

1 Einleitung

Clitellaten unterscheiden sich von anderen Anneliden durch die besondere Form der Reproduktion und durch die limnische oder terrestrische Lebensweise der meisten Clitellatentaxa. Der für Clitellaten charakteristische Hermaphroditismus sowie die Eiablage und Embryonalentwicklung in einem Kokon werden als apomorphe Merkmale dieses Taxons angesehen (Brinkhurst 1982; Purschke et al. 1993). Mit der speziellen Form der Fortpflanzung ist eine Reihe anatomischer Besonderheiten verbunden, die ebenfalls als Apomorphien der Clitellaten gedeutet werden. So sind das Clitellum, das das Sekret zur Bildung des Kokons abscheidet, die Beschränkung der Gonaden auf wenige Segmente und die Anordnung der Spermatheken weitere charakteristische Eigenheiten der Clitellaten (Jamieson 1981; Brinkhurst 1982; Purschke 2002b).

1.1 Systematische Einordnung der Clitellata

Das Taxon Clitellata umfasst die als paraphyletisch angesehenen Oligochaeta und die durch morphologische und molekulare Merkmale als Monophylum begründbaren Hirudinea (Purschke et al. 1993; Brinkhurst 1994; Siddall et al. 2001). In traditionellen Klassifikationen der Anneliden werden die Clitellaten einem gleichrangigen Taxon Polychaeta gegenübergestellt (s. Fauchald & Rouse 1997). Die Ergebnisse molekularer Phylogeneseanalysen widersprechen jedoch einem Schwestergruppenverhältnis von Clitellaten und Polychaeten und ordnen die Clitellaten innerhalb der Polychaeten ein (McHugh 1997; Struck et al. 2002, 2007; Bleidorn et al. 2003). Bei diesen Analysen clustern die Clitellaten allerdings in unterschiedlichen Teiltaxa der Polychaeten und die Unterstützung für die jeweiligen Schwestergruppenverhältnisse ist relativ gering. Als Ursache für die geringe Auflösung der Phylogenie durch molekulare Daten kann eine frühe und sehr schnelle Radiation der Anneliden im mittleren Kambrium angenommen werden, so dass das phylogenetische Signal durch den langen Zeitraum seit der Aufspaltung der übergeordneten Taxa verwaschen wurde (Martin et al. 2000; Martin 2001; Rota et al. 2001; Struck et al. 2002).

Die phylogenetische Bewertung morphologischer Merkmalskomplexe führt zu widersprüchlichen Annahmen über die systematische Stellung der Clitellaten (Westheide et al. 1999). So lassen sich die bei Clitellaten nicht vorhandenen Nuchalorgane und Parapodien als evolutive Neuheiten eines Taxons Polychaeta deuten (Rouse & Fauchald 1997; Ax 1999) und stützen so die Hypothese eines Schwestergruppenverhältnisses von Clitellaten und Polychaeten. Entsprechend dieser systematischen Bewertung muss für das Grundmuster der Anneliden ein Organismus ohne Nuchalorgane und Parapodien eingesetzt werden (Purschke 2002b).

Westheide (1997) und Purschke (2002b) gehen dagegen davon aus, dass Nuchalorgane und Parapodien sekundär in der Stammlinie der Clitellaten reduziert wurden. Nach Purschke et al. (2000) ist das Fehlen von Nuchalorganen, Parapodien, Kopfanhängen und epidermalen Cilien auf eine in terrestrischem Sediment grabende Lebensweise der ursprünglichen Clitellaten zurückzuführen. Charakteristische Merkmale der Clitellaten, wie die Embryonalentwicklung in einem Kokon und die Verlagerung des Cerebralganglions aus dem Prostomium, unterstützen die These einer terrestrischen Stammart der Clitellaten (Hessling et al. 1999; Hessling & Westheide 1999; Purschke et al. 2000). Bei den terrestrischen Polychaeten *Parergodrilus heideri* und *Hrabeiella periglandulata* treten konvergente Übereinstimmungen im Reproduktionssystem auf, und die Nuchalorgane werden verlagert oder reduziert (Purschke 1999, 2002a).

Grundsätzlich ergibt sich für die phylogenetische Einordnung der Clitellaten das Problem, dass viele Merkmale, die traditionell für die Klassifikation von Clitellaten genutzt werden, in direktem Zusammenhang mit dem speziellen Reproduktionsmodus oder der Lebensweise der Clitellaten stehen (vergl. Brinkhurst 1982; Gustavsson & Erséus 1999). Aufgrund ihres abgeleiteten Merkmalszustandes ist ein Vergleich mit ähnlichen Merkmalen bei Polychaeten oder Außengruppenvertretern der Anneliden nicht möglich. Merkmalskomplexe wie die Segmentierung oder die Morphologie und Anordnung der Borsten können generell als homolog innerhalb der Anneliden angesehen werden (Bartolomaeus & Ax 1992; Rouse & Fauchald 1995, 1997). Da diese Merkmale potentielle Apomorphien der Anneliden darstellen, ist eine Bewertung der Lesrichtung jedoch weitgehend von Annahmen zum Grundmuster der Anneliden abhängig (Westheide et al. 1999; Purschke 2002b).

1.2 Transitorische Nephridien

Ein für die Systematik der Clitellaten bisher wenig beachtetes Merkmal sind die in Entwicklungsstadien von verschiedenen "Oligochaeten"- und Hirudineentaxa auftretenden transitorischen Nephridien. Innerhalb der Clitellaten sind sogenannte "Urnieren" oder "Pronephridien" bei Vertretern der Tubificiden (Meyer 1917; Iwanoff 1928), Lumbriculiden (Vejdovsky 1892; Iwanoff 1928), Criodriliden (Bergh 1888) und Lumbriciden (Lehmann 1887; Hoffmann 1899; Svetlov 1928), sowie innerhalb der Hirudineen bei Pharyngobdelliden und Gnathobdelliden (Sukatschhoff 1900; Fernández & Stent 1982) beschrieben worden. Die Organe entstehen in frühen Entwicklungsstadien direkt nach der Gastrulation und werden während der Ausbildung der ersten segmentalen Nephridien abgebaut (Lehmann 1887; Sukatschhoff 1900; Kaltenhäuser 1993). Bei den untersuchten "Oligochaeten"-arten wurde ein Paar transitorischer Nephridien festgestellt, das lateral zu beiden Seiten der vorderen Darmanlage und des Pharynx angeordnet ist (Bergh 1888; Vejdovsky 1892; Iwanoff 1928). Die Nephridien bestehen jeweils aus einem bewimperten

Kanal, dessen terminales Ende sich in einer dorsal des Pharynx gelegenen sogenannten Kopfhöhle befindet (Lehmann 1887; Hoffmann 1899; Iwanoff 1928).

Für das Grundmuster der Anneliden und der Mollusken wird die Entwicklung über eine Trochophoralarve angenommen, die durch eine spezifische Anordnung von Wimpernbändern, ein apikales Sinnesorgan und ein Paar lateral des Darms gelegener Protonephridien gekennzeichnet ist (Anderson 1973; Bartolomaeus & Ax 1992; Nielsen 2004). Bei Polychaeten befinden sich die Protonephridien in kurzer Distanz zu den larvalen Augen in der prospektiven Kopfregion (Bartolomaeus 1995). Während der Metamorphose zum Juvenilstadium degenerieren die Protonephridien oder werden zu Teilen des definitiven Exkretionssystems transformiert (Goodrich 1945; Ruppert & Smith 1988).

Ultrastrukturelle Untersuchungen an lecitotrophen Entwicklungsstadien von *Scoloplos armiger* und an der Metatrochophora von *Pygospio elegans* zeigen, dass das Auftreten von einem Paar transitorischer Nephridien nicht an eine planktotrophe Larve gebunden ist, und dass es sich bei diesen Exkretionsorganen nicht zwingend um protonephridiale Systeme handelt (Schlötzer-Schrehardt 1992; Bartolomaeus 1998). Es ist deshalb sinnvoll, den von Hatschek (1886) eingeführten Begriff "Kopfnieren" (Head Kidneys) für die Organe zu verwenden. Die Head Kidneys sind gegenüber anderen Exkretionssystemen dadurch gekennzeichnet, dass sie die ersten in der Ontogenese auftretenden Nephridien sind, dass sie während der Entwicklung zum Adultstadium abgebaut werden und dass sie sich im prospektiven Kopfbereich des Adultstadiums befinden (Bartolomaeus 1995; Bartolomaeus & Quast 2005).

Innerhalb der Anneliden sind Kopfnieren (Head Kidneys) bisher bei etwa 15 Arten ultrastrukturell untersucht worden. Die verfügbaren ultrastrukturellen Daten und der Außengruppenvergleich mit protonephridialen Systemen anderer Bilateria weisen darauf hin, dass die Head Kidneys im Grundmuster der Anneliden aus einer Terminalzelle mit Filtrationsstruktur, einer Kanalzelle und einer Nephroporuszelle bestehen (Bartolomaeus & Ax 1992). Die spezielle Ausstattung der Terminalzelle mit verstärkten circumciliären Mikrovilli stellt wahrscheinlich ein apomorphes Merkmal der Anneliden dar (Bartolomaeus 1995).

Für Mollusken ist das Auftreten eines Paares transitorischer Nephridien bei Vertretern der Caudofoveata, Polyplacophora, Gastropoda, Bivalvia und Scaphopoda ultrastrukturell nachgewiesen worden (Brandenburg 1966; Bartolomaeus 1989a; Haszprunar & Ruthensteiner 2000; Ruthensteiner et al. 2001; Nielsen et al. 2007). Die Verbreitung der Organe innerhalb der Molluska sowie ultrastrukturelle Übereinstimmungen bestätigen die Homologie mit den Head Kidneys der Annelida (Haszprunar & Ruthensteiner 2000; Ruthensteiner et al. 2001).

Die bei "Oligochaeten"-Arten beschriebenen transitorischen Nephridien stimmen mit Head Kidneys in ihrer Anzahl, ihrem ontogenetisch frühen Auftreten und in ihrer Lage

neben dem prospektiven Vorderdarm überein. Dementsprechend erscheint eine Homologie der transitorischen Nephridien mit den Head Kidneys von Polychaeten und Mollusken wahrscheinlich.

Für das Grundmuster der Clitellaten wird allerdings eine direkte Entwicklung aus makrolecithalen Eiern angenommen (Anderson 1973; Dohle 1999). Innerhalb der Clitellaten wurde bei Lumbriciden und Arhynchobdelliden ein Larvenstadium evolviert, das sich aktiv aus dem im Kokon eingeschlossenen Eiweißmaterial ernährt und als Cryptolarve bezeichnet wird (Sawyer 1986; Dohle 1999).

Kennzeichnend für die Entwicklung von Clitellaten ist die Ausbildung von zwei ventral gelegenen Keimstreifen, aus denen die Muskulatur, die Epidermis, das Nervensystem des Rumpfes und ein Großteil der Gewebe des Kopfes hervorgeht (Anderson 1973; Shimizu 1982; Fernández & Stent 1982). Aufgrund ihrer Herkunft aus den Zellen 2d und 4d entsprechen die Keimstreifen der präpygidialen Wachstumszone, die bei Polychaeten ebenfalls das Mesoderm und Ektoderm des Rumpfes bildet (Anderson 1973; Dohle 1999). Durch die spezielle Entwicklung ist eine Zuordnung der transitorischen Nephridien zu einem vor der Wachstumszone der Rumpfsegmente gelegenen prospektiven Kopfbereich nicht ohne weiteres möglich.

Bei Trochophoralarven von Polychaeten befinden sich die Head Kidneys in der Regel in einem umfangreichen Blastocoel, das den Raum zwischen dem zukünftigen Prostomium und der Wachstumszone der Rumpfsegmente weitgehend ausfüllt (Meyer 1901; Shearer 1908; Goodrich 1945). Während der späteren Entwicklung bildet sich aus Ektomesoderm der Epiphäre und dem frontalen Mesoderm der Wachstumszone ein peristomiales Coelom, das das Blastocoel der Larve verdrängt (Anderson 1959, 1973). Bei Clitellaten fehlt dagegen ein umfangreiches Blastocoel und es wird davon ausgegangen, dass das Mesoderm des Kopfes von frontalen, in den Keimstreifen angelegten Coelomräumen gebildet wird, die den Vorderdarm frontad und dorsad umwachsen (Anderson 1973). Um die Hypothese einer Homologie der transitorischen Nephridien zu den Head Kidneys beurteilen zu können, ist es daher notwendig, den Lagekontext der Organe und die Struktur der Kopfhöhle aufzuklären.

1.3 Ziele der Untersuchungen

In der vorliegenden Arbeit soll die Ultrastruktur der transitorischen Nephridien bei zwei Arten mit unterschiedlicher Entwicklung untersucht werden. *Tubifex* sp. weist eine direkte lecithotrophe Entwicklung auf, während sich *Dendrobaena veneta* über eine Cryptolarve entwickelt. In molekularen Analysen der Clitellaten clustern die Tubificiden und Lumbriciden in zwei unterschiedlichen Clades, die aus einer sehr basalen Aufspaltung der Clitellaten hervorgehen (Rota et al. 2001; Siddall et al. 2001; Struck et al. 2002). Daher

ist anzunehmen, dass übereinstimmende strukturelle Merkmale der transitorischen Nephridien in das Grundmuster der Clitellaten einzuordnen sind.

Durch den ultrastrukturellen Vergleich mit den Head Kidneys von Polychaeten soll geprüft werden, inwieweit Merkmale der transitorischen Nephridien einen Hinweis auf die nähere Verwandtschaft der Clitellaten mit einer Teilgruppe der Polychaeten liefern. Durch den Außengruppenvergleich mit den Head Kidneys von Mollusken ist es jedoch auch möglich, potentielle Apomorphien für ein monophyletisches Taxon Polychaeta zu erkennen.