sequenzen .....	23
Tabelle 3.1: Taxonübersicht der ribosomalen Proteine, deren Informationsgehalt bestimmt wurde .....	28
Tabelle 3.2: Übersicht Informationsgehalt Einzelalignments der ribosomalen Proteine .....	29
Tabelle 3.3: Sortierung der ribosomalen Proteine nach dem „Likelihood-mapping“-Informationsgehalt .....	30
Tabelle 3.4: Übersicht Informationsgehalt der konkatenierten ribosomalen Proteinen .....	30
Tabelle 3.5: Gene Ontology Klassifizierung der <i>Xenoturbella</i> Datensätze .....	33
Tabelle 3.6: Die 20 meist transkribierten Sequenzen der <i>Xenoturbella</i> -Datensätze .....	34
Tabelle 3.7: Taxon- und Alignmentabdeckung der Analyse zur Phylogenie von <i>Xenoturbella bocki</i> .....	35
Tabelle 3.8: Hypothesentest <i>Xenoturbella</i> Phylogenie .....	41
Tabelle 3.9: Taxon- und Alignmentabdeckung Spiralia- Phylogenie .....	43
Tabelle 3.10: Taxon und Alignmentabdeckung der Gnathifera-Phylogenie .....	48
Tabelle 3.11: Hypothesentest Gnathifera Phylogenie .....	53
Tabelle 3.12: Taxon- und Alignmentabdeckung der Syndermata-Phylogenie .....	54
Tabelle 3.13: Hypothesentest Syndermata Phylogenie .....	59
Tabelle 7.1: Matrix Taxa und ribosomale Proteine <i>Xenoturbella</i> Phylogenie .....	89
Tabelle 7.2: Matrix Taxa und ribosomale Proteine Spiralia Phylogenie .....	93
Tabelle 7.3: Matrix Taxa und ribosomale Proteine Gnathifera Phylogenie .....	101
Tabelle 7.4: Matrix Taxa und ribosomale Proteine Syndermata Phylogenie .....	109

# 1 Einleitung

**„The time will come I believe, though I shall not live to see it, when we shall have fairly true genealogical trees of each great kingdom of nature“**

(Charles Darwin, 1857)

## 1.1 Die Phylogenie der Metazoa

Taxonomische Einordnungen der Tiere und Pflanzen werden bereits seit dem Altertum getroffen. Schon Aristoteles unterschied die Tiere in Vertebraten und Invertebraten, also Tiere mit Blut und Tiere ohne Blut. Damit traf er eine für diese Zeit eindeutige Zuordnung, sofern der Begriff des „Blutes“ ausreichend definiert ist. Mit dem Fortschritt der Wissenschaft und Forschung wurden die Merkmale, anhand derer taxonomische Einordnungen getroffen wurden, immer komplexer. Mit der steigenden Zahl von taxonomischen Merkmalen stieg auch die Anzahl der konkurrierenden Hypothesen bezüglich der phylogenetischen Einordnungen.

Die Phylogenie der Metazoa, also die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der vielzelligen Tiere, gibt seit mehr als hundert Jahren Anlaß zu kontroversen Debatten und vielfältigen Fragen:

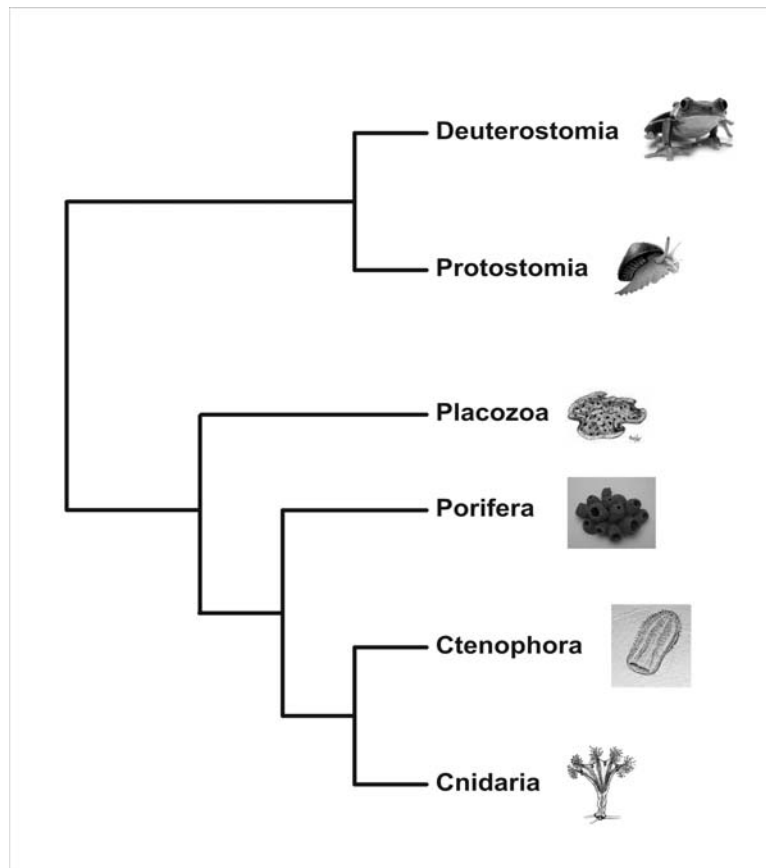
- In welche Untergruppen lassen sich die Metazoen einteilen?
- Welche Merkmale zur phylogenetischen Klassifizierung sind plausibel?
- Welche Methoden zur Klassifizierung sollten angewandt werden?
- Sind morphologische oder molekulare Merkmale besser geeignet, um die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Metazoen zu untersuchen?

Insbesondere bei der Wahl der Merkmale gibt es recht häufig widersprüchliche Ergebnisse zwischen den morphologischen und den molekular-basierten Analysen. Beispielhaft für einen solchen Konflikt sei im Folgenden die Hypothese zweier Tiergruppen, der **Articulata** und der **Ecdysozoa**, dargestellt:

Die durch Georges dé Cuvier 1795 vertretene Auffassung, dass die Tierstämme der Gliederfüßer (Arthropoda) und der Ringelwürmer (Annelida) aufgrund ihres segmentierten Körpers zur Gruppe der **Articulata** (Gliedertiere) zusammengefaßt werden können, wurde lange Zeit durch weitere morphologische Synapomorphien gestützt, wie z.B. Ähnlichkeiten im Strickleiternervensystem beider Tierstämme. Zur Gruppe der Articulata wurden weiterhin auch die Stämme der Zungenwürmer (Pentastomida), Bärtierchen (Tardigrada) und Stummelfüßer (Onychophora) gezählt (Westheide and Rieger 1996). Die molekulare Analyse von 18S-rRNA-Sequenzen im Jahr 1997 brachte jedoch das unerwartete Ergebnis, dass innerhalb der Protostomia die Fadenwürmer (Nematoda) enger mit den Arthropoda verwandt sind als die Annelida (Aguinaldo et al. 1997). Die dadurch begründete Gruppierung der Taxa Nematoda, Arthropoda, Tardigrada, Onychophora, Saitenwürmer (Nematomorpha), Hakenrüßler (Kinorhyncha) und Priapswürmer (Priapulida) zum Taxon **Ecdysozoa** beruhte neben den molekularen Analysen auf Synapomorphien wie der namensgebenden Häutung (Ecdysis), dem daran beteiligten Häutungshormon Ecdyson und einer dreilagigen Cuticula. Breit angelegte molekular-phylogenetische Analysen konnten in jüngster Vergangenheit die Ecdysozoa-Theorie zumeist unterstützen [e.g. (Dunn et al. 2008; Philippe et al. 2005) siehe jedoch auch (Rogozin et al. 2007b; Wolf et al. 2004)].

Unumstritten in der Metazoen-Phylogenie ist die Einteilung der vielzelligen Tiere nach der Anzahl ihrer Keimblätter in Diploblasten und Triploblasten – Diploblasten mit 2 Keimblättern (Ectoderm, Endoderm), Triploblasten mit 3 Keimblättern (Ectoderm, Endoderm, Mesoderm) [e.g. (Westheide and Rieger 1996)]. Eine aktuelle Analyse konnte zeigen, dass die höheren Tiere (Deuterostomia und Protostomia = Bilateria) sich vermutlich nicht, wie bisher angenommen, aus den niederen Tieren (Porifera, Cnidaria, Ctenophora und Placozoa) entwickelt haben (Schierwater et al. 2009). Viel mehr ist es wahrscheinlich, dass die Entwicklung der höheren und der niederen Tiere parallel abgelaufen ist. Demnach könnte der Überblick über die „tiefsten“ phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Metazoa wie folgt aussehen.





**Abbildung 1.1: Aktuelle Vorstellung der „tiefsten“ Verzweigungen der Metazoa**

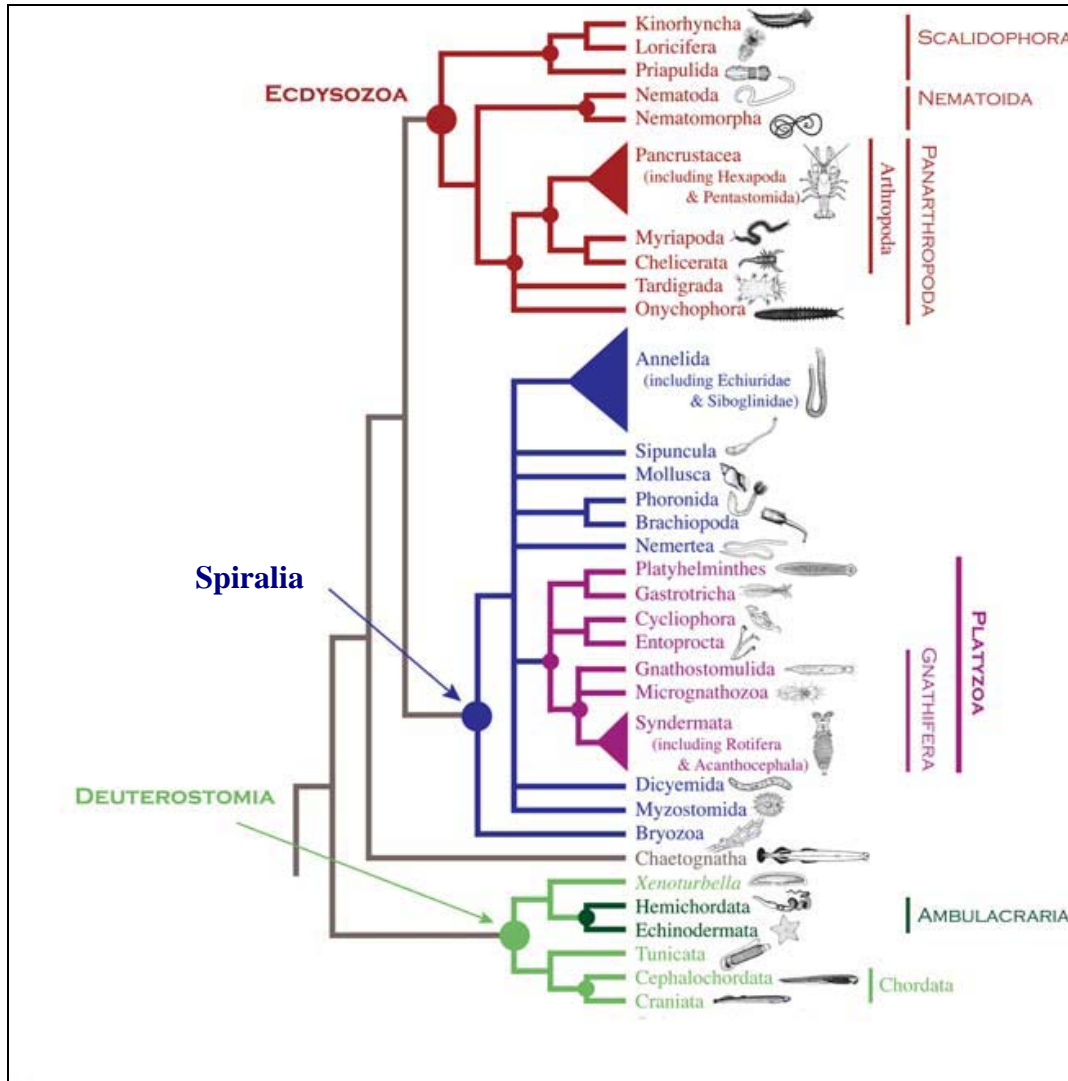
Dargestellt ist die aktuellste Vorstellung von den tiefsten phylogenetischen Zusammenhängen der Metazoa. Die höheren und die niederen Tiere haben sich relativ früh voneinander getrennt und entwickelten sich dann parallel. Abbildung nach Schierwater et al. (2009).

Die meisten weitergehenden Einteilungen der Bilateria sind allerdings nach wie vor strittig, insbesondere da morphologische Kriterien wie Körpersegmentierung (s.o.) oder Leibeshöhle in die Irre führen können. Beruhend auf dem Vorhandensein einer sich aus dem Mesoderm entwickelnden Leibeshöhle wurden die vielzelligen Tiere so beispielsweise in Tiere ohne Coelom (Acoelomata), Tiere mit einem Pseudocoelom (Pseudocoelomata) und Tiere mit einem echten Coelom (Coelomata) unterteilt [e.g. (Westheide and Rieger 1996)]. Diese klassisch-morphologische Einteilung konnte auch durch molekulare Analysen unterstützt werden (Rogozin et al. 2007a; Wolf et al. 2004), dies stellt jedoch heute eine Minderheitsmeinung dar. Laut der Coelomata-Hypothese sind Vertebrata und Arthropoda eng miteinander verwandt, während die Nematoda basal zu dieser Gruppierung stehen [e.g. (Mushegian et al. 1998)]. Diese Hypothese widerspricht auch der Ecdysozoa-Hypothese, die rezent mehrfach unterstützt werden konnte (s.o.).

Der Großteil der Phylogenetiker folgt heute der Hypothese, dass die Bilateria in Urmünder (Protostomia) und Neumünder [Deuterostomia, (Grobben 1908; 1910)] unterteilt werden. Dieser Hypothese zugrunde liegt die Entwicklung des Urmundes, der sich bei den Protostomiern zum Mund entwickelt und der After sekundär entsteht. Bei den Deuterostomiern hingegen entsteht der After aus dem Urmund und der Mund entsteht sekundär. Diese Vorstellung fand durch die bahnbrechende Arbeit von Aguinaldo et al. (1997) gute molekulare Unterstützung und ist auch in neuesten Analysen nachzuvollziehen [e.g. (Dunn et al. 2008)].

Die Ergebnisse von Aguinaldo et al. (1997) zeigten zudem, dass die Protostomia weiterhin in die monophyletischen Ecdysozoa und Lophotrochozoa (Halanych et al. 1995) gegliedert werden können. Die Bezeichnung Lophotrochozoa setzt sich dabei aus den Bezeichnungen der Supertaxa Trochozoa und Lophophorata zusammen. Trochozoa bezeichnet die Taxa Annelida, Echiura, Sipunculida, Mollusca, Nemertea und Entoprocta, die aufgrund der Trochophora-Larve zusammengruppiert werden (Peterson and Eernisse 2001). Die Taxa der Bryozoa, Phoronida und Brachiopoda werden aufgrund ihrer cilierten „Mundstruktur“, Lophophor genannt, zu den Lophophorata zusammengruppiert (Hyman 1959). Zu den Lophotrochozoa zählen also der letzte gemeinsame Vorfahre der Lophophorata, Annelida und Mollusca sowie deren Abkömmlinge (Halanych et al. 1995). Molekulare Unterstützung für das Supertaxon Lophotrochozoa konnte sowohl durch Einzelgen-Analysen wie auch durch phylogenomische Untersuchungen großer molekularer Datensätze erbracht werden [e.g. (Dunn et al. 2008; Helmkampf et al. 2008a; Helmkampf et al. 2008b)]. Die Gleichsetzung der Nicht-Edysozoa-Protostomia mit dem Begriff Lophotrochozoa wird derzeit zumindest teilweise durch den Begriff Spiralia ersetzt, welcher auf der Spiralfurchung der meisten integrierten Taxa beruht (Garey and Schmidt-Rhaesa 1998; Giribet 2002). Notwendig wurde diese Nomenklaturänderung aufgrund der Tatsache, dass andere Nicht-Ecdysozoa-Protostomia nicht in die ursprüngliche Definition der Lophotrochozoa nach Halanych (1995) fallen. Im weiteren Verlauf werde ich den Überbegriff Spiralia verwenden. Als weiteres Subtaxon der Spiralia (neben den Lophotrochozoa) wurde die Gruppierung der Taxa Platyhelminthes, Gnathostomulida, Rotifera, Gastrotricha und Acanthocephala als Platyzoa postuliert (Cavalier-Smith 1998). Grundlage für diese Gruppierung war definitionsgemäß der mit Cilien versehene, nicht segmentierte acoelomate oder pseudocoelomate Körper, dem ein vaskuläres System fehlt. Während molekulare Unterstützung für eine Monophylie der Lophotrochozoa mittlerweile zahlreich ist (s.o.), so konnten für die Platyzoa-Hypothese bisher noch keine statistisch belastbare Beweise gefunden werden [e.g. (Dunn et al. 2008; Giribet

2008)]. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Ecdysozoa und Spiralia (Lophotrochozoa und Platyzoa) durch eine Vielzahl molekular-phylogenetischer Arbeiten, meist allerdings auf geringen Datensätzen beruhend, bisher nur unzureichend aufgelöst werden konnten (Abbildung 1.2).



**Abbildung 1.2: Die Phylogenie der Metazoa**

Darstellung der möglichen phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Deuterostomia und Protostomia nach Halanych (2004, verändert). Polytomien zeigen bis dato unklare, „tiefe“ phylogenetische Zusammenhänge innerhalb der Ecdysozoa und der Spiralia. Innerhalb der Deuterostomia gibt es abweichend von der Darstellung inzwischen starke Hinweise darauf, dass die Craniata enger mit den Tunicata als mit den Cephalochordata verwandt sind (Delsuc et al. 2006).

## 1.2 Phylogenomik – die Lösung des Problems?

**“...a classification founded on any single character, however important that may be, has always failed“**

(Charles Darwin, 1857)

Molekular-phylogenetische Analysen der Metazoa basierten traditionell aus Kosten- sowie Praktikabilitäts-Gründen auf Sequenzen einzelner oder weniger Gene [e.g. (Aguinaldo et al. 1997; Garcia-Varela et al. 2000; Mallatt and Winchell 2002)]. Nachteil war (und ist) dass diese Analysen gemäß dem obigen Zitat von Charles Darwin inkongruente Stammbaum-Rekonstruktionen lieferten [e.g. (Littlewood et al. 1998)]. Ausschlaggebend für inkongruente Ergebnisse können zum einen stochastische Fehler sein, die meist bei wenigen Daten (= kurzen Sequenzen) auftreten. Grundlage für solche Fehler kann die Interpretation eines Gen-Baums als Spezies-Baum sein. Dies illustriert die Arbeit von Rokas et al. (2003), welche die phylogenetischen Beziehungen der Hefe, basierend auf 106 Genen, untersuchte.

Die Stammbaum-Rekonstruktionen der einzelnen Gene lieferten dabei insgesamt 20 verschiedene Topologien, mithin also Inkongruenz. Diese Untersuchung ist damit ein gutes Beispiel dafür, dass ein Gen-Baum nicht unbedingt die Phylogenie der gesamten Spezies repräsentiert.

Weitere Gründe für stochastische Fehler können auch das Auftreten von Homoplasie oder konvergente Evolution sein. In diesen Fällen entwickeln sich Merkmalen unabhängig voneinander in verschiedenen Taxa. Auf morphologischer Ebene seien hier beispielsweise die Körperformen der Haie und Delphine oder die Flügel der Vögel und Fledermäuse angeführt (Nei and Kumar 2000), als Beispiel für konvergente Evolution von Proteinen dient Lysozym der Lemuren, das dem Lysozym der Rinder ähnlicher ist als dem der artverwandten Paviane (Stewart et al. 1987). Würden also die Verwandtschaftsverhältnisse der Rinder, Lemuren und Paviane auf dem Vergleich der Lysozym-Sequenzen postuliert, würde fälschlicherweise der Gen-Baum als Spezies-Baum angenommen und somit falsche Hypothesen zur Evolution getroffen werden (Nei and Kumar 2000). Auch der Vergleich paraloger Sequenzen, die durch Genduplikationsereignisse entstanden sind, birgt die Gefahr falscher evolutionärer Hypothesen. Die Hämoglobine der Vertebraten bestehen aus  $\alpha$ - und  $\beta$ -Hämoglobinen, die sich vor ca. 450 Millionen Jahren voneinander trennten (Goodman et al. 1987) und sind ein

gutes Beispiel für paraloge Sequenzen. Der Vergleich paraloger Sequenzen und die Annahme eines Gen-Baums dieser Paralogen als Spezies-Baum führen zu falschen evolutionären Annahmen, da nur orthologe Gene die Speziationsereignisse wiedergeben können (Nei and Kumar 2000). Neuere methodische Ansätze gehen oft davon aus, dass diese Probleme jedoch in großen Datensätzen verschwinden. So konnten Rokas et al (2003) beim Zusammenfassen aller 106 Pilzgene zu einem Datensatz die vermutlich richtige Phylogenie der Pilze rekonstruieren.

Eine rapide ansteigenden Zahl von Einträgen in Sequenzdatenbanken, leistungsfähigere Algorithmen zur Berechnung phylogenetischer Fragestellungen und potentere Computern für diese Algorithmen haben es in den letzten Jahren ermöglicht, sowohl die Anzahl der untersuchten Taxa als auch die Anzahl der untersuchten Nukleotid- und Protein-Positionen in der molekularen Phylogenie drastisch zu erhöhen, auch in der Erwartung, stochastische Irrtümer damit zu umgehen. Analysen dieser großen Datensätze werden als **Phylogenomik** gezeichnet.

Bei der derzeit populärsten Vorgehensweise werden EST-Sequenzen („expressed sequence tags“) verschiedener Taxa per Sanger- oder Pyro-Sequencing generiert, kodierende Abschnitte extrahiert und diese dann zur Klärung phylogenetischer Fragestellungen genutzt. Zwei unterschiedliche Strategien stehen dabei zur Verfügung: Zum einen können identifizierte Einzelgene durch Konkatenieren zu einem einzigen hypothetischen Supergen aneinandergesetzt werden [Supermatrix-Ansatz, e.g. (Baptiste et al. 2002; Bourlat et al. 2006; Dunn et al. 2008; Philippe et al. 2005; Philippe et al. 2004)]. Der zweite Ansatz besteht darin, die Einzelgene zur phylogenetischen Rekonstruktion zu benutzen und im Anschluß daran die entstandenen Einzelbäume zu einem „SuperTree“ zu kombinieren [Supertree-Ansatz, e.g.(Bininda-Emonds 2004; Bininda-Emonds et al. 1999)].

In phylogenomischen Analysen können zum einen gemischte Alignments untersucht werden, die aus unterschiedlichen Genen respektive Proteinen bestehen [e. g. (Bourlat et al. 2006; Philippe et al. 2004)]. Als probate Alternative hat sich herausgestellt, für phylogenetische Rekonstruktionen ausschließlich **ribosomale Proteine** zu nehmen [e. g. (Hausdorf et al. 2007; Helmkampf et al. 2008b; Hughes et al. 2006; Roeding et al. 2007)]. Dies liegt in folgenden Eigenschaften der ribosomalen Proteine begründet:

Ribosomale Proteine besitzen durchgehend einen mittleren bis hohen Konservierungsgrad (Yoshihama et al. 2002), weisen wenige bis gar keine Paraloge auf (Philippe et al. 2004) und können aufgrund ihrer ubiquitären Expression mit EST-Projekten relativ einfach und in

großen Mengen gewonnen werden, da sie für die Translation unabhk6mmlich sind. Gerade aufgrund der Tatsachen, dass ribosomale Proteine durch EST-Projekte relativ einfach zu gewinnen sind und dass f6ur eine Vielzahl von Spezies bereits EST-Projekte ver6offentlicht sind, k6onnen orthologe Sequenzen ribosomaler Proteine in den Datenbanken relativ einfach f6ur ein gro6e Zahl verschiedener Spezies identifiziert werden. Auch k6onnen mit vergleichsweise wenigen ESTs (1000-2000) bereits eine gro6e Anzahl von ribosomalen Proteinen der untersuchten Spezies gefunden werden (Hughes et al. 2006). Dies hat gerade in j6ungster Zeit dazu gef6uhrt, dass f6ur phylogenetische Untersuchungen Datens6atze ausschließlich aus ribosomalen Proteinen bestehend herangezogen wurden. Auf ribosomalen Proteinen basierende Untersuchungen erbrachten sowohl innerhalb der Prokaryoten (Hansmann and Martin 2000), als auch innerhalb der Metazoa (Hausdorf et al. 2007; Helmkampf et al. 2008b; Hughes et al. 2006; Landais et al. 2003; Roeding et al. 2007; Struck and Fisse 2008) kongruente Ergebnisse.

Allerdings gibt es auch in der Phylogenomik systematische Fehler, die zu inkongruenten Ergebnissen f6uhren k6onnen. So f6uhren schnelle Mutationsraten zu langen 6Astern in den entstehenden B6aumen, und verschiedene Taxa k6onnen aufgrund der 6ahnlich langen 6Aste f6alschlicherweise zusammengruppiert werden [„long-branch-attraction“, e.g. (Felsenstein 1978)]. Ein weiteres Problem der Phylogenomik stellt die unterschiedliche Basenzusammensetzung verwandter Taxa dar. Durch 6Ähnlichkeiten im GC-Gehalt entfernt verwandter Taxa k6onnen konvergente Basenkompositionen auftreten, die u. U. dann zur Zusammengruppierung der beiden Taxa f6uhren [e.g. (Hassanin 2006)]. Diese Probleme k6onnen durch das Entfernen schnell-evolvierender Sequenzpositionen, schnell-evolvierender Taxa oder durch das Hinzunehmen von mehr Taxa (um die langen 6Aste in k6urzere 6Aste zu brechen) angegangen werden [e.g. (Lartillot et al. 2007)].

Ungeachtet dieser noch existierenden methodischen Schw6achen sind durch phylogenomische Analysen bereits fundamentale phylogenetische Fragestellungen bei Metazoen, wie die Monophylie der Deuterostomia und Protostomia und die Monophylie der Spiralia gekl6art worden [e.g. (Bourlat et al. 2008; Dunn et al. 2008; Hausdorf et al. 2007)]. Zur Frage der Monophylie der Ecdysozoa existierten zun6achst auch in der Phylogenomik widerspr6uchliche Arbeiten [e.g. (Dopazo and Dopazo 2005; Philippe et al. 2005; Rogozin et al. 2007b)]. Die Unstimmigkeiten beruhten jedoch auf schnell-evolvierenden Taxa in den Analysen von Koonin, Wolf und Rogozin (Rogozin et al. 2007a; Rogozin et al. 2007b; Wolf et al. 2002; Wolf et al. 2004), die aufgrund von „long-branch-attraction“ zu einer artifiziellen Gruppierung der Arthropoda mit den Nematoda f6uhrten und damit der Ecdysozoa-Hypothese

irrtümlich widersprachen. Aus heutiger Sicht sind auch die Ecdysozoa monophyletischen Ursprungs, was durch verschiedene aktuelle phylogeomische Untersuchungen belegt werden konnte [e.g. (Bourlat et al. 2008; Dunn et al. 2008; Telford et al. 2008)].

Innerhalb der Ecdysozoa und der Spiralia ist die Auflösung der phylogenetischen Verhältnisse trotz zahlreicher aktueller Studien [e.g. (Bourlat et al. 2008; Dunn et al. 2008; Hausdorf et al. 2007; Struck and Fisse 2008)] noch unzureichend. Dies könnte durch Einbinden von mehr Taxa (Erhöhen des „Taxon-Sampling“) besser untersucht werden [e.g. (Dunn et al. 2008)]. Auch innerhalb der Deuterostomia besteht noch Klärungsbedarf, was die phylogenetischen Verhältnisse angeht. So wurde erst im Jahr 2006 durch eine phylogenomische Analyse eine Schwestergruppenbeziehung der Manteltiere (Tunicata) mit den Wirbeltieren (Vertebrata) postuliert, zu denen die Schädellosen (Cephalochordata) basal stehen (Delsuc et al. 2006). Dies steht entgegen der traditionellen zoologischen Sichtweise, nach der die Cephalochordata die Schwestergruppe zu den Chordata darstellen (Schaeffer 1987).

### **1.3 „Strange worms“: Unsere Taxa im DFG Schwerpunktprogramm 1174 „Deep Metazoan Phylogeny“**

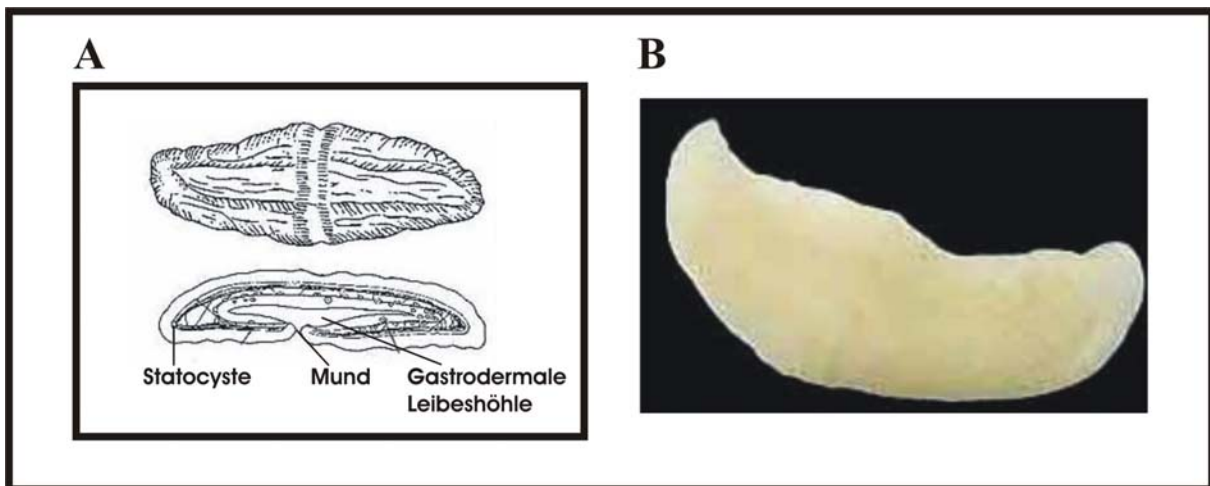
Das „Deep Metazoan Phylogeny“-Programm 1174 (DMP) der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) hat es sich zum Ziel gesetzt, die tiefen Verzweigungen des „Tree of life“ zu untersuchen. Dabei arbeiten Wissenschaftler verschiedenster Fachrichtungen zusammen, um ihre Expertise zu verschiedenen Tiergruppen, Morphologie, Paläontologie, Molekularsystematik und Informatik im DMP zu vereinen und die bis dato fraglichen phylogenetischen Zusammenhänge der Metazoa mittels einer „Total Evidence“-Analyse aufzuklären. Zu Beginn des Projektes wurden die Tiergruppen der Metazoa auf die einzelnen teilnehmenden Arbeitsgruppen aufgeteilt. Die Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Thomas Hankeln konzentriert sich dabei auf verschiedene, bislang kaum molekular erforschte wurmartige Tierstämme, deren phylogenetische Positionen umstritten sind. Mit den Xenoturbellida und den Syndermata wurde sich im Rahmen dieser Arbeit beschäftigt.

#### **1.3.1 Xenoturbellida: ein neuer Stamm der Deuterostomia**

Neben den Stämmen der Chordata, Echinodermata und Hemichordata bilden die Xenoturbellida den vierten Stamm der Deuterostomia (Bourlat et al. 2006; Telford 2008).

Dieser besteht aus einer einzigen Familie (Xenoturbellidae) mit zwei bisher bekannten Spezies: *Xenoturbella bocki* (Westblad 1949) und *Xenoturbella westbladi* (Israelsson 1999). *Xenoturbella bocki* (Abbildung 1.3) wurde 1915 von dem Zoologen Sixten Bock vor der schwedischen Küste entdeckt, allerdings erst Jahre später beschrieben und zu Ehren seines Entdeckers benannt (Westblad 1949).

*Xenoturbella bocki* ist ein 1–3 cm langes, wurmartiges Lebewesen mit einem sehr einfachen Bauplan (Abbildung 1.3). Es besitzt einen ventral gelegenen Mund, der in eine von Gastrodermis umgebene Leibeshöhle mündet, eine Epidermis mit einer basiepidermalen Nervenschicht und als sensorisches System eine anterior gelegene Statocyste (Ehlers 1991; Ehlers and Sopott-Ehlers 1997). Ansonsten fehlen ausgeprägte Organe jeglicher Art (Israelsson 1999; Westblad 1949), weswegen *Xenoturbella bocki* auch als „Begeißelter Sack“ beschrieben wurde (Israelsson and Budd 2005).



**Abbildung 1.3: Xenoturbella bocki**

A: Bauplan von *Xenoturbella bocki* mit Mund, Statocyste und gastrodermaler Leibeshöhle. B: *Xenoturbella bocki*

Quellen der Abbildungen: A: <http://www.palaeos.com/Invertebrates/Deuterostomia/Images/Xenoturbella.jpg>, B: <http://www.bionaut-online.de/news/0708/xenoturbella.jpg>

Das merkwürdige Erscheinungsbild und der einfache Bauplan waren seit ihrer Entdeckung Grundlage für die kontroversen Hypothesen zur **phylogenetischen Einordnung der Xenoturbellida**: Ursprünglich wurden sie zu den Plattwürmern gezählt, und diese Zuordnung war auch namensgebend (Xeno = Fremd, Turbellaria = Plattwurm). Ultrastrukturelle

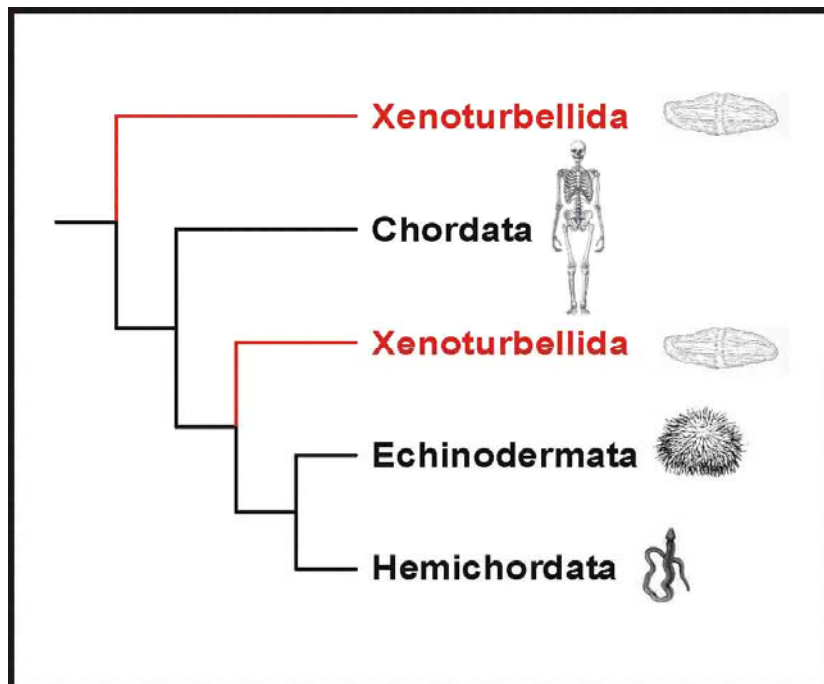


Untersuchungen der epidermalen ciliären Strukturen unterstützen diese Theorie (Lundin 1998; Lundin 2001).

Weitere morphologische Untersuchungen stellten eine Verwandtschaft zwischen Xenoturbellida und Bryozoa [morphologische, entwicklungsspezifische und ultrastrukturelle Untersuchungen kombiniert mit 18S rRNA-Daten, (Zrzavy et al. 1998)] und Mollusca [Untersuchungen der Embryogenese und Ontogenese, (Israelsson 1997; Israelsson 1999)] her oder ordneten gar die Xenoturbellida als Schwestertaxon der Bilateria ein, basierend auf ultrastrukturellen Untersuchungen der subepidermalen Muskulatur (Ehlers and Sopott-Ehlers 1997).

Phylogenetische Untersuchungen von Nukleotid-Sequenzen der 18S rRNA und der Cytochrome C Oxidase I (*CoxI*) zeigten zwar auch eine Verwandtschaft der Xenoturbellida zu den Mollusca (Noren and Jondelius 1997), allerdings beruhten diese Ergebnisse auf der Amplifikation von Mollusken-Sequenzen durch PCR aus *Xenoturbella* Gewebe (Bourlat et al. 2003; Gee 2003). In den Analysen, in denen die Kontamination als Grundlage für die falsche Gruppierung beschrieben wurde, konnte auch gezeigt werden, dass die Xenoturbellida richtigerweise innerhalb der Deuterostomia einzugruppiert sind (Bourlat et al. 2003). Was die Gründe für die Kontaminationen in den anfänglich molekular-phylogenetischen Analysen sind ist bis heute nicht ganz klar. Embryonen und Eier von *Xenoturbella bocki* scheinen zumindest endogenen Ursprungs zu sein (Israelsson and Budd 2005) und nicht von aufgenommenem (Mollusken-) Futtermaterial zu stammen (Bourlat et al. 2003). Sie scheiden somit als Ursache der Kontamination von *Xenoturbella* mit Mollusken-DNA aus. Ungewöhnliche Mechanismen einer Phagozytose innerhalb der Gastrodermis könnten möglicherweise die Kontamination von *Xenoturbella*-Gewebe mit Mollusken-DNA erklären (Israelsson 2008).

Die **Zugehörigkeit der Xenoturbellida zu den Deuterostomia** ist inzwischen auch durch phylogénomische Analysen basierend auf 2 EST-Datensätzen (Bourlat et al. 2006; Dunn et al. 2008) gut unterstützt. Diese Arbeiten entstanden parallel zu unserer eigenen Analyse (s. u.). Die exakte Stellung der Xenoturbellida innerhalb der Deuterostomia ist indessen noch unklar und gibt Anlaß für weitere Analysen, da hier zwei unterschiedliche Hypothese (Abbildung 1.4) vertreten werden: i) Xenoturbellida als Schwestergruppe zu den Ambulacraria [e. g. (Bourlat et al. 2003)] und ii) Xenoturbellida als basale Gruppe innerhalb der Deuterostomia [e. g. (Perseke et al. 2007)]



**Abbildung 1.4: Xenoturbellida innerhalb der Deuterostomia – konkurrierende Hypothesen**

Darstellung der phylogenetischen Hypothesen zur Stellung der Xenoturbellida innerhalb der Deuterostomia: die Xenoturbellida sind entweder Schwestergruppe der Ambulacraria (Bourlat et al. 2006; Bourlat et al. 2008; Dunn et al. 2008; Telford 2008) oder basale Vertreter der Deuterostomia (Fritzsch et al. 2008; Perseke et al. 2007)

Schon erste phylogenetische Analysen basierend auf authentischen 18S rRNA Sequenzen legten eine Schwestergruppen-Verwandschaft der Xenoturbellida zu den Ambulacraria nahe, wenngleich noch nicht geklärt werden konnte, ob die Xenoturbellida nicht doch mit einer der beiden Gruppen der Ambulacraria näher verwandt sind (Bourlat et al. 2003). Weiterführende, auf mittelgroßen EST-Projekten (1000 – 3500 ESTs) basierenden phylogenomische Analysen unterstützten sodann die Theorie der Verwandschaft zu den Ambulacraria und postulierten die Schwestergruppenbeziehung der Xenoturbellida zu den Ambulacraria (Bourlat et al. 2006; Dunn et al. 2008). Eine Analyse der gesamten proteinkodierenden Gene des mitochondrialen Genoms von *Xenoturbella bocki* erbrachte weitere Unterstützung für die Schwestergruppenbeziehung zu den Ambulacraria (Bourlat et

al. 2006), ebenso wie eine Multigen-Analyse ribosomaler RNA, mitochondrialer und nukleärer Gene (Bourlat et al. 2008).

Eine weitere, unabhängige Analyse des mitochondrialen Genoms von *Xenoturbella bocki*, basierend auf allen proteinkodierenden Gene sowie der Anordnung der mitochondrialen Gene hingegen liefert Hinweise darauf, dass die Xenoturbellida basal innerhalb der Deuterostomia stehen (Perseke et al. 2007). Bei der Analyse der HOX-Gene von *Xenoturbella bocki* konnten 5 authentische HOX-Gen-Kopien identifiziert werden. Basierend auf diesem Befund wurde die Evolution des Hox-Gen-Clusters in den Deuterostomiern untersucht. Die Ergebnisse dieser Arbeit waren konsistent mit einer basalen Stellung der Xenoturbellida innerhalb der Deuterostomia (Fritsch et al. 2008) und lieferten somit weitere Unterstützung für diese Hypothese.

### 1.3.2 Syndermata

Im Taxon Syndermata sind die beiden Tierstämme der Rädertierchen (**Rotifera**) und der Kratzwürmer (**Acanthocephala**) aufgrund der in diesen Taxa vorhandenen syncytialen Epidermis zusammengefaßt (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997).

Bei den Rotifera handelt es sich sowohl um freilebende wie auch kommensalisch lebende Mikroorganismen, die feuchte oder wäßrige Habitate besiedeln. Die Rotifera werden traditionell in die drei Subtaxa Bdelloidea, Monogononta und Seisonidea unterteilt (Ricci 1998b; Segers 2007; Westheide and Rieger 1996).

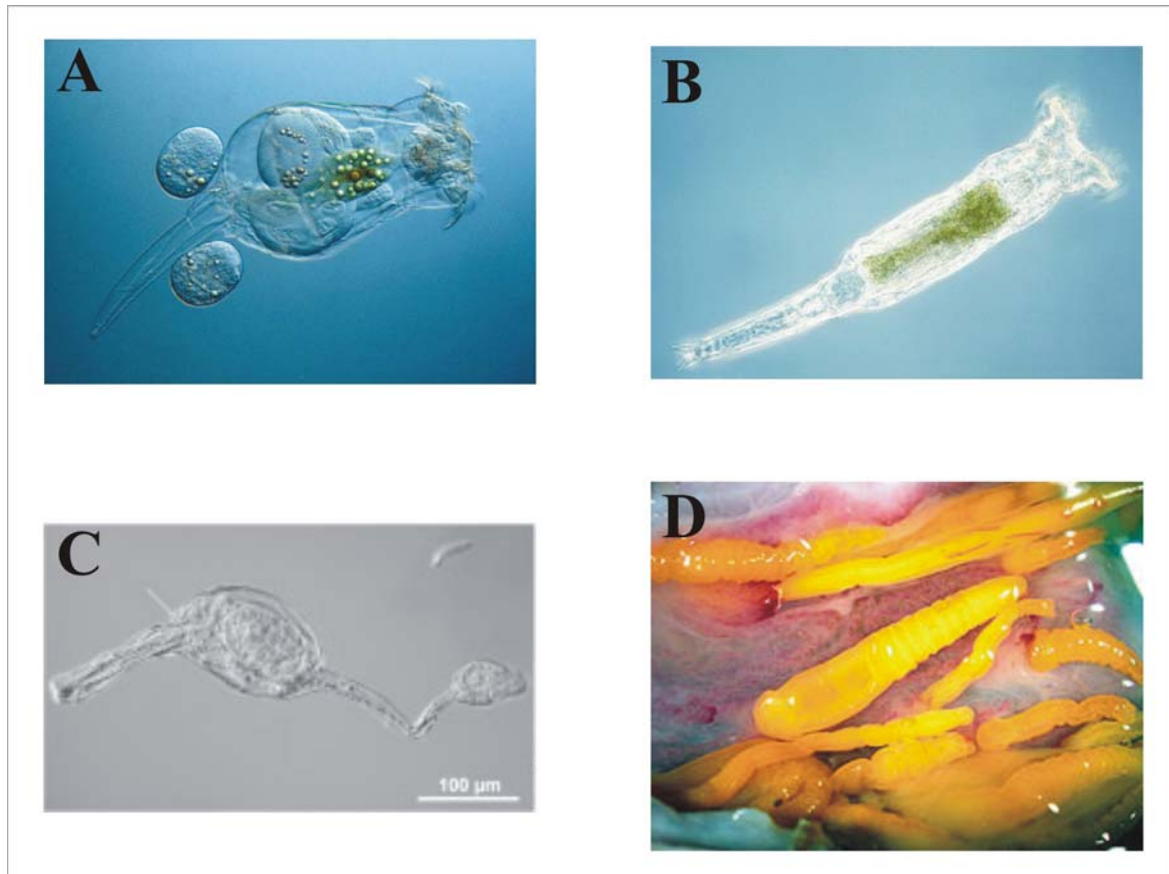
Die ca. 1570 bekannten Spezies der **Monogononta** (Abbildung 1.5A) stellen das morphologisch unterschiedlichste Subtaxon der Rotifera dar. Die Monogononta bewohnen limnische Habitate, Brack- und Salzwasserhabitate und besitzen einen alternierenden Fortpflanzungszyklus aus parthenogenetischer und sexueller Reproduktion (Melone and Ferraguti 1999; Wallace and Snell 2001). Im Gegensatz zu den Bdelloidea konnte bei Monogononta bislang kein Trans-Splicing von RNA im Transkriptom nachgewiesen werden (Suga et al. 2007). Allerdings weisen auch Vertreter der Monogononta interessante, genetische Besonderheiten auf: so besteht das mitochondriale Genom von *Brachionus plicatilis* aus zwei verschiedenen Chromosomen (Suga et al. 2008), was bislang einzigartig innerhalb der Metazoa ist.

Die **Bdelloidea** (Abbildung 1.5B), von denen ca. 460 Spezies bekannt sind, besitzen einen eher konservierten Bauplan, bestehend aus einem Torso und einziehbaren Kopf- und

Fußregionen (Sørensen and Giribet 2006). Sie bewohnen Frischwasserhabitate, besitzen teilweise die Fähigkeit zur Anhydrobiose (Ricci 1998a) und pflanzen sich rein parthenogenetisch fort [e. g. (Fontaneto et al. 2008; Mark Welch and Meselson 2000)]. Die Genome einiger Bdelloidea weisen einige Besonderheiten auf wie beispielweise Transsplicing (Pouchkina-Stantcheva and Tunnacliffe 2005), verschiedene transposable Elemente (Arkhipova and Meselson 2005; Gladyshev et al. 2007), massiven horizontalen Gentransfer (Gladyshev et al. 2008) und Tetraploidie (Hur et al. 2008; Mark Welch et al. 2008).

Vom Subtaxon **Seisonidea** (Abbildung 1.5C) sind bisher nur vier Spezies der Gattungen *Seison* und *Paraseison* bekannt sind (Segers 2007; Sørensen et al. 2005). Die Tiere leben als Epibionten auf Crustaceen der Gattung *Nebalia* und pflanzen sich strikt sexuell fort (Ahlrichs 1995b; Ricci et al. 1993). Ob des gemeinsam namensgebenden Räderorgans, das bei den Monogononta und Bdelloidea vorhanden, bei den Seisonidea aber reduziert ist, werden Monogononta und Bdelloidea in morphologischen Arbeiten und Lehrbüchern häufig als Schwestergruppen unter dem Namen Eurotatoria bezeichnet (Ahlrichs 1995b; Ricci 1998b; Wallace and Colburn 1989; Westheide and Rieger 1996).

Die **Acanthocephala** (Abbildung 1.5D) sind im Gegensatz zu den Rotifera obligate Endoparasiten mit einem zweiteiligen Lebenszyklus. Über ihre Zwischenwirte (Insekten, Chilopoden und Crustaceen) gelangen sie in den Darm ihrer Endwirte, die verschiedenste Wirbeltiere sein können, beispielsweise Amphibien, Reptilien, Vögel, Fische oder Säugetiere [e. g. (Amin et al. 2008; Amin and Van Ha 2008; Meyer 1933)]. Innerhalb der Acanthocephala werden vier Subtaxa unterschieden: die Archiacanthocephala, die Eoacanthocephala, die Palaeacanthocephala und die Polyacanthocephala. Morphologische wie auch molekulare Studien haben unstrittig die Monophylie der Acanthocephala per se zeigen können [e.g. (Ahlrichs 1997; Garcia-Varela et al. 2002; Garcia-Varela et al. 2000; Garcia-Varela and Nadler 2006; Herlyn and Ehlers 2001; Herlyn et al. 2003; Monks 2001; Near 2002; Near et al. 1998; Wallace et al. 1996)], wenn auch die interne Phylogenie der Acanthocephala noch Fragen offen läßt: so ist beispielsweise die Frage, ob die Palaeacanthocephala monophyletisch oder paraphyletisch sind, noch nicht hinreichend untersucht (Garcia-Varela and Nadler 2006; Herlyn et al. 2003).



**Abbildung 1.5: die verschiedenen Subtaxa der Syndermata**

Dargestellt sind alle 4 Klassen der Syndermata. A: *Brachionus plicatilis* als Vertreter der Monogononta; B: *Philodina roseola* als Vertreter der Bdelloidea; C: *Seison africanus* als Vertreter der Seisonidea; D: *Pomphorhynchus laevis* als Vertreter der Acanthocephala.

Quellen der Abbildungen: A: <http://www.livt.net/Clt/Ani/Nem/nem016.jpg>; B: <http://golgi.harvard.edu/Meselson/Proseola.jpg>; C: (Sørensen et al. 2005); D: [http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/4/47/Acanthocephala\\_Pomphorhynchus.jpg/240px-Acanthocephala\\_Pomphorhynchus.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/4/47/Acanthocephala_Pomphorhynchus.jpg/240px-Acanthocephala_Pomphorhynchus.jpg)

### 1.3.2.1 Die Stellung der Syndermata innerhalb der Metazoa

Ursprünglich wurden die Rotifera und Acanthocephala in der phylogenetischen Einteilung aufgrund ihres runden Körpers zusammen mit Nematoda, Gastrotricha, Kinorhyncha und Priapulida zu den Rundwürmern (Aschelminthes) gezählt (Hyman 1951). Allerdings haben verschiedene molekulare, auf 18S rRNA-Sequenzen beruhende Studien die Monophylie der

Aschelminthes widerlegen können [e. g. (Aguinaldo et al. 1997; Garey et al. 1996; Garey and Schmidt-Rhaesa 1998; Garey et al. 1998)].

Mit der Einteilung der **Protostomia** in Ecdysozoa und Lophotrochozoa, respektive Spiralia (Aguinaldo et al. 1997; Garey and Schmidt-Rhaesa 1998; Giribet et al. 2000; Halanych et al. 1995) wurden die Syndermata aufgrund ihrer Spiralfurchung [e. g. (Westheide and Rieger 1996)] zu den Spiralia gezählt. Der Stamm **Spiralia** besteht demnach aus den Unterstämmen Lophotrochozoa (Giribet 2002; Halanych et al. 1995) und Platyzoa (Cavalier-Smith 1998; Garey and Schmidt-Rhaesa 1998; Giribet et al. 2000). Der Unterstamm der **Platyzoa** wiederum umfaßt dabei die Taxa Platyhelminthes, Syndermata, Gastrotricha und Gnathostomulida (Cavalier-Smith 1998; Garey and Schmidt-Rhaesa 1998; Giribet et al. 2000) und wurde auf Grundlage des mit Cilien versehenen, nicht-segmentierten acoelomaten oder pseudocoelomaten Körpers, dem ein vaskuläres System, fehlt postuliert (Cavalier-Smith 1998). Molekulare Unterstützung fand dieses Super-Taxon durch die Analyse von 18S rRNA-Sequenzen (Giribet et al. 2000), allerdings gibt es auch Analysen, welche die Platyzoa-Hypothese widerlegen [e. g. (Zrzavy et al. 1998), morphologische und 18S rRNA-Daten kombiniert]. Auch in aktuellen, auf ESTs basierenden phylogenomischen Untersuchungen konnten keine kongruenten Hinweise auf die Platyzoa-Hypothese gefunden werden (Dunn et al. 2008). Innerhalb der Platyzoa bilden die Rotifera und Acanthocephala mit den Gnathostomulida zusammen das Taxon der **Gnathifera** (Ahlrichs 1995a; Ahlrichs 1997; Giribet et al. 2000; Sørensen et al. 2000), basierend auf ähnlichen Ultrastrukturen ihrer Kieferapparate. Ungeachtet der unwidersprochenen morphologischen Eingruppierung konnten bis dato keinen eindeutigen molekularen Hinweise für den Clade Gnathifera erbracht werden. Auf 18S rRNA-Sequenzen basierende Analysen unterstützen zwar die Gnathifera-Hypothese (Giribet et al. 2000), jedoch konnte eine Analyse der kombinierten 18S rRNA-/ 28S rRNA-/ Histon H3- und Cytochrom C-Sequenzen keine Unterstützung für monophyletische Gnathifera finden (Giribet et al. 2004).

Die Rotifera und Acanthocephala werden aufgrund von Ähnlichkeiten der syncytialen Epidermis sowie der Spermien im Taxon **Syndermata** zusammengefaßt (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997). Nicht nur morphologisch ist das Taxon Syndermata unstrittig unterstützt [e. g. (Melone et al. 1998; Wallace et al. 1996)]: auch molekulare Analysen von Einzelgenen wie 18S rRNA-Sequenzen [e. g. (Giribet et al. 2000; Herlyn et al. 2003)] und phylogenomische Analysen [e. g. (Hausdorf et al. 2007)] liefern kongruente Unterstützung für die Syndermata. Aktuelle Analysen zeigen weiterhin, dass die Acanthocephala ein Subtaxon der Rotifera sind [e. g. (Herlyn et al. 2003; Sørensen and Giribet 2006)].

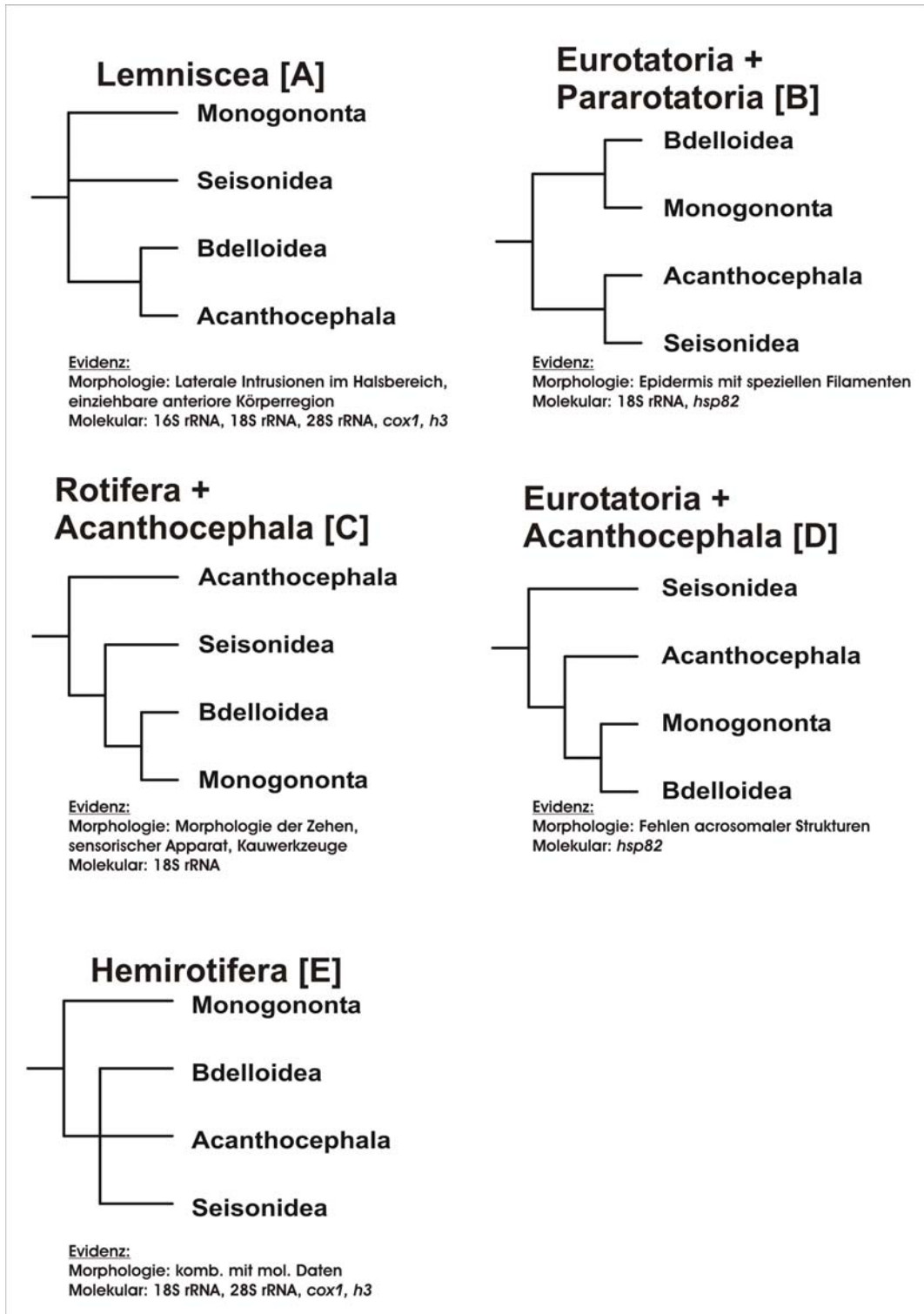
Auf molekularer wie morphologischer Ebene ist die Einordnung der Syndermata in die Spiralia unstrittig [e. g. (Hausdorf et al. 2007; Passamaneck and Halanych 2006)]; ebenfalls unstrittig ist die morphologischen Merkmalen folgende Eingruppierung der Syndermata in die Gnathifera [e.g. (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Sørensen et al. 2000)]. Allerdings ist die exakte Position der Syndermata innerhalb der Spiralia, respektive der Platyzoa, bei weitem noch nicht ausreichend geklärt, wenn auch einige Untersuchungen der 18S rRNA die Einordnung der Syndermata in die Platyzoa unterstützen [e. g. (Giribet et al. 2000; Passamaneck and Halanych 2006)].

### 1.3.2.2 Die interne Phylogenie der Syndermata

Gestaltet sich schon die phylogenetische Einordnung der Syndermata innerhalb der Spiralia schwierig (e. g. Platyzoa? Gnathifera?), so wirft die interne Phylogenie der Syndermata (Acanthocephala, Bdelloidea, Monogononta und Seisonidea) noch mehr Fragen auf. Hier stehen fünf konkurrierende Hypothesen im Raum (Abbildung 1.6A-E).

Die **Lemniscea**-Hypothese wurde von Lorenzen (1985) begründet und stellt eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Acanthocephala und Bdelloidea dar, zu denen Seisonidea und Monogononta basal stehen (Abbildung 1.6A). Morphologisch wurde diese Hypothese auf Merkmalen wie zwei lateralen Intrusionen im Halsbereich und der einziehbaren anterioren Körpersektion der Bdelloidea und Acanthocephala begründet (Lorenzen 1985). Auch molekulare Daten basierend auf Untersuchungen der 16S rRNA, 18S rRNA, 28S rRNA, Cytochrom C Oxidase 1 (*cox1*) und dem Histon H3 stützen diese Hypothese (Garcia-Varela and Nadler 2006; Garey et al. 1996; Garey et al. 1998; Giribet et al. 2000; Giribet et al. 2004).

Der zweiten Hypothese (**Eurotatoria+Pararotatoria**) liegt eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Monogononta und Bdelloidea (Eurotatoria) bzw. Acanthocephala und Seisonidea (Pararotatoria, Abbildung 1.6B) zugrunde. Diese Hypothese wurde auf dem Räderorgan der Rädertierchen (reduziert in Seisonidea) und auf ultrastrukturellen Besonderheiten wie z.B. der Epidermis mit speziellen Filamenten (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Ahlrichs 1998) begründet. Zusätzliche Unterstützung für die Monophylie der Pararotatoria konnte in Analysen der 18S rRNA (Herlyn et al. 2003) und einer kombinierten Analyse der 18S rRNA, des Hitzeschockproteins 82 (*hsp82*) und morphologischen Daten (Zrzavy 2001) gefunden werden.



**Abbildung 1.6: Konkurrierende Hypothesen zur internen Phylogenie der Syndermata**

Cladogramme zur Darstellung der konkurrierenden Hypothesen zu den phylogenetischen Verwandtschaften zwischen Acanthocephala, Bdelloidea, Monogononta und Seisonidea. **A** Lemniscea-Hypothese (Lorenzen 1985). **B** Eurotatoria+Pararotatoria-Hypothese (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Ahlrichs 1998). **C** Rotifera+Acanthocephala-Hypothese (Nielsen 1995; Wallace et al. 1996). **D** Eurotatoria+Acanthocephala-Hypothese (Mark Welch 2000). **E** Hemirotifera-Hypothese (Sørensen and Giribet 2006).



Die klassische Sichtweise der monophyletischen Rotifera, bestehend aus Eurotatoria und Seisonidea und den Acanthocephala als Schwestergruppe der Rotifera (**Rotifera+Acanthocephala**, Abbildung 1.6C), wurde auf spezifischen Besonderheiten wie der Morphologie der Zehen, den sensorischen Apparaten und den Kauwerkzeugen der Rotifera und der Eurotatoria begründet (Melone et al. 1998; Nielsen 1995). Diese Hypothese konnte auch durch molekulare Analysen der 18S-rRNA Unterstützung finden (Garcia-Varela et al. 2000).

Die vierte Hypothese, basierend auf Sequenzen des *hsp82*-Gens, gruppiert die Eurotatoria zusammen, die Acanthocephala als Schwestergruppe zu diesen und die Seisonidea basal in den Syndermata [**Eurotatoria+Acanthocephala**, Abbildung 1.6D, (Mark Welch 2000)]. Diese Hypothese zugrunde legend, könnte das Fehlen von acrosomalen Strukturen eine Synapomorphie der Eurotatoria und der Acanthocephala sein (Sørensen et al. 2000).

Als **Hemirotifera** wird die monophyletische Gruppierung von Acanthocephala, Bdelloidea und Seisonidea bezeichnet (Abbildung 1.6E), die allerdings bisher noch keine Aussage über die phylogenetischen Zusammenhänge der drei Taxa untereinander trifft. Dieser Hypothese zugrunde liegt die Analyse eines kombinierten Datensatzes aus molekularen (18S rRNA, 28S rRNA, Histon H3, *cox1*) und morphologischen Daten (Sørensen and Giribet 2006).

Ausgehend von der verschiedenen phylogenetischen Hypothesen zur internen Phylogenie der Syndermata kann festgestellt werden, dass die Frage nach der internen Phylogenie der Syndermata eng mit der basaleren Frage nach der Monophylie der Eurotatoria verknüpft ist.

### 1.4 Zielsetzung der Arbeit

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, einen Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Metazoa zu liefern.

Im ersten, methodischen Teil dieser Arbeit sollten die ribosomalen Proteine der Metazoa auf ihren phylogenetischen Informationsgehalt und auf Ihre Verwendbarkeit für phylogenetische/phylogenomische Fragestellungen innerhalb der Metazoa hin untersucht werden. Weiterhin sollten verschiedene Methoden zur Herstellung von cDNA-Banken sowie unterschiedliche Sequenziermethoden (Sanger vs. Pyro-Sequencing) ausgetestet werden. Zur Prozessierung der generierten EST-Daten sollten eine oder mehrere EST-Pipelines etabliert und miteinander verglichen werden.

Der zweite Teil der Arbeit beschäftigt sich mit der phylogenetischen Stellung von *Xenoturbella bocki*. In diesem Teil sollte der bereits im Rahmen einer Diplomarbeit generierte EST-Datensatz mit zwei bis dato veröffentlichten EST-Datensätzen verglichen und für phylogenetische Analysen kombiniert werden. Dabei sollte die phylogenetische Stellung der Xenoturbellida anhand des kombinierten Datensatzes mit den bisher publizierten Analysen verglichen werden.

Der dritte Teil der Arbeit beschäftigte sich mit der Phylogenie der Syndermata (Acanthocephala und Rotifera). In diesem Teil der Arbeit sollte durch Generierung von EST-Daten die Datenabdeckung der Taxa verbessert werden, da zu Beginn der Arbeit nur wenige molekulare Daten dieser Taxa in den öffentlichen Sequenzdatenbanken vorhanden waren (Acanthocephala: 365 Nukleotid- sowie 0 EST-Einträge; Rotifera: 1117 Nukleotid- sowie 290 EST-Einträge). Weiterhin sollten durch phylogenomische Analysen der EST-Daten die phylogenetische Stellung der Syndermata innerhalb der Spiralia, sowie die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der Syndermata untereinander untersucht werden.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Molekularbiologische Methoden

#### 2.1.1 Taxon-Sampling

Die untersuchten Spezies der **Kratzwürmer** (*Pomphorhynchus laevis*, *Echinorhynchus truttae*) wurden von Dr. Holger Herlyn (Mainz) beschafft und stammten aus dem Fluß Leine in der Nähe von Göttingen (*Echinorhynchus truttae*, Wirtsorganismus *Salmo trutta fario*) bzw. aus einer Kiesgrube bei Gimbsheim (*Pomphorhynchus laevis*, Wirtsorganismus *Barbus fluviatilis*).

Die Embryonen des **Rädertierchens** *Brachionus plicatilis* wurden von Dr. Gregor Bucher (Göttingen) in seinem Labor gezüchtet und zur Verfügung gestellt.

#### 2.1.2 RNA Präparation

Die **Extraktion der Gesamt-RNA** aus gefrorenen und gepoolten Organismen wurde mittels einer säulen-basierten Methode mit dem „Qiagen RNeasy Plant Mini Kit“ (Qiagen, Hilden, Deutschland) laut Angaben des Herstellers durchgeführt und die Qualität der RNA visuell auf Agarosegelen überprüft. Die **mRNA-Extraktion** wurde mit dem „NucleoTrap mRNA Kit“ (Macherey-Nagel, Düren, Deutschland) für *Brachionus plicatilis* und mit dem „polyATract mRNA Isolation System III“ (Promega, Mannheim, Deutschland) für *Pomphorhynchus laevis* und *Echinorhynchus truttae* aus der Komplet-RNA jeweils laut Angaben des Herstellers durchgeführt.

#### 2.1.3 cDNA Bank Herstellung und Sequenzierung

Die **Herstellung der cDNA Banken** erfolgte für *Pomphorhynchus laevis* am Max Planck Institut für Molekulargenetik (Berlin) und für *Brachionus plicatilis* und *Echinorhynchus truttae* am Institut für Molekulargenetik (Mainz) mittels des „Creator SMART cDNA Libraries Kit“ (Clontech, Heidelberg, Deutschland; Durchführung laut Angaben des Herstellers). Es wurden „Primer Extension Banken“ für *Pomphorhynchus laevis* und *Brachionus plicatilis* und eine amplifizierte „LD-PCR Bank“ für *Echinorhynchus truttae* erstellt mit den Vektoren pDNR-LIB für *Pomphorhynchus laevis* und einem modifizierten pSPORT für *Echinorhynchus truttae* und *Brachionus plicatilis* (Wellenreuther et al. 2004). Die cDNA Banken wurden per Elektroporation in elektrokompetente *Escherichia coli*

Elektromax DH10B-Zellen (Invitrogen, Karlsruhe, Deutschland) transformiert und auf Ampicillin-XGAL-Agaroseplatten ausplattiert. Die Auswahl der positiven Klone erfolgte über blau-weiß-Selektion. Diese wurden in 96er Deep-well-Platten über Nacht angezüchtet. Die Präparation der Plasmide erfolgte nach dem Prinzip der alkalischen Lyse (Birnboim and Doly 1979) im 96er Format. Die **Sequenzierung** der Klone mit Inserts erfolgte als 5'-reads mit dem Primer T7 auf einem ABI 3730 Kapillarsequenzierer (GENterprise, Mainz für *Brachionus plicatilis* und *Echinorhynchus truttae*; MPI für Molekulargenetik, Berlin für *Pomphorhynchus laevis*).

## 2.2 Bioinformatische Methoden

### 2.2.1 Sequenzverarbeitung

Das **Prozessieren der EST-Daten** (Entfernen der Vektoranteile, Entfernen der polyA-Abschnitte am 3'-Ende, Entfernen von Sequenzen schlechter Qualität, Clustern von überlappenden Sequenzabschnitten) erfolgte semiautomatisiert für die Datensätze von *Brachionus plicatilis* und *Echinorhynchus truttae* mittels des Programms SeqMan II aus dem DNASTAR Programmpaket (Madison, USA) mit Standard-Parametern. Die Integration und Prozessierung öffentlicher Datensätze von *Xenoturbella bocki*, *Brachionus plicatilis* und *Philodina citrina* aus den „trace archives“ (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Traces/trace.cgi?>) und der dbEST-Datenbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/dbEST/index.html>) wurde ebenfalls mit dem Programm SeqMan II unter Standard-Parametern durchgeführt. Für *Pomphorhynchus laevis* erfolgte das Prozessieren der EST-Daten automatisiert am „Center for Integrative Bioinformatics“ (Wien) mit der im Rahmen des „Deep Metazoan Phylogeny“ Schwerpunktprojektes der DFG installierten EST-Pipeline. Nach dem Base-calling (Ewing et al. 1998) wurden Adaptoren, Vektoren und poly-A- sowie bakterielle Sequenzen mit den Programmen Lucy ([www.tigr.org](http://www.tigr.org)), SeqClean ([www.compbio.dfci.harvard.edu/tgi/software](http://www.compbio.dfci.harvard.edu/tgi/software)) und CrossMatch ([www.phrap.org](http://www.phrap.org)) entfernt, repetitive Sequenzen mit dem Programm RepeatMasker maskiert. Das Clustern der Sequenzen erfolgte mit dem TIGCL Paket ([www.compbio.dfci.harvard.edu/tgi/software](http://www.compbio.dfci.harvard.edu/tgi/software)) durch paarweise Vergleiche (MGIBlast), Clustern (CAP3) und anschließendes Entfernen von „low-quality“ Bereichen (Lucy). Aus den geclusterten EST Sequenzen wurde dann die Anzahl der Unigenes (bestehend aus Singletons und Contigs), die 20 meist transkribierten Sequenzen und deren Abdeckung durch ESTs sowie die Konsensussequenzen der Unigenes extrahiert.

Die **Sequenzannotation** der EST-Daten erfolgte durch BlastX-Suchen gegen die Swissprot-Datenbank (<http://expasy.org/sprot/>) mit dem Programm Blastclient 3 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast/download.shtml>). Ausgegeben wurden aus Gründen der Größenbeschränkung der Ausgabedateien nur jeweils 20 Alignments und Beschreibungen pro Suchsequenz (Parameter:  $-v\ 20\ -v\ 20$ ). Der Cut-off für signifikante Treffer wurde auf  $1 \cdot e^{-10}$  gesetzt. Bei der Untersuchung der 20 meist transkribierten Sequenzen wurden in Fällen schlechter e-values der BlastX-Suchen noch zusätzliche BlastN-Suchen durchgeführt.

Die funktionale **Gene Ontology-Klassifizierung** (Ashburner et al. 2000) der EST-Sequenzen, die in der BlastX Suche zur Annotation einen geringeren E-value als  $e^{-10}$  erzielten, wurde mit dem Programm GOAnna (<http://agbase.msstate.edu/GOAnna.html>) durchgeführt. Die dabei erzielten Ergebnisse wurden bei unklarer Zuordnung durch das Programm manuell durch Datenbanksuchen in der Uniprot-Datenbank (<http://www.uniprot.org/>) in eine der Kategorien „Stoffwechsel“, „Protein-Biosynthese“, „Zellwachstum/Aufrechterhaltung“, „Elektronentransport“, „Protein-Stoffwechsel“, „Signalgebung und Kommunikation“, „Nukleinstoffwechsel“ und „Nicht klassifiziert“ zugeordnet.

Die **Zusammenstellung der ribosomalen Proteine** aus den EST-Daten erfolgte durch Extraktion aus den Ergebnissen der BlastX-Suchen. Bei verifizierbaren Treffern für ribosomale Proteine in den BlastX-Suchen wurden die abgeleiteten Aminosäuresequenzen der ribosomalen Proteine aus den angezeigten Alignments kopiert.

## 2.2.2 Eintragen der EST-Sequenzen in die Datenbanken

Das Einstellen der EST-Sequenzen und der abgeleiteten Protein-Sequenzen der ribosomalen Proteine erfolgte am European Bioinformatics Institute (<http://www.ebi.ac.uk/>). Die eingetragenen Sequenzen sind unter folgenden „Accession numbers“ zu finden (Tabelle 2.1).

Art der Sequenzen	Spezies	Accession numbers
EST-Sequenzen	<i>Xenoturbella bocki</i>	AM159647 – AM160600
	<i>Echinorhynchus truttae</i>	AM914031 – AM915268
	<i>Brachionus plicatilis</i>	AM915273 – AM917189
	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	AM917190 – AM919396
Annotierte ribosomale Proteine	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	AM849482 – AM849546
	<i>Brachionus plicatilis</i>	AM980946 – AM980961
	<i>Echinorhynchus truttae</i>	AM980962 – AM980984

**Tabelle 2.1: Eingetragene Sequenzen**

Accession numbers der durchgeführten EST-Projekte bzw. der annotierten ribosomalen Proteine

### 2.2.3 Erstellen der Alignments für ribosomale Proteine

Die **Suche der orthologen ribosomalen Proteine** für die Erstellung der Alignments erfolgte durch Extraktion von Aminosäure-Daten aus der „Ribosomal Protein Gene Database“ (<http://ribosome.med.miyazaki-u.ac.jp/>), durch BlastX-Suchen der in Wien geclusterten EST Datensätze anderer Taxa oder durch tBlastN-Suchen mit ribosomalen Proteinen des Menschen als Suchsequenzen gegen die übersetzten EST-Einträge der gesuchten Taxa. Im Rahmen der Blast-Suchen wurden die ribosomalen Proteine wiederum aus den angezeigten Alignments extrahiert.

Für das **Erstellen von Einzelalignments** der ribosomalen Proteine wurden zuerst alle in den Ausgangsdaten vorhandenen „-“, entfernt und die Erstellung der Alignments mit dem Programm ClustalW2 (Thompson et al. 1994) in der webbasierten Version (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/clustalw2/>) unter Standardparametern durchgeführt.

Die **Formatänderungen der Alignments**, die durch Verwendung unterschiedlicher Programme notwendig waren, wurden mit dem Programm ReadSeq (<http://www.ebi.ac.uk/cgi-bin/readseq.cgi>) unter Auswahl der jeweils benötigten Formate durchgeführt.

Die so erstellten Einzelalignments (FASTA-Format) wurden mit dem Programm GBlocks (Castresana 2000) in der webbasierten Version (<http://www.phylogeny.fr/phylo.cgi/gblocks.cgi>) einem **Editing** unterzogen, bei dem die unsicher alignierten Positionen entfernt wurden. Dabei wurden alle drei Parameter zur weniger stringenten Bewertung („Kleinere finale Blöcke in den Alignments“, „Gap-Positionen in den finalen Alignments“ sowie „weniger strikte flankierende Positionen“) der Alignments genutzt.

Das **Konkatieren der** nun editierten **Einzelalignments** (FASTA-Format) wurde mit Hilfe eines von Ingo Ebersberger geschriebenen Perl-Skript (`concat_alignments.pl`, unveröffentlicht) durchgeführt.

### 2.2.4 Information der Alignments

Mit dem Programm „ProtTest 1.3“ (Abascal et al. 2005) wurde die **Bestimmung der geeigneten Substitutionsmatrix** durchgeführt, um in den darauf folgenden phylogenetischen Rekonstruktionen Verwendung zu finden. Die Auswahl des am besten geeigneten Modells erfolgte nach dem Akaike-Informationskriterium (Akaike 1973), das im Programm „ProtTest“ implementiert ist.

Die **Bestimmung des phylogenetischen Informationsgehalts** der Alignments erfolgte nach dem Prinzip des „likelihood mapping“ (Strimmer and von Haeseler 1997) mit dem Programm Treepuzzle (Schmidt et al. 2002). Es wurden jeweils alle möglichen Quartette mit exakter Parameterabstimmung in die Untersuchung miteinbezogen. Die Prozentzahlen der Ecken, die zeigen, wie viel Prozent der jeweiligen Quartette einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden konnten, wurden jeweils addiert. Im abgebildeten Beispiel (Abbildung 2.1) ergibt die Summe der Prozentzahlen der drei Ecken (33.1%, 33.0%, 33.1%) 99.2%. dies bedeutet, dass 99.2% aller in dieser Analyse einbezogenen Quartette einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden konnten.

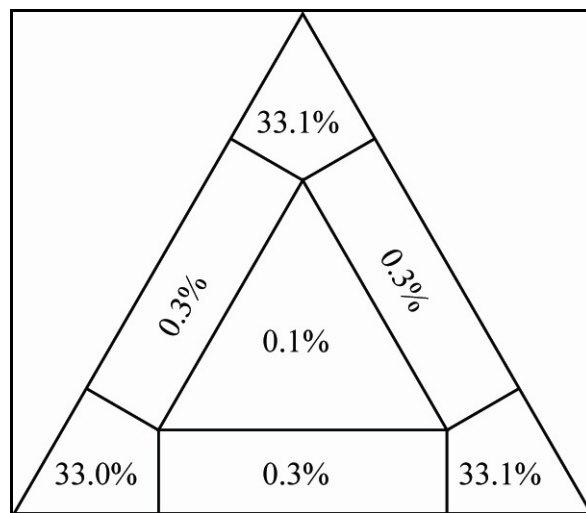


Abbildung 2.1: Beispielresultat zum Likelihood mapping

### 2.2.5 Phylogenetische Rekonstruktion

Die phylogenetischen Rekonstruktionen wurden sowohl mit Maximum Likelihood-basierten Verfahren als auch mit **Bayes'schen Methoden** berechnet.

Die phylogenetischen Rekonstruktionen mit **PhyloBayes** (Blanquart and Lartillot 2006), basierend auf dem positionsheterogenen CAT-Model (Lartillot and Philippe 2004), welches eine Variation der Substitutionsmatrix über das Alignment erlaubt, wurde mit dem Programm

PhyloBayes v2.1c durchgeführt. Es wurden jeweils zwei unabhängige Läufe gestartet, die mit einer je Untersuchung variierender Anzahl von „points“ durchgeführt wurden. Zur Beurteilung, ob die jeweiligen Läufe die Plateauphase erreicht hatten, wurden die Log-Likelihood-Werte in Bezug zur Generationenzeit gesetzt, diese als Funktion abgebildet und daraus der jeweilige „Burn-in“ ermittelt. Beide Läufe wurden zusammengefaßt und jeder zehnte gesammelte Baum wurde zur Baumerstellung für einen „50% majority rule consensus tree“ genutzt, sowie die maximale und durchschnittliche Abweichung der beiden Läufe berechnet.

Als weitere Bayes'sche Methode wurde das Programm **MrBayes** v3.1.2 (Huelsenbeck and Ronquist 2001; Ronquist and Huelsenbeck 2003) genutzt. Es wurden zwei unabhängige Läufe mit der vorher per ProtTest für das konkatenierte Gesamtalignment der ribosomalen Proteine ermittelten Substitutionsmatrix rtREV (Dimmic et al. 2002) gestartet. Jeder Lauf bestand aus vier Ketten mit 1.000.000 Generationen, von denen die ersten 500.000 Generationen als „Burn-in“ verworfen wurden. Zur Baumerstellung wurde jeder 100. gesammelte Baum benutzt.

Als **Maximum Likelihood**-basierte Methode wurde das Programm **Treefinder** (Jobb 2007; Jobb et al. 2004) mit dem RtREV-Modell (Dimmic et al. 2002) genutzt. Unterstützungswerte für diesen Ansatz wurden mit der Methode der „Expected Likelihood Weights“ (ELWs) (Strimmer and Rambaut 2002) errechnet, ausgehend von 1000 Replikationen. Mit dem Programm Treefinder (Jobb 2007; Jobb et al. 2004) wurde auch eine partitionierte Analyse mit den Substitutionsmodellen RtREV (Dimmic et al. 2002), WAG (Whelan and Goldman 2001) und JTT (Jones et al. 1992) mit variierenden Parametern (G, I, F; wie durch ProtTest (Abascal et al. 2005) ermittelt) berechnet.

Ein weiterer Maximum Likelihood basierter Ansatz wurde durch das Programm **PhyML** (Guindon and Gascuel 2003) mit der bereits ermittelten Substitutionsmatrix rtREV (Dimmic et al. 2002) genutzt. Die Unterstützungswerte für diese Untersuchung wurden mit Hilfe des bootstrap-Verfahrens mit variierenden Repetitionen ermittelt.

Die so ermittelten Stammbäume wurde mit dem Programm Treeview (Page 1996) editiert bzw. dargestellt. Die Unterstützungswerte für die einzelnen Knoten wurden der Vollständigkeit halber alle nach Programm-Ausgabe angeben. Als akzeptable Werte wurden bei den Bayes'schen Analysen Werte  $>0.9$  und bei den Maximum Likelihood-basierten Analysen Werte  $>50$  angesehen.



### **2.2.6 Hypothesentests**

Um verschiedene phylogenetische Hypothesen gegeneinander zu testen, wurden die Hypothesen in Newick-formatierte Stammbäume manuell umgewandelt und die „resolve multifurcations“-Option des Programms Treefinder (Jobb 2007; Jobb et al. 2004) genutzt. Im Anschluß wurde überprüft, ob die Maximum Likelihood-Stammbäume der jeweiligen Hypothesen, durch Vergleich der jeweiligen Likelihoods, Teil des Konfidenzsets der Kishino-Hasegawa-Methode (Kishino and Hasegawa 1989) bzw. der ELW-Methode (Strimmer and Rambaut 2002) waren.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Untersuchung zum phylogenetischen Informationsgehalt der ribosomalen Proteine durch Likelihood-mapping

Die Untersuchung der ribosomalen Proteine der Metazoa auf ihren Informationsgehalt hin wurde an Alignments aus bis zu 46 Taxa der Metazoa (Tabelle 3.1) durchgeführt.

Phylum	Spezies
Annelida	<i>Arenicola marina</i> , <i>Capitella capitata</i> , <i>Eurythoe complanata</i> , <i>Helobdella robusta</i> , <i>Lumbricus rubellus</i> , <i>Platynereis dumerilii</i>
Arthropoda	<i>Anopheles gambiae</i> , <i>Apis mellifera</i> , <i>Daphnia magna</i> , <i>Drosophila melanogaster</i> , <i>Homarus americanus</i> , <i>Ixodes scapularis</i>
Bryozoa	<i>Barentsia elongata</i> , <i>Flustra foliacea</i>
Cephalochordata	<i>Branchiostoma floridae</i>
Chaetognatha	<i>Flaccisagitta enflata</i> , <i>Spadella cephaloptera</i>
Cnidaria	<i>Acropora millepora</i> , <i>Hydra magnipapillata</i> , <i>Nematostella vectensis</i>
Echinodermata	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>
Hemichordata	<i>Saccoglossus kowalevskii</i>
Mollusca	<i>Aplysia californica</i> , <i>Argopecten irradians</i> , <i>Crassostrea sp.</i> , <i>Euprymna scolopes</i> , <i>Idiosepius paradoxus</i>
Nematoda	<i>Ascaris sum</i> , <i>Caenorhabditis elegans</i> , <i>Xiphinema index</i>
Platyhelminthes	<i>Dugesia japonica</i> , <i>Echinococcus granulosus</i> , <i>Macrostomum lignano</i> , <i>Schistosoma sp.</i> , <i>Schmidtea mediterranea</i>
Priapulida	<i>Priapulid caudatus</i>
Sipunculida	<i>Sipunculus nudus</i>
Syndermata	<i>Philodina roseola</i> , <i>Pomphorhynchus laevis</i>
Tardigrada	<i>Hypsibius dujardini</i>
Urochordata	<i>Ciona intestinalis</i>
Vertebrata	<i>Fugu rubripes</i> , <i>Homo sapiens</i> , <i>Mus musculus</i> , <i>Rattus norvegicus</i>
Xenoturbellida	<i>Xenoturbella bocki</i>

**Tabelle 3.1: Taxonübersicht der ribosomalen Proteine, deren Informationsgehalt bestimmt wurde**

Aufgeführt sind die Phyla und Spezies, die in der Untersuchung zum phylogenetischen Informationsgehalt der ribosomalen Proteine genutzt worden sind.

Um den phylogenetischen Informationsgehalt bestimmen zu können, wurde zunächst für jedes Alignment die geeignete Substitutionsmatrix bestimmt. Der angegebene Informationsgehalt bezieht sich immer auf die Prozentwerte der Quartette von Taxons, die eine eindeutig aufgeklärte Phylogenie zeigten.

## ERGEBNISSE

<b>Protein</b>	<b>Informationsgehalt</b>	<b>Protein</b>	<b>Informationsgehalt</b>	<b>Protein</b>	<b>Informationsgehalt</b>
<i>RPL3</i>	82,5 %	<i>RPL27a</i>	75,1 %	<i>RPS8</i>	77,5 %
<i>RPL4</i>	82,4 %	<i>RPL28</i>	68,9 %	<i>RPS9</i>	78,1 %
<i>RPL5</i>	78,8 %	<i>RPL29</i>	62,4 %	<i>RPS10</i>	63,8 %
<i>RPL6</i>	75,7 %	<i>RPL30</i>	65,9 %	<i>RPS11</i>	68,6 %
<i>RPL7</i>	78,7 %	<i>RPL31</i>	75,0 %	<i>RPS12</i>	80,2 %
<i>RPL7a</i>	82,6 %	<i>RPL32</i>	77,1 %	<i>RPS13</i>	72,2 %
<i>RPL8</i>	86,0 %	<i>RPL34</i>	87,8 %	<i>RPS14</i>	75,4 %
<i>RPL9</i>	78,8 %	<i>RPL35</i>	76,4 %	<i>RPS15</i>	80,4 %
<i>RPL10</i>	80,6 %	<i>RPL35a</i>	67,6 %	<i>RPS15a</i>	73,0 %
<i>RPL10a</i>	84,4 %	<i>RPL36</i>	70,1 %	<i>RPS16</i>	73,8 %
<i>RPL11</i>	82,6 %	<i>RPL36a</i>	76,0 %	<i>RPS17</i>	70,1 %
<i>RPL12</i>	80,6 %	<i>RPL37</i>	67,5 %	<i>RPS18</i>	73,7 %
<i>RPL13</i>	74,8 %	<i>RPL37a</i>	70,8 %	<i>RPS19</i>	76,5 %
<i>RPL13a</i>	76,3 %	<i>RPL38</i>	57,0 %	<i>RPS20</i>	63,5 %
<i>RPL14</i>	70,0 %	<i>RPL39</i>	68,1 %	<i>RPS21</i>	68,7 %
<i>RPL15</i>	88,0 %	<i>RPL40</i>	70,1 %	<i>RPS23</i>	82,6 %
<i>RPL17</i>	88,3 %	<i>RPL41</i>	48,3 %	<i>RPS24</i>	76,0 %
<i>RPL18</i>	80,1 %	<i>RPP0</i>	83,2 %	<i>RPS25</i>	73,6 %
<i>RPL18a</i>	74,4 %	<i>RPP1</i>	63,6 %	<i>RPS26</i>	75,4 %
<i>RPL19</i>	79,6 %	<i>RPP2</i>	60,1 %	<i>RPS27</i>	73,7 %
<i>RPL21</i>	79,9 %	<i>RPS2</i>	73,1 %	<i>RPS27a</i>	65,0 %
<i>RPL22</i>	58,8 %	<i>RPS3</i>	77,2 %	<i>RPS28</i>	53,9 %
<i>RPL23</i>	81,6 %	<i>RPS3a</i>	85,5 %	<i>RPS29</i>	70,4 %
<i>RPL23a</i>	71,6 %	<i>RPS4</i>	82,3 %	<i>RPS30</i>	73,2 %
<i>RPL24</i>	78,3 %	<i>RPS5</i>	82,4 %	<i>RPSA</i>	80,2 %
<i>RPL26</i>	82,7 %	<i>RPS6</i>	73,5 %		
<i>RPL27</i>	73,7 %	<i>RPS7</i>	76,3 %		

**Tabelle 3.2: Übersicht Informationsgehalt Einzelalignments der ribosomalen Proteine**

Übersicht über den phylogenetischen Informationsgehalt der einzelnen Alignments für die ribosomalen Proteine

Der phylogenetische Informationsgehalt der einzelnen ribosomalen Proteine variiert zwischen 48,3% (*rpl41*) und 88,3% (*rpl17*) einer eindeutigen Phylogenie zuzuordnenden Quartette (Tabelle 3.2).

Um die Veränderung des Informationsgehalts durch Zusammenfassen mehrerer ribosomaler Proteine zu untersuchen, wurden die einzelnen ribosomalen Proteine nach ihrem phylogenetischen Informationsgehalt in mehreren Intervallen gruppiert (Tabelle 3.3, Tabelle 3.4) und diese konkatenierten Alignments wiederum auf ihren phylogenetischen Informationsgehalt hin untersucht.

## ERGEBNISSE

Informations- Gehalt (%)	90-85	85-80	80-75	75-70	70-65	65-60	60-55	55-50	50-45
<b>Ribosomale Proteine</b>	<i>PRL17</i> <i>RPL15</i> <i>RPL34</i> <i>RPL8</i> <i>RPS3a</i>	<i>RPL10a</i> <i>RPP0</i> <i>RPL26</i> <i>RPL11</i> <i>RPS23</i> <i>RPL17a</i> <i>RPL3</i> <i>RPS5</i> <i>RPL4</i> <i>RPS4</i> <i>RPL23</i> <i>RPL10</i> <i>RPL12</i> <i>RPS15</i> <i>RPSA</i> <i>RPS12</i> <i>RPL18</i>	<i>RPL21</i> <i>RPL19</i> <i>RPL5</i> <i>RPL9</i> <i>RPL7</i> <i>RPL24</i> <i>RPS9</i> <i>RPS8</i> <i>RPS3</i> <i>RPL32</i> <i>RPS19</i> <i>RPL35</i> <i>RPL13a</i> <i>RPS7</i> <i>RPL36a</i> <i>RPS24</i> <i>RPL6</i> <i>RPS14</i> <i>RPS26</i> <i>RPL27a</i>	<i>RPL31</i> <i>RPL13</i> <i>RPL18a</i> <i>RPS16</i> <i>RPS27</i> <i>RPL27</i> <i>RPS18</i> <i>RPS25</i> <i>RPS6</i> <i>RPS30</i> <i>RPS2</i> <i>RPS15a</i> <i>RPS13</i> <i>RPL23a</i> <i>RPL37a</i> <i>RPS29</i> <i>RPL14</i> <i>RPL36</i> <i>RPL40</i> <i>RPS17</i>	<i>RPL28</i> <i>RPS21</i> <i>RPS11</i> <i>RPL39</i> <i>RPL35a</i> <i>RPL37</i> <i>RPL30</i> <i>RPS27a</i>	<i>RPS10</i> <i>RPP1</i> <i>RPS20</i> <i>RPL29</i> <i>RPP2</i>	<i>RPL22</i> <i>RPL38</i>	<i>RPS28</i>	<i>RPL41</i>
<b>Summe ribosomale Proteine (n=79)</b>	5	17	20	20	8	5	2	1	1

**Tabelle 3.3: Sortierung der ribosomalen Proteine nach dem „Likelihood-mapping“-Informationsgehalt**

Dargestellt sind Gruppierungen in jeweils 5%-Intervallen, in denen die einzelnen ribosomalen Proteine nach ihrem Informationsgehalt eingefügt sind.

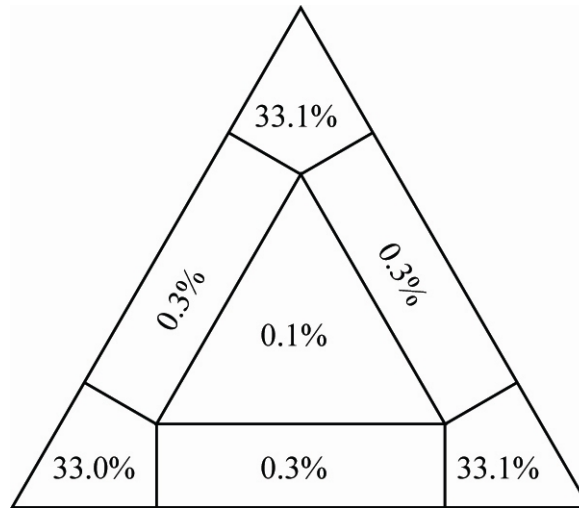
5 % Intervalle (Anzahl ribosomale Proteine)	Informations- gehalt	10/15 % Intervalle (Anzahl ribosomale Proteine)	Informations- gehalt	20/25 % Intervalle (Anzahl ribosomale Proteine)	Informations- gehalt
85 – 90 (5)	87,3 %	80 – 90 (22)	95,4 %	70 – 90 (62)	98,6 %
80 – 85 (17)	96,1 %	70 – 80 (40)	98,0 %	45 – 70 (17)	90,3 %
75 – 80 (20)	97,1 %	60 – 70 (13)	89,2 %		
70 – 75 (20)	94,8 %	45 – 60 (4)	70,3 %		
65 – 70 (8)	80,9 %				
60 – 65 (5)	87,1 %				
55 – 60 (2)	64,8 %				
50 – 55 (1)	53,9 %				
45 – 50 (1)	48,3 %				

**Tabelle 3.4: Übersicht Informationsgehalt der konkatenierten ribosomalen Proteinen**

Dargestellt sind die Ergebnisse der Untersuchung der konkatenierten ribosomalen Proteine in Intervallen zu 5 %, 10/15 % und 20/25 %. Die 15% und 25% Intervalle beinhalten jeweils das ribosomale Protein L41, weswegen der Intervall um 5% größer ist als der beabsichtigte Intervall.

In fast allen Fällen läßt sich durch das Konkatenieren mehrerer ribosomaler Proteine der phylogenetische Informationsgehalt erhöhen.

Im Anschluß wurden alle 79 ribosomalen Proteine konkateniert und der Informationsgehalt bestimmt. Es konnten 99% aller möglichen Quartette einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden (Abbildung 3.1).



**Abbildung 3.1: Likelihood mapping der kompletten konkatenierten ribosomalen Proteine**

Ergebnis des Likelihood mappings der kompletten konkatenierten ribosomalen Proteine zur Untersuchung des phylogenetischen Informationsgehalts. 99% der Quartette konnten einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden.

Abschließend läßt sich feststellen, dass der phylogenetische Informationsgehalt der ribosomalen Proteine von 48,3% bis 88,3% für die einzelnen ribosomalen Proteine sich durch das Konkatenieren mehrerer ribosomaler Proteine sukzessive bis zu einem Maximum von 99% einer eindeutigen Phylogenie zuzuordnenden Quartetten steigern läßt.

## 3.2 Phylogenomische Analysen von *Xenoturbella bocki*

### 3.2.1 Vergleich der EST Datensätze

Zu Beginn der Dissertation war ein EST-Datensatz von *Xenoturbella bocki* vorhanden, den ich im Rahmen meiner Diplomarbeit erstellt hatte. Die beiden anderen Datensätze wurden in den Arbeiten von Bourlat et al. (2006) und Dunn et al. (2008) publiziert.

Mein **Datensatz** bestand aus 1186 EST-Sequenzen, aus denen 611 Unigene-Sequenzen extrahiert werden konnten. Nach der Sequenzannotation fanden wir 365 Sequenzen, deren e-value nach BlastX-Suchen in der SwissProt-Datenbank kleiner als  $1 \cdot e^{-10}$  war. Der Datensatz von Bourlat et al. (2006) bestand aus 1183 EST-Sequenzen, die in 636 Unigene-Sequenzen geclustert werden konnten, von denen 254 einen e-value von kleiner als  $1 \cdot e^{-10}$  hatten. Die 3840 Trace-Sequenzen des Datensatzes von Dunn et al. (2008) clusterten in 1433 Unigene-Sequenzen, von denen 561 Sequenzen unter dem gesetzten Cut-off von  $1 \cdot e^{-10}$  blieben.

Die **Gene Ontology-Klassifizierung der Datensätze** zeigte sowohl Ähnlichkeiten wie auch Unterschiede zwischen den drei Datensätzen (Tabelle 3.5). Vergleichbare Ergebnisse zeigte die Kategorie „Protein-Biosynthese“, die 14% der Unigenes des Datensatzes von Witek (W) verglichen mit 17% des Datensatzes von Bourlat (B) und 15% des Datensatzes von Dunn (D) enthielt. Die Unigenes, die nicht klassifiziert werden konnten (W=16%, B=19%, D=16%), zeigten auch vergleichbare Ergebnisse. Für drei weitere Kategorien wurden für die Datensätze von Witek und Bourlat vergleichbare Ergebnisse erzielt: Während die Ergebnisse zur Kategorie „Zellwachstum/Aufrechterhaltung“ mit 22% (W) bzw. 19% (B) relativ hoch ausfielen, konnte für den Datensatz von Dunn nur 6% der Unigenes in diese Kategorie eingeordnet werden. Im Gegensatz dazu wurde für die Kategorie „Nukleinsäurestoffwechsel“ ein hoher Wert im Datensatz von Dunn gefunden (21%), wohingegen die beiden anderen Datensätze mit etwa einem Drittel davon nur sehr geringe Werte lieferten (W=8%, B=7%). In der Kategorie „Stoffwechsel“ unterschieden sich die Datensätze von Witek und Bourlat nicht (beide 21%), der Datensatz von Dunn enthielt nur 16% der Unigenes in dieser Kategorie. In der Kategorie „Protein-Stoffwechsel“ erbrachten die Datensätze von Witek (14%) und Dunn (12%) vergleichbare Ergebnisse, der Datensatz von Bourlat enthielt knapp die Hälfte an Unigenes dieser Kategorie (6%). In der Kategorie „Signalgebung und Kommunikation“ erbrachte der Datensatz von Witek nur 2%, wohingegen die Datensätze von Bourlat und Dunn beide mehr als die doppelte Anzahl an Unigenes für diese Kategorie aufwiesen (beide 5%). In

der Kategorie „Elektronen-Transport“ waren die Ergebnisse aller drei Datensätze unterschiedlich (W=3%, B=6%, D=9%).

Gene Ontology Kategorie	Witek [%]	Bourlat [%]	Dunn [%]
Zellwachstum/Aufrechterhaltung	22	19	6
Elektronen-Transport	3	6	9
Stoffwechsel	21	21	16
Nukleinsäurestoffwechsel	8	7	21
Protein-Biosynthese	14	17	15
Protein-Stoffwechsel	14	6	12
Signalgebung und Kommunikation	2	5	5
Nicht klassifiziert	16	19	16

**Tabelle 3.5: Gene Ontology Klassifizierung der *Xenoturbella* Datensätze**

Auflistung der Ergebnisse der Gene Ontology Klassifizierung der *Xenoturbella* Datensätze. Angegeben sind die jeweiligen prozentualen Treffer für jede Gene Ontology Kategorie.

Die **Untersuchung der 20 meist transkribierten Sequenzen** der verschiedenen Datensätze lieferte unterschiedlichste Ergebnisse (Tabelle 3.6). In dem Datensatz „Witek“ konnten die 20 meist transkribierten Sequenzen denselben vier „Gene Ontology“-Kategorien zugeordnet werden, denen auch der Großteil der gesamten EST-Sequenzen zugeordnet werden konnte („Zellwachstum/Aufrechterhaltung“, „Stoffwechsel“, „Protein-Stoffwechsel“, „Protein-Biosynthese“). Fokussierend auf die ribosomalen Proteine wurden vier ribosomale Proteine in den 20 meist transkribierten Sequenzen gefunden (*RPL32*, *RPL36*, *RPS2*, *RPS12*). Die 20 meist transkribierten Sequenzen des Datensatzes „Bourlat“ enthielten hingegen unter anderem 5 mitochondriale Sequenzen, 7 rRNA Sequenzen sowie 2 Hitzeschockproteine, der Datensatz „Dunn“ entsprechend 3 mitochondriale Sequenzen und 2 Hitzeschockproteine. Während im Datensatz „Bourlat“ kein ribosomales Protein unter den 20 meist transkribierten Sequenzen gefunden wurde, enthielt der Datensatz „Dunn“ hingegen 6 ribosomale Proteine unter den 20 meist transkribierten Sequenzen (*RPL9*, *RPL18a*, *RPL27*, *RPL27a*, *RPL39*, *RPS12*).

## ERGEBNISSE

Datensatz Witek		Datensatz Bourlat		Datensatz Dunn	
Anzahl der Sequenzen	Blast Ergebnis	Anzahl der Sequenzen	Blast Ergebnis	Anzahl der Sequenzen	Blast Ergebnis
22	<i>Beta thymosin</i>	196	<i>Xenoturbella bocki mitochondrion</i>	78	<i>Xenoturbella bocki mitochondrion</i>
20	<i>ADP/ATP Carrier</i>	57	<i>Xenoturbella bocki mitochondrion</i>	61	<i>Xenoturbella bocki mitochondrion</i>
17	<i>Actin</i>	50	<i>Heat shock protein 70</i>	41	<i>Actin</i>
16	<i>Elongation factor 1 α</i>	20	<i>Xenoturbella bocki mitochondrion</i>	26	<i>Unclassified</i>
14	<i>Syndecan binding protein</i>	15	<i>18S rRNA</i>	25	<i>S-adenosyl L-homocysteine hydrolase</i>
11	<i>Beta tubulin</i>	10	<i>16S and 23S rRNA</i>	23	<i>Unclassified</i>
8	<i>Cathepsin L-like cysteine proteinase A</i>	10	<i>18S rRNA</i>	22	<i>Ribosomal protein L27</i>
8	<i>Rab7</i>	9	<i>16S and 23S rRNA</i>	22	<i>Heat shock protein 70</i>
7	<i>Phosphoenolpyruvate carboxykinase</i>	8	<i>Unclassified</i>	18	<i>Tubulin alpha chain</i>
6	<i>Ferritin</i>	8	<i>16S and 23S rRNA</i>	18	<i>Polyadenylate binding protein</i>
6	<i>Methionine adenosyltransferase</i>	7	<i>26S rRNA</i>	17	<i>Ribosomal protein L27a</i>
5	<i>Laminin receptor 1</i>	7	<i>Xenoturbella bocki mitochondrion</i>	16	<i>Ribosomal protein L39</i>
5	<i>Ribosomal protein L32</i>	6	<i>Unclassified</i>	15	<i>Cytochrome b</i>
5	<i>Elongation factor 2</i>	6	<i>Calmodulin</i>	15	<i>Nerve myoglobin</i>
5	<i>Betaine-homocysteine methyltransferase</i>	6	<i>16S and 23S rRNA</i>	14	<i>Elongation factor 2</i>
5	<i>S-adenosylhomocysteine hydrolase</i>	6	<i>Elongation factor 2</i>	12	<i>Ubiquitin C</i>
5	<i>Ribosomal protein S12</i>	6	<i>NADH dehydrogenase subunit 4</i>	12	<i>Heat shock protein 90</i>
5	<i>Ribosomal protein L36</i>	4	<i>Heat shock protein 84</i>	12	<i>Ribosomal protein L18a</i>
5	<i>Ubiquitin C</i>	4	<i>Phosphoenolpyruvate carboxykinase</i>	11	<i>Ribosomal protein L9</i>
5	<i>Ribosomal protein S2</i>	4	<i>calreticulin</i>	11	<i>Ribosomal protein S12</i>

**Tabelle 3.6: Die 20 meist transkribierten Sequenzen der *Xenoturbella*-Datensätze**

Dargestellt sind die 20 meist transkribierten Sequenzen der verschiedenen Datensätze sowie ihre Abdeckung durch EST/Trace-Sequenzen und die Ergebnisse der Blast-Suchen. Die unter den 20 meist transkribierten Sequenzen gefundenen ribosomalen Proteine sind grün unterlegt.



### 3.2.2 Phylogenetische Untersuchung von *Xenoturbella bocki*

In dem kombinierten Datensätzen von *Xenoturbella bocki* wurden 72 ribosomale Proteine gefunden. Diese wurden mit Sequenzdaten aus öffentlich verfügbaren Datenbanken ergänzt und resultierten in einem Alignment bestehend aus 20 Taxa, 78 ribosomalen Proteinen und einer Länge von 11.912 Aminosäuren. Zwischen acht und zwanzig Spezies konnten pro ribosomales Protein verwendet werden, was in einer Abdeckung des Alignments pro Spezies zwischen 38% und 100% resultierte. Die Abdeckung des Alignments für *Xenoturbella bocki* lag bei 93,48% (Tabelle 3.7). Eine komplette Übersicht über die verwendeten Spezies und der jeweiligen Abdeckung pro ribosomales Protein und Taxon findet sich im Anhang (Tabelle 7.1). Das Alignment ist unter der Bezeichnung „Alignment\_Xenoturbella“ im elektronischen Anhang beigefügt.

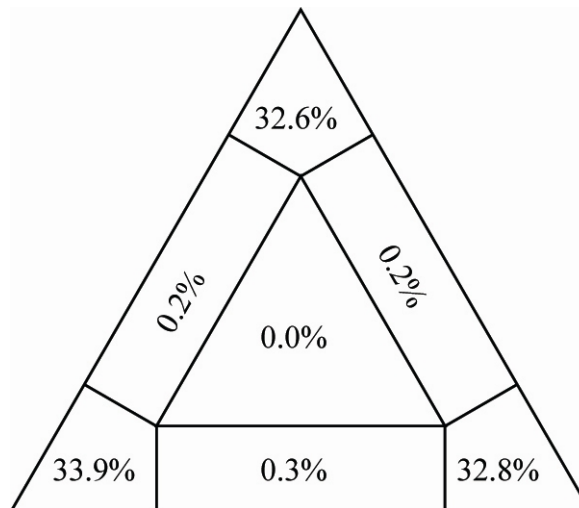
Spezies	# RP	# Aminosäure- positionen	Abdeckung [%]
<i>Anopheles gambiae</i>	78	11.884	99,80
<i>Argopecten irradians</i>	70	10.867	91,26
<i>Ascaris suum</i>	77	11.655	97,88
<i>Asterina pectinifera</i>	74	10.906	91,59
<i>Biomphalaria glabrata</i>	77	11.132	93,48
<i>Branchiostoma floridae</i>	77	11.644	97,78
<i>Caenorhabditis elegans</i>	77	11.769	98,83
<i>Ciona intestinalis</i>	78	11.875	99,72
<i>Drosophila melanogaster</i>	73	11.238	94,37
<i>Fugu rubripes</i>	78	11.904	99,97
<i>Halocynthia roretzi</i>	31	4.513	37,90
<i>Homo sapiens</i>	78	11.908	100,00
<i>Hydra magnipapillata</i>	77	11.501	96,58
<i>Lumbricus rubellus</i>	77	11.452	96,17
<i>Molgula tectiformis</i>	77	11.497	96,55
<i>Mus musculus</i>	78	11.907	99,99
<i>Nematostella vectensis</i>	77	11.713	98,36
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	68	10.882	91,38
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	77	11.530	96,83
<i>Xenoturbella bocki</i>	72	11.132	93,48

**Tabelle 3.7: Taxon- und Alignmentabdeckung der Analyse zur Phylogenie von *Xenoturbella bocki***

Liste der Taxa in der Untersuchung zur phylogenetischen Position von *Xenoturbella bocki*. Angegeben sind die Anzahl der ribosomalen Proteine pro Taxon, die Anzahl der Aminosäurepositionen sowie die prozentuale Abdeckung des Alignments pro Taxon, bezogen auf die humane Sequenz als Referenzwert.

Die Bestimmung der geeigneten Substitutionsmatrix ergab, dass das rtREV+G+F-Modell (Dimmic et al. 2002) für dieses Alignments aus ribosomalen Proteinen am besten geeignet war.

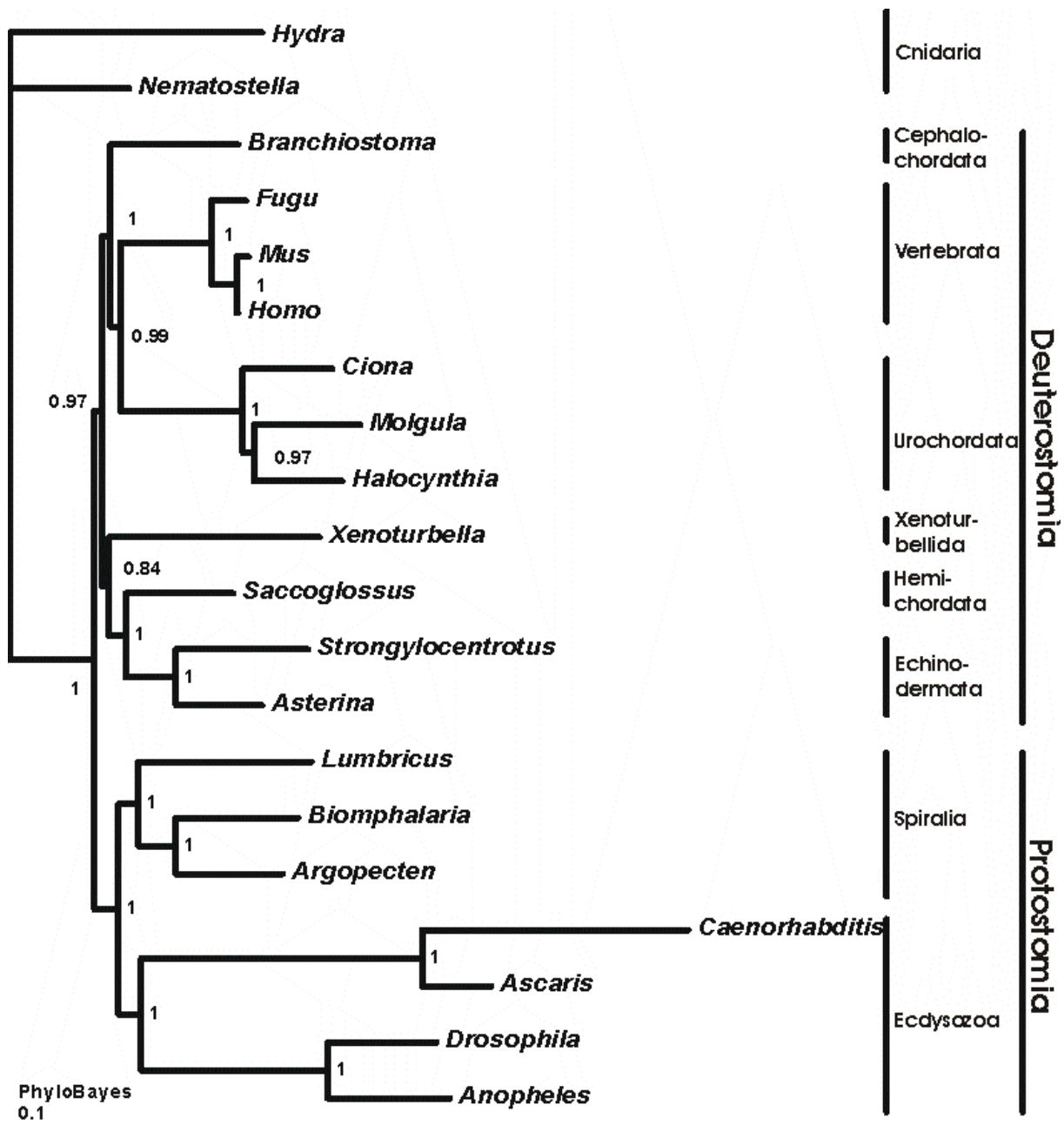
Die Bestimmung des phylogenetischen Informationsgehalts mittels Likelihood mapping unter Berücksichtigung aller 4845 möglichen Quartette und einer exakten Parameterabschätzung zeigte, dass 99,3% aller Quartette einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden konnten (Abbildung 3.2) und dass keiner der entstandenen Bäume sternförmig war (inneres Dreieck).



**Abbildung 3.2: Likelihood mapping des *Xenoturbella* Alignments**

Ergebnis des Likelihood mappings für das Alignment der ribosomalen Proteine zur Untersuchung der phylogenetischen Position von *Xenoturbella bocki*. 99,3% aller Quartette konnten einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden, keiner der entstandenen Bäume war sternförmig (inneres Dreieck).

Die phylogenetischen Rekonstruktionen unterstützten alle die Schwestergruppenbeziehung zwischen Xenoturbellida und den Ambulacraria mit folgenden Unterstützungswerten: PhyloBayes (PB): 0.84 (Abbildung 3.3), MrBayes (MB): 0.99 (Abbildung 3.4), Treefinder (TF): 80 (Abbildung 3.5), PhyML (PM): 76 (Abbildung 3.6). Die Monophylie der Ambulacraria, bestehend aus Echinodermata und Hemichordata, findet in allen Analysen hohe bis maximale Unterstützungswerte (PB: 1.00, MB: 1.00, TF: 99, PM: 98). Innerhalb der Chordata lieferten alle Analysen Unterstützung für eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Vertebrata und Urochordata (PB: 0.99, MB: 0.99, TF: 54, PM: 52), zu denen die Cephalochordata basal gruppiert werden (PB: 1.00, MB: 1.00, TF: 97, PM: 88). Innerhalb der Protostomia lieferten unsere Analysen alle maximale Unterstützung für die Aufteilung der Protostomia in Ecdysozoa und Spiralia.



**Abbildung 3.3: *Xenoturbella* Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Xenoturbellida mit PhyloBayes v2.1c und dem CAT-Model. Es wurden 2 unabhängige Läufe mit jeweils 10.000 points gestartet, die ersten 1.000 points wurden als „burn-in“ verworfen. Beide Ketten konvergierten (maximale Differenz: <0,08, durchschnittliche Differenz: <0,002). Ein „50% majority-rule“-Konsensus-Baum wurde aus jedem 10. gesammelten Baum erstellt. Die Bayes'schen posterioren Wahrscheinlichkeiten sind an den Knotenpunkten dargestellt, die realen Astlängen sind abgebildet.

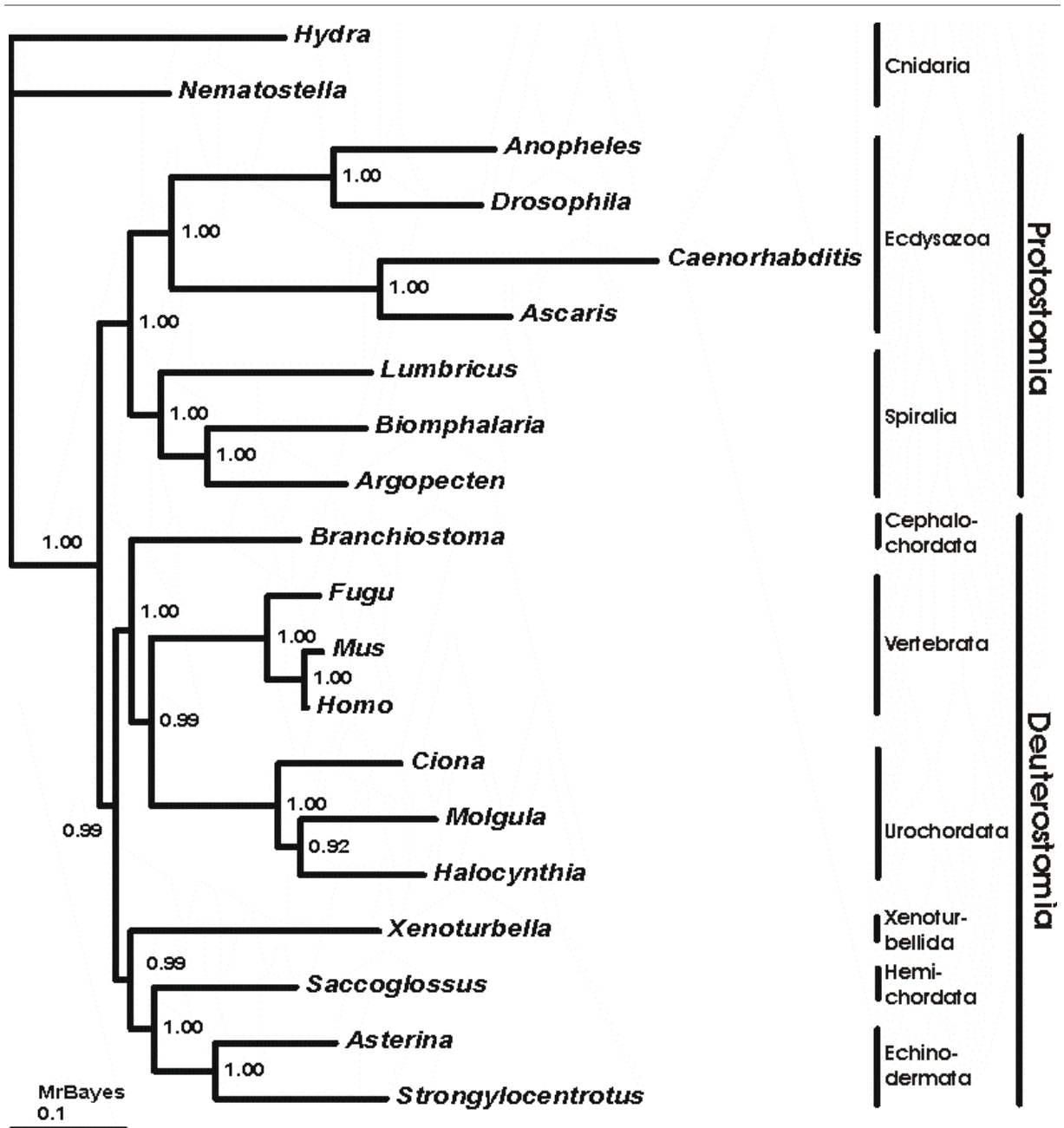
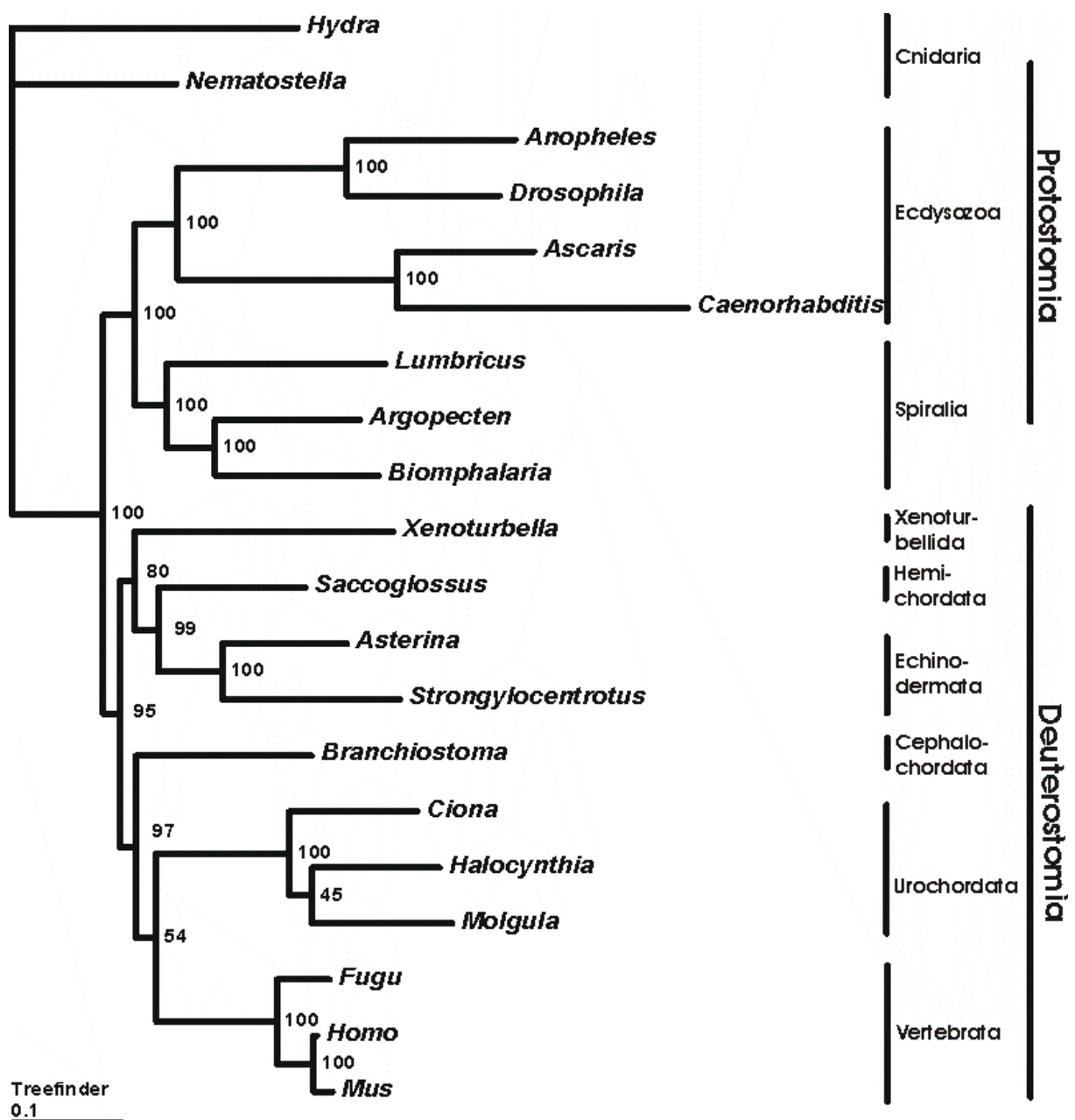


Abbildung 3.4: *Xenoturbella* Phylogenie durch MrBayes-Rekonstruktion

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Xenoturbellida mit MrBayes v3.1.2 und dem rtREV+G+F Modell. Es wurden 2 unabhängige Läufe mit jeweils 4 Ketten und 1.000.000 Generationen gestartet, die ersten 500.000 Generationen wurden als burn-in verworfen. Ein „50% majority-rule“-Konsensus-Baum wurde aus jedem 100. gesammelten Baum erstellt. Die Bayes'schen posterioren Wahrscheinlichkeiten sind an den Knotenpunkten dargestellt, die realen Astlängen sind abgebildet.



**Abbildung 3.5: *Xenoturbella* Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Xenoturbellida mit Treefinder und dem rtREV+G+F Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach der „Expected Likelihood Weights“ Methode mit 1000 Replikationen berechnet, die realen Astlängen sind abgebildet.

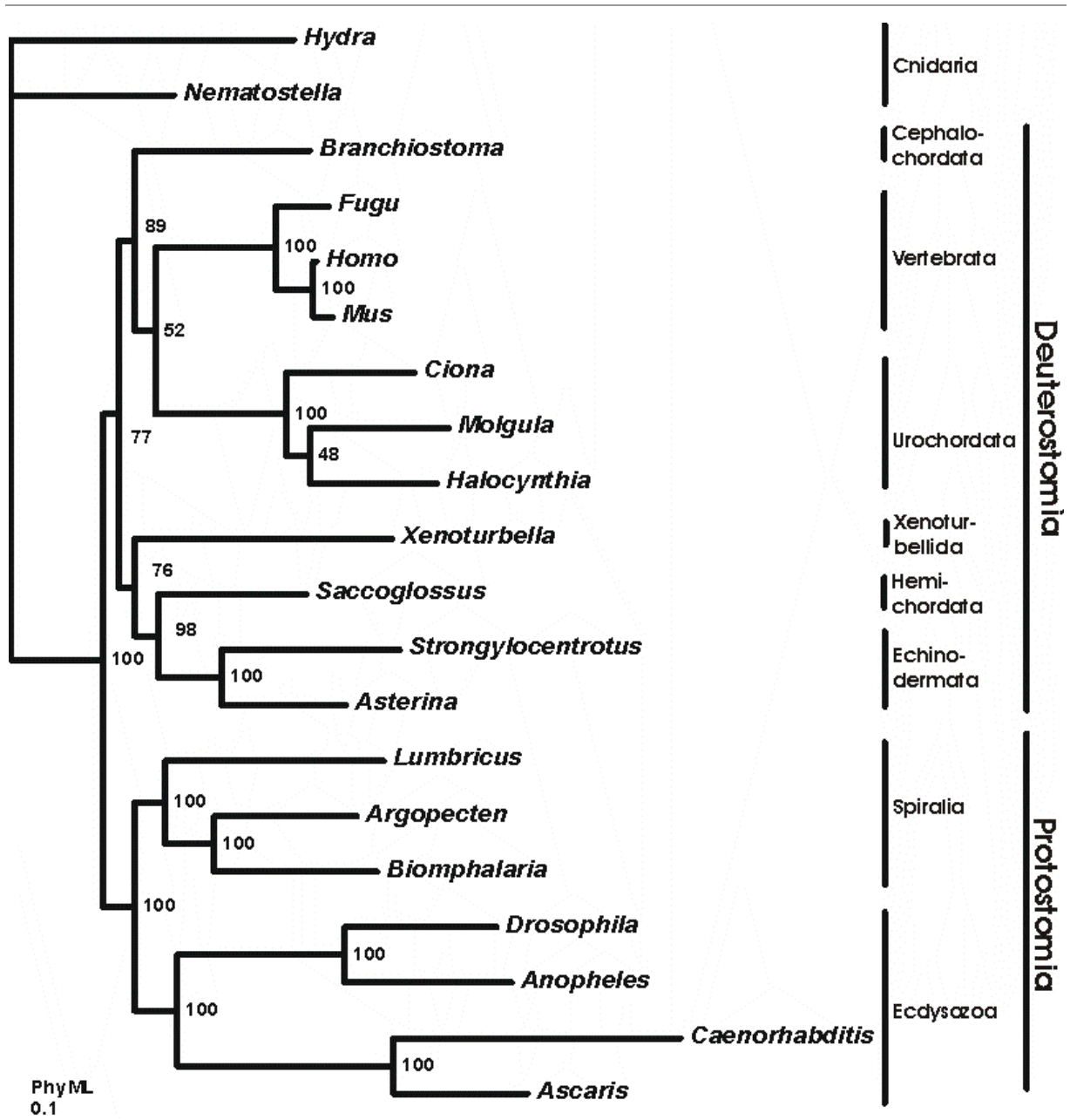


Abbildung 3.6: *Xenoturbella* Phylogenie durch PhyML-Rekonstruktion

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Xenoturbellida mit PhyML und dem rtREV+G+F Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach dem Bootstrap-Verfahren mit 1000 Replikationen berechnet und wurden zur besseren Vergleichbarkeit auf ein Maximum von 100 extrapoliert, die realen Astlängen sind abgebildet.

<b>Hypothese</b>	<b>KH</b>
<i>Xenoturbella</i> ist Schwestergruppe zu Ambulacraria	1
<i>Xenoturbella</i> steht basal innerhalb der Deuterostomia	0.3

**Tabelle 3.8: Hypothesentest *Xenoturbella* Phylogenie**

Ergebnis des Hypothesentest, basierend auf dem Kishino-Hasegawa (KH) Test.

Der Vergleich der beiden aktuell konkurrierenden Hypothesen, i) *Xenoturbellida* ist die Schwestergruppe zu den *Ambulacraria* (Bourlat et al. 2003) und ii) *Xenoturbellida* stehen basal innerhalb der *Deuterostomia* (Perseke et al. 2007), erbrachte das Ergebnis, dass die Hypothese ii) *Xenoturbellida* stehen basal innerhalb der *Deuterostomia*, verworfen werden kann (Tabelle 3.8). Damit unterstützt der Vergleich der konkurrierenden Hypothesen die Schwestergruppenbeziehung der *Xenoturbellida* und der *Ambulacraria*, wie auch die phylogenetischen Rekonstruktionen.

### 3.3 Phylogenomik der Syndermata – Acanthocephala und Monogononta

Von den cDNA-Banken der Taxa der Syndermata wurden für *Pomphorhynchus laevis* 2207 ESTs, für *Echinorhynchus truttae* 1440 ESTs und von *Brachionus plicatilis* 2000 ESTs sequenziert.

In den Datensätzen der beiden Acanthocephala wurden 65 ribosomale Proteine (*P. laevis*) respektive 23 (*E. truttae*) gefunden. Die 16 ribosomalen Proteine, die in dem Datensatz von *Brachionus plicatilis* gefunden wurden, konnten durch das Einbeziehen öffentlicher Daten auf insgesamt 28 ribosomale Proteine erweitert werden. Diese ribosomalen Proteine wurden mit öffentlich verfügbaren Daten aufgefüllt und in verschiedenen phylogenetischen Rekonstruktionen untersucht:

- Phylogenetische Untersuchung der Spiralia (Kap. 3.3.1)
- Phylogenetische Untersuchung der Gnathifera (Kap. 3.3.2)
- Phylogenetische Untersuchung der internen Phylogenie der Syndermata (Kap. 3.3.3)
- Zusammenfassung der phylogenetischen Rekonstruktionen (Kap. 3.3.4)

#### 3.3.1 Phylogenie der Syndermata innerhalb der Spiralia

Zur Analyse der phylogenetischen Stellung der Syndermata innerhalb der Spiralia wurden die ribosomalen Proteine von *Pomphorhynchus laevis* mit weiteren innerhalb des DMP generierten sowie öffentlich verfügbaren Daten ribosomaler Proteine aligniert (Tabelle 3.9). Das resultierende Alignment bestand aus 38 Taxa und 11.428 Aminosäurepositionen. Eine komplette Übersicht über die verwendeten Spezies und die jeweilige Sequenzabdeckung pro ribosomales Protein findet sich im Anhang (Tabelle 7.2). Das Alignment ist unter der Bezeichnung „Alignment\_Spiralia“ im elektronischen Anhang beigefügt.



## ERGEBNISSE

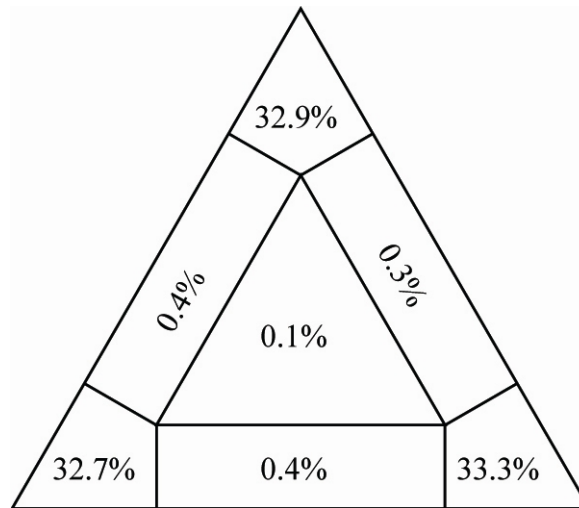
Spezies	# RP	# Aminosäure- positionen	Abdeckung [%]
<i>Acropora millepora</i>	61	6.915	50,55
<i>Anopheles gambiae</i>	79	11.416	99,96
<i>Apis mellifera</i>	78	11.302	98,96
<i>Aplysia californica</i>	78	11.076	96,98
<i>Arenicola marina</i>	61	7.582	66,39
<i>Argopecten irradians</i>	72	10.734	93,98
<i>Ascaris suum</i>	78	11.002	96,33
<i>Barentsia elongata</i>	47	6.310	55,25
<i>Caenorhabditis elegans</i>	78	11.328	99,19
<i>Capitella capitata</i>	65	8.949	78,36
<i>Ciona intestinalis</i>	79	11.413	99,93
<i>Crassostrea sp.</i>	77	10.887	95,32
<i>Daphnia magna</i>	79	11.302	98,96
<i>Echinococcus granulosus</i>	74	10.690	93,60
<i>Euprymna scolopes</i>	60	9.088	79,57
<i>Eurythoe complanata</i>	41	4.595	40,23
<i>Flaccisagitta enflata</i>	62	8.191	71,72
<i>Flustra foliacea</i>	77	10.383	90,91
<i>Fugu rubripes</i>	79	11.421	100,00
<i>Helobdella robusta</i>	61	7.888	69,07
<i>Homarus americanus</i>	59	8.271	72,42
<i>Homo sapiens</i>	79	11.412	99,92
<i>Hydra magnipapillata</i>	79	11.371	99,56
<i>Hypsibius dujardini</i>	76	10.058	88,07
<i>Idiosepius paradoxus</i>	44	6.626	58,02
<i>Ixodes scapularis</i>	73	10.036	87,87
<i>Lumbricus rubellus</i>	78	11.308	99,01
<i>Macrostomum lignano</i>	57	8.223	72,00
<i>Nematostella vectensis</i>	73	9.991	87,48
<i>Philodina roseola</i>	28	3.606	31,57
<i>Platynereis dumerilii</i>	27	4.708	41,22
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	65	7.510	65,76
<i>Priapulius caudatus</i>	38	4.102	35,92
<i>Schistosoma sp.</i>	79	11.381	99,65
<i>Sipunculus nudus</i>	48	5.136	44,97
<i>Spadella cephaloptera</i>	68	9.383	82,16
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	78	10.936	95,75
<i>Xiphinema index</i>	71	10.465	91,63

**Tabelle 3.9: Taxon- und Alignmentabdeckung Spiralia- Phylogenie**

Liste der Taxa in der Untersuchung zur phylogenetischen Position der Syndermata innerhalb der Spiralia. Angegeben sind die Anzahl der ribosomalen Proteine pro Taxon, die Anzahl der Aminosäurepositionen sowie die prozentuale Abdeckung des Alignments pro Taxon.

Die Bestimmung der geeigneten Substitutionsmatrix ergab, dass das rtREV+G+F-Modell (Dimmic et al. 2002) für den Datensatz zur Untersuchung der phylogenetischen Stellung der Syndermata innerhalb der Spiralia am besten geeignet war.

Die Bestimmung des phylogenetischen Informationsgehalts mittels Likelihood mapping unter Berücksichtigung aller 73.815 möglichen Quartette und einer exakten Parameterabschätzung ergab eine phylogenetisch eindeutige Zuordnung von 98,9% aller möglichen Quartette (Abbildung 3.7).

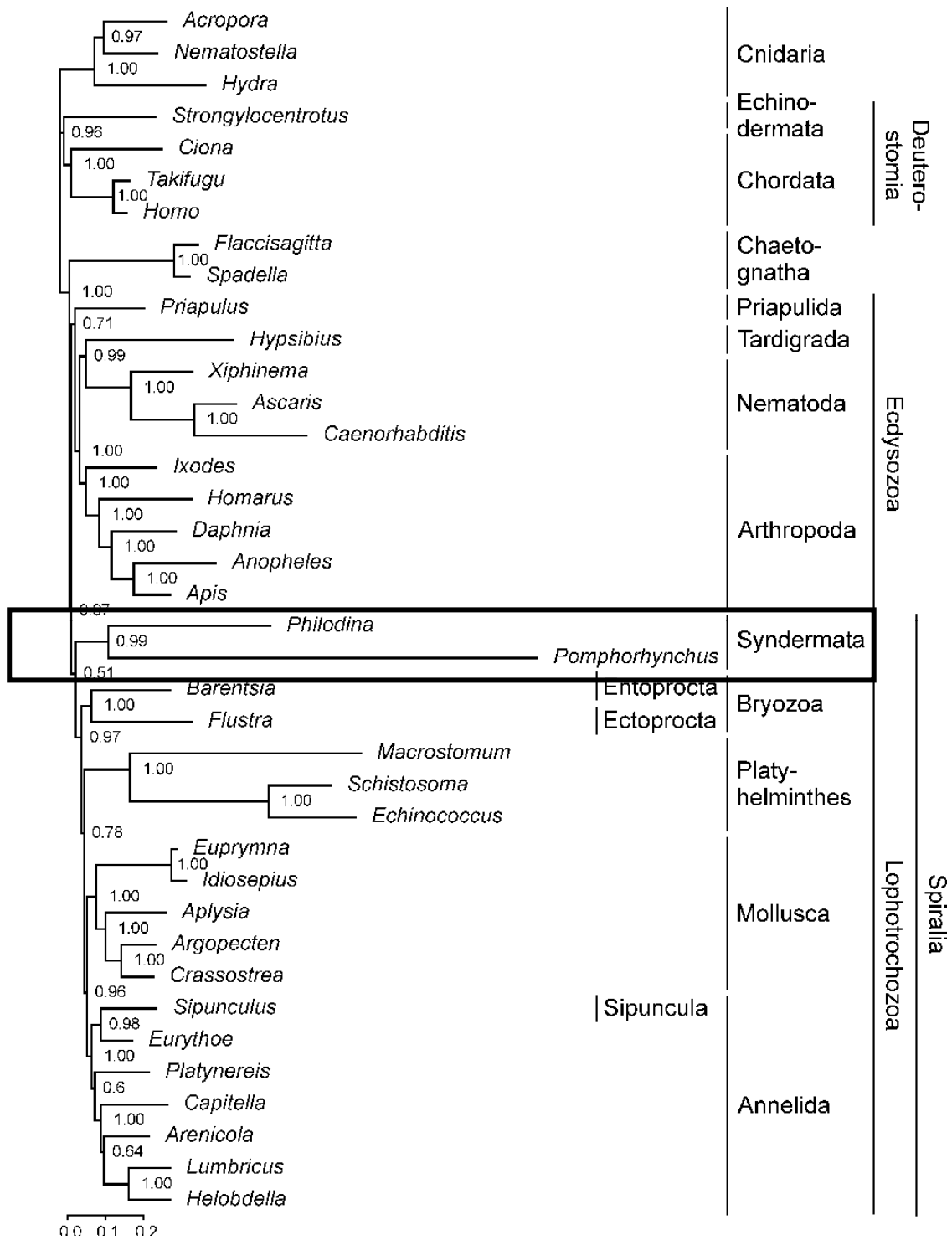


**Abbildung 3.7: Likelihood mapping des Alignments zur Phylogenie der Spiralia**

Ergebnis des Likelihood mappings des Alignments zur Untersuchung der Phylogenie der Spiralia. 98,9% aller Quartette konnten einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden.

Die phylogenetischen Rekonstruktionen unterstützten beide (PhyloBayes (PB) und Treefinder (TF)) das Taxon Syndermata, bestehend aus Rotifera (*Philodina*) und Acanthocephala (*Pomphorhynchus*) (PB: 0.99 (Abbildung 3.8), TF: 93 (Abbildung 3.9)). Die phylogenetische Gruppierung der Syndermata als Spiralia wurde auch von beiden Rekonstruktionen unterstützt (PB: 0.51, TF: 67), wohingegen die phylogenetische Position der Syndermata innerhalb der Spiralia unterschiedliche Resultate lieferte. Der Bayes'sche Ansatz mit Phylobayes zeigte eine basale Stellung der Syndermata innerhalb der Spiralia mit einem mäßigen Unterstützungswert (PB: 0.51). Im Gegensatz dazu zeigte die Maximum Likelihood-basierte Methode mit Treefinder die Auftrennung der Spiralia in Platyzoa und Lophotrochozoa, wobei die Syndermata mit den Platyhelminthes zusammengruppierten, mit maximaler Unterstützung (TF: 100).

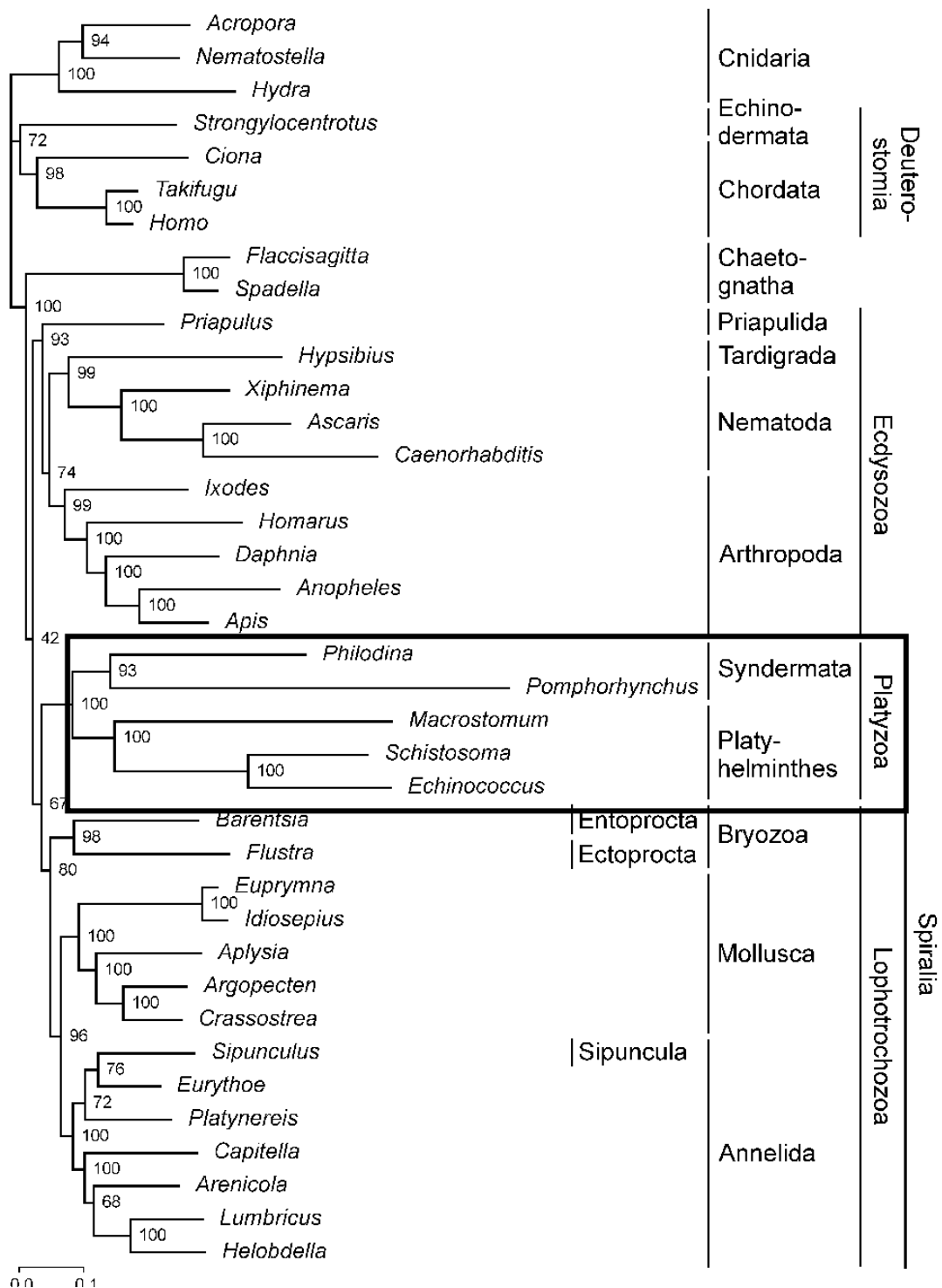
ERGEBNISSE



**Abbildung 3.8: Spiralia-Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion der Syndermata innerhalb der Spiralia mit PhyloBayes v2.1c und dem CAT-Modell. Es wurden 2 unabhängige Läufe mit jeweils 10.000 points gestartet, die ersten 1.000 points wurden als burn-in verworfen. Beide Ketten konvergierten (maximale Differenz: <0,3, durchschnittliche Differenz: <0,005). Ein „50% majority-rule“-Konsensus-Baum wurde aus jedem 10. gesammelten Baum erstellt. Die bayes'schen posterioren Wahrscheinlichkeiten sind an den Knotenpunkten dargestellt, die realen Astlängen sind abgebildet. Abbildung aus Hausdorf et al. (2007, verändert).

## ERGEBNISSE



**Abbildung 3.9: Spiralia-Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion**

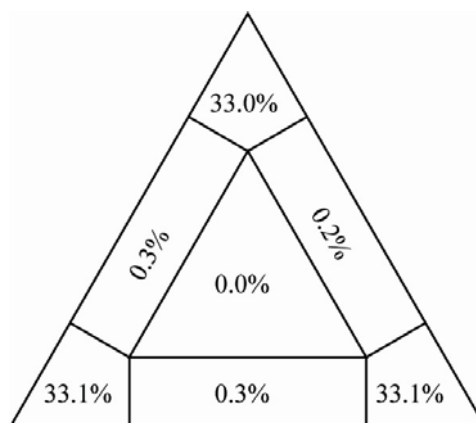
Phylogenetische Rekonstruktion der Syndermata innerhalb der Spiralia mit Treefinder und dem rtREV+G+F Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach der „Expected Likelihood Weights“ Methode mit 1000 Replikationen berechnet, die realen Astlängen sind abgebildet. Abbildung aus Hausdorf et al. (2007, verändert).

### 3.3.2 Phylogenie der Gnathifera

Zur Untersuchung der Phylogenie der Gnathifera wurde der Datensatz, der zur Untersuchung der internen Phylogenie der Syndermata (Kap. 3.3.3) verwendet wurde, mit öffentlich verfügbaren Daten von fünf weiteren Spezies der Platyhelminthes (*Paraplanocera sp.*, *Dugesia japonica*, *Schmidtea mediterranea*), Gnathostomulida (*Gnathostomula peregrina*) und Gastrotricha (*Turbanella ambronensis*) aufgestockt (Tabelle 3.10). Das resultierende Alignment bestand aus 34 Taxa und 11.143 Aminosäurepositionen. Eine komplette Übersicht über die verwendeten Spezies mit den verwendeten ribosomalen Proteinen und der jeweiligen Abdeckung pro ribosomales Protein und Taxon findet sich im Anhang (Tabelle 7.3). Das Alignment ist unter der Bezeichnung „Alignment\_Gnathifera“ im elektronischen Anhang beigefügt.

Die Bestimmung der geeigneten Substitutionsmatrix ergab, dass das rtREV+I+G+F-Modell (Dimmic et al. 2002) für den Datensatz zur Untersuchung der phylogenetischen Stellung der Gnathifera am besten geeignet war.

Die Bestimmung des phylogenetischen Informationsgehalts mittels Likelihood mapping unter Berücksichtigung aller 46376 möglichen Quartette und einer exakten Parameterabschätzung zeigte, dass 99,2 % aller Quartette einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden konnten (Abbildung 3.10) und dass keiner der entstandenen Bäume sternförmig war (inneres Dreieck).



**Abbildung 3.10: Likelihood mapping des Alignments zur Gnathifera Phylogenie**

Ergebnis des Likelihood mappings des Alignments zur Untersuchung der Phylogenie der Gnathifera. 99,1 % aller Quartette konnten einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden, keiner der entstandenen Bäume war sterngleich (inneres Dreieck).

## ERGEBNISSE

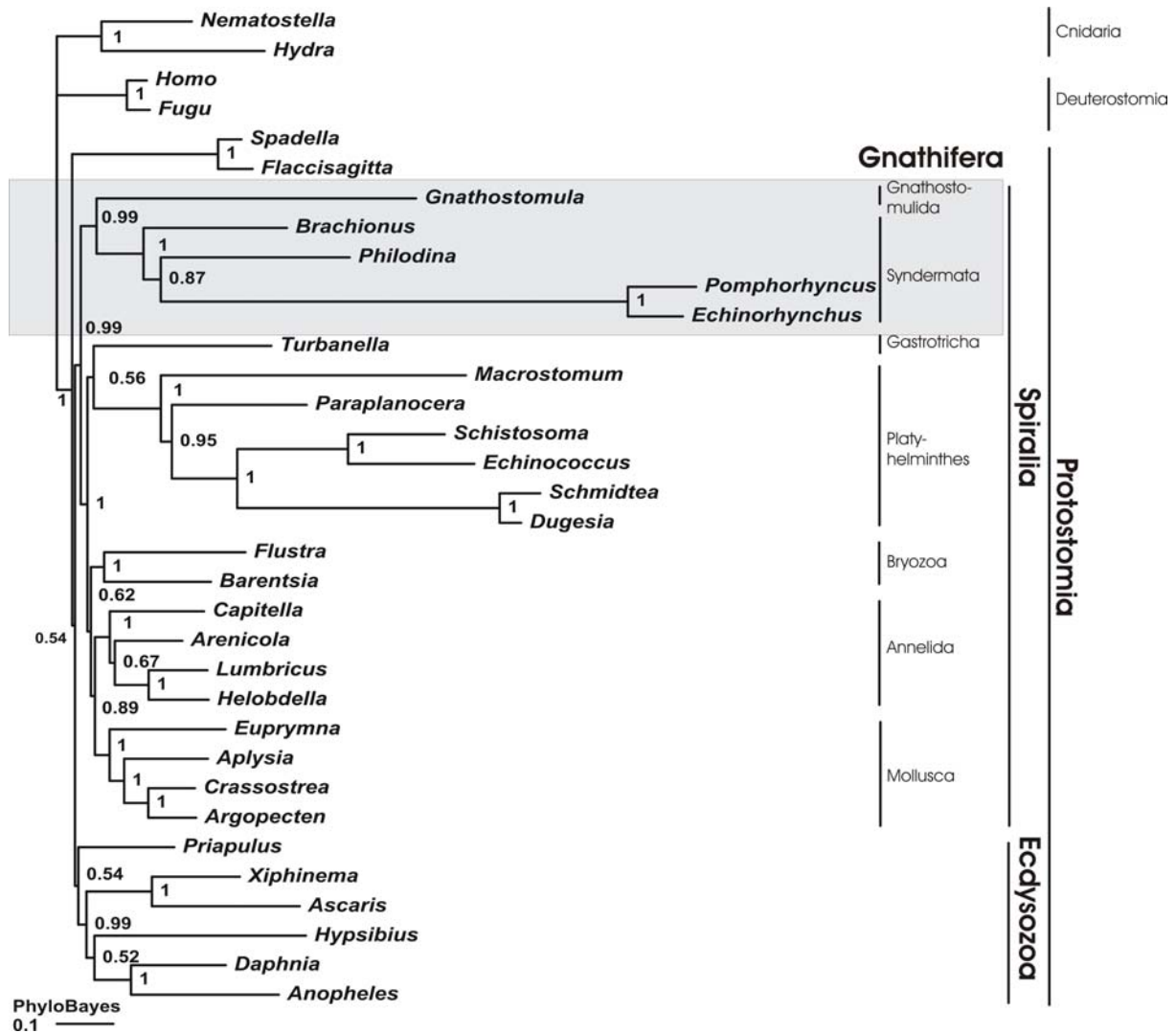
Spezies	# RP	# Aminosäure- positionen	Abdeckung [%]
<i>Anopheles gambiae</i>	79	11.132	99,90
<i>Aplysia californica</i>	78	10.825	97,15
<i>Arenicola marina</i>	47	7.361	66,06
<i>Argopecten irradians</i>	77	10.469	93,95
<i>Ascaris suum</i>	78	10.764	96,60
<i>Barentsia elongata</i>	23	6.183	55,49
<i>Brachionus plicatilis</i>	28	4.231	37,97
<i>Capitella capitata</i>	61	8.805	79,02
<i>Crassostrea sp.</i>	77	10.648	95,56
<i>Daphnia magna</i>	79	11.039	99,07
<i>Dugesia japonica</i>	67	8.581	77,01
<i>Echinococcus granulosus</i>	76	10.445	93,74
<i>Echinorhynchus truttae</i>	28	3.194	28,66
<i>Euprymna scolopes</i>	62	8.883	79,72
<i>Flaccisagitta enflata</i>	60	8.062	72,35
<i>Flustra foliacea</i>	73	10.165	91,22
<i>Fugu rubripes</i>	79	11.143	100
<i>Gnathostomula peregrina</i>	62	7.961	71,44
<i>Helobdella robusta</i>	57	7.780	69,82
<i>Homo sapiens</i>	79	11.143	100
<i>Hydra magnipapillata</i>	79	11.099	99,61
<i>Hypsibius dujardini</i>	71	9.839	88,30
<i>Lumbricus rubellus</i>	78	11.032	99,00
<i>Macrostomum lignano</i>	61	8.059	72,32
<i>Nematostella vectensis</i>	68	9.785	87,81
<i>Paraplanocera sp.</i>	69	9.734	87,36
<i>Philodina roseola</i>	72	9.963	89,41
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	65	7.346	65,92
<i>Priapulus caudatus</i>	38	4.010	35,99
<i>Schistosoma sp.</i>	79	11.107	99,68
<i>Schmidtea mediterranea</i>	78	10.817	97,07
<i>Spadella cephaloptera</i>	65	9.167	82,27
<i>Turbanella ambronensis</i>	57	6.296	56,50
<i>Xiphinema index</i>	74	10.238	91,88

**Tabelle 3.10: Taxon und Alignmentabdeckung der Gnathifera-Phylogenie**

Liste der Taxa in der Untersuchung zur Phylogenie der Gnathifera. Angegeben sind die Anzahl der ribosomalen Proteine pro Taxon, die Anzahl der Aminosäurepositionen sowie die prozentuale Abdeckung des Alignments pro Taxon.

Alle phylogenetischen Analysen zur Phylogenie der Gnathifera zeigten einen monophyletischen Ursprung der Gnathostomulida und Syndermata mit hohen bis maximalen Unterstützungswerten (PhyloBayes (PB): 0.99 (Abbildung 3.11), Treefinder (TF): 100 (Abbildung 3.12), PhyML (PM): 96 (Abbildung 3.13), Treefinder-partitioniert (TFp): 100 (Abbildung 3.14)) und stützten damit die Gnathifera-Hypothese. Auch gruppieren alle Analysen die Gnathifera innerhalb der Spiralia, wenn auch teilweise mit moderaten Unterstützungswerten (PB: 0.99, TF: 1.00, PM: 18, TFp: 100) und unsicherer Position innerhalb der Spiralia. Während die PhyloBayes-Analyse die Gnathifera basal innerhalb der Spiralia zeigte, stützten die Maximum-Likelihood-basierten Analysen die Platyzoa-Hypothese

durch den monophyletischen Ursprung der Gnathifera, Platyhelminthes und Gastrotricha. Einschränkung ist festzuhalten, dass in der PhyML-Analyse die Priapulida innerhalb der Spiralia als Schwestergruppe der Gastrotricha gezeigt werden. Weiterhin zeigen auch alle Analysen die Paraphylie der Eurotatoria, wie in Kap. 3.3.3 beschrieben.



**Abbildung 3.11: Gnathifera-Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Gnathifera mit PhyloBayes v2.1c und dem CAT-Model. Es wurden 2 unabhängige Läufe mit jeweils 11.000 points gestartet, die ersten 1.000 points wurden als burn-in verworfen. Beide Ketten konvergierten (maximale Differenz: <0,12, durchschnittliche Differenz: <0,003). Ein „50% majority-rule“-Konsensus-Baum wurde aus jedem 10. gesammelten Baum erstellt. Die Bayes'schen posterioren Wahrscheinlichkeiten sind an den Knotenpunkten dargestellt, die realen Astlängen sind abgebildet.

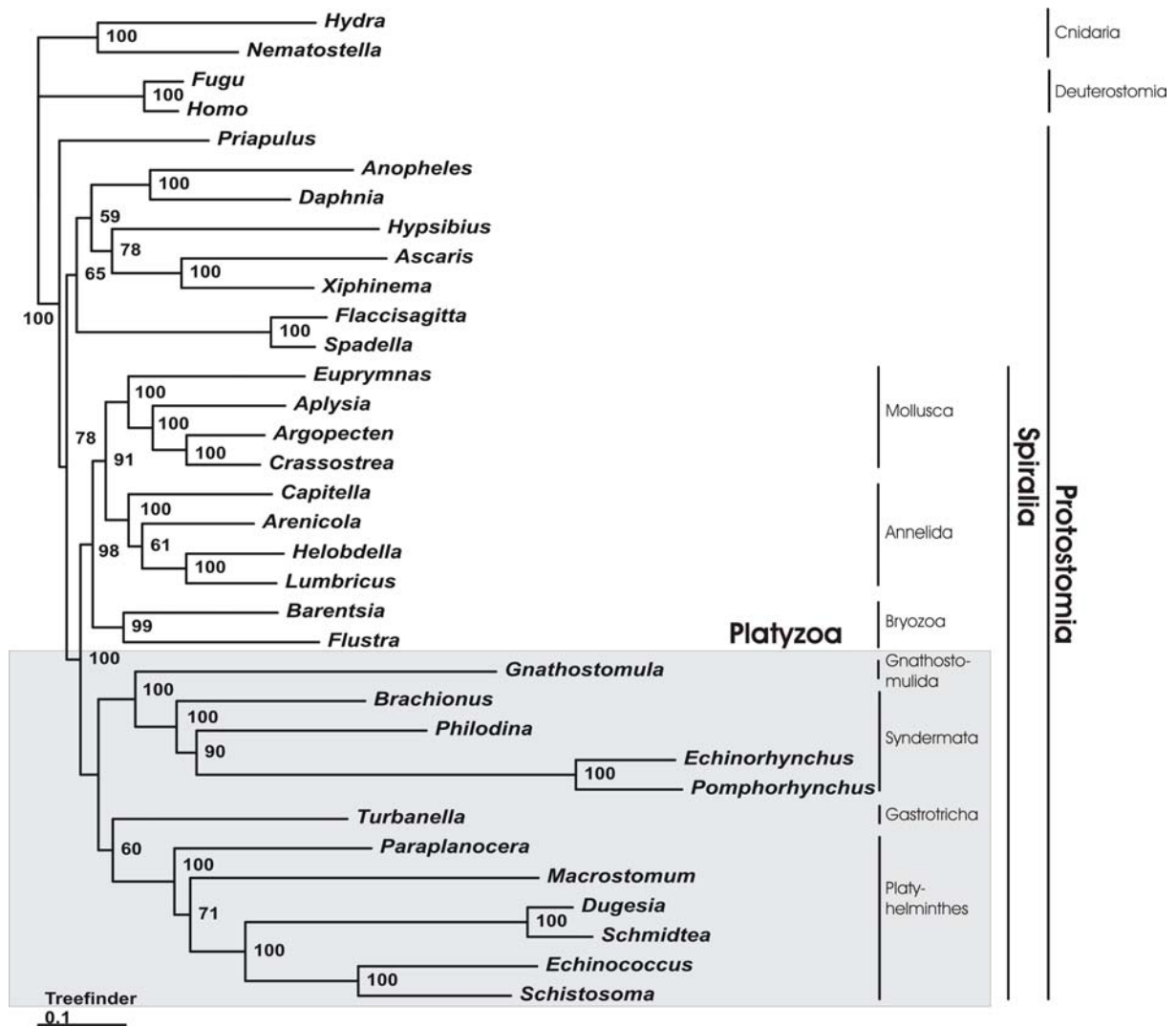


Abbildung 3.12: Gnathifera-Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Gnathifera mit Treefinder und dem rtREV+I+G+F-Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach der „Expected Likelihood Weights“ Methode mit 1000 Replikationen berechnet, die realen Astlängen sind abgebildet.



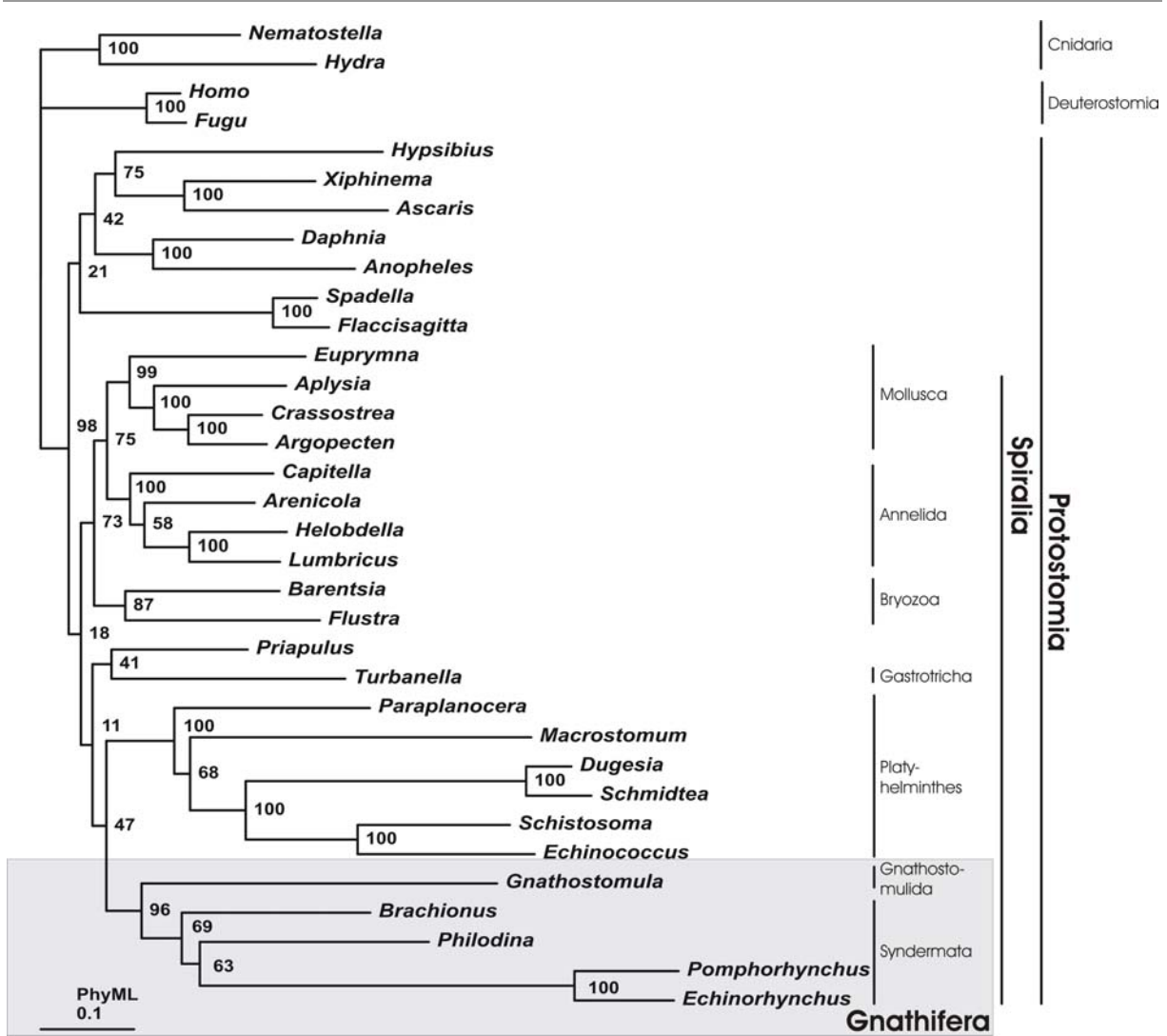
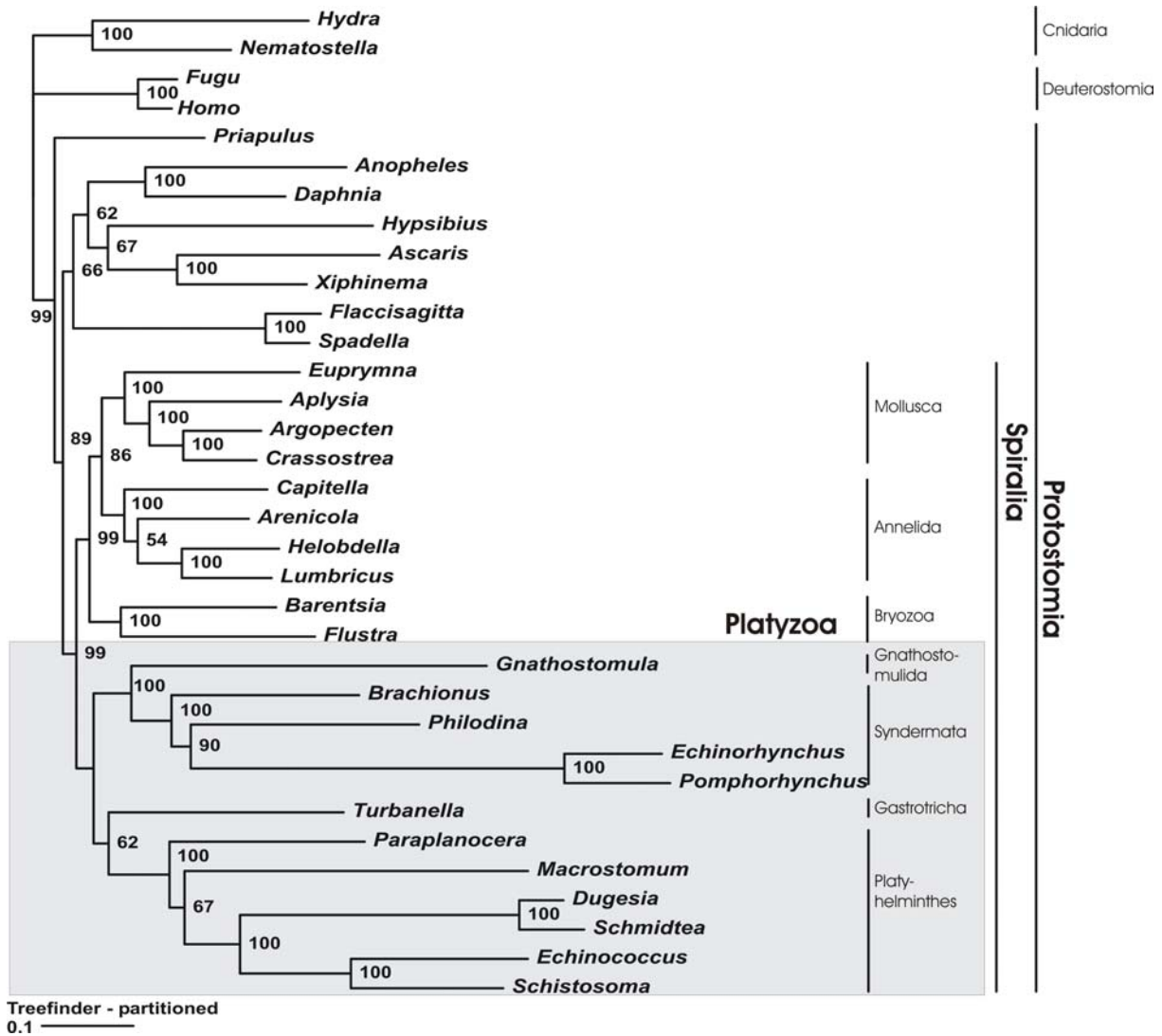


Abbildung 3.13: Gnathifera-Phylogenie durch PhyML-Rekonstruktion

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung Gnathifera mit PhyML und dem rtREV+I+G+F-Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach dem Bootstrap-Verfahren mit 100 Replikationen berechnet, die realen Astlängen sind abgebildet.



**Abbildung 3.14: Gnathifera-Phylogenie durch partitionierte Treefinder-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur Stellung der Gnathifera mit Treefinder und dem rtREV+I+G+F-Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach der „Expected Likelihood Weights“ Methode mit 1000 Replikationen berechnet, die realen Astlängen sind abgebildet.

Auch der Vergleich der Hypothesen zu den möglichen phylogenetischen Stellungen der Gnathostomulida und damit auch zur Existenz der Gnathifera, i) Gnathostomulida innerhalb der Platyhelminthes, ii) Gnathostomulida als Schwestergruppe der Platyhelminthes und iii) Gnathifera (Gnathostomulida und Syndermata) erbrachte das Ergebnis, dass die Hypothese i) Gnathostomulida innerhalb der Platyhelminthes und ii) Gnathostomulida als Schwestergruppe der Platyhelminthes verworfen werden können und stützen die Gnathifera-Hypothese (Tabelle 3.11).

<b>Hypothese</b>	<b>ELW</b>
Gnathostomulida innerhalb Platyhelminthes	0.04
Gnathostomulida Schwestergruppe der Platyhelminthes	0.04
Gnathifera (Gnathostomulida und Syndermata)	0.92

**Tabelle 3.11: Hypothesentest Gnathifera Phylogenie**

Ergebnis des Hypothesentest zur phylogenetischen Stellung der Gnathifera durch diese Arbeit, basierend auf dem Expected Likelihood Weights (ELW)-Test.

### 3.3.3 Interne Phylogenie der Syndermata

Zur Untersuchung der internen Phylogenie der Syndermata wurden Datensätze aus ribosomalen Proteinen von Acanthocephala (*Pomphorhynchus laevis*, *Echinorhynchus truttae*) und Rotifera (Monogononta: *Brachionus plicatilis*; Bdelloidea: *Philodina roseola*) mit weiteren öffentlich verfügbaren Daten ergänzt (Tabelle 3.12). Das resultierende Alignment bestand aus 29 Taxa und 11.276 Aminosäurepositionen. Eine komplette Übersicht über die verwendeten Spezies mit den verwendeten ribosomalen Proteinen und der jeweiligen Abdeckung pro ribosomales Protein und Taxon findet sich im Anhang (Tabelle 7.4). Das Alignment ist unter der Bezeichnung „Alignment\_Syndermata“ im elektronischen Anhang beigefügt.

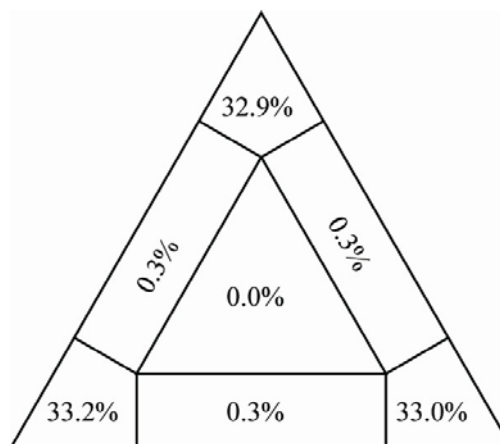
Spezies	# RP	# Aminosäure- positionen	% Abdeckung
<i>Anopheles gambiae</i>	79	11.263	99,92
<i>Aplysia californica</i>	78	10.946	97,10
<i>Arenicola marina</i>	47	7.465	66,23
<i>Argopecten irradians</i>	77	10.593	93,98
<i>Ascaris suum</i>	78	10.873	96,46
<i>Barentsia elongata</i>	23	6.246	55,41
<i>Brachionus plicatilis</i>	28	4.255	37,75
<i>Capitella capitata</i>	61	8.872	78,71
<i>Crassostrea sp.</i>	77	10.757	95,43
<i>Daphnia magna</i>	79	11.164	99,04
<i>Echinococcus granulosus</i>	76	10.565	93,73
<i>Echinorhynchus truttae</i>	28	3.204	28,42
<i>Euprymna scolopes</i>	62	8.983	79,69
<i>Flaccisagitta enflata</i>	60	8.122	72,05
<i>Flustra foliacea</i>	73	10.269	91,10
<i>Fugu rubripes</i>	79	11.272	100
<i>Helobdella robusta</i>	57	7.828	69,45
<i>Homo sapiens</i>	79	11.271	99,99
<i>Hydra magnipapillata</i>	79	11.223	99,57
<i>Hypsibius dujardini</i>	71	9.941	88,19
<i>Lumbricus rubellus</i>	78	11.157	98,98
<i>Macrostomum lignano</i>	61	8.137	72,19
<i>Nematostella vectensis</i>	68	9.871	87,57
<i>Philodina roseola</i>	72	10.005	88,76
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	65	7.430	65,92
<i>Priapulus caudatus</i>	38	4.053	35,96
<i>Schistosoma sp.</i>	79	11.236	99,68
<i>Spadella cephaloptera</i>	65	9.280	82,33
<i>Xiphinema index</i>	74	10.348	91,80

**Tabelle 3.12: Taxon- und Alignmentabdeckung der Syndermata-Phylogenie**

Liste der Taxa in der Untersuchung zur internen Phylogenie der Syndermata. Angegeben sind die Anzahl der ribosomalen Proteine pro Taxon, die Anzahl der Aminosäurepositionen sowie die prozentuale Abdeckung des Alignments pro Taxon.

Die Bestimmung der geeigneten Substitutionsmatrix ergab, dass das rtREV+I+G+F-Modell (Dimmic et al. 2002) für den Datensatz zur Untersuchung der internen Phylogenie der Syndermata am besten geeignet war.

Die Bestimmung des phylogenetischen Informationsgehalts mittels Likelihood mapping unter Berücksichtigung aller 23.751 möglichen Quartette und einer exakten Parameterabschätzung zeigte, dass 99,1% aller Quartette einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden konnten (Abbildung 3.15) und dass keiner der entstandenen Bäume sternförmig war (inneres Dreieck).

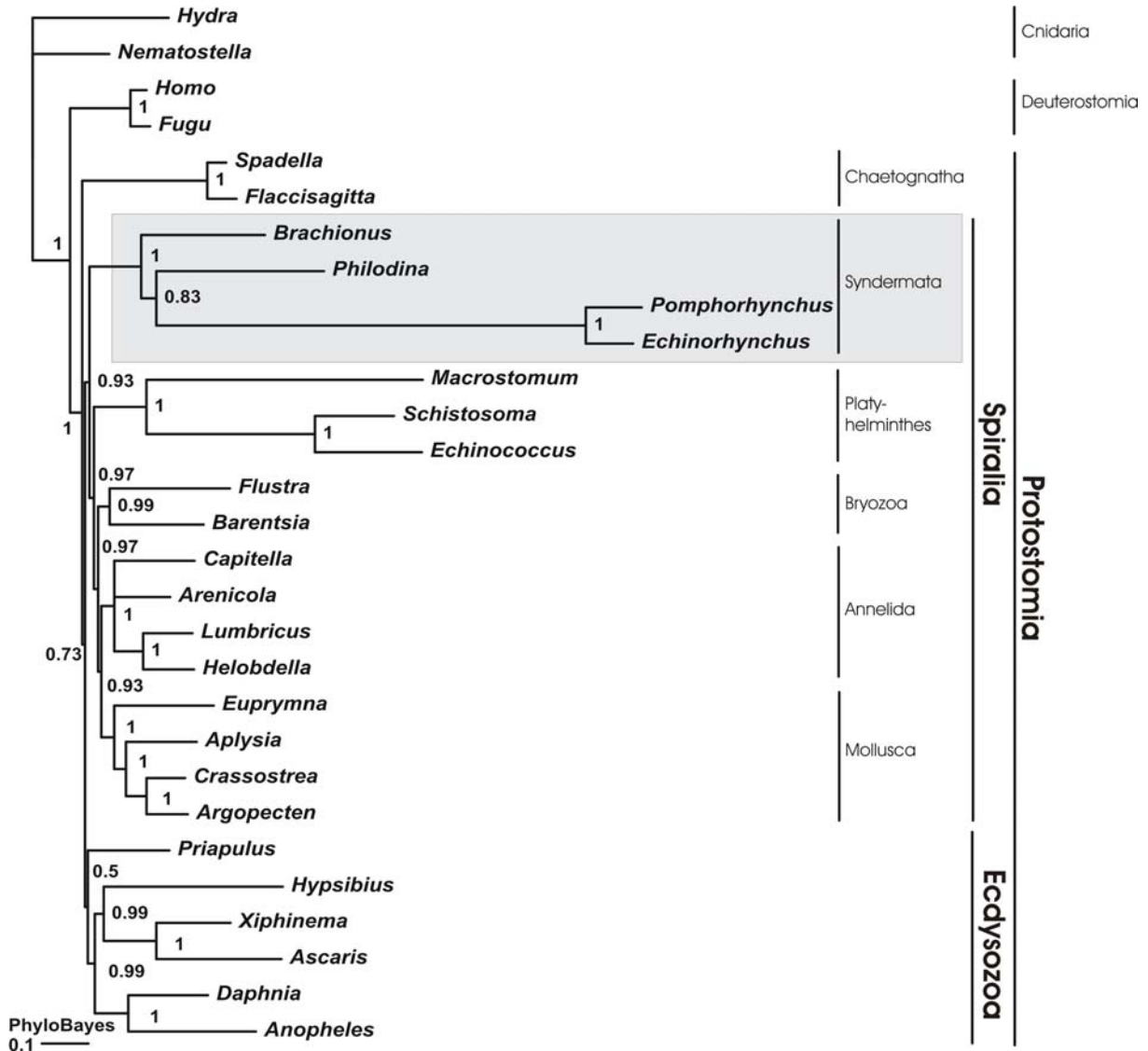


**Abbildung 3.15: Likelihood mapping des Alignments zur Syndermata Phylogenie**

Ergebnis des Likelihood mappings des Alignments zur Untersuchung der internen Phylogenie der Syndermata. 99,1% aller Quartette konnten einer eindeutigen Phylogenie zugeordnet werden, keiner der entstandenen Bäume war sternförmig (inneres Dreieck).

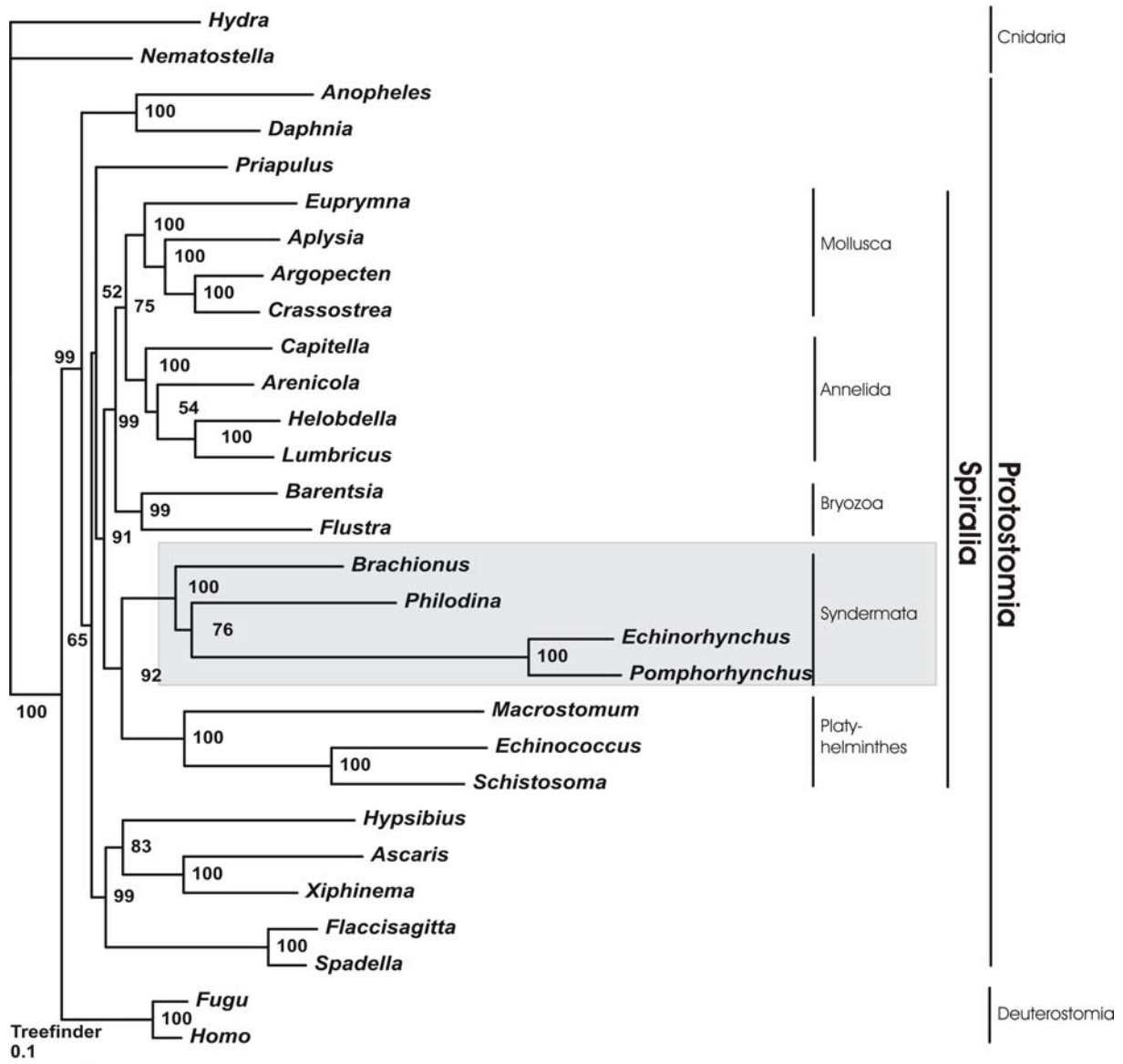
Die phylogenetischen Rekonstruktionen zeigten unabhängig von der Methode alle einen monophyletischen Ursprung der Spiralia (PB: 0.93 (Abbildung 3.16), TF: 91 (Abbildung 3.17), PM: 20 (Abbildung 3.18)), wenn auch mit teilweise nur schwacher Unterstützung (PhyML: 20). Auch hier zeigte die Rekonstruktion mit PhyloBayes die Syndermata basal innerhalb der Spiralia (PB: 0.93), wohingegen die Rekonstruktionen mit Treefinder und PhyML die Syndermata innerhalb der Platyzoa zeigten (TF: 92, PM: 59). Unabhängig davon lieferten alle drei Rekonstruktionen maximale Unterstützung für einen monophyletischen Ursprung der Syndermata (*P. laevis*, *E. truttae*, *B. plicatilis*, *P. roseola*). In der internen Phylogenie der Syndermata lieferten alle Rekonstruktionen maximale Unterstützung für monophyletische Acanthocephala (*P. laevis*, *E. truttae*), was zu erwarten war. Auch zeigten alle Rekonstruktionen, dass die Bdelloidea näher mit den Acanthocephala als mit den Monogononta verwandt sind (PB: 0.83, TF: 76, PM: 78). Dies wurde weiterhin durch die

Untersuchung eines verkleinerten, dafür aber vollständigen Datensatzes (24 ribosomale Proteine, 3535 Aminosäurepositionen), in welchem für alle ribosomalen Proteine Orthologe von Acanthocephala, Monogononta und Bdelloidea vorhanden waren, unterstützt (Daten nicht gezeigt).



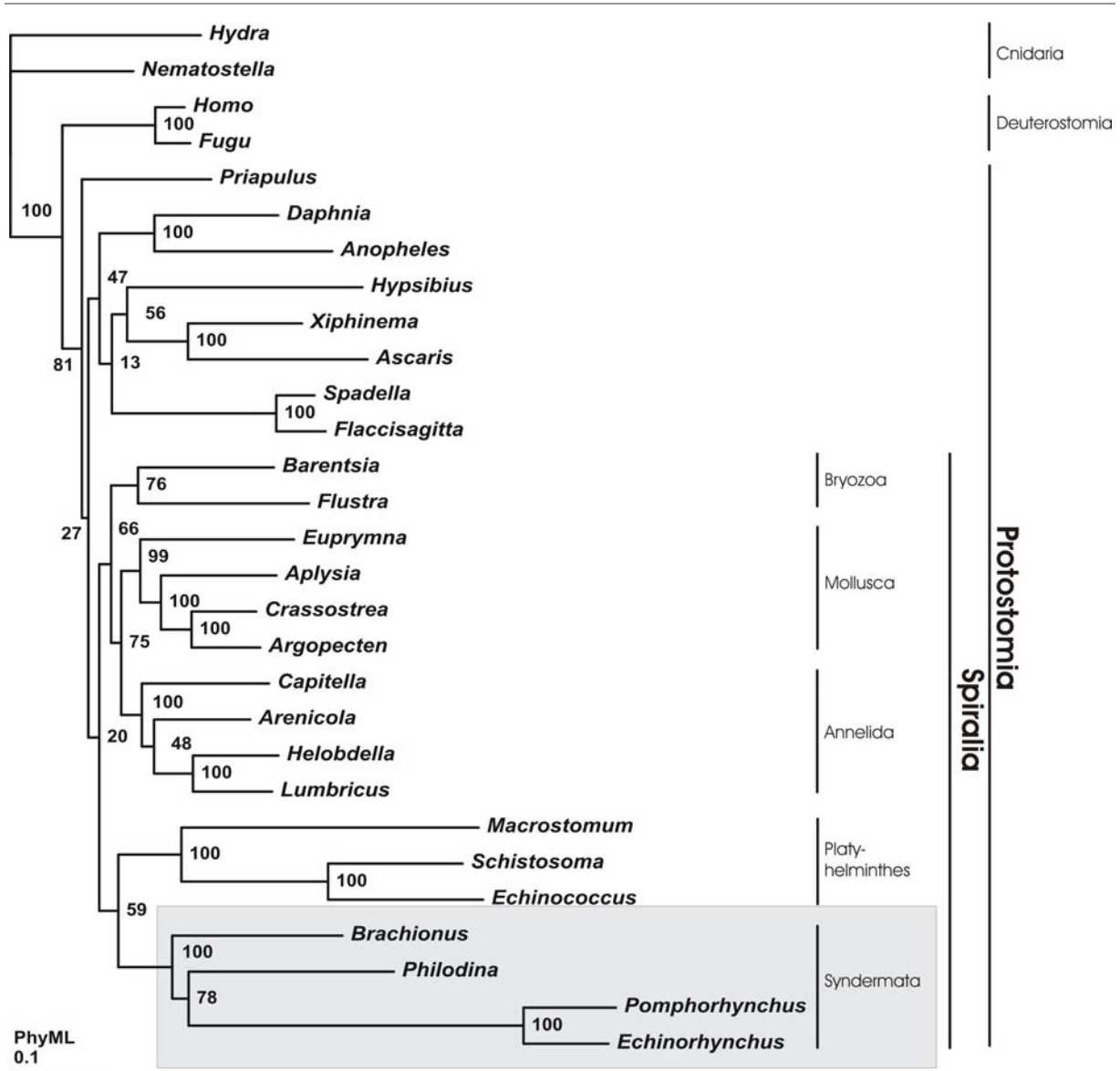
**Abbildung 3.16: Syndermata Phylogenie durch PhyloBayes-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur internen Stellung der Syndermata mit PhyloBayes v2.1c und dem CAT-Model. Es wurden 2 unabhängige Läufe mit jeweils 11.210 points gestartet, die ersten 500 points wurden als burn-in verworfen. Beide Ketten konvergierten (maximale Differenz: <0,08, durchschnittliche Differenz: <0,003). Ein „50% majority-rule“-Konsensus-Baum wurde aus jedem 10. gesammelten Baum erstellt. Die Bayes'schen posterioren Wahrscheinlichkeiten sind an den Knotenpunkten dargestellt, die realen Astlängen sind abgebildet. Abbildung verändert nach Witek et al. (2008).



**Abbildung 3.17: Syndermata Phylogenie durch Treefinder-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur internen Stellung der Syndermata mit Treefinder und dem rtREV+I+G+F-Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach der „Expected Likelihood Weights“ Methode mit 1000 Replikationen berechnet, die realen Astlängen sind abgebildet. Abbildung verändert nach Witek et al. (2008).



**Abbildung 3.18: Syndermata Phylogenie durch PhyML-Rekonstruktion**

Phylogenetische Rekonstruktion zur internen Stellung der Syndermata mit PhyML und dem rtREV+I+G+F-Modell. Die Unterstützungswerte an den jeweiligen Knoten wurden nach dem Bootstrap-Verfahren mit 500 Replikationen berechnet und wurden zur besseren Vergleichbarkeit auf ein Maximum von 100 extrapoliert, die realen Astlängen sind abgebildet. Abbildung verändert nach Witek et al. (2008).



## ERGEBNISSE

Auch der Vergleich der Hypothesen zu den möglichen Schwestergruppenbeziehungen zwischen Acanthocephala, Monogononta und Bdelloidea, i) Bdelloidea + Acanthocephala, ii) Bdelloidea + Monogononta (Eurotatoria) und iii) Monogononta + Acanthocephala, erbrachte das Ergebnis, dass die Hypothesen ii) Bdelloidea + Monogononta (Eurotatoria) und iii) Monogononta + Acanthocephala verworfen werden können (Tabelle 3.13).

<b>Hypothese</b>	<b>ELW</b>
Bdelloidea + Monogononta (Eurotatoria)	0
Bdelloidea + Acanthocephala	1
Monogononta + Acanthocephala	0

**Tabelle 3.13: Hypothesentest Syndermata Phylogenie**

Ergebnis des Hypothesentest durch diese Arbeit, basierend auf dem Expected Likelihood Weights (ELW)-Test.

### 3.3.4 Zusammenfassung der phylogenetischen Untersuchungen der Syndermata

Zusammenfassend zeigen die zur Phylogenie der Syndermata durchgeführten Untersuchungen Folgendes (Abbildung 3.19):

- Die Syndermata bestehen aus den Taxa Acanthocephala, Bdelloidea, Monogononta und Seisonidea. Die Bdelloidea sind näher mit den Acanthocephala verwandt als mit den Monogononta, weswegen drei der fünf konkurrierenden Hypothesen zur internen Phylogenie der Syndermata aufgrund der Paraphylie der Eurotatoria (Monogononta und Bdelloidea) verworfen werden können (siehe Abbildung 1.6).
- Die Syndermata bilden mit den Gnathostomulida zusammen das Taxon Gnathifera.
- Die Gnathifera sind innerhalb der Spiralia einzuordnen, die genaue phylogenetische Position der Gnathifera innerhalb der Spiralia jedoch konnte nicht eindeutig geklärt werden. Auch für die Existenz des Supertaxons Platyzoa konnten keine konsistenten Hinweise gefunden werden.

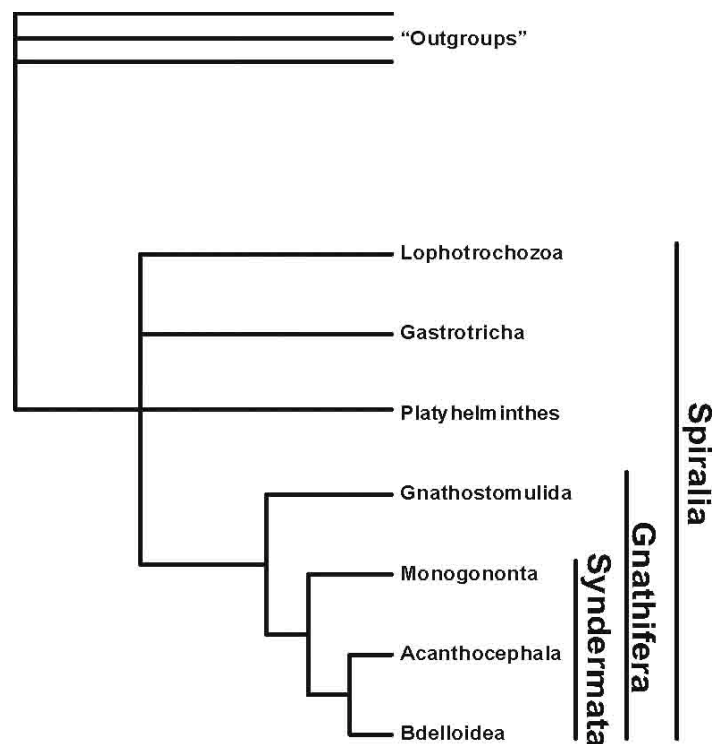


Abbildung 3.19: Zusammenfassung der Phylogenie der Syndermata

## 4 Diskussion

Im Rahmen dieser Arbeit sollten Fragestellungen zur Stammesgeschichte der Metazoen mittels phylogénomischer Methoden untersucht werden. Dabei sollten auch die eingesetzten Methoden einer Betrachtung und Bewertung unterzogen werden. Hierbei wurden speziell die ribosomalen Proteine als Werkzeuge der Phylogenomik betrachtet.

Auf den ribosomalen Proteinen basierend wurden dann die phylogenetischen Positionen der Xenoturbellida innerhalb der Deuterostomia und der Syndermata bei den Protostomiern untersucht. Der Fokus lag dabei auf den Syndermata, bei denen auch die internen Verwandtschaftsverhältnisse analysiert wurden. Die durch die Analyse molekularer Daten erzielten phylogenetischen Aussagen bei den Syndermata werden in Bezug auf die mögliche Evolution morphologischer Charaktere interpretiert.

### 4.1 Phylogenomik – methodische Ansätze und Bewertungen

In phylogenetischen und phylogénomischen Analysen gibt es ungeachtet vordergründiger Erfolgsgeschichten [e.g. (Dunn et al. 2008)] viele offene Fragestellungen, die kontrovers diskutiert werden:

1. Warum sind auch phylogenetische Analysen großer Datensätze immer noch zum Teil inkongruent oder schwach statistisch unterstützt?

Das Verwenden einzelner Gene für phylogenetische Rekonstruktionen führte in der Vergangenheit bekanntermaßen häufig zu widersprüchlichen Ergebnissen. Die individuellen phylogenetischen Analysen von 106 Genen zur phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnis der Hefen erbrachten beispielsweise mehr als 20 verschiedene Bäume (Rokas et al. 2003). Diese Inkongruenz konnte durch die Analyse des konkatenierten Datensatzes bestehend aus 106 Einzelgenen beseitigt werden, wobei der entstandene SuperMatrix-Baum stark statistisch unterstützt wurde. Allerdings erbrachte eine unabhängige Re-Analyse desselben Datensatzes mit verschiedenen Methoden auch wieder inkongruente Ergebnisse (Jeffroy et al. 2006), so dass selbst die phylogenetischen Arbeiten bei Pilzen derzeit nicht als abgeschlossen gelten können.

## 2. Sollten besser mehr Gene oder eher mehr Taxa in die Untersuchungen einfließen?

Auch die Frage, in wie weit die Taxon-Auswahl Einfluß auf die Robustheit der erhaltenen phylogenetische Hypothesen hat, wurde kontrovers diskutiert. Während einige Autoren postulierten, dass ein geringes Taxon-Sampling kein Problem für phylogenetische Analysen sei [e. g. (Rosenberg and Kumar 2001)], widersprachen andere Autoren dem vehement. Eine Erhöhung des Taxon-Samplings verringere die Inkongruenzen der phylogenetischen Analysen deutlich und führe somit zu besseren Ergebnissen [e. g. (Hillis et al. 2003; Pollock et al. 2002; Zwickl and Hillis 2002)]. Somit stand die Frage im Raum, ob eher mehr Taxa oder mehr Gene in die Analysen integriert werden sollten (Rokas and Carroll 2005). Um Darwin's Traum („...*true genealogical trees of each great kingdom of nature*“) erfüllen zu können, muß natürlich auf jeden Fall das Taxon-Sampling erhöht werden. Zudem haben die Kollegen von Koonin zum Ecdysozoa-Coelomata-Problem [e.g. (Wolf et al. 2004)] deutlich gemacht, dass es nicht ausreicht, nur wenige Taxa zu analysieren, von diesen aber eine Vielzahl von Genen. Arbeiten unter Erhöhen des Taxon-Samplings sprechen in ihrer Mehrzahl gegen die von Koonin et al. favorisierte „Coelomata“-Hypothese [e.g. (Philippe et al. 2005)].

## 3. Wie kann das Problem der „long-branch-attraction“ angegangen werden?

Dem Problem der „long-branch-attraction“ (Felsenstein 1978), wonach schnell-evolvierende Taxa aufgrund ihrer langen Äste zusammengruppiert werden oder an der Wurzel des Baumes ansetzen, kann auf mehrere Weisen begegnet werden:

- Die schnell-evolvierenden Taxa und/oder Sequenzen könnten aus den Analysen entfernt werden, wie von Delsuc et al. (2005) am Beispiel der Ecdysozoa-Coelomata-Problematik gezeigt wurde. Nach dem Entfernen der schnell-evolvierenden Sequenzen unterstützten die Analysen die Ecdysozoa-Hypothese und nicht wie zuvor die Coelomata-Hypothese.
- Alternativ könnten mehr Taxa eingebunden werden, um die langen Äste in kurze Äste runterzubrechen, wie durch eine quantitative Studie gezeigt werden konnte (Hendy and Penny 1989).
- Als dritte Möglichkeit könnten Substitutionsmodelle genutzt werden, die eine Variation der Sequenzevolution erlauben. Dies konnte erfolgreich an der phylogenetischen Fragestellung der schnell-evolvierenden Taxa Nematoda und der Platyhelminthes demonstriert werden (Lartillot et al. 2007).

---

#### 4. Ist der SuperTree- oder der SuperMatrix-Ansatz zuverlässiger?

SuperTree-Ansätze haben die Nachteile, dass die Astlänge und die in den Source-Trees enthaltenen Informationen über Unterstützungswerte der einzelnen Knoten nicht wiedergeben können [e. g. (Ren et al. 2008)]. Allerdings können durch SuperTree-Ansätze voneinander unabhängige Analysen miteinander verknüpft werden, so zum Beispiel morphologische und molekulare Baumrekonstruktionen [e. g. (Sørensen and Giribet 2006)]. Betrachtet man den SuperTree-Ansatz im Sinne der Phylogenomik, so bleibt festzustellen, dass phylogenetische Rekonstruktionen auf Einzelgenen basierend eher anfällig für Inkongruenz sind und somit die Verknüpfung mehrerer inkongruenter Analysen bei der SuperTree-Erstellung doch fraglich bleibt.

SuperMatrix-Ansätzen wurde lange Zeit als Nachteil vorgehalten, dass diese nicht in der Lage wären, verschiedenen Evolutionsmodellen innerhalb des Alignments gerecht zu werden (Ren et al. 2008). Dieser Nachteil kann durch das Verwenden Raten-heterogener Substitutionsmodelle wie dem CAT-Modell oder durch partitionierte Analysen ausgeglichen werden (Lartillot and Philippe 2004; Rannala and Yang 2008). SuperMatrix-Ansätze erscheinen damit derzeit die zuverlässigere Methode zur Rekonstruktion phylogenomischer Fragestellungen zu sein.

#### 5. Welchen Einfluß haben „Missing Data“ in einer SuperMatrix-Analyse?

Da viele Analysen im Bereich der Phylogenomik auf zufällig durch EST-Projekte sequenzierten Genen beruhen, können nicht immer alle Gene für jedes in die Untersuchung einbezogenes Taxon partiell oder komplett gefunden werden. Es ist nicht sinnvoll, diese Gene aufgrund ihrer Unvollständigkeit aus der Analyse-Matrix herauszunehmen, kann doch der SuperMatrix-Ansatz trotz dieser Lücken im Alignment statistisch gut unterstützte Ergebnisse liefern (Hartmann and Vision 2008; Philippe et al. 2004).

Ungeachtet der diskutierten Problematik liefert die Phylogenomik den derzeit besten methodischen Ansatz, um bis dato inkongruente phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse zu untersuchen. Mit der Erhöhung der Anzahl der untersuchten Gene werden oftmals die Einzelgen-Analysen und ihre teilweise inkongruenten Resultate hinfällig und die statistische Unterstützung der erhaltenen Phylogenien erhöht (Rokas and Carroll 2005). Bei zeitgleicher Erhöhung der Anzahl der untersuchten Taxa kann zusätzlich das Problem der „long-branch-attraction“ teilweise behoben werden. Dies gilt auch für das Verwenden Raten-heterogener Substitutionsmodelle (Lartillot et al. 2007).

## 4.2 Ribosomale Proteine als phylogenetische Marker

Ribosomale Proteine (RP) werden schon seit längerem zur Klärung phylogenetischer Fragestellungen sowohl in Prokaryoten [e.g. (Hansmann and Martin 2000)] als auch in Eukaryoten [e.g. (Hughes et al. 2006; Landais et al. 2003)] eingesetzt. Auch in mehreren aktuellen Analysen wurden ausschließlich Sequenzen der insgesamt 79 ribosomalen Proteine der Eukaryoten genutzt, um phylogenetische Fragen der Metazoen zu untersuchen [e.g. (Hausdorf et al. 2007; Roeding et al. 2007; Struck and Fisse 2008)]. Dabei sprechen nach wie vor eine Reihe von Gründen für die Verwendung solcher ribosomaler Proteine in phylogenetischen Fragestellungen:

Zum einen sind ribosomale Proteine aufgrund ihrer Beteiligung an der Translation als Bestandteile der Ribosomen in allen Zellen in großer Zahl vorhanden. Dadurch bedingt werden ribosomalen Protein-Sequenzen in EST-Projekten im Vergleich zu anderen Proteinen überrepräsentiert gefunden. Auch mit einer relativ geringen Anzahl von ESTs (1000-2000) können bereits viele der 79 ribosomalen Proteinen gefunden werden (Hughes et al., diese Arbeit). Mit einem geringen Kostenaufwand können so durch EST-Projekte viele RP-Sequenzinformationen gewonnen werden. Hinzu kommt, dass in den Datenbanken die orthologen ribosomalen Proteine einer Vielzahl von Spezies vorhanden sind, für die bereits EST Projekte durchgeführt wurden. Ein weiterer Vorteil der ribosomalen Proteine ist der mittlere bis hohe Grad ihrer Konservierung innerhalb der Metazoa (Yoshihama et al. 2002).

Die Untersuchung des phylogenetischen Informationsgehalts der ribosomalen Proteine durch Likelihood-mapping zeigt, dass für die einzelnen ribosomalen Proteine der Informationsgehalt zwischen 48,3% (*rpl41*) und 88,3% (*rpl17*) liegt. Durch Konkatenieren mehrerer ribosomaler Proteine kann der Informationsgehalt bis hin zu einem Maximum von 99% vergrößert werden, sofern alle 79 ribosomalen Proteine konkateniert werden.

Aktuell werden allerdings auch Probleme der ribosomalen Proteine in phylogenetischen Rekonstruktionen beschrieben. Sowohl Longhorn et al (2007) als auch Dunn et al (2008) beschreiben Paralogie-Probleme einiger ribosomaler Proteine. Ältere Analysen sprechen hingegen von einer geringen Zahl von Paralogen innerhalb der Metazoen (Landais et al. 2003; Philippe et al. 2004). Gerade vor dem Hintergrund der Paralogie-Problematik müssen die ribosomalen Proteine also dringend in neu sequenzierten Genomen systematisch untersucht werden, um Unsicherheiten in der orthologen Zuordnung im Alignment auszuräumen.

## 4.3 Phylogenomische Analysen der *Xenoturbellida*

### 4.3.1 Kontamination der EST Daten

Bei dem Vergleich der verschiedenen *Xenoturbella* Datensätze fällt auf, dass sich unter den 20 meist transkribierten Sequenzen (Tabelle 3.6) der Datensätze von Bourlat und Dunn Sequenzen befanden, die übermäßig stark repräsentiert waren. Mitochondriale Sequenzen, rRNAs und Hitzeschockproteine machen insgesamt 70% (Bourlat) respektive 25% (Dunn) der 20 meist transkribierten Sequenzen der Datensätze aus:

- **Mitochondriale Sequenzen** in EST-Datensätzen sind nicht zu verhindern, wie das Beispiel der Assemblierung von mitochondrialen Genomen aus EST Sequenzen veranschaulicht (Gissi and Pesole 2003).
- Die **rRNA-Sequenzen**, die in dem Bourlat-Datensatz gefunden wurden, zeigen als korrespondierende Treffer der Blast-Suchen sowohl 18S/28S-rRNA wie auch 16S/23S-rRNA. Daraus läßt sich schließen, dass die Treffer zu ribosomalen RNAs verschiedenen Ursprungs sein müssen. Diejenigen Sequenzen, die als Treffer 18S/28S rRNA zeigen, sind eukaryotischen Ursprungs, wohingegen die Sequenzen, die 16S/23S rRNA als Treffer zeigen, prokaryotischen Ursprungs sind. Die eukaryotischen rRNAs könnten entweder von *Xenoturbella* selber stammen oder von aufgelösten organischen Materialien. Die rRNAs prokaryotischen Ursprungs können zum einen auch aus aufgelösten organischen Futter-Materialien oder aber aus Chlamydien stammen, die in gastrodermalen Zellen von *Xenoturbella* symbiontisch vorkommen (Israelsson 2007).
- Offenbar läßt die Anzahl der gefundenen **Hitzeschockproteine** in ihrer Funktion als Streßproteine auf einen nicht optimalen Umgang mit den Tieren im Zuge der cDNA-Bank-Herstellung schließen.

Kontaminationen erweisen sich in PCR-basierten Analysen immer wieder als problematisch (Bourlat et al. 2003; Noren and Jondelius 1997). Beispielsweise können die Kontaminationen aus direkt aufgenommenener Beute als Nahrung (Bourlat et al. 2003; Israelsson and Budd 2005) oder ungewöhnlich aufgenommenen Nährstoffen (Israelsson 2008) stammen. In Analysen, die auf EST-Daten basieren, ist dieses Problem zwar geringer, kann aber dennoch nicht komplett vermieden werden: Das unter den 20 meist transkribierten Sequenzen des Datensatz von Dunn gefundene „*nerve myoglobin*“ (Tabelle 3.6) beruht auf einer Kontamination mit Mollusken-Nukleinsäuren. Dennoch ist die Zahl der möglicherweise durch Kontamination

hervorgerufenen Sequenzen ( $n < 10$ ) in der Gesamtzahl der EST-Sequenzen des Datensatzes sehr gering.

Um einen möglichst hohen Nutzen (in diesem Fall Gewinn an Sequenzinformation) aus EST-Daten zu ziehen, sollte das Ausgangsmaterial frei von Kontaminationen sein und das vermehrte Vorkommen von mitochondrialen Sequenzen und Streßproteinen vermieden werden. Ein möglichst streßfreies Behandeln der Tiere im Vorfeld hätte den Vorteil, dass die Anzahl der mitochondrialen Sequenzen und Streßproteinen minimiert werden könnte.

### 4.3.2 *Xenoturbella* und die Phylogenie der Deuterostomia

Die phylogenetische Position von *Xenoturbella bocki* war für über ein halbes Jahrhundert unklar. Innerhalb der letzten Jahren haben Analysen von mitochondrialen als auch nukleären Daten von uns selbst und anderen Gruppen zeigen können, dass *Xenoturbella bocki* ein Vertreter der Deuterostomia ist, obgleich es zur Zeit noch konkurrierende Hypothesen zur genauen Stellung der Xenoturbellida gibt:

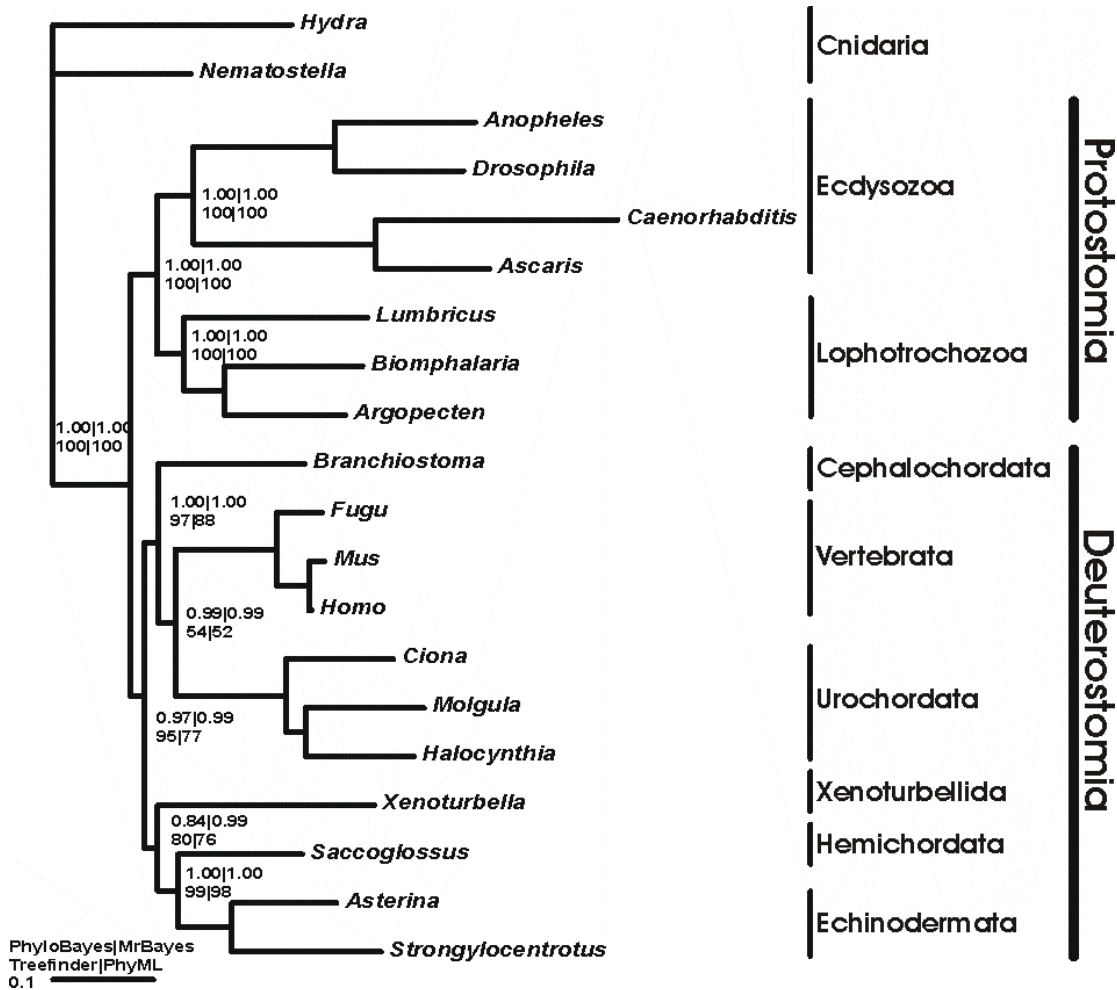
- Die Xenoturbellida stehen basal innerhalb der Deuterostomia (Fritsch et al. 2008; Perseke et al. 2007)
- Die Xenoturbellida sind die Schwestergruppe zu den Ambulacraria (Bourlat et al. 2006; Bourlat et al. 2008; Dunn et al. 2008; Telford 2008).

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen im Vergleich mit denen von Bourlat et al. (2006) bzw. Dunn et al. (2008) folgendes:

Unsere Analyse mit MrBayes liefert einen Unterstützungswert für die Schwestergruppenbeziehung der Xenoturbellida zu den Ambulacraria von 0.99 Bayes'scher posteriorer Wahrscheinlichkeit (BPP), der der MrBayes-Analyse von Bourlat et al. (2006) mit einem Wert von 1.00 BPP sehr ähnlich ist. Die Analyse mit PhyloBayes und dem CAT-Model liefert in dieser Arbeit mit 0.84 posteriorer Wahrscheinlichkeit (PPP) einen leicht höheren Unterstützungswert als die PhyloBayes-Analyse von Dunn et al. (2008) mit 0.79 PPP. Unsere Maximum Likelihood-basierte Treefinder (TF)-Analyse mit 80 Expected Likelihood Weights (ELW) liefert eine etwas niedrigere Unterstützung als die TF-Analyse von Bourlat et al. (2006) mit 99 ELW. Zusätzlich erzielte unsere zweite Maximum Likelihood-basierte Berechnung mit PhyML einen Bootstrap-Unterstützungswert (BS) von 76. Dieser Wert ist jedoch nicht unbedingt direkt vergleichbar mit der methodisch unterschiedlichen RaxML-



Analyse von Dunn et al. (2008) ist, die nur einen BS-Wert von 41 liefert. Aufgrund der Unterschiedlichkeit dieser beiden Methoden werden diese im weiteren Verlauf nicht weiter betrachtet.



**Abbildung 4.1: Kombinierte Darstellung der Phylogenie und der Unterstützungswerte zur Stellung der Xenoturbellida**

Zusammenfassung der phylogenetischen Rekonstruktionen von *Xenoturbella bocki* (Abbildung 3.3-Abbildung 3.6), dargestellt anhand des mit MrBayes berechneten Stammbaums (Abbildung 3.4). Abgebildet sind die realen Astlängen und an den Knoten die Unterstützungswerte mit Bayes'schen posterioren Wahrscheinlichkeiten (PhyloBayes, MrBayes), Expected Likelihood Weights (Treefinder) und Bootstrap-Unterstützung (PhyML).

Die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Unterstützungswerte basierend auf einem phylogenomischen Datensatz aus ribosomalen Protein-Sequenzen sind also teilweise höher bzw. niedriger als die in auf ESTs-basierenden gemischten Alignments durchgeführten phylogenomischen Analysen. Dennoch resultieren alle diese Rekonstruktionen in der gleichen Topologie, die die Xenoturbellida als Schwestergruppe zu den Ambulacraria zeigt (Abbildung 4.1). Auch das Ergebnis der Hypothesentests stützt eindeutig die Schwestergruppenstellung der Xenoturbellida zu den Ambulacraria. Betrachtet man nicht nur die Unterstützungswerte der analysierten Knoten, sondern auch noch die Stabilität der einzelnen Knoten bzw. deren Wiederkehr in phylogenetischen Analysen (Giribet 2003), so zeigt die vorliegende Arbeit im Vergleich aller bisher durchgeführten phylogenetischen Analysen (Bourlat et al. 2006; Bourlat et al. 2003; Dunn et al. 2008; Perseke et al. 2007) sogar insgesamt die beste Unterstützung für die Schwestergruppenbeziehung zwischen Xenoturbellida und Ambulacraria. Der monophyletische Ursprung der Ambulacraria (Turbeville et al. 1994) ist dabei mittlerweile allgemein anerkannt, insbesondere da diese Verzweigung in phylogenomischen Analysen fast immer die maximale Unterstützung erhalten hat [e.g. (Bourlat et al. 2006; Dunn et al. 2008)].

Die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Chordata betrachtend zeigen auch die Ergebnisse dieser Arbeit Unterstützung für das Supertaxon Olfactores [Vertebrata + Urochordata, (Jefferies 1991)], wenn auch mit geringerer Unterstützung als andere Analysen (Bourlat et al. 2006; Dunn et al. 2008). Dieses Supertaxon wurde im Jahr 2006 erstmals durch phylogenomischer Analysen unterstützt (Delsuc et al. 2006). Obgleich die Bayes'schen Rekonstruktionen mit 0.99/0.99 (BPP/PPP) vergleichbare Ergebnisse zu den Arbeiten von Bourlat et al. (2006) und Dunn et al. (2008) mit 1.00/1.00 BPP/PPP zeigen, ergeben die mit meinem Datensatz durchgeführten Maximum Likelihood basierten phylogenetischen Rekonstruktionen nur schwache Unterstützung für die Olfactores. Die Treefinder-Analyse mit 54 ELW zeigt erstaunlicherweise nur halb so viel Unterstützung wie die Treefinder Analyse von Bourlat et al. (2006) mit 99 ELW.

Die Stellung der Cephalochordata basal zu den Olfactores unterstützen sowohl die hier durchgeführten Bayes'schen Analysen als auch die Analysen von Bourlat et al. (2006) und Dunn et al. (2008) mit maximalen BPP. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Maximum Likelihood-basierten Rekonstruktionen resultieren in einem deutlich höheren Unterstützungswert für die Gruppierung der Cephalochordata mit den Olfactores. Die Treefinder basierten Rekonstruktion zeigt mit 97 ELW einen signifikant höheren Wert als die 52 ELW der Analyse von Bourlat et al. (2006).

## DISKUSSION

Die Ergebnisse dieser Arbeit sowie die aktuellen phylogenetischen und auf „Total Evidence“ basierenden Analysen (Bourlat et al. 2006; Bourlat et al. 2008; Delsuc et al. 2006; Dunn et al. 2008; Swalla and Smith 2008) zusammenfassend kann die Phylogenie der Deuterostomia folgendermaßen beschrieben werden (Abbildung 4.2): Die Deuterostomia bestehen aus 2 Subgruppen, von denen die eine aus den Ambulacraria und den basal dazu stehenden Xenoturbellida besteht, die andere aus Chordata, innerhalb derer die Cephalochordata basal zu den Olfactores stehen.

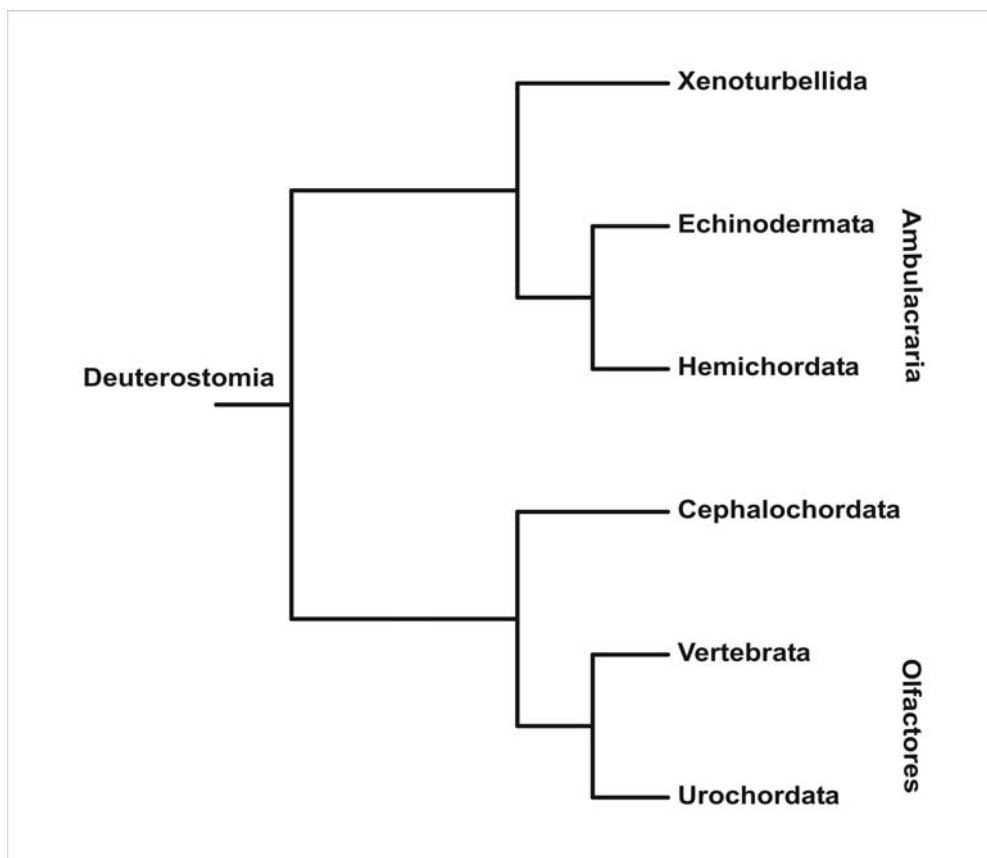


Abbildung 4.2: Phylogenie der Deuterostomia in der Zusammenfassung

## 4.4 Phylogenomische Analysen der Syndermata

### 4.4.1 Die phylogenetische Stellung der Syndermata

Die phylogenetische Stellung der Syndermata innerhalb der **Spiralia** wurde schon im Rahmen molekularer Analysen basierend auf 18S rRNA (Garey et al. 1998), 18S rRNA und 28S rRNA (Passamanek and Halanych 2006) und ribosomalen Proteinen (Hausdorf et al. 2007) sowie der Analyse von morphologischen Charakteren wie Spiralfurchung und einem subepidermale Cerebralganglion (Ahlrichs 1995b) beschrieben.

Die Zugehörigkeit der Syndermata zu den Spiralia konnte in der vorliegenden Arbeit mit allen phylogenomischen Analysen zur Phylogenie der Syndermata verifiziert werden (Abbildung 3.8, Abbildung 3.9, Abbildung 3.11 -Abbildung 3.14, Abbildung 3.16 - Abbildung 3.18).

Ungeklärt hingegen bleibt, ob die Syndermata mit den Tierstämmen Platyhelminthes, Gnathostomulida und Gastrotricha im Spiralia-Baum zusammen zu den **Platyzoa** (Cavalier-Smith 1998) gezählt werden können. Hierfür konnten im Rahmen dieser Arbeit weder eindeutige Beweise noch Gegenbeweise erbracht werden: In den Analysen zur Phylogenie der Spiralia (Kap. 3.3.1, Platyzoa-Taxa: Syndermata, Platyhelminthes) konnte in der PhyloBayes-Analyse (Abbildung 3.8) keine Unterstützung für die Platyzoa gefunden werden, da die Syndermata basal in den Spiralia standen und es dadurch keine Unterstützung für ein monophyletisches Taxon aus Syndermata und Platyhelminthes geben konnte. Die Treefinder-Analyse (Abbildung 3.9) hingegen unterstützt die Platyzoa-Hypothese, da nach dieser Analyse die Spiralia in monophyletische Lophotrochozoa und Platyzoa (Platyhelminthes und Syndermata) eingeteilt werden können.

In den Analysen zur Phylogenie der Gnathifera (Kap. 3.3.2, Platyzoa-Taxa: Syndermata, Platyhelminthes, Gnathostomulida, Gastrotricha) konnte immerhin mit drei von vier Methoden (Treefinder/Treefinder-partitioniert/PhyML) Unterstützung für die Platyzoa-Hypothese gefunden werden. Die vierte Methode, PhyloBayes, zeigte zwar jeweils die Syndermata mit den Gnathostomulida und die Gastrotricha mit den Platyhelminthes monophyletisch (Abbildung 3.11), jedoch stellte sie die Syndermata mit den Gnathostomulida basal innerhalb der Spiralia. Die PhyML-Analyse zeigt zwar ein monophyletisches Taxon aus Platyhelminthes, Syndermata, Gnathostomulida und Gastrotricha (Abbildung 3.13), jedoch gruppieren unerwarteter Weise die Priapulida mit den Gastrotricha zusammen. Dies steht allen aktuellen Analysen zur Phylogenie der Ecdysozoa [e.g. (Bourlat et al. 2008; Telford et al. 2008)] entgegen und muß als Artefakt angesehen werden. Die Treefinder-Analysen

hingegen zeigten beide (nicht-partitioniert und partitioniert) monophyletische Platyzoa (Abbildung 3.12, Abbildung 3.14), mit Syndermata und Gnathostomulida als Schwestergruppen und Gastrotricha und Platyhelminthes als Schwestergruppen. In den Analysen zur internen Phylogenie der Syndermata (Kap. 3.3.3, Platyzoa-Taxa: Syndermata, Platyhelminthes) konnte ebenfalls in zwei von drei Rekonstruktionen Unterstützung für die Platyzoa-Hypothese gefunden werden. Auch hier wieder zeigt die PhyloBayes-Analyse (Abbildung 3.16) keine Unterstützung für die Platyzoa, da die Syndermata basal innerhalb der Spiralia zu liegen kamen. Die Treefinder-Analyse (Abbildung 3.17) und die PhyML-Analyse (Abbildung 3.18) hingegen ergaben monophyletische Platyzoa, bestehend aus Syndermata und Platyhelminthes, mit teilweise guter Unterstützung (92 ELW, 59 BS).

Die Schwestergruppenbeziehung der Syndermata und der Gnathostomulida (**Gnathifera**) ist innerhalb der Platyzoa ein „Eckpfeiler“. Die Gnathifera-Hypothese basiert auf morphologischen Daten zur Ultrastruktur der Kieferapparate (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997) und konnte auch schon mit molekularen Untersuchungen unterstützt werden (Giribet et al. 2000; Sørensen et al. 2000). Im Rahmen dieser Arbeit wurden Gnathifera erstmals in einem phylogenomischen Ansatz bestätigt. In allen vier zur Phylogenie der Gnathifera durchgeführten Analysen (Kap. 3.3.2, Abbildung 3.11 - Abbildung 3.14) sind dabei die Gnathostomulida die Schwestergruppe zu den Syndermata und ergeben so eine starke phylogenomische Unterstützung für die Gnathifera-Hypothese.

Zusammenfassend läßt sich also zur phylogenetischen Stellung der Syndermata Folgendes festhalten:

Die Syndermata sind den Protostomia und darin den Spiralia zuzuordnen und bilden mit ihrer Schwestergruppen, den Gnathostomulida, das Taxon Gnathifera. Ob sie mit den Gnathostomulida, den Platyhelminthes und den Gastrotricha zum Taxon Platyzoa gruppiert werden können, muß durch weitere Analysen der Zusammenhänge innerhalb der Spiralia untersucht werden. Dazu ist ein erhöhtes Taxon-Sampling der involvierten Taxa unabdingbar, wie es schon von Dunn et al. (2008) postuliert wurde.

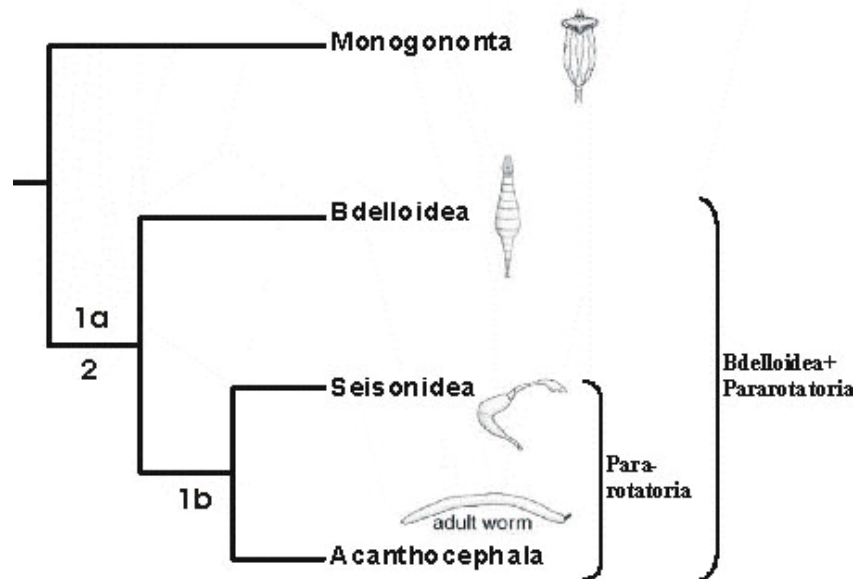
#### 4.4.2 Zur internen Phylogenie der Syndermata

Im Gegensatz zu den partiell widersprüchlichen Ergebnisse bezüglich der phylogenetischen Stellung der Syndermata im Spiralia-Baum zeigten die Rekonstruktionen der internen Phylogenie der Syndermata (Abbildung 3.16 - Abbildung 3.18) und die Analysen zur Phylogenie der Gnathifera (Abbildung 3.11 - Abbildung 3.14) durchweg das Rotiferen-Taxon Bdelloidea als Schwestergruppe der Nicht-Räderorgantragenden Acanthocephala. Die dabei allerdings teilweise moderaten Unterstützungswerte in den Analysen zur interne Phylogenie der Syndermata (Kap. 3.3..3) könnten prinzipiell auf fehlende Daten innerhalb des Alignments eines oder mehreren Taxa der Syndermata zurückzuführen sein (Hartmann and Vision 2008). Dies konnte jedoch durch die Untersuchung eines kleineren Datensatzes, der die gleiche Topologie mit leicht höheren Unterstützungswerten zeigte, nahezu ausgeschlossen werden.

Die hohe Stabilität des gefundenen Knotens (Acanthocephala + Bdelloidea) sowie die Ergebnisse der Hypothesentests zur Phylogenie der Syndermata (Tabelle 3.13) weisen also insgesamt auf eine Paraphylie der Eurotatoria (Monogononta + Bdelloidea) hin.

Das in dieser Arbeit erbrachte Ergebnis, dass die Eurotatoria nicht monophyletisch sind, widerlegt drei der fünf konkurrierenden Hypothesen zur internen Phylogenie der Syndermata. Die **Eurotatoria+Pararotatoria**-Hypothese (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Ahlrichs 1998), die klassische **Rotifera+Acanthocephala**-Hypothese (Nielsen 1995; Wallace et al. 1996) und die **Eurotatoria+Acanthocephala**-Hypothese (Mark Welch 2000) beinhalten allesamt monophyletische Eurotatoria und können somit verworfen werden. Auf den ersten Blick unterstützen meine Ergebnisse damit eher die Lemniscea-Hypothese (Lorenzen 1985), betrachtet man die Gruppierung von Acanthocephala und Bdelloidea, unter Ausschluß der Seisonidea. Es besteht jedoch durchaus die Möglichkeit, dass die Seisonidea die wirkliche Schwestergruppe der Acanthocephala sind, wie morphologische (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Ahlrichs 1998), molekulare (Herlyn et al. 2003) und kombinierende Analysen (Sørensen and Giribet 2006; Zrzavy 2001) postulieren. Auch eine Schwestergruppenbeziehung der Seisonidea und Bdelloidea kann derzeit natürlich noch nicht ausgeschlossen werden [siehe Einzelbäume in (Garcia-Varela and Nadler 2006)]. Es bleiben also die **Lemniscea**-Hypothese (Lorenzen 1985) und die **Hemirotifera**-Hypothese (Sørensen and Giribet 2006), um die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Syndermata zu beschreiben.

Betrachtet man die Evolution morphologischer Charaktere im Blickwinkel sowohl der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten phylogenomischen Analysen, als auch vorangegangener morphologischer (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Ahlrichs 1998), molekularer (Herlyn et al. 2003) und kombinierter Analysen (Sørensen and Giribet 2006; Zrzavy 2001), so ist es möglich und auch wahrscheinlich, dass die Seisonidea die wirkliche Schwestergruppe der Acanthocephala sind (Abbildung 4.3). Das Räderorgan könnte über eine teilweise Reduktion hin zur Gruppierung der Bdelloidea, Seisonidea und Acanthocephala (Abbildung 4.3 - 1a) komplett in der Linie der Seisonidea und Acanthocephala reduziert worden sein (Abbildung 4.3 - 1b). Eine ähnliche Reduktion eines in der Evolution erst kurz zuvor entwickelten morphologischen Merkmals wurde bei der Gruppe der Phasmatodea beschrieben, deren Flügel reduziert wurden (Whiting et al. 2003). Auch das Auftreten des einziehbaren anterioren Körperteils (Rostrum in Bdelloidea und Seisonidea, Proboscis in Acanthocephala) könnte eine evolutionäre Neuerung in der Linie der Bdelloidea, Seisonidea und Acanthocephala sein (Abbildung 4.3 - 2). Sowohl die partielle bzw. komplette Reduktion des Räderorgans als auch das Auftreten des einziehbaren anterioren Körperteils können durch Änderungen im Lebensstil sowie der Fortbewegung der Subtaxa der Syndermata erklärt werden: Von den ursprünglich frei-lebenden und frei-schwimmenden Monogononta über frei-lebende, Egel-ähnlich-kriechenden Bdelloidea und epibiontischen Seisonidea bis hin zu den endoparasitären und in ihrer Fortbewegung eingeschränkten Acanthocephala. Gerade das Auftreten des einziehbaren anterioren Körperteils könnte aufgrund der enormen Wichtigkeit der Proboscis für die Verankerung der adulten Acanthocephala in ihrem Endwirten (Taraschewski 2000) das Schlüsselereignis zur Evolution des Endoparasitismus der Acanthocephala gewesen sein. Festzuhalten bleibt jedoch, dass ohne molekulare Daten der Seisonidea die Frage der internen Syndermata-Phylogenie nicht schlußendlich geklärt werden kann.



**Abbildung 4.3: Hypothetische interne Phylogenie der Syndermata und Evolution morphologischer Charaktere**

Darstellung der möglichen internen Phylogenie der Syndermata, basierend auf den vorliegenden Daten und vorangegangenen morphologischen (Ahlrichs 1995b; Ahlrichs 1997; Ahlrichs 1998), molekularen (Herlyn et al. 2003) und kombinierten Analysen (Sørensen and Giribet 2006; Zrzavy 2001). Das namensgebende Räderorgan der Rotifera ist in den Monogononta noch vorhanden und durchlief möglicherweise eine partielle Reduktion hin zur Bdelloidea+Seisonidea+Acanthocephala-Linie (1a). Auf dem Ast zu den Pararotatoriern erfolgte wohl die komplette Reduktion (1b). Das einziehbare anteriore Körperteil entwickelte sich demnach erst nach der Trennung der Monogononta von der Bdelloidea+Pararotatoria-Linie.



## 4.5 Ausblick

Basierend auf den Ergebnissen dieser Arbeit stehen folgende weitere Projekte an:

- Die Aufklärung der internen phylogenetischen Zusammenhänge der Syndermata. Dazu ist es unabdingbar, phylogenomische Daten der Seisonidea zu generieren und zu analysieren. Weiterhin sollte die Abdeckung der anderen Taxa der Syndermata (Monogononta, Bdelloidea und Acanthocephala) durch phylogenomische Daten vergrößert werden, um die Analyse auf einem breiter angelegten Taxon-Sampling fußen lassen zu können.
- Die internen phylogenetischen Zusammenhänge der Subtaxa der Acanthocephala (Archi-, Eo-, Palae- und Poly-Acanthocephala) sollten durch phylogenomische Analysen verifiziert.
- Der existierende Datensatz zur Untersuchung der Phylogenie der Gnathifera sollte mit verfügbaren Daten der Myzostomida und Acoela erweitert und erneut analysiert werden.
- Die Erweiterungen der Gnathifera-Hypothese *sensu* Giribet und *sensu* Kristensen und Funch sollte mittels breit angelegter molekularer Analysen untersucht werden. In Rahmen dieser Untersuchung sollten phylogenomische Daten der Taxa Cyclophora und Micrognathozoa, sowie weitere Daten der Gnathostomulida generiert werden.
- Zur Untersuchung der Platyzoa-Hypothese sollten phylogenomische Daten der Taxa Gastrotricha und Platyhelminthes generiert werden und mit den neu-generierten Daten der Syndermata, Cyclophora, Micrognathozoa und Gnathostomulida kombiniert werden.
- Methodisch sollten die bisher verwendeten Alignments durch Anwendung aktueller Tools zur Suche weiterer orthologer Gene in EST-Daten erweitert werden.

## 5 Zusammenfassung

**“Scientists often have a naive faith that if only they could discover enough facts about a problem, these facts would somehow arrange themselves in a compelling and true solution.”**

(Theodosius Dobzhansky)

Im Rahmen der vorliegenden Dissertation sollten die phylogenetischen Stellungen der Xenoturbellida (Deuterostomia) und der Syndermata (Protostomia) mit phylogenomischen Techniken untersucht werden.

Auf methodischer Ebene konnte gezeigt werden, dass **ribosomale Proteine** aufgrund ihres mittleren bis hohen Konservierungsgrades, ihrer Häufigkeit in kleineren EST-Projekten, damit verbunden ihrer Häufigkeit in Datenbanken und ihres phylogenetischen Informationsgehalts nützliche Werkzeuge für phylogenetische Fragestellungen sind.

Es konnte durch phylogenetische Rekonstruktionen und Hypothesentest auf Basis eines 11.912 Aminosäuren langen Datensatzes gezeigt werden, dass die **Xenoturbellida** innerhalb der Deuterostomia eine Schwestergruppenbeziehung zu den Ambulacraria eingehen. Diese Arbeit zeigt im Vergleich aller bisher durchgeführten Arbeiten die beste statistische Unterstützung für diese Topologie. Weiterhin konnte untermauert werden, dass die Urochordata vermutlich anstelle der Cephalochordata die Schwestergruppe der Vertebrata sind. Der Vergleich der publizierten *Xenoturbella* EST-Datensätze mit dem eigenen Datensatz ließ den Rückschluß zu, dass ESTs offenbar klar weniger anfällig gegen Kontaminationen mit Erbmaterial (DNA+RNA) anderer Spezies sind als PCR-Amplifikate genomischer oder mitochondrialer Gene. Allerdings bestimmt anscheinend der physiologische Zustand der Tiere die Repräsentation von Transkriptklassen wie Streßproteine und mitochondriale Transkripte. Die bakteriellen Transkripte in einem der EST-Datensätze stammen vermutlich von Chlamydien, die möglicherweise symbiontisch in *Xenoturbella bocki* leben.

Im Bereich der Protostomia wurden drei EST-Projekte für Vertreter der **Syndermata** durchgeführt. Basierend auf drei verschiedenen Proteinalignment-Datensätzen von 11.492 bis 11.143 Aminosäuren Länge konnte gezeigt werden, dass die Syndermata innerhalb der Spiralia einzugruppiert sind und dass sie mit den Gnathostomulida das monophyletische Supertaxon Gnathifera bilden. Die genaue phylogenetische Position der Syndermata innerhalb der Spiralia konnte hingegen noch nicht eindeutig geklärt werden, ebenso wie kein kongruenter Beweis für die Existenz des Supertaxons Platyzoa gefunden werden konnte. Im Rahmen der Untersuchung der internen Phylogenie der Syndermata konnten drei der fünf konkurrierenden Hypothesen aufgrund der Paraphylie der Eurotatoria ausgeschlossen werden. Da keine Daten der Seisonidea in den Analysen implementiert waren, bleibt die Frage der internen Phylogenie der Syndermata letztlich offen. Klar ist jedoch, dass die Eurotatoria nicht wie bislang angenommen monophyletisch sind, da die räderorgantragenden Bdelloidea keinesfalls den morphologisch diesbezüglich ähnlichen Monogononta ähnlich sind, sondern den räderorganlosen Acanthocephala näher stehen. Die Abbildung der molekularen Phylogenie auf die morphologischen Verhältnisse zeigt, dass das Räderorgan (partiell oder komplett) kurz nach der Aufspaltung der Syndermata in Monogononta und Acanthocephala + Bdelloidea in der Acanthocephala + Bdelloidea-Linie reduziert wurde. Die Entstehung des einziehbaren hinteren Körperteils (Rostrum bei Bdelloidea bzw. Proboscis bei Acanthocephala) in der Acanthocephala + Bdelloidea-Linie könnte das Schlüsselereignis zur Entstehung des Endoparasitismus der Acanthocephala gewesen sein.

## 6 Literaturverzeichnis

- Abascal F, Zardoya R, Posada D (2005) ProtTest: selection of best-fit models of protein evolution. *Bioinformatics* 21:2104-5
- Aguinaldo AMA, Turbeville JM, Linford LS, Rivera MC, Garey JR, Raff RA, Lake JA (1997) Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 387:489-493
- Ahrlrichs WH (1995a) *Seison annulatus* und *Seison nebaliae* - Ultrastruktur und Phylogenie. *Verh dtsch zool Ges.* 88:155
- Ahrlrichs WH (1995b) Ultrastruktur und Phylogenie von *Seison nebaliae* (Grube 1859) und *Seison annulatus* (Claus 1876) Hypothesen und Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Bilateria. Cuvillier, Göttingen
- Ahrlrichs WH (1997) Epidermal ultrastructure of *Seison nebaliae* and *Seison annulatus*, and a comparison of epidermal structures within the Gnathifera. *Zoomorphology* 117:41-48
- Ahrlrichs WH (1998) Spermatogenesis and ultrastructure of the spermatozoa of *Seison nebaliae* (Syndermata). *Zoomorphology* 118:255-261
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle Proceedings of the 2nd International Symposium on Information Theory, Budapest, Hungary: 267-281
- Amin OM, Ha NV, Heckmann RA (2008) New and already known acanthocephalans from amphibians and reptiles in Vietnam, with keys to species of *Pseudoacanthocephalus* Petrochenko, 1956 (Echinorhynchidae) and *Sphaerechinorhynchus* Johnston and Deland, 1929 (Plagiorhynchidae). *J Parasitol* 94:181-9
- Amin OM, Van Ha N (2008) On a new acanthocephalan family and a new order from birds in Vietnam. *J Parasitol*:1
- Arkhipova IR, Meselson M (2005) Diverse DNA transposons in rotifers of the class Bdelloidea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:11781-11786
- Ashburner M, Ball CA, Blake JA, Botstein D, Butler H, Cherry JM, Davis AP, Dolinski K, Dwight SS, Eppig JT, Harris MA, Hill DP, Issel-Tarver L, Kasarskis A, Lewis S, Matese JC, Richardson JE, Ringwald M, Rubin GM, Sherlock G (2000) Gene ontology: tool for the unification of biology. The Gene Ontology Consortium. *Nat Genet* 25:25-9
- Baptiste E, Brinkmann H, Lee JA, Moore DV, Sensen CW, Gordon P, Durufle L, Gaasterland T, Lopez P, Muller M, Philippe H (2002) The analysis of 100 genes supports the grouping of three highly divergent amoebae: *Dictyostelium*, *Entamoeba*, and *Mastigamoeba*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:1414-1419
- Bininda-Emonds OR (2004) The evolution of supertrees. *Trends Ecol Evol* 19:315-22

- Bininda-Emonds OR, Gittleman JL, Purvis A (1999) Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol Rev Camb Philos Soc* 74:143-75
- Birnboim HC, Doly J (1979) A rapid alkaline extraction procedure for screening recombinant plasmid DNA. *Nucleic Acids Res* 7:1513-23
- Blanquart S, Lartillot N (2006) A Bayesian compound stochastic process for modeling nonstationary and nonhomogeneous sequence evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23:2058-2071
- Bourlat SJ, Juliusdottir T, Lowe CJ, Freeman R, Aronowicz J, Kirschner M, Lander ES, Thorndyke M, Nakano H, Kohn AB, Heyland A, Moroz LL, Copley RR, Telford MJ (2006) Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature* 444:85-88
- Bourlat SJ, Nielsen C, Economou AD, Telford MJ (2008) Testing the new animal phylogeny: A phylum level molecular analysis of the animal kingdom. *Mol Phylogenet Evol*
- Bourlat SJ, Nielsen C, Lockyer AE, Littlewood DTJ, Telford MJ (2003) Xenoturbella is a deuterostome that eats molluscs. *Nature* 424:925-928
- Castresana J (2000) Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Mol Biol Evol* 17:540-52
- Cavalier-Smith T (1998) A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73:203-266
- Delsuc F, Brinkmann H, Chourrout D, Philippe H (2006) Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature* 439:965-8
- Delsuc F, Brinkmann H, Philippe H (2005) Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Reviews Genetics* 6:361-375
- Dimmic MW, Rest JS, Mindell DP, Goldstein RA (2002) rtREV: an amino acid substitution matrix for inference of retrovirus and reverse transcriptase phylogeny. *J Mol Evol* 55:65-73
- Dopazo H, Dopazo J (2005) Genome-scale evidence of the nematode-arthropod clade. *Genome Biol* 6:R41
- Dunn CW, Hejnol A, Matus DQ, Pang K, Browne WE, Smith SA, Seaver E, Rouse GW, Obst M, Edgecombe GD, Sørensen MV, Haddock SH, Schmidt-Rhaesa A, Okusu A, Kristensen RM, Wheeler WC, Martindale MQ, Giribet G (2008) Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*
- Ehlers U (1991) Comparative Morphology of Statocysts in the Platyhelminthes and the Xenoturbellida. *Hydrobiologia* 227:263-271
- Ehlers U, Sopott-Ehlers B (1997) Ultrastructure of the subepidermal musculature of *Xenoturbella bocki*, the adelphotaxon of the Bilateria. *Zoomorphology* 117:71-79
- Ewing B, Hillier L, Wendl MC, Green P (1998) Base-calling of automated sequencer traces using phred. I. Accuracy assessment. *Genome Res* 8:175-85

- Felsenstein J (1978) Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst Zool* 27:401-410
- Fontaneto D, Boschetti C, Ricci C (2008) Cryptic diversification in ancient asexuals: evidence from the bdelloid rotifer *Philodina flaviceps*. *J Evol Biol* 21:580-7
- Fritzsche G, Bohme MU, Thorndyke M, Nakano H, Israelsson O, Stach T, Schlegel M, Hankeln T, Stadler PF (2008) PCR survey of *Xenoturbella bocki* Hox genes. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 310:278-84
- Garcia-Varela M, Cummings MP, de Leon GPP, Gardner SL, Lacleste JP (2002) Phylogenetic analysis based on 18S ribosomal RNA gene sequences supports the existence of class polyacanthocephala (acanthocephala). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23:288-292
- Garcia-Varela M, de Leon GPP, de la Torre P, Cummings MP, Sarma SSS, Lacleste JP (2000) Phylogenetic relationships of Acanthocephala based on analysis of 18S ribosomal RNA gene sequences. *Journal of Molecular Evolution* 50:532-540
- Garcia-Varela M, Nadler SA (2006) Phylogenetic relationships among Syndermata inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:61-72
- Garey JR, Near TJ, Nonnemacher MR, Nadler SA (1996) Molecular evidence for Acanthocephala as a subtaxon of Rotifera. *Journal of Molecular Evolution* 43:287-292
- Garey JR, Schmidt-Rhaesa A (1998) The essential role of "minor" phyla in molecular studies of animal evolution. *American Zoologist* 38:907-917
- Garey JR, Schmidt-Rhaesa A, Near TJ, Nadler SA (1998) The evolutionary relationships of rotifers and acanthocephalans. *Hydrobiologia* 388:83-91
- Gee H (2003) Zoology: You aren't what you eat. *Nature* 424:885-886
- Giribet G (2002) Current advances in the phylogenetic reconstruction of metazoan evolution. A new paradigm for the Cambrian explosion? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24:345-357
- Giribet G (2003) Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. *Systematic Biology* 52:554-564
- Giribet G (2008) Assembling the lophotrochozoan (=spiralian) tree of life. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 363:1513-22
- Giribet G, Distel DL, Polz M, Sterrer W, Wheeler WC (2000) Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: A combined approach of 18S rDNA sequences and morphology. *Systematic Biology* 49:539-562
- Giribet G, Sørensen MV, Funch P, Kristensen RM, Sterrer W (2004) Investigations into the phylogenetic position of Micrognathozoa using four molecular loci. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 20:1-13
- Gissi C, Pesole G (2003) Transcript mapping and genome annotation of ascidian mtDNA using EST data. *Genome Res* 13:2203-12

- Gladyshev EA, Meselson M, Arkhipova IR (2007) A deep-branching clade of retrovirus-like retrotransposons in bdelloid rotifers. *Gene* 390:136-145
- Gladyshev EA, Meselson M, Arkhipova IR (2008) Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science* 320:1210-1213
- Goodman M, Czelusniak J, Koop BF, Tagle DA, Slightom JL (1987) Globins: a case study in molecular phylogeny. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 52:875-90
- Grobben K (1908) Die systematische Einteilung des Tierreichs. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 54:491-511
- Grobben K (1910) *Claus-Grobben: Lehrbuch der Zoologie*, second ed. Elvert'sche Verlagsbuchhandlung, Marburg
- Guindon S, Gascuel O (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst Biol* 52:696-704
- Halanych KM, Bacheller JD, Aguinaldo AMA, Liva SM, Hillis DM, Lake JA (1995) Evidence from 18S Ribosomal DNA That the Lophophorates Are Protostome Animals. *Science* 267:1641-1643
- Hansmann S, Martin W (2000) Phylogeny of 33 ribosomal and six other proteins encoded in an ancient gene cluster that is conserved across prokaryotic genomes: influence of excluding poorly alignable sites from analysis. *Int J Syst Evol Microbiol* 50 Pt 4:1655-63
- Hartmann S, Vision TJ (2008) Using ESTs for phylogenomics: Can one accurately infer a phylogenetic tree from a gappy alignment? *Bmc Evolutionary Biology* 8:-
- Hassanin A (2006) Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: Strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:100-116
- Hausdorf B, Helmkampf M, Meyer A, Witek A, Herlyn H, Bruchhaus I, Hankeln T, Struck TH, Lieb B (2007) Spiralian phylogenomics supports the resurrection of Bryozoa comprising Ectoprocta and Entoprocta. *Mol Biol Evol* 24:2723-9
- Helmkampf M, Bruchhaus I, Hausdorf B (2008a) Multigene analysis of lophophorate and chaetognath phylogenetic relationships. *Mol Phylogenet Evol* 46:206-14
- Helmkampf M, Bruchhaus I, Hausdorf B (2008b) Phylogenomic analyses of lophophorates (brachiopods, phoronids and bryozoans) confirm the Lophotrochozoa concept. *Proc Biol Sci* 275:1927-33
- Hendy MD, Penny D (1989) A Framework for the Quantitative Study of Evolutionary Trees. *Systematic Zoology* 38:297-309
- Herlyn H, Ehlers U (2001) Organisation of the praesoma in *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala, Palaeacanthocephala) with special reference to the muscular system. *Zoomorphology* 121:13-18
- Herlyn H, Piskurek O, Schmitz J, Ehlers U, Zischler H (2003) The syndermatan phylogeny and the evolution of acanthocephalan endoparasitism as inferred from 18S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:155-164
- Hillis DM, Pollock DD, McGuire JA, Zwickl DJ (2003) Is sparse taxon sampling a problem for phylogenetic inference? *Syst Biol* 52:124-6

- Huelsenbeck JP, Ronquist F (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-5
- Hughes J, Longhorn SJ, Papadopoulou A, Theodorides K, de Riva A, Mejia-Chang M, Foster PG, Vogler AP (2006) Dense taxonomic EST sampling and its applications for molecular systematics of the Coleoptera (beetles). *Mol Biol Evol* 23:268-78
- Hur JH, Van Doninck K, Mandigo ML, Meselson M (2008) Degenerate Tetraploidy Was Established Before Bdelloid Rotifer Families Diverged. *Mol Biol Evol*
- Hyman LH (1951) *The Invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta*. McGraw-Hill, New York
- Hyman LH (1959) *The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups, Chaetognatha, Hemichordata, Pogonophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida, the coelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York
- Israelsson O (1997)... and molluscan embryogenesis. *Nature* 390:32-32
- Israelsson O (1999) New light on the enigmatic *Xenoturbella* (phylum uncertain): ontogeny and phylogeny. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266:835-841
- Israelsson O (2007) Chlamydial symbionts in the enigmatic *Xenoturbella* (Deuterostomia). *Journal of Invertebrate Pathology* 96:213-220
- Israelsson O (2008) *Xenoturbella* (Deuterostomia) does probably feed on dissolved organic matter. *Marine Biology research in press*
- Israelsson O, Budd GE (2005) Eggs and embryos in *Xenoturbella* (phylum uncertain) are not ingested prey. *Dev Genes Evol* 215:358-63
- Jefferies RPS (1991). In: Bock GR, Marsh J (eds) *Biological Asymmetry and Handedness*  
Wiley, Chichester
- Jeffroy O, Brinkmann H, Delsuc F, Philippe H (2006) Phylogenomics: the beginning of incongruence? *Trends Genet* 22:225-31
- Jobb G (2007) TREEFINDER Available from Munich, distributed by the author at [www.treefinder.de](http://www.treefinder.de)
- Jobb G, von Haeseler A, Strimmer K (2004) TREEFINDER: a powerful graphical analysis environment for molecular phylogenetics. *Bmc Evolutionary Biology* 4:-
- Jones DT, Taylor WR, Thornton JM (1992) The rapid generation of mutation data matrices from protein sequences. *Comput Appl Biosci* 8:275-82
- Kishino H, Hasegawa M (1989) Evaluation of the Maximum-Likelihood Estimate of the Evolutionary Tree Topologies from DNA-Sequence Data, and the Branching Order in Hominoidea. *Journal of Molecular Evolution* 29:170-179
- Landais I, Ogliastro M, Mita K, Nohata J, Lopez-Ferber M, Duonor-Cerutti M, Shimada T, Fournier P, Devauchelle G (2003) Annotation pattern of ESTs from *Spodoptera frugiperda* Sf9 cells and analysis of the ribosomal protein genes reveal insect-specific features and unexpectedly low codon usage bias. *Bioinformatics* 19:2343-50



- Lartillot N, Brinkmann H, Philippe H (2007) Suppression of long-branch attraction artefacts in the animal phylogeny using a site-heterogeneous model. *BMC Evol Biol* 7 Suppl 1:S4
- Lartillot N, Philippe H (2004) A Bayesian mixture model for across-site heterogeneities in the amino-acid replacement process. *Molecular Biology and Evolution* 21:1095-1109
- Littlewood DT, Telford MJ, Clough KA, Rohde K (1998) Gnathostomulida--an enigmatic metazoan phylum from both morphological and molecular perspectives. *Mol Phylogenet Evol* 9:72-9
- Longhorn SJ, Foster PG, Vogler AP (2007) The nematode-arthropod clade revisited: phylogenomic analyses from ribosomal protein genes misled by shared evolutionary biases. *Cladistics* 23:130-144
- Lorenzen S (1985) Phylogenetic aspects of pseudocoelomate evolution. In: Conway Morris S, George, J.D., Gibson, R., Platt, H.M. (ed) *The origins and relationships of lower invertebrates*. Clarendon Press, Oxford, p 210-223
- Lundin K (1998) The epidermal ciliary rootlets of *Xenoturbella bocki* (Xenoturbellida) revisited: new support for a possible kinship with the Acoelomorpha (Platyhelminthes). *Zoologica Scripta* 27:263-270
- Lundin K (2001) Degenerating epidermal cells in *Xenoturbella bocki* (phylum uncertain), Nemertodermatida and Acoela (Platyhelminthes). *Belgian Journal of Zoology* 131:153-157
- Mallatt J, Winchell CJ (2002) Testing the new animal phylogeny: first use of combined large-subunit and small-subunit rRNA gene sequences to classify the protostomes. *Mol Biol Evol* 19:289-301
- Mark Welch DB (2000) Evidence from a protein-coding gene that acanthocephalans are rotifers. *Invertebrate Biology* 119:17-26
- Mark Welch DB, Mark Welch JL, Meselson M (2008) Evidence for degenerate tetraploidy in bdelloid rotifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:5145-5149
- Mark Welch DB, Meselson M (2000) Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science* 288:1211-1215
- Melone G, Ferraguti M (1999) Rotifera. In: Jamieson BGM (ed) *Reproductive Biology of Invertebrates, Part A, Progress in Male Gamete Biology*. Oxford and IBH Publishing Co., New Dehli, p 157-169
- Melone G, Ricci C, Segers H, Wallace RL (1998) Phylogenetic relationships of phylum Rotifera with emphasis on the families of Bdelloidea. *Hydrobiologia* 387-388:101-107
- Meyer A (1933) *Acanthocephala* Bronn HG (ed) *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs* 4 (2/2). Akademische Verlagsgesellschaft mbH, Leipzig, p 582 pp
- Monks S (2001) Phylogeny of the Acanthocephala based on morphological characters. *Systematic Parasitology* 48:81-116

- Mushegian AR, Garey JR, Martin J, Liu LX (1998) Large-scale taxonomic profiling of eukaryotic model organisms: a comparison of orthologous proteins encoded by the human, fly, nematode, and yeast genomes. *Genome Res* 8:590-8
- Near TJ (2002) Acanthocephalan phylogeny and the evolution of parasitism. *Integrative and Comparative Biology* 42:668-677
- Near TJ, Garey JR, Nadler SA (1998) Phylogenetic relationships of the Acanthocephala inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10:287-298
- Nei M, Kumar S (2000) *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York
- Nielsen C (1995) *Animal Evolution Interrelationships of the Living phyla*. Oxford University Press, Oxford
- Noren M, Jondelius U (1997) *Xenoturbella's molluscan relatives ...* *Nature* 390:31-32
- Page RD (1996) TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Comput Appl Biosci* 12:357-8
- Passamaneck Y, Halanych KM (2006) Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: Evidence of lophophorate polyphyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:20-28
- Perseke M, Hankeln T, Weich B, Fritsch G, Stadler PF, Israelsson O, Bernhard D, Schlegel M (2007) The mitochondrial DNA of *Xenoturbella bocki*: genomic architecture and phylogenetic analysis. *Theory Biosci* 126:35-42
- Peterson KJ, Eernisse DJ (2001) Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol Dev* 3:170-205
- Philippe H, Lartillot N, Brinkmann H (2005) Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molecular Biology and Evolution* 22:1246-1253
- Philippe H, Snell EA, Baptiste E, Lopez P, Holland PW, Casane D (2004) Phylogenomics of eukaryotes: impact of missing data on large alignments. *Mol Biol Evol* 21:1740-52
- Pollock DD, Zwickl DJ, McGuire JA, Hillis DM (2002) Increased taxon sampling is advantageous for phylogenetic inference. *Syst Biol* 51:664-71
- Pouchkina-Stantcheva NN, Tunnacliffe A (2005) Spliced leader RNA-mediated trans-splicing in phylum Rotifera. *Molecular Biology and Evolution* 22:1482-1489
- Rannala B, Yang ZH (2008) Phylogenetic inference using whole Genomes. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 9:217-231
- Ren F, Tanaka H, Yang Z (2008) A likelihood look at the supermatrix-supertree controversy. *Gene*
- Ricci C (1998a) Anhydrobiotic capabilities of bdelloid rotifers. *Hydrobiologia* 388:321-326

- Ricci C (1998b) Are lemnisci and proboscis present in Bdelloidea? *Hydrobiologia* 387-388:93-96
- Ricci C, Melone G, Sotgia C (1993) Old and New Data on Seisonidea (Rotifera). *Hydrobiologia* 255:495-511
- Roeding F, Hagner-Holler S, Ruhberg H, Ebersberger I, von Haeseler A, Kube M, Reinhardt R, Burmester T (2007) EST sequencing of Onychophora and phylogenomic analysis of Metazoa. *Mol Phylogenet Evol* 45:942-51
- Rogozin IB, Wolf YI, Carmel L, Koonin EV (2007a) Analysis of rare amino acid replacements supports the Coelomata clade. *Mol Biol Evol* 24:2594-7
- Rogozin IB, Wolf YI, Carmel L, Koonin EV (2007b) Ecdysozoan clade rejected by genome-wide analysis of rare amino acid replacements. *Mol Biol Evol* 24:1080-90
- Rokas A, Carroll SB (2005) More genes or more taxa? The relative contribution of gene number and taxon number to phylogenetic accuracy. *Molecular Biology and Evolution* 22:1337-1344
- Rokas A, Williams BL, King N, Carroll SB (2003) Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature* 425:798-804
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-4
- Rosenberg MS, Kumar S (2001) Incomplete taxon sampling is not a problem for phylogenetic inference. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:10751-6
- Schaeffer B (1987) Deuterostome monophyly and phylogeny. *Evol. Biol.* 21:179-235
- Schierwater B, Eitel M, Jakob W, Osigus H-J, rgen, Hadrys H, Dellaporta SL, Kolokotronis S-O, DeSalle R (2009) Concatenated Analysis Sheds Light on Early Metazoan Evolution and Fuels a Modern Urmetazoon Hypothesis. *PLoS Biology* 7:e20
- Schmidt HA, Strimmer K, Vingron M, von Haeseler A (2002) TREE-PUZZLE: maximum likelihood phylogenetic analysis using quartets and parallel computing. *Bioinformatics* 18:502-4
- Segers H (2007) Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*:3-104
- Sørensen MV, Funch P, Willerslev E, Hansen AJ, Olesen J (2000) On the phylogeny of the Metazoa in the light of Cycliophora and Micrognathozoa. *Zoologischer Anzeiger* 239:297-318
- Sørensen MV, Giribet G (2006) A modern approach to rotiferan phylogeny: Combining morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:585-608
- Sørensen MV, Segers H, Funch P (2005) On a new Seison Grube, 1861 from coastal waters of Kenya, with a reappraisal of the classification of the Seisonida (Rotifera). *Zoological Studies* 44:34-43
- Stewart CB, Schilling JW, Wilson AC (1987) Adaptive Evolution in the Stomach Lysozymes of Foregut Fermenters. *Nature* 330:401-404

- Strimmer K, Rambaut A (2002) Inferring confidence sets of possibly misspecified gene trees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269:137-142
- Strimmer K, von Haeseler A (1997) Likelihood-mapping: a simple method to visualize phylogenetic content of a sequence alignment. *Proc Natl Acad Sci U S A* 94:6815-9
- Struck TH, Fisse F (2008) Phylogenetic position of Nemertea derived from phylogenomic data. *Mol Biol Evol*
- Suga K, Mark Welch D, Tanaka Y, Sakakura Y, Hagiwara A (2007) Analysis of expressed sequence tags of the cyclically parthenogenetic rotifer *Brachionus plicatilis*. *PLoS ONE* 2:e671
- Suga K, Welch DBM, Tanaka Y, Sakakura Y, Hagiwara A (2008) Two circular chromosomes of unequal copy number make up the mitochondrial genome of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Molecular Biology and Evolution* 25:1129-1137
- Swalla BJ, Smith AB (2008) Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 363:1557-68
- Taraschewski H (2000) Host-parasite interactions in acanthocephala: a morphological approach. *Advances in Parasitology*, Vol 46 46:1-179
- Telford MJ (2008) Xenoturbellida: The fourth deuterostome phylum and the diet of worms. *Genesis*
- Telford MJ, Bourtat SJ, Economou A, Papillon D, Rota-Stabelli O (2008) The evolution of the Ecdysozoa. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 363:1529-37
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) Clustal-W - Improving the Sensitivity of Progressive Multiple Sequence Alignment through Sequence Weighting, Position-Specific Gap Penalties and Weight Matrix Choice. *Nucleic Acids Research* 22:4673-4680
- Turbeville JM, Schulz JR, Raff RA (1994) Deuterostome Phylogeny and the Sister Group of the Chordates - Evidence from Molecules and Morphology. *Molecular Biology and Evolution* 11:648-655
- Wallace RL, Colburn RA (1989) Phylogenetic-Relationships within Phylum Rotifera - Orders and Genus *Notholca*. *Hydrobiologia* 186:311-318
- Wallace RL, Ricci C, Melone G (1996) A cladistic analysis of pseudocoelomate (aschelminth) morphology. *Invertebrate Biology* 115:104-112
- Wallace RL, Snell TW (2001) Rotifera. In: Thorp JH, Covich AP (eds) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, New York, p 187-248
- Wellenreuther R, Schupp I, Poustka A, Wiemann S (2004) SMART amplification combined with cDNA size fractionation in order to obtain large full-length clones. *BMC Genomics* 5:36
- Westblad E (1949) *Xenoturbella bocki* n.g, n-sp, a peculiar, primitive turbellarian type. *Ark. Zool.* 1:3-29
- Westheide W, Rieger R (1996) *Spezielle Zoologie, Teil 1. Einzeller und wirbellose Tiere*. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, NewYork

- Whelan S, Goldman N (2001) A general empirical model of protein evolution derived from multiple protein families using a maximum-likelihood approach. *Mol Biol Evol* 18:691-9
- Whiting MF, Bradler S, Maxwell T (2003) Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421:264-267
- Witek A, Herlyn H, Meyer A, Boell L, Bucher G, Hankeln T (2008) EST based phylogenomics of Syndermata questions monophyly of Eurotatoria. *BMC Evol Biol* 8:345
- Wolf YI, Rogozin IB, Grishin NV, Koonin EV (2002) Genome trees and the Tree of Life. *Trends in Genetics* 18:472-479
- Wolf YI, Rogozin IB, Koonin EV (2004) Coelomata and not Ecdysozoa: evidence from genome-wide phylogenetic analysis. *Genome Res* 14:29-36
- Yoshihama M, Uechi T, Asakawa S, Kawasaki K, Kato S, Higa S, Maeda N, Minoshima S, Tanaka T, Shimizu N, Kenmochi N (2002) The human ribosomal protein genes: sequencing and comparative analysis of 73 genes. *Genome Res* 12:379-90
- Zrzavy J (2001) The interrelationships of metazoan parasites: a review of phylum- and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses. *Folia Parasitologica* 48:81-103
- Zrzavy J, Mihulka S, Kepka P, Bezdek A, Tietz D (1998) Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 14:249-285
- Zwickl DJ, Hillis DM (2002) Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error. *Syst Biol* 51:588-98

## 7 Anhang

### Elektronischer Anhang

Der elektronische Anhang enthält:

- Alignment Xenoturbella Phylogenie
- Alignment Spiralia Phylogenie
- Alignment Gnathifera Phylogenie
- Alignment Syndermata Phylogenie

**Zusätzliche Tabellen**

**Tabelle 7.1: Matrix Taxa und ribosomale Proteine *Xenoturbella* Phylogenie**

Komplette Matrix der Taxa und ribosomaler Proteine, die in der Untersuchung zur phylogenetischen Position von *Xenoturbella bocki* verwendet wurden. Angegeben ist die Anzahl der Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein und Taxon, die maximale Anzahl an Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein steht in Klammern unter der Bezeichnung der ribosomalen Proteine.

<b>Spezies</b>	<b>L3</b> (326)	<b>L4</b> (305)	<b>L5</b> (281)	<b>L6</b> (214)	<b>L7</b> (230)	<b>L7a</b> (258)	<b>L8</b> (250)	<b>L9</b> (178)	<b>L10</b> (210)	<b>L10a</b> (214)
<i>Anopheles gambiae</i>	326	305	279	212	230	258	250	178	210	214
<i>Argopecten irradians</i>	285	284	258	189	205	251	250	178	210	214
<i>Ascaris suum</i>	225	304	241	210	230	226	250	178	210	214
<i>Asterina pectinifera</i>	0	0	212	214	230	257	209	178	210	214
<i>Biomphalaria glabrata</i>	135	222	211	189	216	197	221	177	210	214
<i>Branchiostoma floridae</i>	285	256	268	214	230	257	250	178	210	214
<i>Caenorhabditis elegans</i>	326	305	280	195	230	257	250	178	210	214
<i>Ciona intestinalis</i>	326	305	281	214	230	257	250	178	210	214
<i>Drosophila melanogaster</i>	326	305	281	213	230	257	250	178	210	213
<i>Fugu rubripes</i>	326	305	281	214	230	257	250	178	210	214
<i>Halocynthia roretzi</i>	227	134	214	0	0	242	225	175	0	0
<i>Homo sapiens</i>	326	305	281	214	230	257	250	178	210	214
<i>Hydra magnipapillata</i>	248	247	251	210	230	236	250	177	210	214
<i>Lumbricus rubellus</i>	240	213	247	189	222	243	245	176	210	214
<i>Molgula tectiformis</i>	229	256	281	214	230	257	250	176	210	214
<i>Mus musculus</i>	326	305	281	214	230	257	250	178	210	214
<i>Nematostella vectensis</i>	289	285	267	208	230	237	250	178	210	213
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	326	305	281	214	230	257	250	178	210	214
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	309	294	281	214	230	256	250	178	210	214
<i>Xenoturbella bocki</i>	326	259	279	214	230	252	250	178	210	214

<b>Spezies</b>	<b>L11</b> (176)	<b>L12</b> (163)	<b>L13</b> (200)	<b>L13a</b> (196)	<b>L14</b> (132)	<b>L15</b> (204)	<b>L17</b> (181)	<b>L18</b> (185)	<b>L18a</b> (171)	<b>L19</b> (193)
<i>Anopheles gambiae</i>	176	163	199	196	132	204	181	185	171	193
<i>Argopecten irradians</i>	176	163	200	194	121	0	175	179	171	193
<i>Ascaris suum</i>	176	163	200	196	132	204	180	185	171	193
<i>Asterina pectinifera</i>	176	163	192	196	127	204	181	185	171	193
<i>Biomphalaria glabrata</i>	170	163	197	196	131	204	181	185	171	188
<i>Branchiostoma floridae</i>	176	163	194	196	128	204	180	185	171	193
<i>Caenorhabditis elegans</i>	176	163	200	195	132	204	181	185	171	193
<i>Ciona intestinalis</i>	176	163	199	196	132	204	180	185	171	193
<i>Drosophila melanogaster</i>	176	163	199	196	132	204	180	185	171	193
<i>Fugu rubripes</i>	175	163	200	196	132	204	181	185	171	193
<i>Halocynthia roretzi</i>	0	163	166	0	0	0	0	0	0	90
<i>Homo sapiens</i>	176	163	200	196	132	204	181	185	171	193
<i>Hydra magnipapillata</i>	171	163	195	182	132	204	180	185	171	192
<i>Lumbricus rubellus</i>	176	163	185	194	132	204	181	185	171	190
<i>Molgula tectiformis</i>	175	163	200	196	42	202	180	185	171	193
<i>Mus musculus</i>	176	163	200	196	132	204	181	185	171	193
<i>Nematostella vectensis</i>	169	161	200	194	127	204	176	185	171	193
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	0	163	200	196	132	204	181	185	171	193
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	176	163	200	196	132	204	181	185	171	193
<i>Xenoturbella bocki</i>	176	163	195	196	132	204	179	185	171	52

## ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L21</b> (156)	<b>L22</b> (103)	<b>L23</b> (140)	<b>L23a</b> (140)	<b>L24</b> (141)	<b>L26</b> (133)	<b>L27</b> (136)	<b>L27a</b> (143)	<b>L28</b> (111)	<b>L29</b> (51)
<i>Anopheles gambiae</i>	155	103	140	139	141	133	135	142	109	51
<i>Argopecten irradians</i>	156	97	138	128	141	133	136	142	111	0
<i>Ascaris suum</i>	156	103	140	140	140	132	136	142	109	51
<i>Asterina pectinifera</i>	155	103	140	140	112	133	136	142	111	51
<i>Biomphalaria glabrata</i>	156	103	140	140	112	133	136	143	111	51
<i>Branchiostoma floridae</i>	156	98	140	129	141	133	136	142	109	51
<i>Caenorhabditis elegans</i>	156	103	140	140	141	132	136	140	105	51
<i>Ciona intestinalis</i>	156	102	140	140	138	133	136	142	111	51
<i>Drosophila melanogaster</i>	153	103	140	140	141	133	134	143	111	51
<i>Fugu rubripes</i>	156	103	140	140	141	133	136	143	111	51
<i>Halocynthia roretzi</i>	156	95	0	0	0	0	130	138	0	50
<i>Homo sapiens</i>	156	103	140	140	141	133	136	143	111	51
<i>Hydra magnipapillata</i>	155	101	139	140	141	133	136	143	59	51
<i>Lumbricus rubellus</i>	156	96	139	126	141	133	136	142	111	51
<i>Molgula tectiformis</i>	156	97	140	140	136	133	136	142	111	51
<i>Mus musculus</i>	156	103	140	140	141	133	136	143	111	51
<i>Nematostella vectensis</i>	155	94	139	140	141	133	136	143	111	51
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	156	103	140	140	141	133	0	142	0	0
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	156	103	140	140	141	133	136	142	110	51
<i>Xenoturbella bocki</i>	152	0	135	136	141	133	136	105	111	51

<b>Spezies</b>	<b>L30</b> (109)	<b>L31</b> (119)	<b>L32</b> (130)	<b>L34</b> (107)	<b>L35</b> (123)	<b>L35a</b> (105)	<b>L36</b> (87)	<b>L36a</b> (103)	<b>L37</b> (86)	<b>L37a</b> (90)
<i>Anopheles gambiae</i>	109	118	130	106	123	105	87	103	86	89
<i>Argopecten irradians</i>	109	119	130	0	121	105	81	102	83	0
<i>Ascaris suum</i>	108	119	79	107	123	104	87	103	86	90
<i>Asterina pectinifera</i>	109	114	130	107	122	105	85	103	86	90
<i>Biomphalaria glabrata</i>	109	118	128	107	122	105	87	103	86	88
<i>Branchiostoma floridae</i>	105	118	130	107	122	105	87	103	86	90
<i>Caenorhabditis elegans</i>	109	116	130	107	123	105	87	103	85	90
<i>Ciona intestinalis</i>	107	118	130	107	123	105	87	103	79	89
<i>Drosophila melanogaster</i>	109	118	130	106	123	105	87	103	86	90
<i>Fugu rubripes</i>	109	119	130	107	123	105	87	103	86	90
<i>Halocynthia roretzi</i>	109	113	123	0	0	0	87	101	0	0
<i>Homo sapiens</i>	109	119	130	107	123	105	87	103	86	90
<i>Hydra magnipapillata</i>	108	117	129	107	122	105	86	103	86	90
<i>Lumbricus rubellus</i>	109	118	130	107	123	105	87	103	50	88
<i>Molgula tectiformis</i>	109	87	130	107	123	104	87	103	79	89
<i>Mus musculus</i>	109	119	130	107	123	105	87	102	86	90
<i>Nematostella vectensis</i>	109	114	129	107	122	105	86	103	86	90
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	109	116	130	107	0	105	0	103	85	90
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	109	117	130	107	123	105	85	103	75	90
<i>Xenoturbella bocki</i>	109	114	130	0	120	105	87	0	86	90



ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L38</b> (67)	<b>L39</b> (51)	<b>L40</b> (51)	<b>P0</b> (285)	<b>P1</b> (93)	<b>P2</b> (105)	<b>S2</b> (232)	<b>S3</b> (230)	<b>S3a</b> (252)
<i>Anopheles gambiae</i>	67	51	51	285	92	104	232	228	252
<i>Argopecten irradians</i>	0	0	51	258	92	66	225	230	208
<i>Ascaris suum</i>	67	51	51	285	92	102	229	230	249
<i>Asterina pectinifera</i>	67	51	51	252	61	102	224	229	252
<i>Biomphalaria glabrata</i>	67	51	51	258	93	105	130	211	211
<i>Branchiostoma floridae</i>	67	51	51	266	59	105	222	229	252
<i>Caenorhabditis elegans</i>	67	51	51	285	92	99	230	230	250
<i>Ciona intestinalis</i>	67	51	51	285	92	99	231	230	252
<i>Drosophila melanogaster</i>	67	51	51	285	92	105	230	230	252
<i>Fugu rubripes</i>	67	51	51	285	92	103	232	229	252
<i>Halocynthia roretzi</i>	0	0	0	229	59	0	185	155	0
<i>Homo sapiens</i>	67	51	51	285	93	105	232	229	252
<i>Hydra magnipapillata</i>	67	51	51	232	93	105	224	228	245
<i>Lumbricus rubellus</i>	67	51	51	251	93	100	225	223	252
<i>Molgula tectiformis</i>	67	51	51	275	59	68	224	229	252
<i>Mus musculus</i>	67	51	51	285	93	105	232	229	252
<i>Nematostella vectensis</i>	67	51	51	273	93	103	225	229	251
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	67	51	51	285	92	99	232	229	252
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	67	51	0	285	91	59	168	230	252
<i>Xenoturbella bocki</i>	67	51	50	285	91	0	232	228	249

<b>Spezies</b>	<b>S4</b> (258)	<b>S5</b> (192)	<b>S6</b> (233)	<b>S7</b> (191)	<b>S8</b> (203)	<b>S9</b> (183)	<b>S10</b> (129)	<b>S11</b> (142)	<b>S12</b> (120)	<b>S13</b> (151)
<i>Anopheles gambiae</i>	258	192	233	189	201	183	128	139	120	151
<i>Argopecten irradians</i>	256	135	231	190	200	174	127	142	120	150
<i>Ascaris suum</i>	258	192	231	190	203	183	127	142	119	151
<i>Asterina pectinifera</i>	258	192	224	189	200	183	128	142	118	151
<i>Biomphalaria glabrata</i>	255	192	222	190	203	178	126	141	119	151
<i>Branchiostoma floridae</i>	258	192	233	191	200	172	115	141	120	151
<i>Caenorhabditis elegans</i>	257	192	231	190	203	183	124	142	120	151
<i>Ciona intestinalis</i>	258	192	233	191	203	183	127	142	120	151
<i>Drosophila melanogaster</i>	258	0	233	189	203	183	0	141	120	151
<i>Fugu rubripes</i>	258	192	231	191	203	183	128	142	120	151
<i>Halocynthia roretzi</i>	0	48	100	0	176	177	121	0	120	0
<i>Homo sapiens</i>	258	192	232	191	203	183	128	142	120	151
<i>Hydra magnipapillata</i>	256	192	223	185	203	183	127	142	120	151
<i>Lumbricus rubellus</i>	230	192	222	190	203	183	127	141	119	151
<i>Molgula tectiformis</i>	258	192	233	190	203	177	128	142	120	151
<i>Mus musculus</i>	258	192	232	191	203	183	128	142	120	151
<i>Nematostella vectensis</i>	258	192	233	189	199	183	125	142	119	151
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	258	192	233	0	203	183	128	142	120	151
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	258	192	233	191	203	183	129	142	120	151
<i>Xenoturbella bocki</i>	258	192	232	190	203	183	128	119	119	151

## ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S14</b> (142)	<b>S15</b> (139)	<b>S15a</b> (130)	<b>S16</b> (143)	<b>S17</b> (121)	<b>S18</b> (152)	<b>S19</b> (132)	<b>S20</b> (106)	<b>S21</b> (80)	<b>S23</b> (141)
<i>Anopheles gambiae</i>	142	139	130	143	120	152	132	106	80	141
<i>Argopecten irradians</i>	130	139	130	142	121	152	132	106	80	140
<i>Ascaris suum</i>	142	139	130	141	120	152	132	106	80	141
<i>Asterina pectinifera</i>	131	139	130	143	121	152	132	106	80	141
<i>Biomphalaria glabrata</i>	134	139	130	143	121	152	132	106	80	141
<i>Branchiostoma floridae</i>	131	139	130	143	121	152	132	106	79	141
<i>Caenorhabditis elegans</i>	142	139	130	141	120	152	131	105	80	141
<i>Ciona intestinalis</i>	142	139	130	142	121	152	132	106	77	141
<i>Drosophila melanogaster</i>	0	139	130	143	121	152	0	105	80	141
<i>Fugu rubripes</i>	142	139	130	143	121	152	132	106	80	141
<i>Halocynthia roretzi</i>	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Homo sapiens</i>	142	139	130	143	121	152	132	106	80	141
<i>Hydra magnipapillata</i>	131	129	130	138	121	152	132	106	79	141
<i>Lumbricus rubellus</i>	130	139	130	143	121	152	132	106	80	141
<i>Molgula tectiformis</i>	142	139	129	139	121	152	132	105	79	141
<i>Mus musculus</i>	142	139	130	143	121	152	132	106	80	141
<i>Nematostella vectensis</i>	131	139	130	139	121	152	132	106	79	141
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	142	139	130	143	121	152	132	106	0	141
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	142	139	130	143	120	108	132	106	80	141
<i>Xenoturbella bocki</i>	142	139	130	143	121	152	132	106	80	141

<b>Spezies</b>	<b>S24</b> (125)	<b>S25</b> (100)	<b>S26</b> (103)	<b>S27</b> (84)	<b>S27a</b> (80)	<b>S28</b> (60)	<b>S29</b> (56)	<b>S30</b> (58)	<b>SA</b> (212)
<i>Anopheles gambiae</i>	125	100	103	84	80	60	56	58	211
<i>Argopecten irradians</i>	123	100	103	84	80	0	56	58	212
<i>Ascaris suum</i>	124	100	103	84	80	60	56	58	212
<i>Asterina pectinifera</i>	125	99	102	0	74	50	56	58	207
<i>Biomphalaria glabrata</i>	125	73	103	84	80	60	56	58	205
<i>Branchiostoma floridae</i>	125	88	94	84	80	60	56	58	212
<i>Caenorhabditis elegans</i>	125	100	103	83	0	59	56	58	212
<i>Ciona intestinalis</i>	125	97	103	84	79	60	56	58	212
<i>Drosophila melanogaster</i>	125	100	103	84	80	0	56	58	212
<i>Fugu rubripes</i>	125	100	103	84	80	60	56	58	212
<i>Halocynthia roretzi</i>	0	0	0	0	80	0	0	0	204
<i>Homo sapiens</i>	125	100	103	84	80	60	56	58	212
<i>Hydra magnipapillata</i>	125	100	101	82	76	58	54	58	211
<i>Lumbricus rubellus</i>	123	100	103	84	80	60	56	58	212
<i>Molgula tectiformis</i>	123	98	103	84	80	50	56	58	212
<i>Mus musculus</i>	125	100	103	84	80	60	56	58	212
<i>Nematostella vectensis</i>	125	98	102	84	79	60	55	58	207
<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	125	98	103	84	80	60	56	0	212
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	125	100	0	84	80	60	32	58	212
<i>Xenoturbella bocki</i>	125	98	97	84	78	60	0	58	212

**Tabelle 7.2: Matrix Taxa und ribosomale Proteine Spiralia Phylogenie**

Komplette Matrix der Taxa und ribosomaler Proteine, die in der Untersuchung zur Phylogenie der Spiralia verwendet wurden. Angegeben ist die Anzahl der Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein und Taxon, die maximale Anzahl an Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein steht in Klammern unter der Bezeichnung der ribosomalen Proteine.

<b>Spezies</b>	<b>L3</b> (381)	<b>L4</b> (284)	<b>L5</b> (255)	<b>L6</b> (168)	<b>L7</b> (212)	<b>L7a</b> (235)	<b>L8</b> (248)	<b>L9</b> (178)	<b>L10</b> (209)	<b>L10a</b> (213)
<i>Acropora millepora</i>	119	0	0	157	92	0	0	177	115	0
<i>Anopheles gambiae</i>	381	284	255	167	212	235	248	178	209	213
<i>Apis mellifera</i>	381	284	255	167	212	235	248	178	209	213
<i>Aplysia californica</i>	329	284	187	168	212	235	248	177	209	213
<i>Arenicola marina</i>	0	44	240	84	211	235	0	178	206	104
<i>Argopecten irradians</i>	381	273	255	168	212	235	248	178	209	213
<i>Ascaris suum</i>	221	279	231	168	211	198	248	175	208	212
<i>Barentsia elongata</i>	0	0	255	0	212	235	91	0	209	0
<i>Caenorhabditis elegans</i>	381	284	255	155	212	235	248	178	209	213
<i>Capitella capitata</i>	380	284	253	147	212	183	220	165	201	213
<i>Ciona intestinalis</i>	381	284	255	168	212	235	248	178	209	213
<i>Crassostrea sp.</i>	381	284	245	168	212	235	205	177	209	213
<i>Daphnia magna</i>	381	284	255	122	212	235	248	178	209	213
<i>Echinococcus granulosus</i>	381	284	202	162	110	170	248	178	209	213
<i>Euprymna scolopes</i>	381	284	255	168	212	234	247	178	209	213
<i>Eurythoe complanata</i>	0	0	71	144	0	0	248	151	209	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	194	0	167	149	104	174	210	177	111	196
<i>Flustra foliacea</i>	185	0	179	126	180	175	176	177	209	203
<i>Fugu rubripes</i>	381	284	255	168	212	235	248	178	209	213
<i>Helobdella robusta</i>	375	223	224	126	198	167	205	135	182	213
<i>Homarus americanus</i>	296	200	238	118	130	235	209	142	149	207
<i>Homo sapiens</i>	381	284	255	168	212	235	248	178	209	213
<i>Hydra magnipapillata</i>	381	284	255	165	212	235	248	177	180	213
<i>Hypsibius dujardini</i>	0	197	216	0	167	178	248	178	205	188
<i>Idiosepius paradoxus</i>	377	0	197	165	40	215	248	0	199	207
<i>Ixodes scapularis</i>	381	251	255	168	212	235	70	178	209	213
<i>Lumbricus rubellus</i>	381	284	255	168	209	235	248	178	209	213
<i>Macrostomum lignano</i>	281	261	255	134	211	0	145	0	171	0
<i>Nematostella vectensis</i>	378	284	255	164	194	218	248	159	201	213
<i>Philodina roseola</i>	0	194	250	0	0	0	0	0	207	213
<i>Platynereis dumerilii</i>	381	284	0	0	0	235	248	0	0	213
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	0	0	0	0	125	0	169	154	183	0
<i>Priapulus caudatus</i>	0	62	102	104	0	0	0	150	152	159
<i>Schistosoma sp.</i>	381	284	255	167	209	235	248	177	209	213
<i>Sipunculus nudus</i>	59	137	189	165	165	21	127	38	102	139
<i>Spadella cephaloptera</i>	381	0	255	168	211	0	0	177	209	213
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	301	275	251	163	211	230	245	178	209	204
<i>Xiphinema index</i>	354	266	203	168	212	235	248	178	209	213

ANHANG

Spezies	L11 (166)	L12 (163)	L13 (182)	L13a (173)	L14 (115)	L15 (204)	L17 (167)	L18 (185)	L18a (168)	L19 (185)
<i>Acropora millepora</i>	0	163	182	173	115	96	167	185	120	0
<i>Anopheles gambiae</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	185
<i>Apis mellifera</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	185
<i>Aplysia californica</i>	166	163	181	173	115	204	166	185	168	185
<i>Arenicola marina</i>	0	163	123	77	115	0	166	183	168	185
<i>Argopecten irradians</i>	166	163	182	173	115	0	167	185	168	185
<i>Ascaris suum</i>	166	163	180	172	115	200	165	183	168	183
<i>Barentsia elongata</i>	166	0	0	173	0	0	164	185	168	185
<i>Caenorhabditis elegans</i>	166	163	182	172	115	204	167	185	168	185
<i>Capitella capitata</i>	129	151	182	130	115	204	156	141	163	185
<i>Ciona intestinalis</i>	166	163	181	173	115	204	167	185	168	185
<i>Crassostrea sp.</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	185
<i>Daphnia magna</i>	137	163	181	173	115	204	167	185	167	185
<i>Echinococcus granulosus</i>	166	0	179	173	115	204	166	170	168	185
<i>Euprymna scolopes</i>	48	128	182	173	115	0	166	185	168	182
<i>Eurythoe complanata</i>	0	162	120	173	0	123	159	0	111	50
<i>Flaccisagitta enflata</i>	166	163	129	141	113	177	167	132	165	185
<i>Flustra foliacea</i>	166	163	161	164	115	204	167	185	168	185
<i>Fugu rubripes</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	185
<i>Helobdella robusta</i>	129	151	180	59	83	204	107	185	103	116
<i>Homarus americanus</i>	166	153	181	173	115	203	0	181	0	185
<i>Homo sapiens</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	185
<i>Hydra magnipapillata</i>	165	163	182	170	115	204	167	185	167	185
<i>Hypsibius dujardini</i>	166	163	133	173	113	204	167	183	168	185
<i>Idiosepius paradoxus</i>	0	0	179	173	0	202	164	182	168	185
<i>Ixodes scapularis</i>	166	163	110	0	115	204	167	185	168	185
<i>Lumbricus rubellus</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	185
<i>Macrostomum lignano</i>	166	151	182	0	0	132	116	159	166	185
<i>Nematostella vectensis</i>	166	124	181	169	115	204	167	171	168	154
<i>Philodina roseola</i>	0	0	0	0	115	0	0	0	168	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	0	0	182	0	115	204	0	0	168	185
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	156	163	143	173	0	0	159	155	45	176
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	145	0	0	169	0	0	0	0
<i>Schistosoma sp.</i>	166	163	182	173	115	204	167	185	168	184
<i>Sipunculus nudus</i>	0	88	0	0	115	0	153	0	0	101
<i>Spadella cephaloptera</i>	166	0	181	173	113	204	167	185	168	0
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	166	162	179	167	114	200	165	177	166	185
<i>Xiphinema index</i>	166	163	181	173	115	204	167	185	168	185

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L21</b> (159)	<b>L22</b> (96)	<b>L23</b> (140)	<b>L23a</b> (135)	<b>L24</b> (125)	<b>L26</b> (138)	<b>L27</b> (136)	<b>L27a</b> (136)	<b>L28</b> (70)	<b>L29</b> (50)
<i>Acropora millepora</i>	156	67	138	135	125	136	136	136	70	50
<i>Anopheles gambiae</i>	158	96	140	135	125	138	135	136	69	50
<i>Apis mellifera</i>	97	96	135	135	110	138	134	136	70	50
<i>Aplysia californica</i>	159	96	140	135	0	138	136	135	70	50
<i>Arenicola marina</i>	159	96	140	134	125	136	136	110	70	0
<i>Argopecten irradians</i>	159	96	140	135	125	137	136	136	70	0
<i>Ascaris suum</i>	156	95	140	135	124	133	136	136	70	50
<i>Barentsia elongata</i>	153	65	0	0	0	0	136	78	0	50
<i>Caenorhabditis elegans</i>	159	96	140	135	125	137	136	136	67	50
<i>Capitella capitata</i>	159	36	64	107	75	104	0	112	0	0
<i>Ciona intestinalis</i>	159	96	140	135	125	138	136	136	70	50
<i>Crassostrea sp.</i>	159	96	139	135	125	137	136	136	38	50
<i>Daphnia magna</i>	159	96	140	135	125	138	136	136	69	50
<i>Echinococcus granulosus</i>	159	96	139	135	125	138	134	136	70	50
<i>Euprymna scolopes</i>	158	0	135	135	117	137	136	135	70	0
<i>Eurythoe complanata</i>	159	0	0	0	0	135	75	74	0	50
<i>Flaccisagitta enflata</i>	158	96	140	113	125	138	0	136	0	0
<i>Flustra foliacea</i>	159	96	140	135	125	138	136	73	70	50
<i>Fugu rubripes</i>	159	96	140	135	125	137	136	136	70	50
<i>Helobdella robusta</i>	130	71	139	129	75	105	0	135	0	0
<i>Homarus americanus</i>	159	96	130	52	125	0	136	0	70	0
<i>Homo sapiens</i>	159	95	140	135	117	137	136	136	70	50
<i>Hydra magnipapillata</i>	158	94	140	135	125	136	136	136	69	50
<i>Hypsibius dujardini</i>	158	57	119	119	125	138	136	136	70	50
<i>Idiosepius paradoxus</i>	152	90	0	0	98	136	116	0	0	50
<i>Ixodes scapularis</i>	159	96	140	0	125	137	60	136	70	50
<i>Lumbricus rubellus</i>	159	92	140	135	125	137	136	136	70	50
<i>Macrostomum lignano</i>	159	96	136	135	0	138	135	0	69	0
<i>Nematostella vectensis</i>	158	36	139	135	121	136	123	136	0	0
<i>Philodina roseola</i>	140	0	0	0	125	136	0	0	69	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	0	96	0	0	0	138	0	0	0	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	154	96	139	0	125	136	136	135	66	48
<i>Priapulus caudatus</i>	0	96	132	116	125	0	136	133	0	0
<i>Schistosoma sp.</i>	142	96	140	135	125	138	134	136	70	50
<i>Sipunculus nudus</i>	156	0	104	135	124	137	127	61	70	50
<i>Spadella cephaloptera</i>	159	96	140	0	125	138	136	136	69	50
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	158	96	140	133	125	133	136	128	70	50
<i>Xiphinema index</i>	158	95	140	0	117	137	134	136	69	50

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L30</b> (105)	<b>L31</b> (109)	<b>L32</b> (130)	<b>L34</b> (103)	<b>L35</b> (122)	<b>L35a</b> (101)	<b>L36</b> (75)	<b>L36a</b> (101)	<b>L37</b> (85)	<b>L37a</b> (88)
<i>Acropora millepora</i>	0	109	130	0	121	101	75	0	85	88
<i>Anopheles gambiae</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	85	88
<i>Apis mellifera</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	84	88
<i>Aplysia californica</i>	103	109	130	103	121	100	75	101	84	88
<i>Arenicola marina</i>	105	109	123	103	122	101	72	101	85	88
<i>Argopecten irradians</i>	105	109	130	0	121	101	75	100	85	0
<i>Ascaris suum</i>	104	108	79	100	120	100	54	99	82	88
<i>Barentsia elongata</i>	68	109	130	0	0	0	0	101	0	88
<i>Caenorhabditis elegans</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	85	88
<i>Capitella capitata</i>	102	81	128	63	75	51	0	43	47	87
<i>Ciona intestinalis</i>	105	109	130	103	122	99	75	101	78	87
<i>Crassostrea sp.</i>	105	107	127	103	122	101	0	100	47	87
<i>Daphnia magna</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	81	88
<i>Echinococcus granulosus</i>	0	109	130	103	121	101	74	101	83	0
<i>Euprymna scolopes</i>	45	109	130	94	122	101	0	0	0	0
<i>Eurythoe complanata</i>	105	109	130	0	0	0	68	76	85	88
<i>Flaccisagitta enflata</i>	105	109	130	103	122	101	0	101	85	88
<i>Flustra foliacea</i>	105	108	130	103	122	101	75	101	85	88
<i>Fugu rubripes</i>	105	109	130	103	122	99	75	101	85	88
<i>Helobdella robusta</i>	96	64	52	0	70	97	0	0	84	43
<i>Homarus americanus</i>	105	108	129	0	122	0	75	101	0	0
<i>Homo sapiens</i>	105	109	130	103	122	99	75	101	85	88
<i>Hydra magnipapillata</i>	104	109	130	103	122	101	74	101	85	88
<i>Hypsibius dujardini</i>	105	109	130	103	120	101	74	101	85	88
<i>Idiosepius paradoxus</i>	0	109	0	99	0	101	0	0	46	0
<i>Ixodes scapularis</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	85	88
<i>Lumbricus rubellus</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	52	88
<i>Macrostomum lignano</i>	0	109	130	0	113	101	0	0	0	88
<i>Nematostella vectensis</i>	105	109	90	103	121	101	0	95	82	33
<i>Philodina roseola</i>	0	109	0	0	0	101	0	0	0	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	0	0	130	0	120	0	0	0	0	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	103	101	130	102	0	101	75	0	85	88
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	0	0	88	101	75	0	85	88
<i>Schistosoma sp.</i>	104	109	130	103	122	101	74	101	83	88
<i>Sipunculus nudus</i>	105	109	130	34	122	101	75	99	0	88
<i>Spadella cephaloptera</i>	105	109	130	103	122	101	75	101	84	88
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	105	108	122	101	121	83	72	99	75	88
<i>Xiphinema index</i>	0	109	126	0	122	101	0	101	85	0

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L38</b> (65)	<b>L39</b> (51)	<b>L40</b> (52)	<b>L41</b> (25)	<b>P0</b> (272)	<b>P1</b> (76)	<b>P2</b> (85)	<b>S2</b> (228)	<b>S3</b> (220)	<b>S3a</b> (251)
<i>Acropora millepora</i>	35	0	52	25	0	76	85	70	138	173
<i>Anopheles gambiae</i>	65	51	52	25	272	76	85	228	220	251
<i>Apis mellifera</i>	65	51	52	0	272	76	85	228	220	251
<i>Aplysia californica</i>	64	51	52	25	272	75	84	163	220	251
<i>Arenicola marina</i>	0	51	52	0	0	76	69	192	0	187
<i>Argopecten irradians</i>	0	0	52	25	272	75	85	228	220	247
<i>Ascaris suum</i>	63	51	51	0	266	76	84	227	218	244
<i>Barentsia elongata</i>	0	51	52	0	0	76	85	227	0	251
<i>Caenorhabditis elegans</i>	65	51	52	22	272	76	84	227	220	246
<i>Capitella capitata</i>	59	0	0	0	222	61	69	228	219	175
<i>Ciona intestinalis</i>	65	51	52	25	272	76	85	228	220	251
<i>Crassostrea sp.</i>	40	49	52	25	227	74	83	228	220	251
<i>Daphnia magna</i>	65	51	52	25	272	75	85	227	209	250
<i>Echinococcus granulosus</i>	65	51	50	0	263	76	85	228	219	239
<i>Euprymna scolopes</i>	0	0	52	25	249	73	63	220	220	251
<i>Eurythoe complanata</i>	0	0	52	0	0	49	84	0	94	248
<i>Flaccisagitta enflata</i>	65	51	52	0	156	0	0	165	203	186
<i>Flustra foliacea</i>	65	51	52	0	272	75	84	191	220	251
<i>Fugu rubripes</i>	65	51	52	25	272	75	84	228	220	251
<i>Helobdella robusta</i>	39	51	0	0	141	0	57	191	216	133
<i>Homarus americanus</i>	65	51	35	25	219	0	84	208	220	184
<i>Homo sapiens</i>	65	51	52	25	272	75	84	228	220	251
<i>Hydra magnipapillata</i>	65	51	52	25	272	75	85	228	219	250
<i>Hypsibius dujardini</i>	64	51	52	25	193	76	85	0	220	251
<i>Idiosepius paradoxus</i>	0	0	0	25	272	0	0	221	209	248
<i>Ixodes scapularis</i>	64	51	52	25	272	0	85	0	216	215
<i>Lumbricus rubellus</i>	65	51	52	25	272	0	85	228	220	251
<i>Macrostomum lignano</i>	0	0	52	0	255	58	74	213	220	244
<i>Nematostella vectensis</i>	39	49	52	0	223	76	85	152	216	243
<i>Philodina roseola</i>	0	51	52	0	0	73	85	0	0	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	0	0	0	0	272	75	0	0	0	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	65	51	51	25	151	76	85	164	0	181
<i>Priapulus caudatus</i>	0	51	52	25	0	0	0	0	0	140
<i>Schistosoma sp.</i>	65	51	52	25	272	75	85	228	220	250
<i>Sipunculus nudus</i>	0	0	0	0	200	75	0	0	120	0
<i>Spadella cephaloptera</i>	65	51	52	0	272	76	84	133	220	0
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	65	51	50	24	272	72	59	168	216	247
<i>Xiphinema index</i>	34	51	52	0	272	0	85	216	220	251

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S4</b> (257)	<b>S5</b> (189)	<b>S6</b> (205)	<b>S7</b> (170)	<b>S8</b> (205)	<b>S9</b> (170)	<b>S10</b> (103)	<b>S11</b> (137)	<b>S12</b> (116)	<b>S13</b> (151)
<i>Acropora millepora</i>	0	165	0	169	39	170	101	0	116	151
<i>Anopheles gambiae</i>	257	189	205	170	203	170	103	134	116	151
<i>Apis mellifera</i>	257	189	204	170	205	170	103	137	116	151
<i>Aplysia californica</i>	257	188	205	169	205	170	100	137	116	151
<i>Arenicola marina</i>	256	0	197	170	94	0	39	0	0	151
<i>Argopecten irradians</i>	257	135	205	170	205	170	103	137	116	151
<i>Ascaris suum</i>	249	189	204	167	203	166	102	137	115	151
<i>Barentsia elongata</i>	257	0	0	0	0	170	103	137	0	151
<i>Caenorhabditis elegans</i>	257	189	205	170	205	170	103	137	116	151
<i>Capitella capitata</i>	257	167	204	0	90	0	83	106	116	132
<i>Ciona intestinalis</i>	257	189	205	170	205	170	103	137	116	151
<i>Crassostrea sp.</i>	257	189	205	35	205	170	103	137	116	150
<i>Daphnia magna</i>	257	189	205	170	203	167	101	137	116	151
<i>Echinococcus granulosus</i>	257	188	204	170	204	168	99	136	113	151
<i>Euprymna scolopes</i>	248	189	101	0	205	167	94	0	0	151
<i>Eurythoe complanata</i>	112	148	38	131	26	167	0	0	116	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	195	0	177	0	0	0	103	137	116	151
<i>Flustra foliacea</i>	212	189	205	170	205	170	103	124	116	151
<i>Fugu rubripes</i>	257	189	204	170	205	170	103	137	116	151
<i>Helobdella robusta</i>	232	167	204	0	161	0	102	107	101	116
<i>Homarus americanus</i>	246	0	205	156	195	0	0	137	0	151
<i>Homo sapiens</i>	257	189	204	170	205	170	103	137	116	151
<i>Hydra magnipapillata</i>	257	189	205	168	205	170	101	137	116	151
<i>Hypsibius dujardini</i>	183	169	205	164	202	170	102	137	116	151
<i>Idiosepius paradoxus</i>	254	0	0	0	195	0	87	135	0	0
<i>Ixodes scapularis</i>	257	189	0	167	205	170	103	137	116	151
<i>Lumbricus rubellus</i>	257	189	205	170	205	170	103	136	116	151
<i>Macrostomum lignano</i>	213	189	199	97	186	170	0	0	115	151
<i>Nematostella vectensis</i>	199	140	205	169	143	170	101	69	101	91
<i>Philodina roseola</i>	246	188	0	169	205	0	103	130	116	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	257	189	205	0	205	0	0	137	0	150
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	137	131	0	132	147	167	101	0	112	151
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	0	0	159	143	101	137	116	0
<i>Schistosoma sp.</i>	257	189	205	170	204	170	101	136	116	151
<i>Sipunculus nudus</i>	65	0	143	163	0	0	103	0	94	0
<i>Spadella cephaloptera</i>	215	0	193	170	205	170	0	137	116	151
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	255	182	204	165	205	167	97	135	114	151
<i>Xiphinema index</i>	257	189	203	170	205	170	103	137	116	151



ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S14</b> (148)	<b>S15</b> (136)	<b>S15a</b> (130)	<b>S16</b> (138)	<b>S17</b> (101)	<b>S18</b> (152)	<b>S19</b> (133)	<b>S20</b> (101)	<b>S21</b> (80)	<b>S23</b> (141)
<i>Acropora millepora</i>	148	136	120	138	101	147	133	101	61	96
<i>Anopheles gambiae</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Apis mellifera</i>	147	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Aplysia californica</i>	147	135	126	138	91	151	134	100	80	141
<i>Arenicola marina</i>	0	136	130	138	101	114	133	0	80	141
<i>Argopecten irradians</i>	147	136	130	138	101	152	133	101	80	140
<i>Ascaris suum</i>	146	134	128	137	100	149	134	101	78	139
<i>Barentsia elongata</i>	97	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Caenorhabditis elegans</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Capitella capitata</i>	126	102	130	130	100	127	133	101	0	141
<i>Ciona intestinalis</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	77	141
<i>Crassostrea sp.</i>	109	136	130	138	101	152	134	101	80	140
<i>Daphnia magna</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Echinococcus granulosus</i>	148	136	130	138	101	152	132	97	80	141
<i>Euprymna scolopes</i>	148	136	0	138	0	152	133	84	0	141
<i>Eurythoe complanata</i>	0	0	0	111	0	54	110	101	79	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	148	135	130	138	101	0	133	101	0	141
<i>Flustra foliacea</i>	147	136	130	138	101	152	132	101	80	141
<i>Fugu rubripes</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Helobdella robusta</i>	147	117	104	47	37	65	116	100	0	140
<i>Homarus americanus</i>	148	136	0	138	0	0	70	101	80	136
<i>Homo sapiens</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Hydra magnipapillata</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	79	141
<i>Hypsibius dujardini</i>	148	136	130	138	101	151	134	99	79	141
<i>Idiosepius paradoxus</i>	0	136	116	0	91	151	114	101	0	132
<i>Ixodes scapularis</i>	148	136	130	138	101	152	133	101	80	0
<i>Lumbricus rubellus</i>	147	136	130	138	101	152	133	101	80	141
<i>Macrostomum lignano</i>	145	136	0	0	97	152	132	101	71	140
<i>Nematostella vectensis</i>	98	136	129	112	53	64	134	84	0	141
<i>Philodina roseola</i>	0	0	0	0	0	55	0	101	0	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	147	0	130	0	0	0	0	101	0	141
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	147	136	130	138	101	78	132	101	80	140
<i>Priapulus caudatus</i>	148	0	0	0	96	146	0	101	0	64
<i>Schistosoma sp.</i>	148	136	130	138	101	152	132	101	80	141
<i>Sipunculus nudus</i>	65	0	0	59	0	152	89	0	0	0
<i>Spadella cephaloptera</i>	148	136	130	138	101	151	133	101	80	141
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	145	133	126	136	100	87	128	99	77	140
<i>Xiphinema index</i>	148	136	72	138	101	152	134	0	79	141

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S24</b> (114)	<b>S25</b> (88)	<b>S26</b> (98)	<b>S27</b> (82)	<b>S27a</b> (70)	<b>S28</b> (56)	<b>S29</b> (56)	<b>S30</b> (68)	<b>SA</b> (212)
<i>Acropora millepora</i>	114	88	0	0	70	56	54	68	0
<i>Anopheles gambiae</i>	114	88	98	82	70	56	56	67	211
<i>Apis mellifera</i>	114	88	98	72	70	56	56	67	212
<i>Aplysia californica</i>	114	88	95	82	69	56	56	68	209
<i>Arenicola marina</i>	114	88	0	82	70	56	0	68	0
<i>Argopecten irradians</i>	114	87	98	82	70	0	56	68	212
<i>Ascaris suum</i>	114	87	96	82	69	56	56	67	211
<i>Barentsia elongata</i>	91	88	0	82	70	0	0	0	189
<i>Caenorhabditis elegans</i>	114	88	98	82	0	56	56	67	212
<i>Capitella capitata</i>	0	88	97	74	0	56	0	0	211
<i>Ciona intestinalis</i>	114	88	98	82	70	56	56	68	212
<i>Crassostrea sp.</i>	113	88	98	82	46	56	0	68	212
<i>Daphnia magna</i>	114	88	98	82	70	56	56	46	212
<i>Echinococcus granulosus</i>	114	88	97	80	70	0	56	68	211
<i>Euprymna scolopes</i>	114	0	0	0	70	56	0	68	190
<i>Eurythoe complanata</i>	0	0	0	0	70	0	0	0	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	0	88	0	82	44	56	56	0	212
<i>Flustra foliacea</i>	114	88	98	82	70	55	56	68	160
<i>Fugu rubripes</i>	114	88	98	82	70	56	56	68	212
<i>Helobdella robusta</i>	0	0	97	37	0	0	0	0	208
<i>Homarus americanus</i>	114	0	98	82	37	0	56	0	205
<i>Homo sapiens</i>	114	88	98	82	70	56	56	68	212
<i>Hydra magnipapillata</i>	114	88	98	82	70	56	54	68	212
<i>Hypsibius dujardini</i>	114	88	97	82	70	55	56	68	199
<i>Idiosepius paradoxus</i>	70	0	0	0	0	0	0	68	103
<i>Ixodes scapularis</i>	114	88	98	82	70	41	56	68	162
<i>Lumbricus rubellus</i>	114	88	98	82	70	56	56	68	212
<i>Macrostomum lignano</i>	109	0	95	81	70	0	54	68	212
<i>Nematostella vectensis</i>	114	81	98	80	70	38	0	68	212
<i>Philodina roseola</i>	0	0	0	82	0	0	56	67	0
<i>Platynereis dumerilii</i>	0	0	0	0	70	0	0	0	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	114	87	97	80	69	56	49	50	177
<i>Priapulus caudatus</i>	114	0	98	82	0	56	55	0	0
<i>Schistosoma sp.</i>	108	88	98	82	70	56	56	68	208
<i>Sipunculus nudus</i>	114	88	98	82	70	0	0	0	0
<i>Spadella cephaloptera</i>	114	88	98	82	70	56	56	0	212
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	113	86	94	82	70	56	0	66	208
<i>Xiphinema index</i>	113	54	98	82	70	56	56	68	212

**Tabelle 7.3: Matrix Taxa und ribosomale Proteine Gnathifera Phylogenie**

Komplette Matrix der Taxa und ribosomaler Proteine, die in der Untersuchung zur Phylogenie der Platyzoa verwendet wurden. Angegeben ist die Anzahl der Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein und Taxon, die maximale Anzahl an Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein steht in Klammern unter der Bezeichnung der ribosomalen Proteine.

<b>Spezies</b>	<b>L3</b> (371)	<b>L4</b> (271)	<b>L5</b> (242)	<b>L6</b> (168)	<b>L7</b> (203)	<b>L7a</b> (218)	<b>L8</b> (248)	<b>L9</b> (172)	<b>L10</b> (209)	<b>L10a</b> (209)
<i>Anopheles gambiae</i>	371	271	242	167	203	218	248	172	209	209
<i>Aplysia californica</i>	319	271	187	168	203	218	248	171	209	209
<i>Arenicola marina</i>	0	35	227	84	202	218	0	172	206	104
<i>Argopecten irradians</i>	371	260	242	168	203	218	248	172	209	209
<i>Ascaris suum</i>	221	267	228	168	202	196	248	169	208	208
<i>Barentsia elongata</i>	0	0	242	0	203	218	91	0	209	0
<i>Brachionus plicatilis</i>	371	0	0	0	203	0	248	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	370	271	270	147	203	180	220	159	201	209
<i>Crassostrea sp.</i>	371	271	242	168	203	218	205	171	209	209
<i>Daphnia magna</i>	371	271	242	122	203	218	248	172	209	209
<i>Dugesia japonica</i>	167	205	159	159	202	146	248	142	178	159
<i>Echinococcus granulosus</i>	371	271	199	162	105	167	248	172	209	209
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	0	0	0	0	217	0	0	0	209
<i>Euprymna scolopes</i>	371	271	242	168	203	217	247	172	209	209
<i>Flaccisagitta enflata</i>	194	0	164	149	100	171	210	171	111	192
<i>Flustra foliacea</i>	185	0	176	126	171	172	176	171	209	199
<i>Fugu rubripes</i>	371	271	242	168	203	218	248	172	209	209
<i>Gnathostomula peregrina</i>	0	264	116	134	0	218	0	166	209	209
<i>Helobdella robusta</i>	366	219	221	126	192	164	205	129	182	209
<i>Homo sapiens</i>	371	271	242	168	203	218	248	172	209	209
<i>Hydra magnipapillata</i>	371	271	242	165	203	218	248	171	180	209
<i>Hypsibius dujardini</i>	0	193	213	0	158	175	248	172	205	184
<i>Lumbricus rubellus</i>	371	271	242	168	200	218	248	172	209	209
<i>Macrostomum lignano</i>	281	256	242	134	202	0	145	0	171	0
<i>Nematostella vectensis</i>	368	271	242	164	188	201	248	153	201	209
<i>Paraplanocera sp.</i>	284	271	241	95	203	218	248	171	209	209
<i>Philodina roseola</i>	314	233	242	0	201	215	248	172	209	209
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	0	0	0	0	121	0	169	148	183	0
<i>Priapulus caudatus</i>	0	53	92	104	0	0	0	144	152	159
<i>Schistosoma sp.</i>	371	271	242	167	202	218	248	171	209	209
<i>Schmidtea mediterranea</i>	371	271	240	167	203	218	0	170	209	209
<i>Spadella cephaloptera</i>	371	0	242	168	202	0	0	171	209	209
<i>Turbanella ambronensis</i>	0	0	0	0	168	0	0	172	0	0
<i>Xiphinema index</i>	344	253	200	168	203	218	248	172	209	209

ANHANG

Spezies	L11 (166)	L12 (163)	L13 (175)	L13a (173)	L14 (104)	L15 (204)	L17 (163)	L18 (184)	L18a (156)	L19 (185)
<i>Anopheles gambiae</i>	166	163	175	173	104	204	163	184	156	185
<i>Aplysia californica</i>	166	163	174	173	104	204	162	184	156	185
<i>Arenicola marina</i>	0	163	116	77	104	0	162	182	156	185
<i>Argopecten irradians</i>	166	163	175	173	104	0	163	184	156	185
<i>Ascaris suum</i>	166	163	173	172	104	200	161	182	156	183
<i>Barentsia elongata</i>	166	0	0	173	0	0	158	184	156	185
<i>Brachionus plicatilis</i>	166	163	0	173	0	0	0	0	156	0
<i>Capitella capitata</i>	129	151	175	130	104	204	154	140	155	185
<i>Crassostrea sp.</i>	166	163	175	173	104	204	163	184	156	185
<i>Daphnia magna</i>	137	163	174	173	104	204	163	184	156	185
<i>Dugesia japonica</i>	166	159	144	167	0	162	160	162	135	180
<i>Echinococcus granulosus</i>	166	0	172	173	104	204	162	169	154	185
<i>Echinorhynchus truttae</i>	166	0	175	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	48	128	175	173	104	0	162	184	156	182
<i>Flaccisagitta enflata</i>	166	163	129	141	102	177	163	132	154	185
<i>Flustra foliacea</i>	166	163	160	164	104	204	163	184	156	185
<i>Fugu rubripes</i>	166	163	175	173	104	204	163	184	156	185
<i>Gnathostomula peregrina</i>	0	158	0	173	104	204	163	184	155	0
<i>Helobdella robusta</i>	129	151	174	59	72	204	105	184	98	116
<i>Homo sapiens</i>	166	163	175	173	104	204	163	184	156	185
<i>Hydra magnipapillata</i>	165	163	175	170	104	204	163	184	155	185
<i>Hypsibius dujardini</i>	166	163	133	173	102	204	163	182	156	185
<i>Lumbricus rubellus</i>	166	163	175	173	104	204	163	184	156	185
<i>Macrostomum lignano</i>	166	151	175	0	0	132	112	158	151	185
<i>Nematostella vectensis</i>	166	124	174	169	104	204	163	170	156	154
<i>Paraplanocera sp.</i>	166	163	0	173	104	204	163	0	156	185
<i>Philodina roseola</i>	166	163	0	173	104	204	160	184	154	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	156	163	143	173	0	0	153	153	35	176
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	138	0	0	169	0	0	0	0
<i>Schistosoma sp.</i>	166	163	175	173	104	204	163	184	154	184
<i>Schmidtea mediterranea</i>	166	160	174	173	103	200	163	183	154	185
<i>Spadella cephaloptera</i>	166	0	174	173	102	204	163	184	156	0
<i>Turbanella ambronensis</i>	166	0	0	0	104	203	162	184	156	0
<i>Xiphinema index</i>	166	163	174	173	104	204	163	184	156	185

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L21</b> (156)	<b>L22</b> (92)	<b>L23</b> (139)	<b>L23a</b> (134)	<b>L24</b> (117)	<b>L26</b> (133)	<b>L27</b> (133)	<b>L27a</b> (136)	<b>L28</b> (48)	<b>L29</b> (50)
<i>Anopheles gambiae</i>	154	92	139	134	117	133	132	136	48	50
<i>Aplysia californica</i>	156	92	139	134	0	133	133	135	48	50
<i>Arenicola marina</i>	155	92	139	133	117	133	133	110	48	0
<i>Argopecten irradians</i>	156	92	139	134	117	133	133	136	48	0
<i>Ascaris suum</i>	153	91	139	134	116	128	133	136	48	50
<i>Barentsia elongata</i>	150	61	0	0	0	0	133	78	0	50
<i>Brachionus plicatilis</i>	106	88	138	126	0	0	133	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	155	36	64	107	75	104	0	112	0	0
<i>Crassostrea sp.</i>	156	92	138	134	117	133	133	136	21	50
<i>Daphnia magna</i>	156	92	139	134	117	133	133	136	48	50
<i>Dugesia japonica</i>	93	86	139	133	117	0	0	136	43	0
<i>Echinococcus granulosus</i>	156	92	139	134	117	133	131	136	48	50
<i>Echinorhynchus truttae</i>	151	0	0	134	0	0	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	156	0	134	134	117	133	133	135	48	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	155	92	139	112	117	133	0	136	0	0
<i>Flustra foliacea</i>	156	92	139	134	117	133	133	73	48	50
<i>Fugu rubripes</i>	156	92	139	134	117	133	133	136	48	50
<i>Gnathostomula peregrina</i>	156	92	135	0	117	133	133	84	0	50
<i>Helobdella robusta</i>	126	67	139	128	75	105	0	135	0	0
<i>Homo sapiens</i>	156	92	139	134	117	133	133	136	48	50
<i>Hydra magnipapillata</i>	155	92	139	134	117	133	133	136	48	50
<i>Hypsibius dujardini</i>	156	56	119	118	114	133	133	136	48	50
<i>Lumbricus rubellus</i>	155	88	139	134	117	133	133	136	48	50
<i>Macrostomum lignano</i>	155	92	135	134	0	133	132	0	48	0
<i>Nematostella vectensis</i>	155	36	139	134	117	133	120	136	0	0
<i>Paraplanocera sp.</i>	156	92	139	134	117	133	131	0	48	0
<i>Philodina roseola</i>	156	0	115	134	117	133	133	134	48	50
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	151	92	138	0	117	133	133	135	45	48
<i>Priapulus caudatus</i>	0	92	132	116	117	0	133	133	0	0
<i>Schistosoma sp.</i>	139	92	139	134	117	133	131	136	48	50
<i>Schmidtea mediterranea</i>	156	92	139	133	117	133	131	136	48	50
<i>Spadella cephaloptera</i>	156	92	139	0	117	133	133	136	47	50
<i>Turbanella ambronensis</i>	152	92	139	85	117	133	133	79	48	50
<i>Xiphinema index</i>	155	92	139	0	117	132	131	136	48	50

ANHANG

Spezies	L30 (104)	L31 (109)	L32 (130)	L34 (92)	L35 (122)	L35a (101)	L36 (71)	L36a (100)	L37 (81)	L37a (88)
<i>Anopheles gambiae</i>	104	109	130	91	122	101	71	100	81	88
<i>Aplysia californica</i>	103	109	130	92	121	99	71	100	81	88
<i>Arenicola marina</i>	104	109	123	92	122	101	66	100	81	88
<i>Argopecten irradians</i>	104	109	130	0	121	101	66	100	81	0
<i>Ascaris suum</i>	104	108	79	89	120	100	51	98	78	88
<i>Barentsia elongata</i>	68	109	130	0	0	0	0	100	0	88
<i>Brachionus plicatilis</i>	0	0	130	0	0	0	0	0	0	88
<i>Capitella capitata</i>	102	81	128	52	75	51	0	43	47	87
<i>Crassostrea sp.</i>	104	107	127	92	122	101	0	100	47	87
<i>Daphnia magna</i>	104	109	130	92	122	101	71	100	81	88
<i>Dugesia japonica</i>	101	75	130	92	66	100	0	0	63	88
<i>Echinococcus granulosus</i>	0	109	130	92	121	101	70	100	81	0
<i>Echinorhynchus truttae</i>	101	0	0	0	0	101	0	0	81	0
<i>Euprymna scolopes</i>	45	109	130	83	122	100	0	0	0	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	104	109	130	92	122	100	0	100	81	88
<i>Flustra foliacea</i>	104	108	130	92	122	101	71	100	81	88
<i>Fugu rubripes</i>	104	109	130	92	122	99	71	100	81	88
<i>Gnathostomula peregrina</i>	104	109	127	92	0	101	71	100	71	88
<i>Helobdella robusta</i>	96	64	52	0	70	97	0	0	80	43
<i>Homo sapiens</i>	104	109	130	92	122	99	71	100	81	88
<i>Hydra magnipapillata</i>	104	109	130	92	122	101	70	100	81	88
<i>Hypsibius dujardini</i>	104	109	130	92	120	101	71	100	81	88
<i>Lumbricus rubellus</i>	104	109	130	92	122	101	71	100	48	88
<i>Macrostomum lignano</i>	0	109	130	0	113	100	0	0	0	88
<i>Nematostella vectensis</i>	104	109	90	92	121	101	0	95	78	33
<i>Paraplanocera sp.</i>	104	109	130	92	120	101	71	0	81	88
<i>Philodina roseola</i>	63	109	130	92	122	101	71	0	81	88
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	103	101	130	91	0	101	70	0	81	88
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	0	0	88	101	71	0	81	88
<i>Schistosoma sp.</i>	104	109	130	92	122	101	70	100	81	88
<i>Schmidtea mediterranea</i>	96	109	130	92	122	101	71	100	81	88
<i>Spadella cephaloptera</i>	104	109	130	92	122	100	71	100	80	88
<i>Turbanella ambronensis</i>	104	0	128	92	120	101	71	0	81	88
<i>Xiphinema index</i>	0	109	126	0	122	101	0	100	81	0

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L38</b> (60)	<b>L39</b> (51)	<b>L40</b> (52)	<b>L41</b> (18)	<b>P0</b> (272)	<b>P1</b> (71)	<b>P2</b> (78)	<b>S2</b> (224)	<b>S3</b> (219)	<b>S3a</b> (242)
<i>Anopheles gambiae</i>	60	51	52	18	272	71	78	224	219	242
<i>Aplysia californica</i>	60	51	52	18	272	70	78	163	219	242
<i>Arenicola marina</i>	0	51	52	0	0	71	68	192	0	178
<i>Argopecten irradians</i>	0	0	52	18	272	70	78	224	219	238
<i>Ascaris suum</i>	58	51	51	0	266	71	77	223	217	237
<i>Barentsia elongata</i>	0	51	52	0	0	71	78	224	0	242
<i>Brachionus plicatilis</i>	60	47	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	54	0	0	0	222	56	68	224	215	175
<i>Crassostrea sp.</i>	38	49	52	18	227	69	78	224	219	242
<i>Daphnia magna</i>	60	51	52	18	272	70	78	224	208	242
<i>Dugesia japonica</i>	41	41	49	0	150	68	77	164	178	232
<i>Echinococcus granulosus</i>	60	51	50	0	263	68	78	224	218	229
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	51	0	18	0	0	0	0	219	239
<i>Euprymna scolopes</i>	0	0	52	18	249	70	63	219	219	242
<i>Flaccisagitta enflata</i>	60	51	52	0	156	0	0	161	202	186
<i>Flustra foliacea</i>	60	51	52	0	272	70	78	187	219	242
<i>Fugu rubripes</i>	60	51	52	18	272	70	78	224	219	242
<i>Gnathostomula peregrina</i>	60	0	0	18	272	71	78	224	0	242
<i>Helobdella robusta</i>	34	51	0	0	141	0	57	187	215	133
<i>Homo sapiens</i>	60	51	52	18	272	70	78	224	219	242
<i>Hydra magnipapillata</i>	59	51	52	18	272	70	78	224	218	241
<i>Hypsibius dujardini</i>	60	51	52	18	193	71	78	0	219	242
<i>Lumbricus rubellus</i>	60	51	52	18	272	0	78	224	219	242
<i>Macrostomum lignano</i>	0	0	52	0	255	58	71	212	219	234
<i>Nematostella vectensis</i>	34	49	52	0	223	71	78	148	215	235
<i>Paraplanocera sp.</i>	60	51	0	18	164	71	78	207	219	240
<i>Philodina roseola</i>	59	51	51	0	264	57	78	224	219	242
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	60	51	51	18	151	71	78	163	0	181
<i>Priapulid caudatus</i>	0	51	52	18	0	0	0	0	0	131
<i>Schistosoma sp.</i>	60	51	52	18	272	71	78	224	219	240
<i>Schmidtea mediterranea</i>	60	49	52	18	263	70	78	223	219	241
<i>Spadella cephaloptera</i>	60	51	52	0	272	71	77	133	219	0
<i>Turbanella ambronensis</i>	60	51	0	18	0	71	78	0	0	82
<i>Xiphinema index</i>	32	51	52	0	272	0	78	215	219	242

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S4</b> (257)	<b>S5</b> (187)	<b>S6</b> (202)	<b>S7</b> (162)	<b>S8</b> (204)	<b>S9</b> (170)	<b>S10</b> (96)	<b>S11</b> (136)	<b>S12</b> (113)	<b>S13</b> (151)
<i>Anopheles gambiae</i>	257	187	202	162	202	170	96	133	113	151
<i>Aplysia californica</i>	257	186	202	161	204	170	96	136	113	151
<i>Arenicola marina</i>	256	0	194	162	93	0	32	0	0	151
<i>Argopecten irradians</i>	257	135	202	162	204	170	96	136	113	151
<i>Ascaris suum</i>	247	187	201	159	202	166	95	136	112	151
<i>Barentsia elongata</i>	257	0	0	0	0	170	96	136	0	151
<i>Brachionus plicatilis</i>	257	0	0	160	199	0	0	134	113	0
<i>Capitella capitata</i>	257	165	201	0	89	0	83	105	113	132
<i>Crassostrea sp.</i>	257	187	202	35	204	170	96	136	113	150
<i>Daphnia magna</i>	257	187	202	162	202	167	95	136	113	151
<i>Dugesia japonica</i>	252	161	91	108	186	166	73	132	106	134
<i>Echinococcus granulosus</i>	257	186	201	162	202	168	92	135	113	151
<i>Echinorhynchus truttae</i>	113	0	0	158	201	0	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	248	187	100	0	204	167	91	0	0	151
<i>Flaccisagitta enflata</i>	195	0	174	0	0	0	96	136	113	151
<i>Flustra foliacea</i>	212	187	202	162	204	170	96	123	113	151
<i>Fugu rubripes</i>	257	187	202	162	204	170	96	136	113	151
<i>Gnathostomula peregrina</i>	0	186	69	162	0	142	94	136	113	151
<i>Helobdella robusta</i>	232	165	201	0	161	0	95	106	101	116
<i>Homo sapiens</i>	257	187	202	162	204	170	96	136	113	151
<i>Hydra magnipapillata</i>	257	187	202	160	204	170	95	136	113	151
<i>Hypsibius dujardini</i>	183	167	202	156	201	170	96	136	113	151
<i>Lumbricus rubellus</i>	257	187	202	162	204	170	96	135	113	151
<i>Macrostomum lignano</i>	213	187	197	89	185	170	0	0	112	151
<i>Nematostella vectensis</i>	199	140	202	161	142	170	95	69	101	91
<i>Paraplanocera sp.</i>	257	187	202	161	203	170	96	134	113	151
<i>Philodina roseola</i>	257	186	202	161	195	170	96	136	113	151
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	137	129	0	123	146	167	96	0	112	151
<i>Priapulid caudatus</i>	0	0	0	0	157	143	94	136	113	0
<i>Schistosoma sp.</i>	257	187	202	162	202	170	94	135	113	151
<i>Schmidtea mediterranea</i>	257	187	202	162	203	170	95	129	100	151
<i>Spadella cephaloptera</i>	215	0	190	162	204	170	0	136	113	151
<i>Turbanella ambronensis</i>	0	0	0	162	131	170	96	136	113	151
<i>Xiphinema index</i>	257	187	200	162	204	170	96	136	113	151



ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S14</b> (145)	<b>S15</b> (135)	<b>S15a</b> (130)	<b>S16</b> (138)	<b>S17</b> (101)	<b>S18</b> (152)	<b>S19</b> (130)	<b>S20</b> (101)	<b>S21</b> (66)	<b>S23</b> (141)
<i>Anopheles gambiae</i>	145	135	130	138	101	152	129	101	66	141
<i>Aplysia californica</i>	144	134	126	138	91	151	130	100	66	141
<i>Arenicola marina</i>	0	135	130	138	101	114	130	0	66	141
<i>Argopecten irradians</i>	144	135	130	138	101	152	130	101	66	140
<i>Ascaris suum</i>	142	133	128	137	100	149	130	101	64	139
<i>Barentsia elongata</i>	97	135	130	138	101	152	130	101	66	141
<i>Brachionus plicatilis</i>	145	135	130	0	0	148	0	101	0	0
<i>Capitella capitata</i>	123	101	130	130	100	127	130	101	0	141
<i>Crassostrea sp.</i>	109	135	130	138	101	152	130	101	66	140
<i>Daphnia magna</i>	145	135	130	138	101	152	130	101	66	141
<i>Dugesia japonica</i>	145	134	0	136	84	152	129	101	0	133
<i>Echinococcus granulosus</i>	145	135	130	136	101	152	129	97	66	141
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	135	130	138	0	150	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	144	135	0	138	0	152	130	84	0	141
<i>Flaccisagitta enflata</i>	145	134	130	138	101	0	128	101	0	141
<i>Flustra foliacea</i>	144	135	130	138	101	152	127	101	66	141
<i>Fugu rubripes</i>	145	135	130	138	101	152	130	101	66	141
<i>Gnathostomula peregrina</i>	145	135	130	138	101	150	129	99	66	141
<i>Helobdella robusta</i>	144	116	104	47	37	65	113	100	0	140
<i>Homo sapiens</i>	145	135	130	138	101	152	130	101	66	141
<i>Hydra magnipapillata</i>	145	135	130	138	101	152	130	101	66	141
<i>Hypsibius dujardini</i>	145	135	130	138	101	151	130	99	64	141
<i>Lumbricus rubellus</i>	144	135	130	138	101	152	130	101	66	141
<i>Macrostomum lignano</i>	143	135	0	0	97	152	128	101	58	140
<i>Nematostella vectensis</i>	98	135	129	112	53	64	130	84	0	141
<i>Paraplanocera sp.</i>	0	135	130	133	101	152	130	100	66	141
<i>Philodina roseola</i>	144	135	130	138	101	150	127	80	62	141
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	144	135	130	138	101	78	129	101	66	140
<i>Priapulus caudatus</i>	145	0	0	0	96	146	0	101	0	64
<i>Schistosoma sp.</i>	145	135	130	138	101	152	129	101	66	141
<i>Schmidtea mediterranea</i>	145	134	130	137	101	152	129	101	66	141
<i>Spadella cephaloptera</i>	145	135	130	138	101	151	128	101	66	141
<i>Turbanella ambronensis</i>	145	135	130	138	101	152	130	99	66	140
<i>Xiphinema index</i>	145	135	72	138	101	152	130	0	65	141

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S24</b> (113)	<b>S25</b> (88)	<b>S26</b> (97)	<b>S27</b> (82)	<b>S27a</b> (70)	<b>S28</b> (55)	<b>S29</b> (54)	<b>S30</b> (59)	<b>SA</b> (204)
<i>Anopheles gambiae</i>	112	88	97	82	70	55	54	58	203
<i>Aplysia californica</i>	113	88	94	82	69	55	54	59	201
<i>Arenicola marina</i>	113	88	0	82	70	55	0	59	0
<i>Argopecten irradians</i>	113	87	97	82	70	0	54	59	204
<i>Ascaris suum</i>	112	87	95	82	69	55	54	58	203
<i>Barentsia elongata</i>	91	88	0	82	70	0	0	0	181
<i>Brachionus plicatilis</i>	109	0	0	0	0	0	0	0	204
<i>Capitella capitata</i>	0	88	96	74	0	55	0	0	204
<i>Crassostrea sp.</i>	112	88	97	82	46	55	0	59	204
<i>Daphnia magna</i>	113	88	97	82	70	55	54	46	204
<i>Dugesia japonica</i>	0	87	70	76	0	42	0	59	163
<i>Echinococcus granulosus</i>	113	88	96	80	70	0	54	59	203
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	0	0	0	0	55	0	52	200
<i>Euprymna scolopes</i>	113	0	0	0	70	55	0	59	182
<i>Flaccisagitta enflata</i>	0	88	0	82	44	55	54	0	204
<i>Flustra foliacea</i>	113	88	95	82	70	54	54	59	158
<i>Fugu rubripes</i>	113	88	97	82	70	55	54	59	204
<i>Gnathostomula peregrina</i>	113	88	97	82	0	55	54	0	0
<i>Helobdella robusta</i>	0	0	96	37	0	0	0	0	204
<i>Homo sapiens</i>	113	88	97	82	70	55	54	59	204
<i>Hydra magnipapillata</i>	113	88	97	82	70	55	54	59	204
<i>Hypsibius dujardini</i>	113	88	96	82	70	54	54	59	196
<i>Lumbricus rubellus</i>	113	88	97	82	70	55	54	59	204
<i>Macrostomum lignano</i>	108	0	94	81	70	0	54	59	204
<i>Nematostella vectensis</i>	113	81	97	80	70	38	0	59	204
<i>Paraplanocera sp.</i>	113	88	0	82	0	55	54	0	163
<i>Philodina roseola</i>	113	88	96	82	70	55	54	57	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	113	87	94	80	69	53	49	50	174
<i>Priapulus caudatus</i>	113	0	97	82	70	55	53	0	0
<i>Schistosoma sp.</i>	108	88	97	82	70	55	54	59	204
<i>Schmidtea mediterranea</i>	113	88	97	82	70	53	54	59	193
<i>Spadella cephaloptera</i>	112	88	97	82	70	55	54	0	204
<i>Turbanella ambronensis</i>	113	87	97	82	68	55	54	57	0
<i>Xiphinema index</i>	112	54	97	82	70	55	54	59	204

**Tabelle 7.4: Matrix Taxa und ribosomale Proteine Syndermata Phylogenie**

Komplette Matrix der Taxa und ribosomaler Proteine, die in der Untersuchung zur phylogenetischen Untersuchung der Spiralia verwendet wurden. Angegeben ist die Anzahl der Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein und Taxon, die maximale Anzahl an Aminosäurepositionen pro ribosomales Protein steht in Klammern unter der Bezeichnung der ribosomalen Proteine.

<b>Spezies</b>	<b>L3</b> (380)	<b>L4</b> (275)	<b>L5</b> (248)	<b>L6</b> (168)	<b>L7</b> (203)	<b>L7a</b> (225)	<b>L8</b> (248)	<b>L9</b> (178)	<b>L10</b> (209)	<b>L10a</b> (213)
<i>Anopheles gambiae</i>	380	275	248	167	203	225	248	178	209	213
<i>Aplysia californica</i>	328	275	187	168	203	225	248	177	209	213
<i>Arenicola marina</i>	0	38	233	84	202	225	0	178	206	104
<i>Argopecten irradians</i>	380	264	248	168	203	225	248	178	209	213
<i>Ascaris suum</i>	221	271	228	168	202	197	248	175	208	212
<i>Barentsia elongata</i>	0	0	248	0	203	225	91	0	209	0
<i>Brachionus plicatilis</i>	380	0	0	0	203	0	248	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	379	275	246	147	203	181	220	165	201	213
<i>Crassostrea spec.</i>	380	275	242	168	203	225	205	177	209	213
<i>Daphnia magna</i>	380	275	248	122	203	225	248	178	209	213
<i>Echinococcus granulosus</i>	380	275	199	162	105	168	248	178	209	213
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	0	0	0	0	218	0	0	0	213
<i>Euprymna scolopes</i>	380	275	248	168	203	224	247	178	209	213
<i>Flaccisagitta enflata</i>	194	0	164	149	100	172	210	177	111	196
<i>Flustra foliacea</i>	185	0	176	126	171	173	176	177	209	203
<i>Fugu rubripes</i>	380	275	248	168	203	225	248	178	209	213
<i>Helobdella robusta</i>	375	220	221	126	192	165	205	135	182	213
<i>Homo sapiens</i>	380	275	248	168	203	225	248	178	209	213
<i>Hydra magnipapillata</i>	380	275	248	165	203	225	248	177	180	213
<i>Hypsibius dujardini</i>	0	194	213	0	158	176	248	178	205	188
<i>Lumbricus rubellus</i>	380	275	248	168	200	225	248	178	209	213
<i>Macrostomum lignano</i>	281	257	248	134	202	0	145	0	171	0
<i>Nematostella vectensis</i>	377	275	248	164	188	208	248	159	201	213
<i>Philodina roseola</i>	314	234	248	0	201	216	248	178	209	213
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	0	0	0	0	121	0	169	154	183	0
<i>Priapulid caudatus</i>	0	56	98	104	0	0	0	150	152	159
<i>Schistosoma spec.</i>	380	275	248	167	202	225	248	177	209	213
<i>Spadella cephaloptera</i>	380	0	248	168	202	0	0	177	209	213
<i>Xiphinema index</i>	353	257	200	168	203	225	248	178	209	213

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L11</b> (166)	<b>L12</b> (163)	<b>L13</b> (175)	<b>L13a</b> (173)	<b>L14</b> (105)	<b>L15</b> (204)	<b>L17</b> (163)	<b>L18</b> (185)	<b>L18a</b> (165)	<b>L19</b> (185)
<i>Anopheles gambiae</i>	166	163	175	173	105	204	163	185	165	185
<i>Aplysia californica</i>	166	163	174	173	105	204	162	185	165	185
<i>Arenicola marina</i>	0	163	116	77	105	0	162	183	165	185
<i>Argopecten irradians</i>	166	163	175	173	105	0	163	185	165	185
<i>Ascaris suum</i>	166	163	173	172	105	200	163	183	165	183
<i>Barentsia elongata</i>	166	0	0	173	0	0	160	185	165	185
<i>Brachionus plicatilis</i>	166	163	0	173	0	0	0	0	165	0
<i>Capitella capitata</i>	129	151	175	130	105	204	154	141	160	185
<i>Crassostrea spec.</i>	166	163	175	173	105	204	163	185	165	185
<i>Daphnia magna</i>	137	163	174	173	105	204	163	185	165	185
<i>Echinococcus granulosus</i>	166	0	172	173	105	204	162	170	165	185
<i>Echinorhynchus truttae</i>	166	0	175	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	48	128	175	173	105	0	163	185	165	182
<i>Flaccisagitta enflata</i>	166	163	129	141	103	177	163	132	162	185
<i>Flustra foliacea</i>	166	163	160	164	105	204	163	185	165	185
<i>Fugu rubripes</i>	166	163	175	173	105	204	163	185	165	185
<i>Helobdella robusta</i>	129	151	174	59	73	204	105	185	103	116
<i>Homo sapiens</i>	166	163	175	173	105	204	163	185	165	185
<i>Hydra magnipapillata</i>	165	163	175	170	105	204	163	185	164	185
<i>Hypsibius dujardini</i>	166	163	133	173	103	204	163	183	165	185
<i>Lumbricus rubellus</i>	166	163	175	173	105	204	163	185	165	185
<i>Macrostomum lignano</i>	166	151	175	0	0	132	112	159	160	185
<i>Nematostella vectensis</i>	166	124	174	169	105	204	163	171	165	154
<i>Philodina roseola</i>	166	163	0	173	105	204	163	185	165	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	156	163	143	173	0	0	155	155	44	176
<i>Priapulul caudatus</i>	0	0	138	0	0	169	0	0	0	0
<i>Schistosoma spec.</i>	166	163	175	173	105	204	163	185	165	184
<i>Spadella cephaloptera</i>	166	0	174	173	103	204	163	185	165	0
<i>Xiphinema index</i>	166	163	174	173	105	204	163	185	165	185

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L21</b> (156)	<b>L22</b> (96)	<b>L23</b> (139)	<b>L23a</b> (135)	<b>L24</b> (117)	<b>L26</b> (138)	<b>L27</b> (136)	<b>L27a</b> (136)	<b>L28</b> (63)	<b>L29</b> (50)
<i>Anopheles gambiae</i>	155	96	139	135	117	138	135	136	62	50
<i>Aplysia californica</i>	156	96	139	135	0	138	136	135	63	50
<i>Arenicola marina</i>	156	96	139	134	117	136	136	110	63	0
<i>Argopecten irradians</i>	156	96	139	135	117	137	136	136	63	0
<i>Ascaris suum</i>	153	95	139	135	116	133	136	136	63	50
<i>Barentsia elongata</i>	150	65	0	0	0	0	136	78	0	50
<i>Brachionus plicatilis</i>	106	92	138	127	0	0	136	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	156	36	64	107	75	104	0	112	0	0
<i>Crassostrea spec.</i>	156	96	138	135	117	137	136	136	33	50
<i>Daphnia magna</i>	156	96	139	135	117	138	136	136	63	50
<i>Echinococcus granulosus</i>	156	96	139	135	117	138	134	136	63	50
<i>Echinorhynchus truttae</i>	152	0	0	135	0	0	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	156	0	134	135	117	137	136	135	63	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	155	96	139	113	117	138	0	136	0	0
<i>Flustra foliacea</i>	156	96	139	135	117	138	136	73	63	50
<i>Fugu rubripes</i>	156	96	139	135	117	137	136	136	63	50
<i>Helobdella robusta</i>	127	71	139	129	75	105	0	135	0	0
<i>Homo sapiens</i>	156	95	139	135	117	137	136	136	63	50
<i>Hydra magnipapillata</i>	155	94	139	135	117	136	136	136	62	50
<i>Hypsibius dujardini</i>	156	57	119	119	117	138	136	136	63	50
<i>Lumbricus rubellus</i>	156	92	139	135	117	137	136	136	63	50
<i>Macrostomum lignano</i>	156	96	135	135	0	138	135	0	63	0
<i>Nematostella vectensis</i>	155	36	139	135	117	136	123	136	0	0
<i>Philodina roseola</i>	156	0	115	135	117	136	136	134	63	50
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	152	95	138	0	117	136	136	135	60	48
<i>Priapulid caudatus</i>	0	96	132	116	117	0	136	133	0	0
<i>Schistosoma spec.</i>	139	96	139	135	117	138	134	136	63	50
<i>Spadella cephaloptera</i>	156	96	139	0	117	138	136	136	62	50
<i>Xiphinema index</i>	155	95	139	0	117	137	134	136	63	50

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L30</b> (104)	<b>L31</b> (109)	<b>L32</b> (130)	<b>L34</b> (99)	<b>L35</b> (122)	<b>L35a</b> (101)	<b>L36</b> (71)	<b>L36a</b> (101)	<b>L37</b> (85)	<b>L37a</b> (88)
<i>Anopheles gambiae</i>	104	109	130	99	122	101	71	101	85	88
<i>Aplysia californica</i>	104	109	130	99	121	99	71	101	84	88
<i>Arenicola marina</i>	104	109	123	99	122	101	68	101	85	88
<i>Argopecten irradians</i>	104	109	130	0	121	101	71	100	85	0
<i>Ascaris suum</i>	104	108	79	96	120	100	51	99	82	88
<i>Barentsia elongata</i>	68	109	130	0	0	0	0	101	0	88
<i>Brachionus plicatilis</i>	0	0	130	0	0	0	0	0	0	88
<i>Capitella capitata</i>	102	81	128	99	75	51	0	43	47	87
<i>Crassostrea spec.</i>	104	107	127	99	122	101	0	100	47	87
<i>Daphnia magna</i>	104	109	130	99	122	101	71	101	81	88
<i>Echinococcus granulosus</i>	0	109	130	99	121	101	70	101	83	0
<i>Echinorhynchus truttae</i>	101	0	0	0	0	101	0	0	85	0
<i>Euprymna scolopes</i>	45	109	130	99	122	101	0	0	0	0
<i>Flaccisagitta enflata</i>	104	109	130	99	122	100	0	101	85	88
<i>Flustra foliacea</i>	104	108	130	99	122	101	71	101	85	88
<i>Fugu rubripes</i>	104	109	130	99	122	99	71	101	85	88
<i>Helobdella robusta</i>	96	64	52	0	70	97	0	0	84	43
<i>Homo sapiens</i>	104	109	130	99	122	99	71	101	85	88
<i>Hydra magnipapillata</i>	104	109	130	99	122	101	70	101	85	88
<i>Hypsibius dujardini</i>	104	109	130	99	120	101	71	101	85	88
<i>Lumbricus rubellus</i>	104	109	130	99	122	101	71	101	52	88
<i>Macrostomum lignano</i>	0	109	130	0	122	100	0	0	0	88
<i>Nematostella vectensis</i>	104	109	90	99	121	101	0	95	82	33
<i>Philodina roseola</i>	63	109	130	99	122	101	71	0	85	88
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	103	101	130	98	0	101	70	0	85	88
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	0	0	88	101	71	0	85	88
<i>Schistosoma spec.</i>	104	109	130	99	122	101	70	101	83	88
<i>Spadella cephaloptera</i>	104	109	130	99	122	100	71	101	84	88
<i>Xiphinema index</i>	0	109	126	0	122	101	0	101	85	0

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>L38</b> (61)	<b>L39</b> (51)	<b>L40</b> (52)	<b>L41</b> (18)	<b>P0</b> (272)	<b>P1</b> (76)	<b>P2</b> (79)	<b>S2</b> (225)	<b>S3</b> (219)	<b>S3a</b> (247)
<i>Anopheles gambiae</i>	61	51	52	18	272	76	79	225	219	247
<i>Aplysia californica</i>	61	51	52	18	272	75	79	163	219	247
<i>Arenicola marina</i>	0	51	52	0	0	76	69	192	0	183
<i>Argopecten irradians</i>	0	0	52	18	272	75	79	225	219	243
<i>Ascaris suum</i>	59	51	51	0	266	76	78	224	217	241
<i>Barentsia elongata</i>	0	51	52	0	0	76	79	224	0	247
<i>Brachionus plicatilis</i>	61	47	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	55	0	0	0	222	61	69	225	215	175
<i>Crassostrea spec.</i>	38	49	52	18	227	74	79	225	219	247
<i>Daphnia magna</i>	61	51	52	18	272	75	79	225	208	247
<i>Echinococcus granulosus</i>	61	51	50	0	263	76	79	225	218	235
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	51	0	18	0	0	0	0	219	244
<i>Euprymna scolopes</i>	0	0	52	0	249	73	63	220	219	247
<i>Flaccisagitta enflata</i>	61	51	52	0	156	0	0	162	202	186
<i>Flustra foliacea</i>	61	51	52	0	272	75	78	188	219	247
<i>Fugu rubripes</i>	61	51	52	18	272	75	79	225	219	247
<i>Helobdella robusta</i>	35	51	0	0	141	0	57	188	215	133
<i>Homo sapiens</i>	61	51	52	18	272	75	79	225	219	247
<i>Hydra magnipapillata</i>	61	51	52	18	272	75	79	225	218	246
<i>Hypsibius dujardini</i>	61	51	52	18	193	76	79	0	219	247
<i>Lumbricus rubellus</i>	61	51	52	18	272	0	79	225	219	247
<i>Macrostomum lignano</i>	0	0	52	0	255	58	72	213	219	240
<i>Nematostella vectensis</i>	35	49	52	0	223	76	79	149	215	239
<i>Philodina roseola</i>	61	51	51	0	264	57	79	225	219	247
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	61	51	51	18	151	76	79	164	0	181
<i>Priapulus caudatus</i>	0	51	52	18	0	0	0	0	0	136
<i>Schistosoma spec.</i>	61	51	52	18	272	75	79	225	219	246
<i>Spadella cephaloptera</i>	61	51	52	0	272	76	78	133	219	0
<i>Xiphinema index</i>	33	51	52	0	272	0	79	216	219	247

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S4</b> (257)	<b>S5</b> (187)	<b>S6</b> (203)	<b>S7</b> (164)	<b>S8</b> (205)	<b>S9</b> (170)	<b>S10</b> (98)	<b>S11</b> (137)	<b>S12</b> (116)	<b>S13</b> (151)
<i>Anopheles gambiae</i>	257	187	203	164	203	170	98	134	116	151
<i>Aplysia californica</i>	257	186	203	163	205	170	97	137	116	151
<i>Arenicola marina</i>	256	0	195	164	94	0	34	0	0	151
<i>Argopecten irradians</i>	257	135	203	164	205	170	98	137	116	151
<i>Ascaris suum</i>	247	187	202	161	203	166	97	137	115	151
<i>Barentsia elongata</i>	257	0	0	0	0	170	98	137	0	151
<i>Brachionus plicatilis</i>	257	0	0	164	200	0	0	135	116	0
<i>Capitella capitata</i>	257	165	202	0	90	0	83	106	116	132
<i>Crassostrea spec.</i>	257	187	203	35	205	170	98	137	116	150
<i>Daphnia magna</i>	257	187	203	164	203	167	96	137	116	151
<i>Echinococcus granulosus</i>	257	186	202	164	204	168	95	136	113	151
<i>Echinorhynchus truttae</i>	113	0	0	160	201	0	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	248	187	101	0	205	0	92	0	0	151
<i>Flaccisagitta enflata</i>	195	0	175	0	0	0	98	137	116	151
<i>Flustra foliacea</i>	212	187	203	164	205	170	98	124	116	151
<i>Fugu rubripes</i>	257	187	203	164	205	170	98	137	116	151
<i>Helobdella robusta</i>	232	165	202	0	161	0	97	107	101	116
<i>Homo sapiens</i>	257	187	203	164	205	170	98	137	116	151
<i>Hydra magnipapillata</i>	257	187	203	162	205	170	96	137	116	151
<i>Hypsibius dujardini</i>	183	167	203	158	202	170	98	137	116	151
<i>Lumbricus rubellus</i>	257	187	203	164	205	170	98	136	116	151
<i>Macrostomum lignano</i>	213	187	197	91	186	170	0	0	115	151
<i>Nematostella vectensis</i>	199	140	203	163	143	170	96	69	101	91
<i>Philodina roseola</i>	257	186	203	163	196	170	98	137	116	151
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	137	129	0	126	146	167	97	0	112	151
<i>Priapulus caudatus</i>	0	0	0	0	159	143	96	137	116	0
<i>Schistosoma spec.</i>	257	187	203	164	204	0	97	136	116	151
<i>Spadella cephaloptera</i>	215	0	191	164	205	170	0	137	116	151
<i>Xiphinema index</i>	257	187	201	164	205	170	98	137	116	151



ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S14</b> (148)	<b>S15</b> (135)	<b>S15a</b> (130)	<b>S16</b> (138)	<b>S17</b> (101)	<b>S18</b> (152)	<b>S19</b> (130)	<b>S20</b> (101)	<b>S21</b> (78)	<b>S23</b> (141)
<i>Anopheles gambiae</i>	148	135	130	138	101	152	129	101	78	141
<i>Aplysia californica</i>	147	134	126	138	91	151	130	100	78	141
<i>Arenicola marina</i>	0	135	130	138	101	114	130	0	78	141
<i>Argopecten irradians</i>	147	135	130	138	101	152	130	101	78	140
<i>Ascaris suum</i>	146	133	128	137	100	149	130	101	76	139
<i>Barentsia elongata</i>	97	135	130	138	101	152	130	101	78	141
<i>Brachionus plicatilis</i>	148	135	130	0	0	148	0	101	0	0
<i>Capitella capitata</i>	126	101	130	130	100	127	130	101	0	141
<i>Crassostrea spec.</i>	109	135	130	138	101	152	130	101	78	140
<i>Daphnia magna</i>	148	135	130	138	101	152	130	101	78	141
<i>Echinococcus granulosus</i>	148	135	130	136	101	152	129	97	78	141
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	135	130	138	0	150	0	0	0	0
<i>Euprymna scolopes</i>	148	135	0	138	0	152	130	84	0	141
<i>Flaccisagitta enflata</i>	148	134	130	138	101	0	130	101	0	141
<i>Flustra foliacea</i>	147	135	130	138	101	152	129	101	78	141
<i>Fugu rubripes</i>	148	135	130	138	101	152	130	101	78	141
<i>Helobdella robusta</i>	147	116	104	47	37	65	113	100	0	140
<i>Homo sapiens</i>	148	135	130	138	101	152	130	101	78	141
<i>Hydra magnipapillata</i>	148	135	130	138	101	152	130	101	77	141
<i>Hypsibius dujardini</i>	148	135	130	138	101	151	130	99	77	141
<i>Lumbricus rubellus</i>	147	135	130	138	101	152	130	101	78	141
<i>Macrostomum lignano</i>	145	135	0	0	97	152	129	101	69	140
<i>Nematostella vectensis</i>	98	135	129	112	53	64	130	84	0	141
<i>Philodina roseola</i>	148	135	130	138	101	150	127	80	74	141
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	147	135	130	138	101	78	129	101	78	140
<i>Priapulus caudatus</i>	148	0	0	0	96	146	0	101	0	64
<i>Schistosoma spec.</i>	148	135	130	138	101	152	129	101	78	141
<i>Spadella cephaloptera</i>	148	135	130	138	101	151	130	101	78	141
<i>Xiphinema index</i>	148	135	72	138	101	152	130	0	77	141

ANHANG

<b>Spezies</b>	<b>S24</b> (113)	<b>S25</b> (88)	<b>S26</b> (97)	<b>S27</b> (82)	<b>S27a</b> (70)	<b>S28</b> (56)	<b>S29</b> (54)	<b>S30</b> (59)	<b>SA</b> (208)
<i>Anopheles gambiae</i>	112	88	97	82	70	56	54	58	207
<i>Aplysia californica</i>	113	88	94	82	69	56	54	59	205
<i>Arenicola marina</i>	113	88	0	82	70	56	0	59	0
<i>Argopecten irradians</i>	113	87	97	82	70	0	54	59	208
<i>Ascaris suum</i>	113	87	95	82	69	56	54	58	207
<i>Barentsia elongata</i>	91	88	0	82	70	0	0	0	185
<i>Brachionus plicatilis</i>	109	0	0	0	0	0	0	0	208
<i>Capitella capitata</i>	0	88	96	74	0	56	0	0	208
<i>Crassostrea spec.</i>	112	88	97	82	46	56	0	59	208
<i>Daphnia magna</i>	113	88	97	82	70	56	54	46	208
<i>Echinococcus granulosus</i>	113	88	96	80	70	0	54	59	207
<i>Echinorhynchus truttae</i>	0	0	0	0	0	56	0	52	204
<i>Euprymna scolopes</i>	113	0	0	0	70	56	0	59	186
<i>Flaccisagitta enflata</i>	0	88	0	82	44	55	54	0	208
<i>Flustra foliacea</i>	113	88	97	82	70	55	54	59	158
<i>Fugu rubripes</i>	113	88	97	82	70	56	54	59	208
<i>Helobdella robusta</i>	0	0	96	37	0	0	0	0	205
<i>Homo sapiens</i>	113	88	97	82	70	56	54	59	208
<i>Hydra magnipapillata</i>	113	88	97	82	70	56	54	59	208
<i>Hypsibius dujardini</i>	113	88	96	82	70	55	54	59	196
<i>Lumbricus rubellus</i>	113	88	97	82	70	56	54	59	208
<i>Macrostomum lignano</i>	108	0	94	81	70	0	54	59	208
<i>Nematostella vectensis</i>	113	81	97	80	70	38	0	59	208
<i>Philodina roseola</i>	113	88	97	82	70	56	54	57	0
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	113	87	95	80	69	54	49	50	174
<i>Priapulus caudatus</i>	113	0	97	82	0	56	53	0	0
<i>Schistosoma spec.</i>	108	88	97	82	70	56	54	59	205
<i>Spadella cephaloptera</i>	113	88	97	82	70	56	54	0	208
<i>Xiphinema index</i>	112	54	97	82	70	56	54	59	208

## 8 Publikationen

### **Spiralian Phylogenomics Supports the Resurrection of Bryozoa Comprising Ectoprocta and Entoprocta**

Hausdorf, B., Helmkampf, M., Meyer, A., Witek, A., Herlyn, H., Bruchhaus, I., Hankeln, T., Struck, TH., Lieb, B.

Mol Biol Evol. 2007 Dec; 24(12):2723-9.

Phylogenetic analyses based on 79 ribosomal proteins of 38 metazoans, partly derived from 6 new expressed sequence tag projects for Ectoprocta, Entoprocta, Sipuncula, Annelida, and Acanthocephala, indicate the monophyly of Bryozoa comprising Ectoprocta and Entoprocta, 2 taxa that have been separated for more than a century based on seemingly profound morphological differences. Our results also show that bryozoans are more closely related to Neotrochozoa, including molluscs and annelids, than to Syndermata, the latter comprising Rotifera and Acanthocephala. Furthermore, we find evidence for the position of Sipuncula within Annelida. These findings suggest that classical developmental and morphological key characters such as cleavage pattern, coelomic cavities, gut architecture, and body segmentation are subject to greater evolutionary plasticity than traditionally assumed.

### **EST Based Phylogenomics of Syndermata Questions Monophyly of Eurotatoria**

Witek, A., Herlyn, H., Meyer, A., Boell, L., Bucher, G., Hankeln, T.

BMC Evol Biol. 2008 Dec 29;8(1):345

Background: The metazoan taxon Syndermata comprising Rotifera (in the classical sense of Monogononta+Bdelloidea+Seisonidea) and Acanthocephala has raised several hypotheses connected to the phylogeny of these animal groups and the included subtaxa. While the monophyletic origin of Syndermata and Acanthocephala is well established based on morphological and molecular data, the phylogenetic position of Syndermata within Spiralia, the monophyletic origin of Monogononta, Bdelloidea, and Seisonidea and the acanthocephalan sister group are still a matter of debate. The comparison of the alternative hypotheses suggests that testing the phylogenetic validity of Eurotatoria (Monogononta+Bdelloidea) is the key to unravel the phylogenetic relations within Syndermata. The syndermatan phylogeny in turn is a prerequisite for reconstructing the evolution of the acanthocephalan endoparasitism. Results: Here we present our results from a phylogenomic approach studying i) the phylogenetic position of Syndermata within Spiralia, ii) the monophyletic origin of monogononts and bdelloids and iii) the phylogenetic relations of the latter two taxa to acanthocephalans. For this analysis we have generated EST libraries of *Pomphorhynchus laevis*, *Echinorhynchus truttae* (Acanthocephala) and *Brachionus plicatilis* (Monogononta). By extending these data with database entries of *B. plicatilis*, *Philodina roseola* (Bdelloidea) and 25 additional metazoan species, we conducted phylogenetic reconstructions based on 79 ribosomal proteins using maximum likelihood and bayesian approaches. Our findings suggest that the phylogenetic position of Syndermata within Spiralia is close to Platyhelminthes, that Eurotatoria are not monophyletic and that bdelloids are more closely related to acanthocephalans than monogononts. Conclusions: Mapping morphological character evolution onto molecular phylogeny suggests the (partial or complete) reduction of the corona and the emergence of a retractable anterior end (rostrum, proboscis) before the separation of Acanthocephala. In particular, the evolution of a rostrum might have been a key event leading to the later evolution of the acanthocephalan endoparasitism, given the enormous relevance of the proboscis for anchoring of the adults to the definitive hosts' intestinal wall.

### **Significant Support for the Monophyletic Origin of Gnathifera from Phylogenomics**

Witek, A., Herlyn, H., Mark Welch, DB., Hankeln, T.

Submitted to MPE

The monophyletic origin of Spiralia within the metazoan tree of life is well supported by large-scale phylogenomic data. While there is now substantial molecular evidence for Lophotrochozoa being a monophyletic supertaxon within Spiralia, the phylogenetic affiliations of many other spiralian phyla remain unclear. Here we focus on the question of a monophyletic supertaxon Gnathifera, which was originally defined by jaw morphology as comprising the phyla Rotifera, Acanthocephala and Gnathostomulida. Based on a large-scale molecular sequence dataset of 11.146 amino acid residues, we reconstructed phylogenetic trees of spiralian phyla using maximum-likelihood and Bayesian approaches. We obtain the first convincing phylogenomic evidence for the clade Gnathifera, linking Syndermata (Rotifera + Acanthocephala) with Gnathostomulida. Furthermore, our data support recent findings concerning the paraphyly of Eurotatoria.

### **Phylogenomics of *Xenoturbella*: Implications from comparing different EST datasets**

Witek, A., Ebersberger, I., Strauß, S., Weich, B., Israelsson, O., von Haeseler, A., Hankeln, T.

In Vorbereitung

The enigmatic taxon *Xenoturbella* has been assigned drastically different positions on the metazoan phylogenetic tree since its discovery. Recently, phylogenomic data have identified *Xenoturbella* as a basal deuterostome lineage. To further explore the value of EST (expressed sequence tag) sequencing for phylogenetic reconstructions, we have produced an independent set of 1100 *Xenoturbella* ESTs and compared this to the published datasets. Combining these EST datasets, a concatenated alignment consisting exclusively of ribosomal protein sequences was used for phylogenetic reconstruction and revealed essentially the same deuterostome phylogeny as the more extended datasets, assembled from diverse proteins. This highlights the value of ribosomal protein EST data for phylogenomic purposes, while minimising efforts in sequencing and analysis. As ribosomal proteins are found even in small datasets of only about 1000 ESTs in a sufficient quantity, such small high-quality EST datasets thus appear to be sufficient (and cost-effective) for yielding stable phylogenies. In our analysis, *Xenoturbella* is the sister group to the Ambulacraria (Echinodermata and Hemichordata). Furthermore, we do find consistent support for the Olfactores (Vertebrata/Urochordata) clade and the Ecdysozoa/Lophotrochozoa split.

### **Tagungsabstracts**

Witek, A., Ebersberger, I., Weich, B., Israelsson, O., von Haeseler, A., Hankeln, T. (2007):

Phylogenomics of *Xenoturbella* – Comparing different EST datasets. *100. Jahrestagung der Deutsche Zoologischen Gesellschaft, Köln*. Abstract map, p. 129

## **9 Danksagung**

## **10 Lebenslauf**

## **Eidesstattliche Erklärung**

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich meine Dissertation selbstständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Ich hab keinen anderen Promotionsversuch unternommen.

Mainz, im Februar 2009

Alexander Witek