

3 Ergebnisse

3.1 Licht- und fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen der Entwicklungsstadien von *Dendrobaena veneta*

In den Kokons von *D. veneta* befinden sich jeweils etwa zwischen einem und fünf Tieren in unterschiedlichen Entwicklungsstadien, sowie eine größere Anzahl nicht entwickelter Eier. Die in einem Kokon enthaltenen Entwicklungsstadien unterscheiden sich stark in ihrer Größe und ihrem Entwicklungszustand. Eine Zuordnung von bestimmten Entwicklungszuständen zu einem bestimmten Alter in Tagen nach der Kokonablage ist deshalb nur bedingt möglich. Die folgende Beschreibung der Entwicklungsstadien orientiert sich vor allem an der Größe der Stadien und dem ersten sichtbaren Auftreten neuer morphologischer Strukturen. Es wird jeweils ein Zeitraum von mehreren Tagen angegeben, in dem die meisten der untersuchten Tiere den entsprechenden Entwicklungszustand erreicht hatten.

Die frühesten Stadien wurden aus 5 bis 7 Tage alten Kokons präpariert. Diese Stadien haben eine ovale Form mit einer frontoventralen Ausbuchtung, die die Mundöffnung trägt. Die Tiere sind zwischen 200 und 600 μm lang und weisen einen Durchmesser von 150 bis 300 μm auf. Von der in der Mitte der frontoventralen Ausbuchtung liegenden Mundöffnung ausgehend ist ein trichterförmiger, bewimperter Pharynx erkennbar, der etwa das vordere Drittel des Tieres durchzieht (Abb. 1 A, B). Nach caudad schließt sich an den Pharynx die Anlage des Darmkanals an, die mit granulär erscheinendem weißem Material gefüllt ist. Die Anlage füllt etwa die hinteren zwei Drittel des Tieres aus und lässt keine weiteren Strukturen in diesem Bereich erkennen.

Dorsal des Pharynx ist durch die Epidermis ein Hohlraum, die so genannte Kopfhöhle, zu erkennen, die von einzelnen, sich regelmäßig kontrahierenden Muskeln durchzogen wird. Während der Muskelkontraktionen öffnet sich das Lumen des Pharynx, gleichzeitig wird die Kopfhöhle stark zusammengezogen (Abb. 1 A, B).

Entlang der ventralen Mittellinie des Entwicklungsstadiums zieht ein einheitliches Band aus bewimperten Epidermiszellen vom ventralen Rand der Mundöffnung bis zum Hinterrand des Tieres (Abb. 2 D). Dorsal der Mundöffnung befindet sich ein kleines Cilienfeld, das in den Pharynx hineinzieht.

Die Entwicklungsstadien bewegen sich aktiv im Kokon und nehmen mit dem Pharynx Eiweißmaterial aus dem Kokon auf (Abb. 2 A). Während der Bewegung im Kokon und der Schluckbewegungen mit dem Pharynx verformt sich der Körper der Tiere stark.

Bei der Fluoreszenzmarkierung gegen α -Tubulin wurden in diesen Stadien neben den bewimperten Kanälen der transitorischen Nephridien der bewimperte Pharynx und die entlang der ventralen Mittellinie verlaufenden Cilienfelder markiert (Abb. 3 A, B). Der

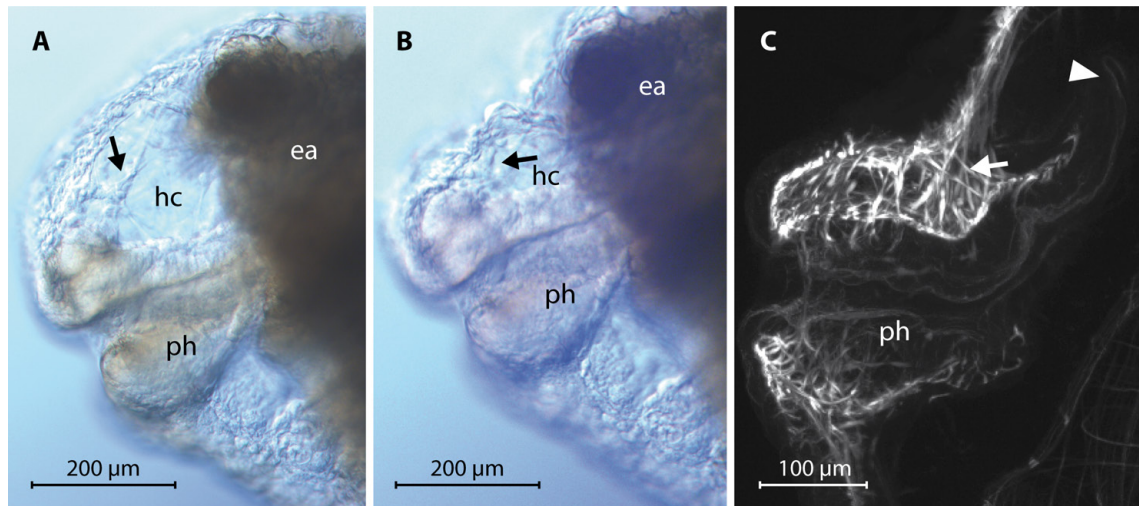


Abb. 1: *D. veneta* Kopfhöhle und Pharynx von 10 Tage alten Entwicklungsstadien **A**, **B**: LM, Kopfhöhle (*hc*) mit zum Pharynx (*ph*) verlaufenden Muskelzellen (*Pfeile*), in entspanntem (**A**) und kontrahiertem Zustand (**B**). **C**: Projektion aus CLSM-Bildebenen, Markierung der zum Pharynx (*ph*) verlaufenden Muskelstränge (*Pfeil*) mit Alexa 568- gelabeltem Phalloidin. *Pfeilspitze* zeigt caudales Ende des Pharynx an. *ea* = Darmanlage.

Pharynx hat etwa eine Länge von 50 bis 100 μm und reicht von der frontoventral liegenden Mundöffnung bis an die Darmanlage. An der Darmanlage zieht ein cilienbesetzter Ausläufer des Pharynx nach ventrad.

Die transitorischen Nephridien liegen lateral zu beiden Seiten des Pharynx und reichen fast bis an die dorsale Mittellinie des Entwicklungsstadiums. Das rechte transitorische Nephridium besteht aus einem bewimperten Kanal, der eine u-förmige Schlaufe bildet. Der Kanal verläuft von einem ventrolateral neben dem Pharynx gelegenen Ausgangspunkt dorsad und leicht caudad, biegt dann in der Nähe der dorsalen Mittellinie nach frontoventrad um und endet dorsal und lateral über der Mundöffnung und dem Pharynx (Abb. 3 A). Das linke Nephridium bildet einen leicht halbkreisförmigen Bogen der frontoventral neben dem Pharynx beginnt und nach dorsal über den Pharynx zieht. Die markierten Kanäle der Nephridien verlaufen dicht unter der Epidermis.

Die Stadien aus 8 bis 9 Tage alten Kokons haben in der Längsansicht einen etwa bohnenförmigen Umriss, wobei das caudale Ende leicht nach dorsal gebogen ist. Die Tiere sind etwa 500 bis 800 μm lang und haben einen Durchmesser von 200 bis 500 μm . Das ventrale Cilienband löst sich in einzelne Cilienfelder auf, während zwei etwas größere Cilienfelder die Mundöffnung dorsal und ventral umgeben.

Wie in den jüngeren Entwicklungsstadien werden bei Fluoreszenzfärbungen gegen α -Tubulin der bewimperte Pharynx und ein ventrales Band aus Cilienfeldern gelabelt. Zusätzlich markieren die Antikörper zwei circumpharyngeale Nervenstränge und vier entlang der ventralen Mittellinie verlaufende Nervenstränge (Abb. 3 C, D). Der innere circumpharyngeale Nervenstrang bildet einen vollständigen Ring um den Pharynx. Ventrolateral zweigt von diesem Ring jeweils ein Nervenstrang ab, der parallel der ventralen

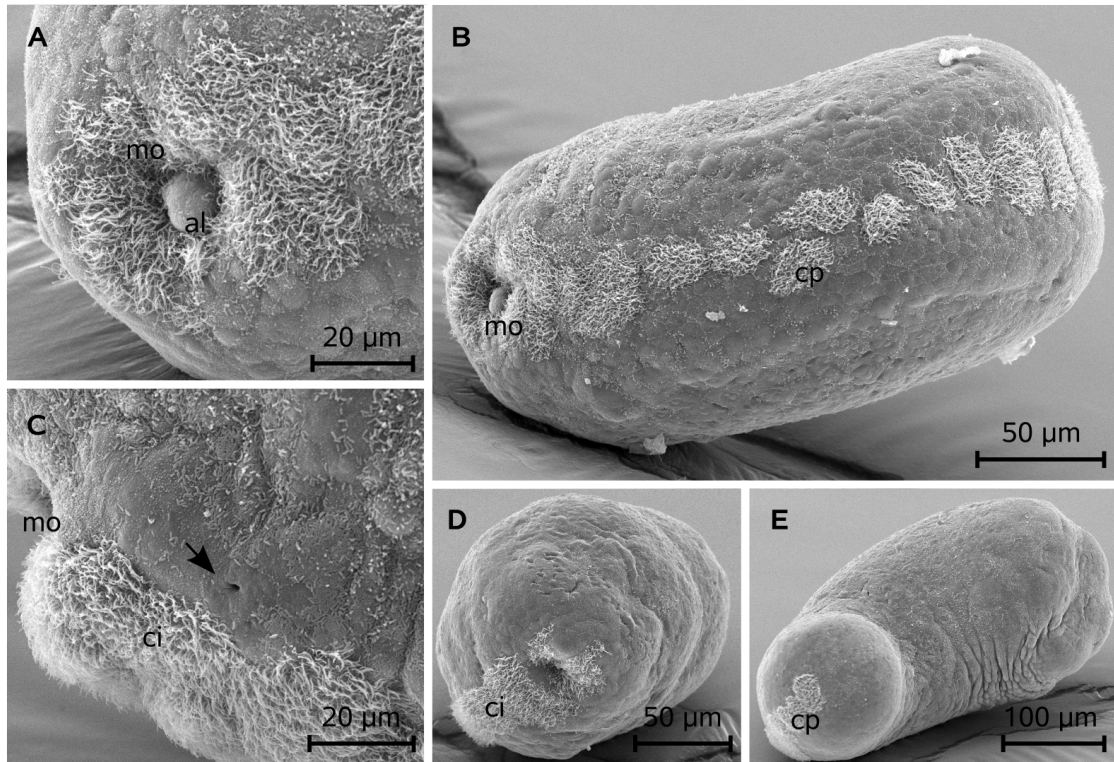


Abb. 2: *D. veneta*, REM-Aufnahmen unterschiedlicher Entwicklungsstadien. **A, B:** 9 Tage altes Stadium. **A:** Mundöffnung (*mo*) mit geschlucktem Kokonmaterial (*al*). **B:** vereinzelt Cilienfelder (*cp*) auf der Ventralseite. **C:** 12 Tage alter Embryo. Caudad und ventrolateral der Mundöffnung (*mo*) gelegener Nephroporus (*Pfeil*) des linken transitorischen Nephridiums. **D:** 6 Tage alter Embryo, mit durchgehendem ventralen Wimperband (*ci*). **E:** 12 Tage alter Embryo, mit nach dorsal eingerolltem Hinterende und hinteren Cilienfeldern (*cp*).

Mittellinie nach caudad zieht. Der äußere circumpharyngeale Nervenstrang umgibt den Pharynx nicht vollständig, sondern geht ventrolateral jederseits in einen weiteren nach caudad verlaufenden Längsnervenstrang über (Abb. 3 E). Die Nervenstränge verlaufen parallel und jeweils etwas laterad zu den vom inneren Ring ausgehenden ventralen Nervensträngen.

Die transitorischen Nephridien liegen lateral zu beiden Seiten des Pharynx und der vorderen Darmanlage, sind aber im Vergleich zum früheren Stadium etwas nach dorsal verschoben. Jedes Nephridium bildet einen halbmond- bis u-förmig gebogenen Kanal. Der dorsale Teil der Schlaufe des rechten Nephridiums zieht bei einigen Tieren über die dorsale Mittellinie hinweg auf die linke Seite. Die im früheren Stadium ventrolateral gelagerten Enden der Nephridialkanäle befinden sich lateral neben dem hinteren Ende des Pharynx.

In den 8 bis 9 Tage alten Stadien werden durch die Phalloidinmarkierung mehrere Längsmuskeln gelabelt, die vom Pharynx bis in das hintere Drittel des Körpers ziehen. Zwischen diesen Längsmuskeln verlaufen feinere Ringmuskeln, die die Larve im Querschnitt vollständig umgeben. Die Muskelstränge befinden sich direkt unterhalb der Epidermis.

Bei 10 und 11 Tage alten Entwicklungsstadien läßt sich an der Ventralseite die beginnende Segmentierung erkennen. Ventral zum Pharynx und zum vorderen Bereich der sich

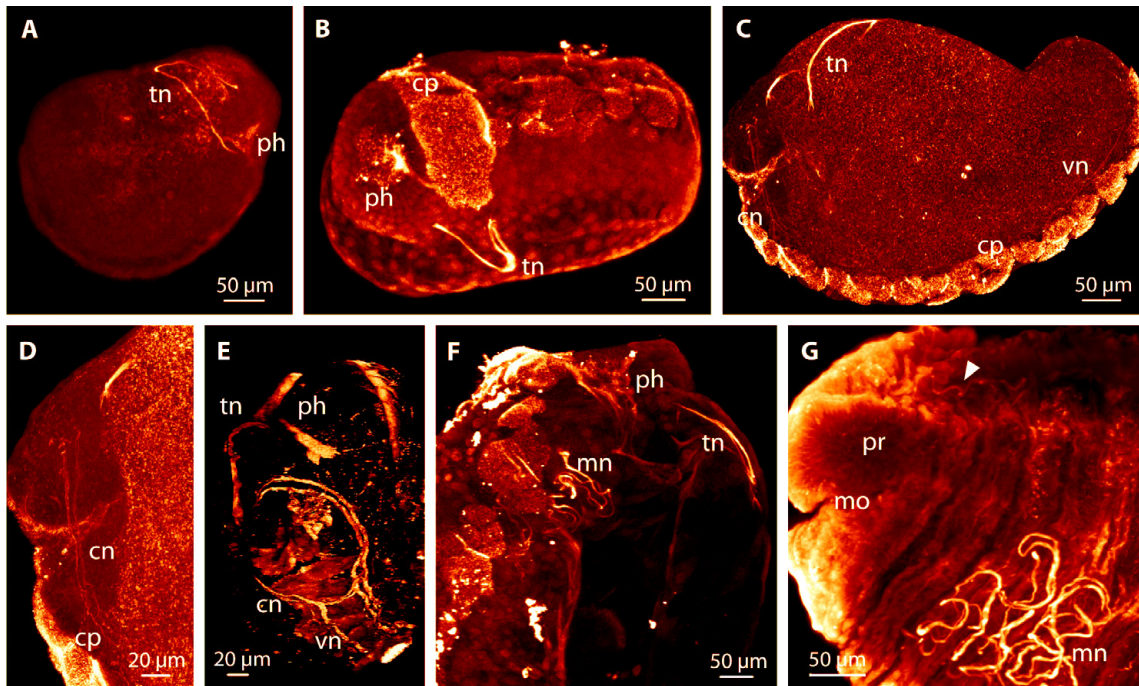


Abb. 3: *D. veneta*, Fluoreszenzmarkierungen gegen α -Tubulin. **A, B, C, D, F, G**: Projektionen aus optischen Schnittserien. **E**: Volume-Rending **A**: 6 Tage altes Stadium. Das rechte transitorische Nephridium (*tn*) bildet eine dorsolateral zum Pharynx (*ph*) gelegene Schlaufe. **B**: Ventralansicht eines 8 Tage alten Stadiums mit ventralen Cilienfeldern (*cp*). **C**: 9 Tage altes Stadium mit circumoesophagealen und ventralen Nervensträngen (*cn*, *vn*). **D**: Detail aus **C**. **E**: Volume-Rending, Ansicht des circumoesophagealen und das ventralen Nervensystems (*cn*, *vn*) von schräg caudal. **F**: 12 Tage altes Stadium mit segmentalen Metanephridien (*mn*) in den vorderen Segmenten. **G**: 16 Tage altes Stadium. Das linke transitorische Nephridium (*Pfeil*) befindet sich an der dorsalen Mittellinie hinter dem Prostomium (*pr*). *mo* = Mundöffnung.

daran anschließenden Darmanlage befinden sich segmentierte Hohlräume, deren Größe von frontal nach caudal abnimmt. In den vorderen Segmenten sind teilweise die bewimperten Kanäle der sich entwickelnden Metanephridien zu erkennen. Mit der Größe der untersuchten Stadien nimmt auch die Anzahl der deutlich sichtbaren Segmente zu. Die Entwicklungsstadien weisen eine Länge von 700 bis 1500 μm und einen Durchmesser bis zu 1000 μm auf. Am posterioren Ende der Tiere rollt sich die Ventralseite nach dorsal ein (Abb. 2 E).

In den fluoreszenzmikroskopisch untersuchten Stadien dieses Alters unterscheiden sich die transitorischen Nephridien in Lage und Verlauf nur geringfügig von den vorhergehenden Stadien. Die Kanäle beginnen neben dem hinteren Abschnitt des Pharynx und verlaufen in einem u-förmigen Bogen lateral neben dem vorderen Teil der Darmanlage. Dabei zieht der Bogen teilweise nach median und endet dorsal über dem Pharynx.

Neben den transitorischen Nephridien wurden in diesen Stadien 3 bis 5 Paare Metanephridien markiert (Abb. 3 F). Die Metanephridien liegen ventral zu beiden Seiten der Mittellinie im vorderen Drittel des Embryos. Das erste Paar befindet sich hinter dem Pharynx. Die Größe der aufeinander folgenden Nephridien nimmt von frontal nach caudal ab. Die fluoreszenzmarkierten Kanäle der Metanephridien sind stark aufgewunden. Dorsad reichen die Bögen der aufgewundenen Kanäle etwa bis zur Mitte des Embryos, dabei liegen die

Bögen dicht unter der Epidermis. An jedem Metanephridium ist ein Wimpertrichter zu erkennen, der sich frontal an den aufgewundenen Kanal anschließt. Die Wimpertrichter liegen nahe der ventralen Mittellinie und öffnen sich nach frontal.

Die subepidermale Muskulatur bildet ein regelmäßiges Gitter aus Längs- und Ringmuskeln. Dieses Gitter setzt sich über den ganzen Körper der Entwicklungsstadien fort und fehlt nur in der caudalen Zone, in der die Entwicklungsstadien leicht nach dorsal eingewickelt sind. Der Pharynx ist von dicht beieinander liegenden Ringmuskelsträngen umgeben und zahlreiche Radiärmuskeln ziehen vom Pharynx zur Epidermis.

Ab dem 12. Tag ist bei den Entwicklungsstadien auch dorsal der Darmanlage die Segmentierung erkennbar. Allerdings sind durch das granuläre, in der Darmanlage enthaltene Material die lateralen Anteile der Segmente nicht differenzierbar. Die Entwicklungsstadien weisen ventral etwa 8 bis 15 Segmente auf. Bei einigen Stadien treten Borsten in den vorderen Segmenten auf.

Während der folgenden Tage 13 bis 15 strecken sich die Entwicklungsstadien in die Länge. Der opake Darmkanal nimmt einen geringeren Teil des Querschnitts der Tiere ein, so dass die Segmente auch lateral und dorsal deutlich sichtbar werden. Ventrolateral zu beiden Seiten der Mundöffnung ist je ein Nephroporus der transitorischen Nephridien sichtbar (Abb. 2 C).

Ab dem 16. Tag zeigt die Epidermis bei einigen untersuchten Entwicklungsstadien ventral eine sekundäre Ringelung. Die ventralen Cilienfelder sind nur noch direkt hinter der Mundöffnung und am posterioren Ende der Tiere vorhanden. Das Prostomium bildet eine frontal über die Mundöffnung reichende Ausbuchtung, die gleichzeitig als Oberlippe dient. Die Unterlippe der Mundöffnung ist mit Cilien bedeckt.

Durch die Antikörpermarkierung wurden in den 16 bis 17 Tage alten Tieren 5 bis 8 Paare segmentaler Metanephridien markiert. Die Metanephridien weisen jeweils einen in mehreren Schlaufen aufgewundenen Kanal auf, der in einem ventral gelegenen Wimpertrichter endet. Die Schlaufen der vorderen Metanephridien ziehen deutlich nach dorsal über die laterale Mittellinie hinweg. Die äußere Mündung der Metanephridien liegt wie der Wimpertrichter ventral. Anhand der Immunmarkierungen konnte der genaue Verlauf der Segmentgrenzen nicht ermittelt werden, so dass keine Aussagen über die Zuordnung der Metanephridien zu einzelnen Segmenten möglich sind.

Die fluoreszenzmarkierten transitorischen Nephridien sind vollständig zur dorsalen Mittellinie hin verlagert und befinden sich dorsal über den vorderen Metanephridien (Abb. 3 G). Die Kanäle beider Nephridien beginnen hinter dem Prostomium und verlaufen in einem Bogen oder als relativ gerader Strang entlang der dorsalen Mittellinie nach caudad. Dann biegen sie etwa über dem 2. Segment nach median um und ziehen ein kurzes Stück zur Mitte des Tieres.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung (18. bis 30. Tag) bilden sich am posterioren Ende zahlreiche weitere Segmente. Die Borsten entwickeln sich entsprechend der Segmente von frontal nach posterior, wobei die ventralen Borstenpaare früher in den jeweiligen Segmenten erscheinen als die dorsalen Borstenpaare. Die ventrale Bewimperung verschwindet vollständig. Zwischen dem 25. und dem 30. Tag schlüpfen die juvenilen Tiere aus dem Kokon. Allerdings entwickeln sich pro Kokon nur ein bis drei Tiere zu Juvenilstadien.

In den über 17 Tage alten Stadien war keine Markierung der transitorischen Nephridien erkennbar. Die sich entwickelnde Cuticula weist zu diesem Zeitpunkt bereits eine starke Eigenfluoreszenz auf, die die gelabelten Strukturen im Inneren der Stadien überdeckt. Dementsprechend konnte nicht ermittelt werden, wann die transitorischen Nephridien degenerieren.

3.2 Ultrastruktur der transitorischen Nephridien von *Dendrobaena veneta*

Die Ultrastruktur der transitorischen Nephridien wurde an einem 6 Tage alten und einem 10 Tage alten Entwicklungsstadium untersucht. Beide untersuchten Stadien besitzen ein Paar transitorischer Nephridien, die sich jeweils lateral des Pharynx und des vorderen Abschnitts der Darmanlage befinden. Die Nephridien der beiden untersuchten Stadien unterscheiden sich jedoch in ihrem Entwicklungsstand und in der Lagebeziehung zum Pharynx und der Darmanlage. Zusätzlich treten im Kopfbereich der Entwicklungsstadien starke Veränderungen in den Leibeshöhlenverhältnissen auf.

Im Folgenden sollen zuerst die Nephridien des 10 Tage alten Stadiums beschrieben werden. Da in diesem Stadium die ersten Anlagen der segmentalen Metanephridien auftreten, kann davon ausgegangen werden, dass die transitorischen Nephridien weitgehend ausdifferenziert sind. Danach werden die Nephridien des 6 Tage alten Stadiums beschrieben, in dem sich die transitorischen Nephridien beider Seiten in einem unterschiedlichen Entwicklungsstand befinden.

3.2.1 Transitorische Nephridien des 10 Tage alten Stadium

Die Nephridien des 10 Tage alten Stadiums weisen beide ein offenes Nephrostom auf, das von dorsal in eine den Pharynx umgebende sekundäre Leibeshöhle mündet. Vom Nephrostom verläuft der Kanal des jeweiligen Nephridiums zuerst dorsad und biegt dann nach ventral um, so dass er eine dorsolateral zum Pharynx gelegene Schlaufe bildet. Der dorsad ziehende Teil der Schlaufe befindet sich zwischen Ausläufern der Darmanlage, die sich frontodorsal über den Pharynx erstrecken (Abb. 4 A). Nach der Umbiegung nach ventrad verläuft der Kanal des rechten Nephridiums in der primären Leibeshöhle zwischen Darmanlage und Epidermis, der ventrad ziehende Kanal des linken Nephridiums

befindet sich zwischen der Darmanlage und dem Coelothel der sekundären Leibeshöhle. Bei beiden Nephridien schließt sich distal an den gebogenen Kanal eine von mehreren Zellen gebildete Blase an. Die Nephridien münden über einen eigenen, ventrolateral zum Pharynx gelegenen Nephroporus aus.

Rechtes Nephridium Der schlaufenförmige Kanal des rechten Nephridiums besteht aus einer Nephrostomzelle und einer Kanalzelle. Die Nephrostomzelle bildet die dorsal des Pharynx gelegene Öffnung des Kanals in die sekundäre Leibeshöhle und umfasst den Nephridialkanal in seinem Verlauf bis zur dorsalen Umbiegungsstelle. Das proximale Ende der Nephrostomzelle mit dem Nephrostom liegt zwischen Coelothelzellen, die die sekundäre Leibeshöhle begrenzen, und ist mit diesen über Adhaerenzzonen verbunden. Vom Nephrostom verläuft die Nephrostomzelle zwischen Ausläufern der Darmanlage nach dorsal.

Die Kanalzelle bildet die zwischen den Ausläufern der Darmanlage gelegene halbkreisförmige Biegung des Kanals und zieht dann unterhalb der Epidermis nach ventral, etwa bis zur lateralen Mittellinie des untersuchten Stadiums. An die Kanalzelle schließt sich die subepidermal gelegene Blase an, die von fünf Blaszellen umfasst wird (Abb. 4 A, D). Die Blase geht ventral in einen kurzen Ausführgang über. Vier der fünf Blaszellen reichen distal bis an die Epidermis heran, mit der sie über Adhaerenzzonen verbunden sind. Die vier Zellen umfassen gemeinsam den Nephroporus.

Nephrostomzelle Die Nephrostomzelle hat eine Länge von ca. 110 μm und im Querschnitt einen Durchmesser von etwa 20 μm . Im Bereich des Nephrostoms weitet sich die Zelle mit lateralen Zellausläufern auf einen Durchmesser von etwa 35 μm aus. Die Mündung des Kanals in die sekundäre Leibeshöhle befindet sich etwas laterad verschoben in der Mitte dieser Erweiterung. Um die Öffnung bildet die Zelle eine leichte Erhebung, die 1 bis 3 μm über das umgebende Cytoplasma hervorragt. Cilien treten nur an der adluminalen Membran des Kanals innerhalb dieser Erhebung auf. Die laterale Erweiterung der Nephrostomzelle ist zum Coelom hin nicht bewimpert (Abb. 5 B).

Die an die Nephrostomzelle grenzenden Coelothelzellen überdecken die lateralen Ausläufer der Nephrostomzelle teilweise und sind mit dieser über Adhaerenzzonen (Abb. 5 D) und Spot-Desmosomen verbunden. Entlang des Kanalverlaufs weist die äußere Membran der Nephrostomzelle außerdem Verbindungen mit Spot-Desmosomen zu benachbarten Zellen der Darmanlage auf.

Der von der Nephrostomzelle umgebene Kanal ist im Querschnitt oval bis kreisrund und hat einen Durchmesser von 5 bis 7 μm . Die Nephrostomzelle umfasst das Kanallumen manschettenartig, so dass in allen Querschnitten eine Zellgrenze in dem den Kanal umgebenden Cytoplasma erkennbar ist (Abb. 5 E). Zum Kanallumen hin wird die Zellgrenze

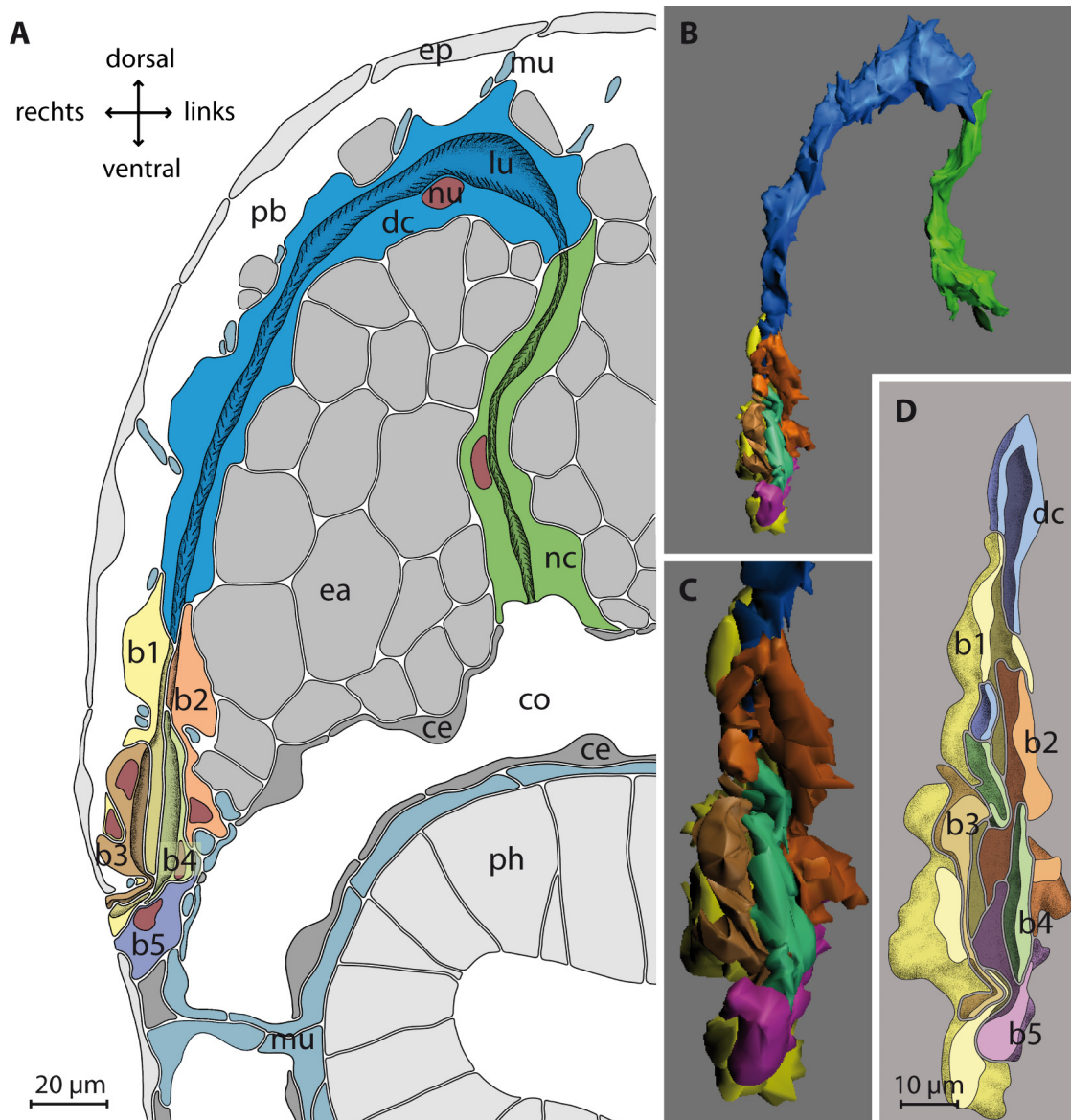


Abb. 4: *D. veneta*, rechtes transitorisches Nephridium. **A:** Schematische Rekonstruktion einer Schnittebene durch das Nephridium und die umgebenden Gewebe. Die Kanalzelle (*dc*) und die Nephrostomzelle (*nc*) bilden eine Schlaufe, die in der primären Leibeshöhle (*pb*) und den zwischen Zellen der Darmanlage (*ea*) verläuft. Das Nephrostom ist lateral mit Coelothelzellen (*ce*) verbunden und mündet in das den Pharynx (*ph*) umgebende Coelom (*co*). **B:** Computergestützte Rekonstruktion, Aufsicht auf das Nephridium mit Blase. **C:** Aufsicht auf die mit dem Computer rekonstruierte Blase. Farbkodierungen der Blasenzellen (*b1 - b5*) ähnlich **A**. **D:** Schematisch rekonstruierter Anschnitt der Blase. Helle Flächen sind Schnittflächen, dunkel unterlegte Flächen kennzeichnen den Innenraum der Blase. *ep* = Epidermis, *lu* = Kanallumen, *mu* = Muskel, *nu* = Zellkern.

mit einer Adhaerenzzone und septate junctions abgeschlossen. An der Zellgrenze bildet das Cytoplasma außerdem einen dichten Saum aus kurzen, ca. 0,5 μm langen Mikrovilli aus, die in das Kanallumen ragen.

Über die gesamte Länge des Kanals inserieren Cilien an der adluminalen Zellmembran. Die Cilien sind dicht (ca. 10 Cilien pro 10 μm²) aber unregelmäßig verteilt und weisen mit ihren Axonemata entlang des Kanalverlaufs in Richtung der anschließenden Kanalzelle. Die Cilien haben eine Länge von etwa 10 bis 20 μm.

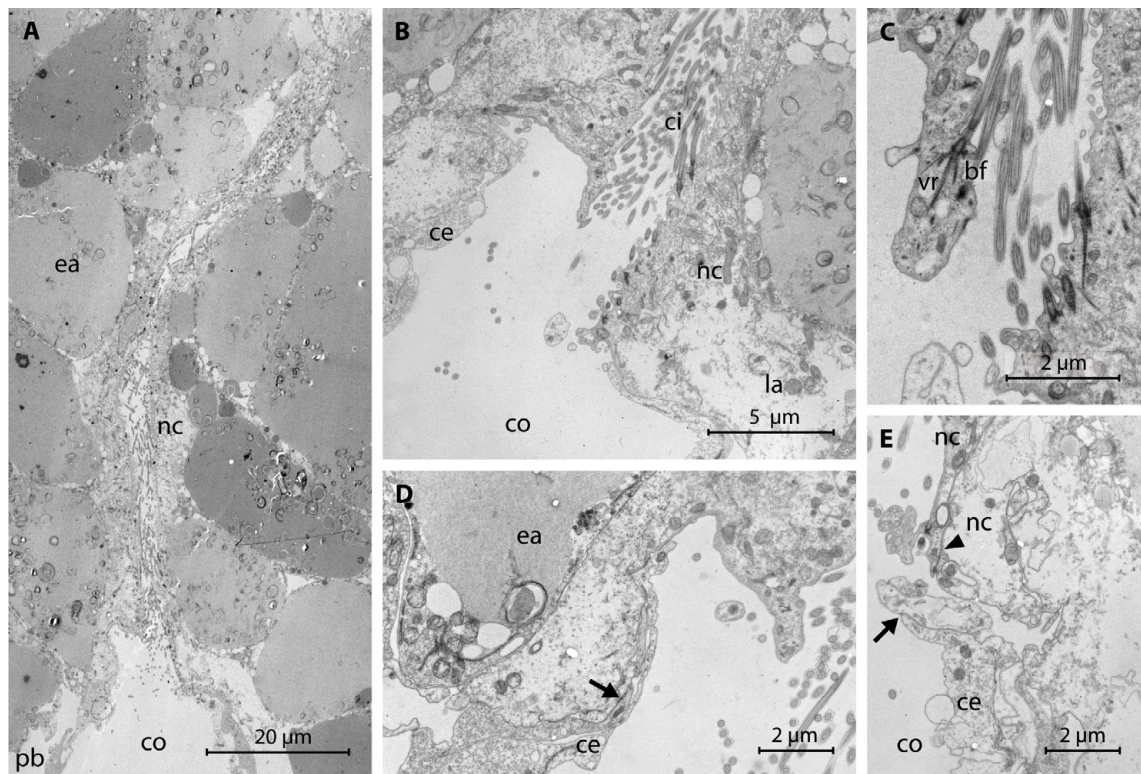


Abb. 5: *D. veneta*, 10 Tage altes Stadium, Nephrostomzelle des rechten Nephridiums. A: Verlauf der Nephrostomzelle (*nc*) zwischen der Darmanlage (*ea*) und Öffnung des Nephridialkanals in die Kopfhöhle (*co*). B: Nephrostom mit adluminaler Bewimperung (*ci*), die lateralen Ausläufer (*la*) des Nephrostoms weisen keine Bewimperung auf. C: Verzweigte vertikale Cilienwurzeln (*vr*) an der adluminalen Membran der Nephrostomzelle. D: Adhaerenzzone (*Pfeil*) zwischen lateralem Ausläufer des Nephrostoms und Coelothel (*ce*). E: Adhaerenzzone (*Pfeil*) zwischen Nephrostomzelle (*nc*) und Coelotelzelle (*ce*). Die *Pfeilspitze* deutet auf laterale Zellgrenze im Cytoplasma der Nephrostomzelle. *bf* = Basalfuß, *pb* = primäre Leibeshöhle.

Jedes Cilium besitzt einen Basalkörper mit Basalfuß und eine horizontale sowie eine vertikale Wurzel. Bei vielen Cilien verzweigt die vertikale Wurzel und bildet zwei bis vier Wurzeläste. Die horizontale Wurzel entspringt dem Basalkörper auf der dem Basalfuß gegenüberliegenden Seite und ist unverzweigt. Ein akzessorisches Centriol ist nicht vorhanden.

Die horizontalen Cilienwurzeln sind nicht einheitlich ausgerichtet, während die vertikalen Wurzeln jeweils einen Winkel von etwa 30° zur adluminalen Membran aufweisen. Teilweise sind die horizontalen und vertikalen Cilienwurzeln miteinander verbunden, so dass sie unterhalb der Membran ein unregelmäßiges Geflecht bilden (Abb. 5 D). Von den Basalfüßen der Cilien ziehen Mikrotubuli in das Cytoplasma. Unterhalb der adluminalen Membran befindet sich ein filamentöses terminal web, mit dem die Cilienwurzeln und Mikrotubuli in Verbindung stehen.

Zwischen den Cilien ragen zahlreiche Mikrovilli mit einer Länge von etwa 0,5 bis 1,5 μm in das Kanallumen. Die Mikrovilli weisen wie die Cilien kein regelmäßiges Verteilungsmuster auf.

Das Cytoplasma der Nephrostomzelle enthält Mitochondrien, glattes und raues endoplasmatisches Retikulum und mehrere Golgi-Stapel. Mitochondrien finden sich vor allem zwischen den Cilienwurzeln unterhalb der adluminalen Zellmembran. In diesem Bereich enthält das Cytoplasma außerdem zahlreiche Vesikel. Vereinzelt treten an der adluminalen Membran *membrane pits* auf.

Im Cytoplasma der um das Nephrostom gelegenen lateralen Ausläufer sind nur wenige elektronendunkle Strukturen erkennbar. Neben Membranen von glattem und rauem endoplasmatischem Retikulum befinden sich einige Lipideinschlüsse in diesem Cytoplasma-bereich.

Der Zellkern liegt lateral zum Kanallumen, etwa in der Mitte der Längsachse der Nephrostomzelle. Er hat einen Durchmesser von ca. 15 μm und enthält überwiegend Euchromatin sowie einen Nukleolus.

Kanalzelle Die Kanalzelle bildet die dorsale Biegung des Nephridialkanals und erstreckt sich dann nach ventrolateral bis zur Blase. Der dorsale Bogen der Kanalzelle liegt teilweise zwischen Zellausläufern der Darmanlage, während sich der nach ventrolateral verlaufende Teil der Zelle in der primären Leibeshöhle zwischen der Epidermis und den Zellen der Darmanlage befindet (Abb. 6 A). Die Zelle hat eine Länge von etwa 200 μm und misst im Querschnitt bis zu 30 μm . Das Kanallumen hat einen Durchmesser von 5 bis 15 μm .

Die Kanalzelle umfasst den Kanal manschettenartig, so dass im Querschnitt eine Zellgrenze vom Kanallumen zur Außenseite der Kanalzelle verläuft. Die angrenzenden Zellmembranen sind durch eine adluminale Adhaerenzzone und septate junctions miteinander verbunden.

Von der adluminalen Membran der Kanalzelle ragen zahlreiche Cilien in das Kanallumen. Die Cilien sind dicht (ca. 8 Cilien pro 10 μm^2), aber unregelmässig über die gesamte adluminale Membran verteilt. Die Cilien besitzen einen Basalkörper mit lateralem Basalfuß, sowie eine vertikale und eine horizontale Wurzel. Bei vielen Cilien verzweigt die vertikale Wurzel in bis zu vier Äste. Die Cilienwurzeln sind häufig untereinander verbunden.

Von der gesamten adluminalen Membran entspringen kurze, etwa 0,5 bis 1,5 μm lange Mikrovilli in den Kanal (Abb. 6 D). Entlang der adluminalen Zellgrenze bilden die Mikrovilli einen dichten Saum mit über 20 Mikrovilli pro 1 μm^2 . Die adluminale Membran weist außerdem *membrane pits* auf, die auf exo- oder endocytotische Vorgänge hinweisen (Abb. 6 C).

Zwischen den Cilienwurzeln enthält das Cytoplasma der Kanalzelle zahlreiche teilweise langgestreckte und verzweigte Mitochondrien. Im Cytoplasma nahe der adluminalen Membran befinden sich Golgi-Stapel, endoplasmatisches Retikulum und eine große Zahl

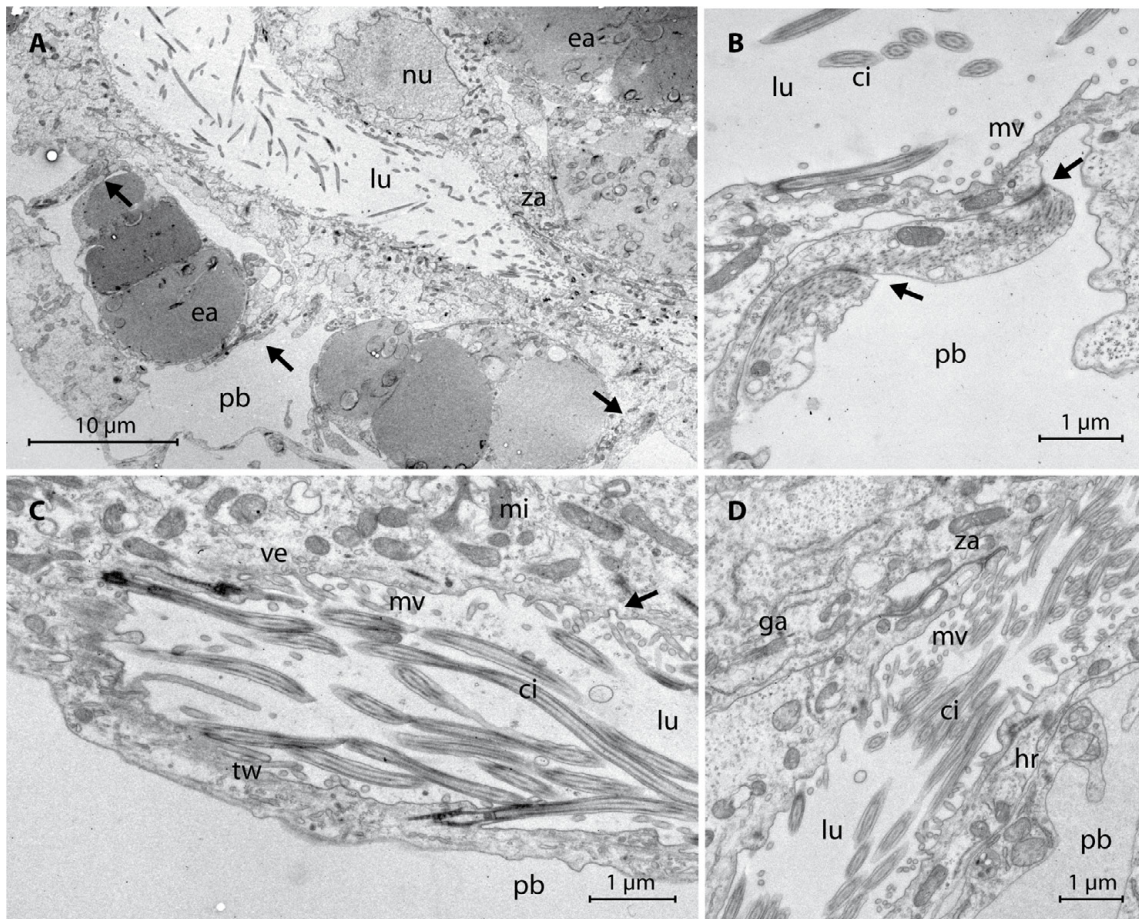


Abb. 6: *D. veneta*, Kanalzelle des rechten Nephridiums. **A:** Der zwischen der primären Leibeshöhle (*pb*) und der Darmanlage (*ea*) gelegene Kanalabschnitt steht in regelmäßigen Abständen mit Muskelzellen in Verbindung (*Pfeile*). **B:** Adhaerenzzonen (*Pfeile*) verbinden die Kanalzelle mit den Muskelzellen. **C:** Adluminal Membran mit terminal web (*tw*), Vesikeln (*ve*) und membrane pit (*Pfeil*). **D:** Adluminal Zellverbindung zwischen Kanalzelle und Nephrostomzelle. *ci* = Cilien, *ga* = Golgi-Stapel, *hr* = horizontale Cilienwurzel, *lu* = Kanallumen, *mi* = Mitochondrien, *mv* = Mikrovilli, *nu* = Zellkern, *za* = Adhaerenzzone.

von Vesikeln. Über das gesamte Cytoplasma sind freie Ribosomen und vereinzelte Lipidtröpfchen verteilt.

Die Kanalzelle dehnt sich lateral in die Zwischenräume zwischen den angrenzenden Zellen der Darmanlage bzw. in die primäre Leibeshöhle zwischen Epidermis und Darmanlage aus. In den lateralen Ausläufern enthält das Cytoplasma wenige Lipideinschlüsse, Ribosomen und vereinzelte Ausläufer des endoplasmatischen Retikulums.

Der Zellkern der Kanalzelle befindet sich am Scheitelpunkt des dorsalen Bogens in einer nach ventrad weisenden Zellausbuchtung (Abb. 6 A). Der Kern enthält überwiegend Euchromatin und hat einen Durchmesser von ca. 15 µm. Im Zellkern ist ein Nukleolus vorhanden.

Zwischen der Epidermis und der Kanalzelle verlaufen im regelmäßigen Abstand von etwa 20 µm einzelne Muskelstränge. Die Muskelstränge sind Teil eines subepidermalen Muskelnetzes aus Längs- und Quermuskeln, das in den über 8 Tage alten Stadien den gesamten vorderen Körper der Tiere umfasst (s. Seite 12). Entlang der Muskelstränge weist

das Cytoplasma der Kanalzelle Einschnürungen auf, so dass die Muskelstränge zwischen den lateralen Ausbuchtungen der Kanalzelle liegen. In diesen Einschnürungsbereichen verengt sich das den Kanal begrenzende Cytoplasma auf eine Stärke von 0,5 bis 3 μm . Die äußere Membran der Kanalzelle ist mit den Muskelzellen über Adhaerenzonen verbunden (Abb. 6 B).

Blasenzellen An die Kanalzelle schließt sich eine von fünf Zellen gebildete Blase an. Die Blase liegt in der primären Leibeshöhle unterhalb der Epidermis und hat eine Länge von etwa 80 μm und einen Durchmesser von etwa 20 μm . Das Lumen der Blase misst im Querschnitt 12 μm , in der Länge etwa 60 μm . Die Blasenzellen sind in Richtung der Längsachse der Blase langgestreckt, weisen aber große laterale Ausläufer auf (Abb. 7 A). Jede der Zellen umfasst einen längs der Blase verlaufenden schmalen Abschnitt des Blasenumfangs. Zum Lumen hin sind die Zellen durch Adhaerenzonen und septate junctions verbunden (Abb. 7 C).

An der der Kanalzelle gegenüberliegenden Seite bilden vier der fünf Blasenzellen einen etwa 15 μm langen Ausführkanal, der durch die Epidermis zieht. Das Lumen des Kanals hat einen Durchmesser von etwa 1 μm und wird gemeinsam von den distalen Ausläufern der Blasenzellen umfasst (Abb. 7 A, D). Die Zellausläufer bilden auch den Nephroporus und sind jeweils mit benachbarten Epidermiszellen über Adhaerenzonen und septate junctions verbunden.

Der Nephroporus befindet sich in einer Einsenkung der Epidermis. Die Öffnung des Porus hat den gleichen Durchmesser wie das Lumen des ausführenden Kanals.

Die Blasenzelle, die nicht an der Bildung des ausführenden Kanal und des Nephroporus beteiligt ist, bildet zusammen mit zwei der anderen Blasenzellen den Anschluß an die Kanalzelle. Die drei Zellen sind mit der Kanalzelle durch septate junctions und adluminalen Adhaerenzonen verbunden (Abb. 7 B).

Das Cytoplasma der Blasenzellen enthält Mitochondrien, Golgi-Stapel, endoplasmatisches Retikulum und freie Ribosomen. In den an das Kanallumen grenzenden Bereichen enthält das Cytoplasma eine große Anzahl Mitochondrien und mehrere Golgi-Stapel. In der Nähe der adluminalen Zellmembran befinden sich außerdem zahlreiche Vesikel. Ausläufer des endoplasmatischen Retikulums durchziehen das gesamte Cytoplasma. In den lateralen Zellausläufern enthält das Cytoplasma überwiegend freie Ribosomen. Mitochondrien treten in diesen Bereichen nur vereinzelt auf.

Die Zellkerne der Blasenzellen befinden sich jeweils in einer lateralen Ausbuchtung der Zelle und haben einen Durchmesser von 10 bis 13 μm . Jeder Kern enthält einen Nukleolus und überwiegend Euchromatin.

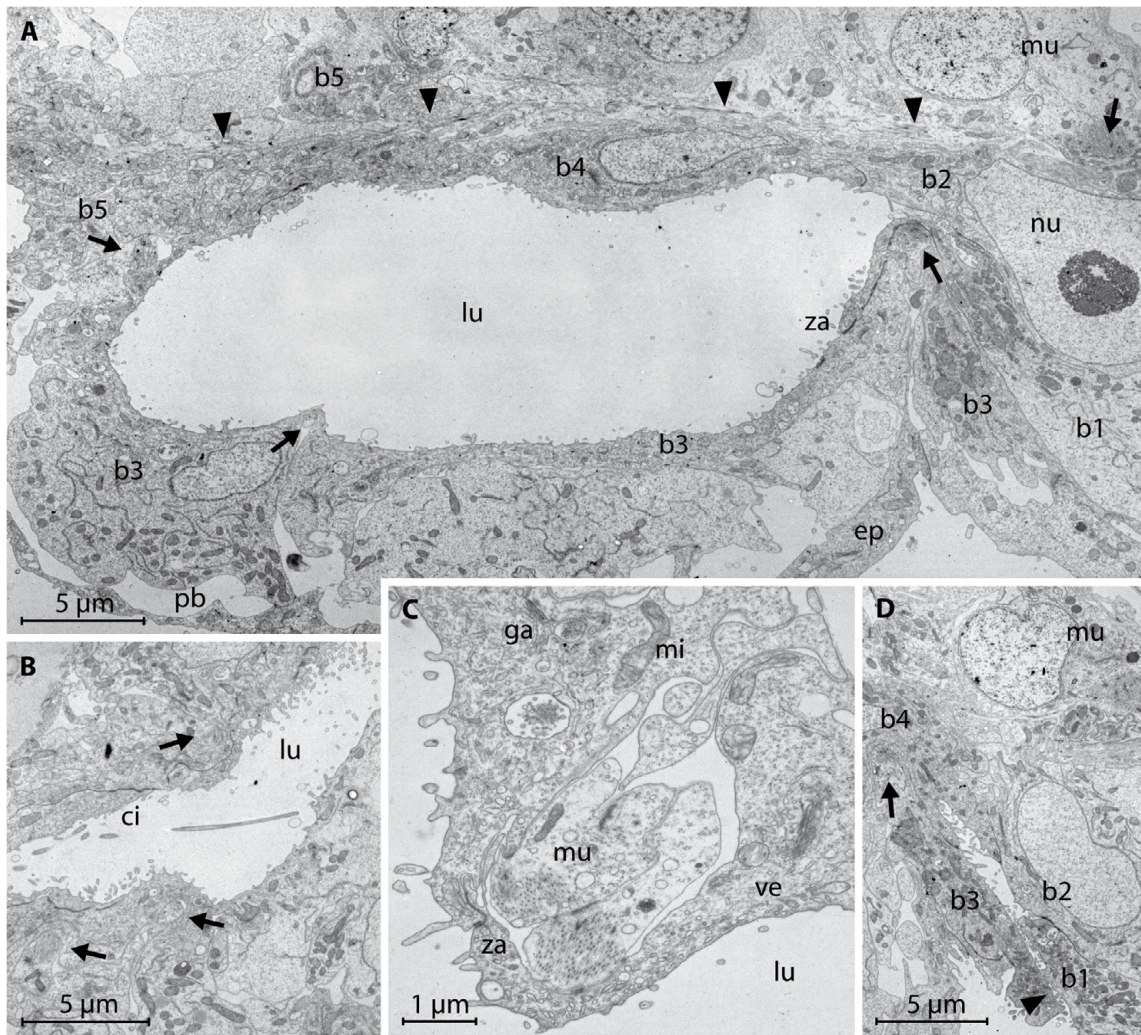


Abb. 7: *D. veneta*, Blase und Nephroporus des rechten Nephridiums. **A:** Übersicht über die von invaginierten Epidermiszellen (*b1 - b5*) gebildete Blase. Die Blase wird am proximalen und distalen Ende sowie lateral von Muskelzellen eingeschnürt (*Pfeile*). Muskelzellen des Myoepithels (*Pfeilspitzen*) bedecken die zum Coelom gewandte Seite der Blase. **B:** Übergang von der Kanalzelle zur Blase. Cilien (*ci*) der Kanalzelle ragen in das Lumen (*lu*) der Blase. *Pfeile* deuten auf Muskelzellen am Eingang zur Blase. **C:** Einschnürung der Blase durch Muskelzellen (*mu*). **D:** Anschnitt des Nephroporus (*Pfeilspitze*). Der ausführende Kanal wird von Ausläufern der Blasen Zellen *b1 - b4* gebildet. *ep* = Epidermiszelle, *ga* = Golgi-Stapel, *mi* = Mitochondrien, *nu* = Zellkern, *pb* = primäre Leibeshöhle, *ve* = Vesikel, *za* = Adhaerenzzone.

Die Blasen Zellen weisen keine Cilien auf. Die adluminalen Membranen der Blasen Zellen bilden kurze Mikrovilli aus, die eine Länge von 0,5 bis 1 µm haben. Zwischen den Mikrovilli treten Membranpits auf.

Am Übergang der Blase zum ausführenden Kanal engen zwei Muskelzellen die Blase ein. Die Muskelzellen verlaufen von der Epidermis der Larve zum Coelomepithel und führen frontal bzw. caudal an der Blase vorbei. Lateral und median der Einengungsstelle vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Muskelstrang. Zur Kanalzelle hin wird die Blase ebenfalls von Muskelzellen umgeben. Vier Muskelzellen ziehen von der Epidermis zum Coelomepithel und pressen dabei den proximalen Abschnitt der Blase zusammen.

Das der Blase median aufliegende Coelomepithel wird von Myoepithelzellen gebildet, die in dorsoventraler Richtung verlaufende Aktin- und Myosinfilamente enthalten (Abb. 7 A).

Die die Blase umgebenden Muskelzellen enden zwischen diesen Myoepithelzellen und sind mit ihnen über Adhaerenzonen und Spotdesmosomen verbunden. In der Nähe des distalen Endes der Blase zieht ein Radiärmuskel vom Coelothel zur den Pharynx umgebenden Ringmuskulatur. Längsmuskelstränge des subepidermalen Muskelnetzes verlaufen lateral der Blase und schnüren das Cytoplasma der Blasenzellen ebenfalls etwas ein (Abb. 7 C).

Linkes Nephridium Das Nephrostom und der Kanal des linken Nephridiums wird von einer Zelle gebildet, die im Folgenden als Nephrostomzelle bezeichnet wird. Das Nephrostom befindet sich dorsal zwischen Coelothelzellen der den Pharynx umgebenden Leibeshöhle. Vom Nephrostom aus zieht der Kanal ein kurzes Stück dorsolateral und biegt dann nach ventral um. Der gesamte Kanal des Nephridiums verläuft zwischen den Zellen der Darmanlage und dem Coelothel der Leibeshöhle (Abb. 8 A).

Ventral schließt sich an den Kanal eine Blase an, die von vier Zellen gebildet wird. Die Blase liegt in einem größeren Hohlraum zwischen dem Coelothel und der Epidermis. An ihrem distalen Ende bilden die Blasenzellen einen kurzen Kanal und den intraepidermalen Nephroporus.

Nephrostomzelle Die Nephrostomzelle hat eine Länge von ca. 140 μm und misst im Durchmesser etwa 15 μm . Das in der Nephrostomzelle verlaufende Kanallumen weist einen runden bis ovalen Querschnitt mit einem Durchmesser von 3 bis 8 μm auf. Mit ihrem Cytoplasma umfasst die Nephrostomzelle das Kanallumen vollständig, eine laterale Zellverbindung entlang des Kanalverlaufs tritt nicht auf.

Im Bereich des Nephrostoms weitet sich die Nephrostomzelle lateral etwas aus, so dass sie hier einen Durchmesser von ca. 30 μm aufweist. Etwa in der Mitte dieser Erweiterung öffnet sich das Kanallumen in die circumpharyngeale Leibeshöhle. Die Öffnung des Kanals hat einen Durchmesser von etwa 5 μm . Direkt hinter der Öffnung erweitert sich das Kanallumen für eine Strecke von etwa 30 μm bis zur dorsalen Umbiegungsstelle des Kanals.

Die lateralen Ausläufer des Nephrostoms und auch die Öffnung des Kanals werden teilweise von den angrenzenden Coelothelzellen überdeckt (Abb. 9 A, B). Als Zellverbindungen treten Adhaerenzonen zwischen den Coelothelzellen und der Nephrostomzelle auf. Das Coelothel steht sonst nur an wenigen Stellen in direktem Kontakt mit der Nephrostomzelle. Hemidesmosomen binden sowohl die Coelothelzellen als auch die Nephrostomzelle an eine dünne, die Zellen nur teilweise bedeckende extrazelluläre Matrix.

Die Nephrostomzelle befindet sich in der primären Leibeshöhle zwischen dem dorsalen Ausläufer der Darmanlage und dem Coelothel der circumpharyngealen Leibeshöhle (Abb. 9 C). Nach dorsal und lateral grenzt die Nephrostomzelle über ihre gesamte Länge

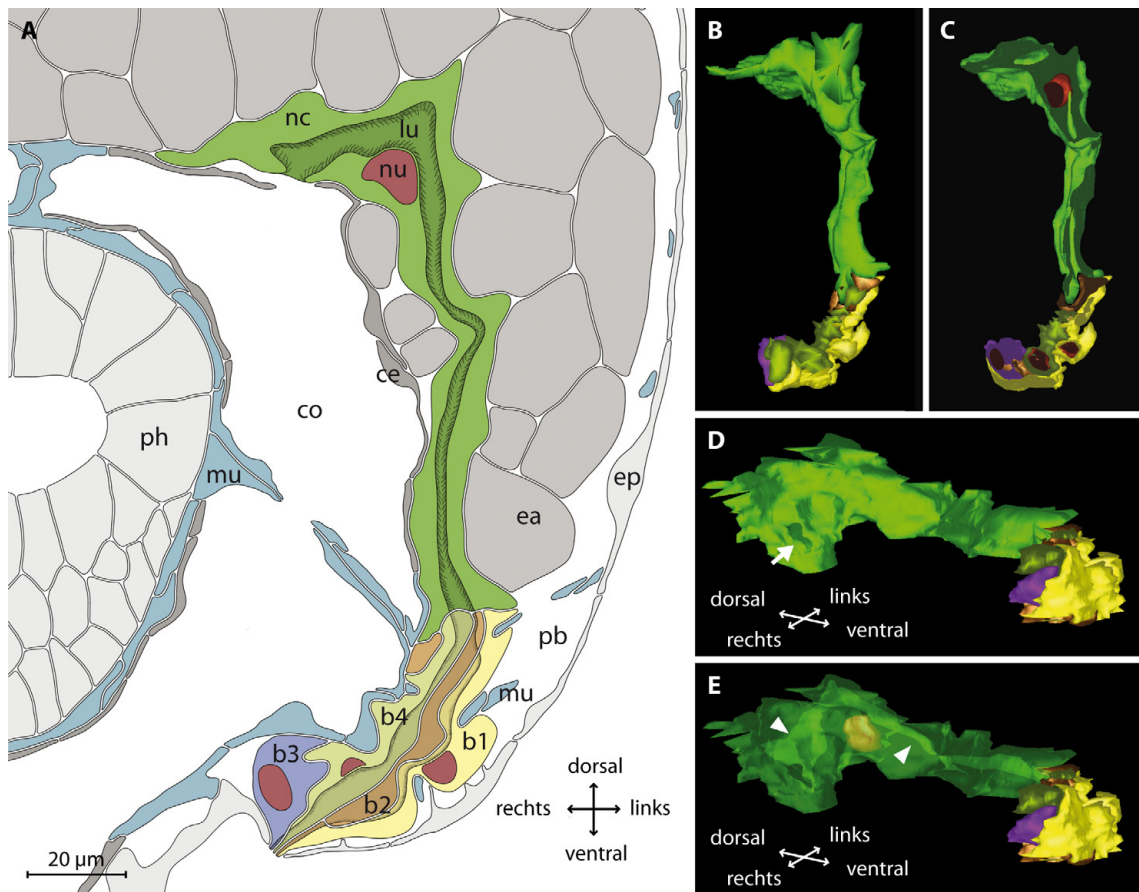


Abb. 8: *D. veneta*, linkes transitorisches Nephridium. **A:** Schematische Rekonstruktion. Die Nephrostomzelle (*nc*) befindet sich zwischen frontalen Ausläufern der Darmanlage (*ea*) und öffnet sich in das peristomiale Coelom (*co*). Distal schließt sich an die Nephrostomzelle die von vier Zellen (*b1 - b4*) gebildete Blase an. **B:** Computergestützte Rekonstruktion, Aufsicht auf das Nephridium mit Blase. Die Farbgebung der Zellen entspricht der in **A**. **C:** Anschnitt des rekonstruierten Nephridiums in der Transversalebene. **D:** Aufsicht auf das Nephridium von frontomedian. *Pfeil* deutet auf die Öffnung des Nephrostoms. **E:** Aufsicht auf das Nephridium von frontomedian, Nephrostomzelle transparent, Kanal der Nephrostomzelle opak (*Pfeilspitzen*). *ce* = Coelothel, *ep* = Epidermis, *lu* = Kanallumen, *mu* = Muskel, *nu* = Zellkern, *ph* = Pharynx, *pb* = primäre Leibeshöhle.

an die Darmanlage an und ist ihren Zellen durch Spotdesmosomen verbunden. An einigen Stellen treten zwischen Zellen der Darmanlage und der Nephrostomzelle gap junctions auf. In ihrer Form passt sich die Nephrostomzelle der Darmanlage an und erstreckt sich mit Cytoplasmaausläufern weit in die zwischen den Zellen der Darmanlage auftretenden Spalträume.

Im gesamten Verlauf des Kanals tritt eine adluminaler Bewimperung auf. Die Cilien sind unregelmässig in dichten Abständen über die Zellmembran verteilt. Sie besitzen jeweils eine horizontale und eine vertikale Wurzel, wobei die vertikalen Cilienwurzeln häufig in bis zu vier Wurzeläste verzweigt sind. Die vertikalen und horizontalen Cilienwurzeln verschiedener Cilien sind teilweise untereinander verbunden. Die Anordnung und Ausrichtung der Cilienwurzeln weist jedoch keine Regelmässigkeit auf. Alle Cilienwurzeln besitzen einen lateralen Basalfuß.

Zwischen den Cilien ragen zahlreiche kurze Mikrovilli in den Kanal. Die Zellmembran weist zum Kanallumen und nach außen zur primären Leibeshöhle vereinzelte Membranpits auf. Im Cytoplasma zwischen den Cilienwurzeln befinden sich viele Mitochondrien. Außerdem enthält das Cytoplasma unterhalb der adluminalen Membran mehrere Golgi-Stapel, endoplasmatisches Retikulum, Vesikel und freie Ribosomen. Elektronendunkle Filamente bilden ein unter der Membran gelegenes terminal web (Abb. 9 B).

In den vom Kanallumen entfernten Cytoplasmabereichen befinden sich hauptsächlich freie Ribosomen und große Zisternen des endoplasmatischen Retikulums. Daneben enthalten diese Bereiche vereinzelte Lipid-Einschlüsse und Vesikel. Der Zellkern befindet sich in einer lateralen Ausbuchtung der Nephrostomzelle, die ventral zur dorsalen Biegung des Kanals liegt (Abb. 9 C). Der Zellkern hat einen Durchmesser von etwa 15 μm und enthält Euchromatin und einen Nukleolus.

Blasenzellen Die Blase des linken Nephridiums wird von vier Zellen gebildet, die gemeinsam das Lumen der Blase umfassen. Die Zellen sind in der Form langgestreckt, mit lateralen Ausbuchtungen. Die Perikarien und der größte Teil der Zellkörper liegen in der primären Leibeshöhle, zwischen Epidermis und Coelothel (Abb. 9 D, E). Die Zellen umfassen gemeinsam das Lumen der Blase, indem sie sich über die gesamte Länge der Blase erstrecken und im Querschnitt jeweils einen Teil des Umfangs der Blase begrenzen. In der Länge messen die Zellen zwischen 30 und 70 μm , im Durchmesser 15 bis 20 μm . Zum Lumen der Blase hin sind die Zellen durch Adhaerenzonen und septate junctions verbunden. Das Lumen hat eine Länge von etwa 30 μm und einen Durchmesser von ca. 10 μm .

Drei der vier Blasenzellen stehen in Kontakt zur Nephrostomzelle und weisen mit dieser ebenfalls Verbindungen durch adluminale Adhaerenzonen und septate junctions auf. Die vierte Blasenzelle reicht nicht an die Nephrostomzelle heran. Der Nephroporus wird von distalen Ausläufern von drei Blasenzellen gebildet. Dazu gehört die Blasenzelle, die nicht mit der Nephrostomzelle verbunden ist.

Die distalen Ausläufer der Blasenzellen umfassen einen kurzen, ca. 10 μm langen Kanal, der von der Blase durch die Epidermis verläuft, und mit einem Nephroporus nach außen mündet (Abb. 9 F). Das Kanallumen und der Nephroporus haben einen Durchmesser von etwa 2 μm . Lateral sind die Ausläufer der drei Blasenzellen mit den umgebenden Epidermiszellen durch Adhaerenzonen und septate junctions verbunden.

Die Blasenzellen weisen je einen Zellkern mit Euchromatin und einem Nukleolus auf. Das Cytoplasma der Zellen enthält Mitochondrien, freie Ribosomen, mehrere Golgi-Stapel sowie ein Netz von endoplasmatischem Retikulum, das alle Bereiche des Cytoplasmas durchzieht. In den adluminalen Cytoplasmabereichen weisen die Blasenzellen zahlreiche Vesikel auf.

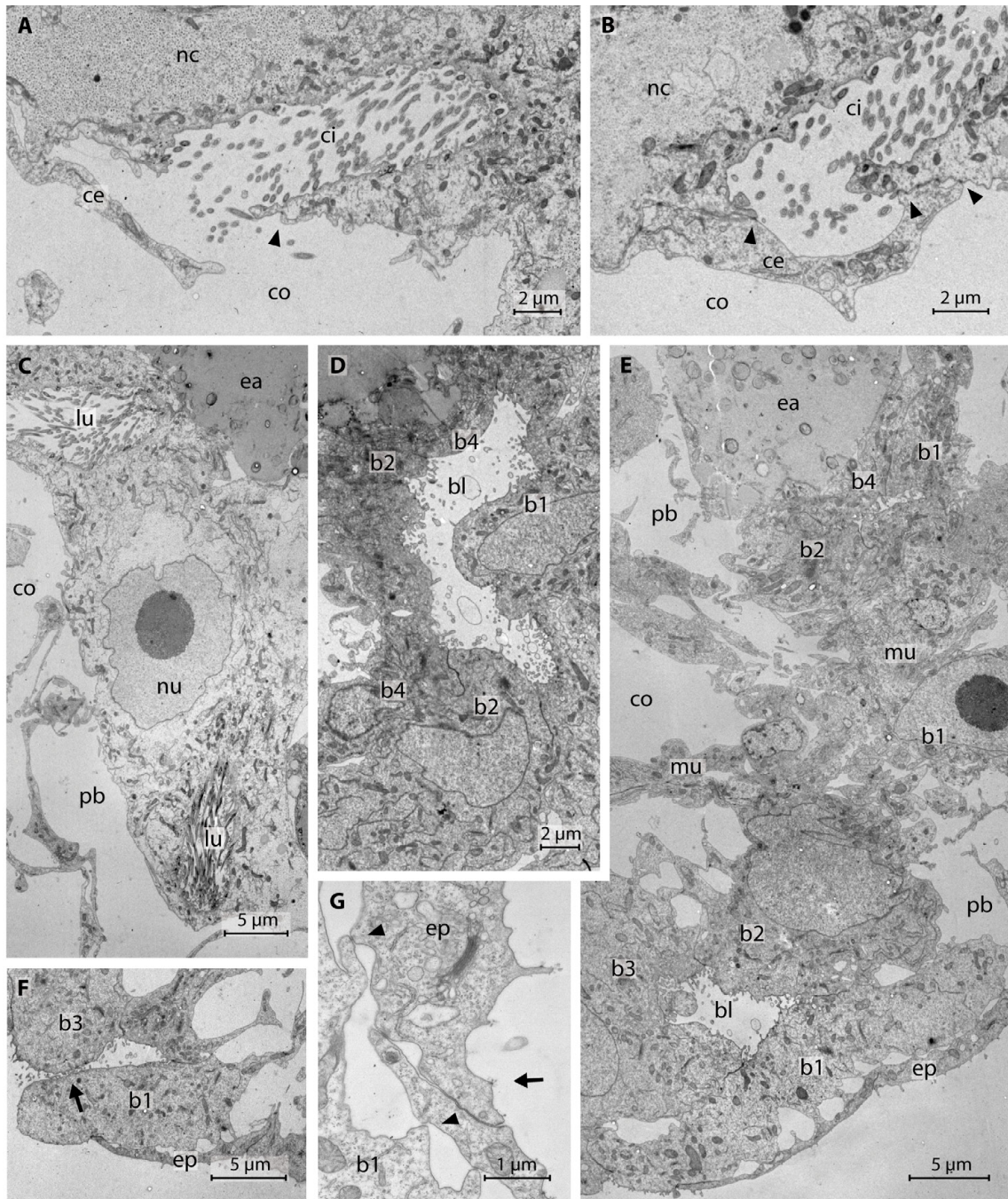


Abb. 9: *D. veneta*, linkes transitorisches Nephridium. **A:** Nephrostomzelle (*nc*) mit angrenzendem Coelomepithel (*ce*). *Pfeilspitze* deutet auf Adhaerenzzone. **B:** Das Nephrostom wird teilweise vom Coelomepithel (*ce*) überdeckt, das mit der Zelle über Adhaerenzzonen verbunden ist (*Pfeilspitzen*). **C:** Das Kanallumen (*lu*) läuft dorsolateral um den Zellkern (*nu*) der Nephrostomzelle herum. **D:** Anschnitt der von vier Blaszellen (*b1 - b4*) gebildeten Blase. **E:** Lage der Blase zwischen Epidermis (*ep*) und Myoepithelzellen (*mu*), Anschnitt des proximalen und distalen Blasenabschnitts. **F:** Nephroporus (*Pfeil*). **G:** Spotdesmosomen (*Pfeilspitzen*) zwischen Epidermis und Blaszelle (*b1*). *Pfeil* deutet auf elektronendunkle Strukturen an der Außenseite der Epidermis. *bl* = Lumen der Blase, *ci* = Cilien, *co* = Coelom, *ea* = Darmanlage, *pb* = primäre Leibeshöhle.

Von der adluminalen Membran ragen in dichtem Abstand kurze, unverzweigte Mikrovilli mit einer Länge von etwa 0,5 bis 1,5 μm in das Lumen (Abb. 9 D). Cilien sind in den Blaszellen nicht vorhanden. Um die Blase verlaufen mehrere Muskelstränge von der Epidermis zum Pharynx. Gleichzeitig ziehen in der Nähe des proximalen und des distalen

Endes der Blase Muskelzellen von der Epidermis zum Coelothel der circumpharyngealen Leibeshöhle und schnüren dabei das Cytoplasma der Blaszellen stark ein. Das Coelothel besteht zum Teil aus Myoepithelzellen und liegt der medianen Seite der Blase auf (Abb. 9 E). Die Blaszellen sind mit den Muskelzellen über Adhaerenzonen verbunden. Zwischen den Muskel- und Blaszellen ist teilweise eine dünne extrazelluläre Matrix sichtbar.

3.2.2 Transitorische Nephridien des 6 Tage alten Stadiums

Wie beim 10 Tage alten Stadium befinden sich die transitorischen Nephridien lateral des Pharynx und im Bereich der vorderen Darmanlage. Beide Nephridien bilden jeweils einen bogenförmigen Kanal, der dorsolateral des Pharynx beginnt und nach caudal verläuft, dann in einem lateral der Darmanlage gelegenen Bogen nach ventral und frontal zieht und ventrolateral des Pharynx durch einen in der Epidermis gelegenen Nephroporus ausmündet.

Das linke und das rechte Nephridium sind in diesem Stadium unterschiedlich weit entwickelt. Das rechte Nephridium weist ein offenes Nephrostom auf, das sich in eine den Pharynx umgebende primäre Leibeshöhle öffnet. Der Kanal des linken Nephridiums ist dagegen zur Leibeshöhle hin geschlossen. Die Blaszellen sind bei beiden Nephridien unterschiedlich weit ausgeprägt.

Rechtes Nephridium Das rechte Nephridium besteht aus einer Nephrostomzelle, einer Kanalzelle und drei mit der Epidermis verbundenen Nephrostomzellen. Die Nephrostomzelle und die Kanalzelle bilden den etwa 230 μm langen halbkreisförmig gebogenen Kanal des Nephridiums. Die Nephrostomzelle hat eine Länge von ca. 110 μm , während die Kanalzelle etwa 120 μm lang ist. Der Übergang zwischen Nephrostomzelle und Kanalzelle befindet sich am Scheitelpunkt des U-förmigen Kanals (Abb. 10 A). Während die Nephrostomzelle vollständig in der primären Leibeshöhle unterhalb der Epidermis verläuft, befindet sich der distale Abschnitt der Kanalzelle innerhalb des ventral gelegenen Keimstreifens.

An die Kanalzelle schließen sich drei Blaszellen an, die jeweils etwa 30 bis 40 μm lang sind. Die drei Zellen begrenzen gemeinsam den innerhalb des Keimstreifens gelegenen distalen Abschnitt des Kanallumens und umfassen den Nephroporus. Jede der drei Zellen ist über septate junctions und Adhaerenzonen mit benachbarten Epidermiszellen verbunden.

Nephrostomzelle Die Nephrostomzelle befindet sich in der einen schmalen Spalt bildenden primären Leibeshöhle zwischen der Darmanlage und der Epidermis (Abb. 11 A).

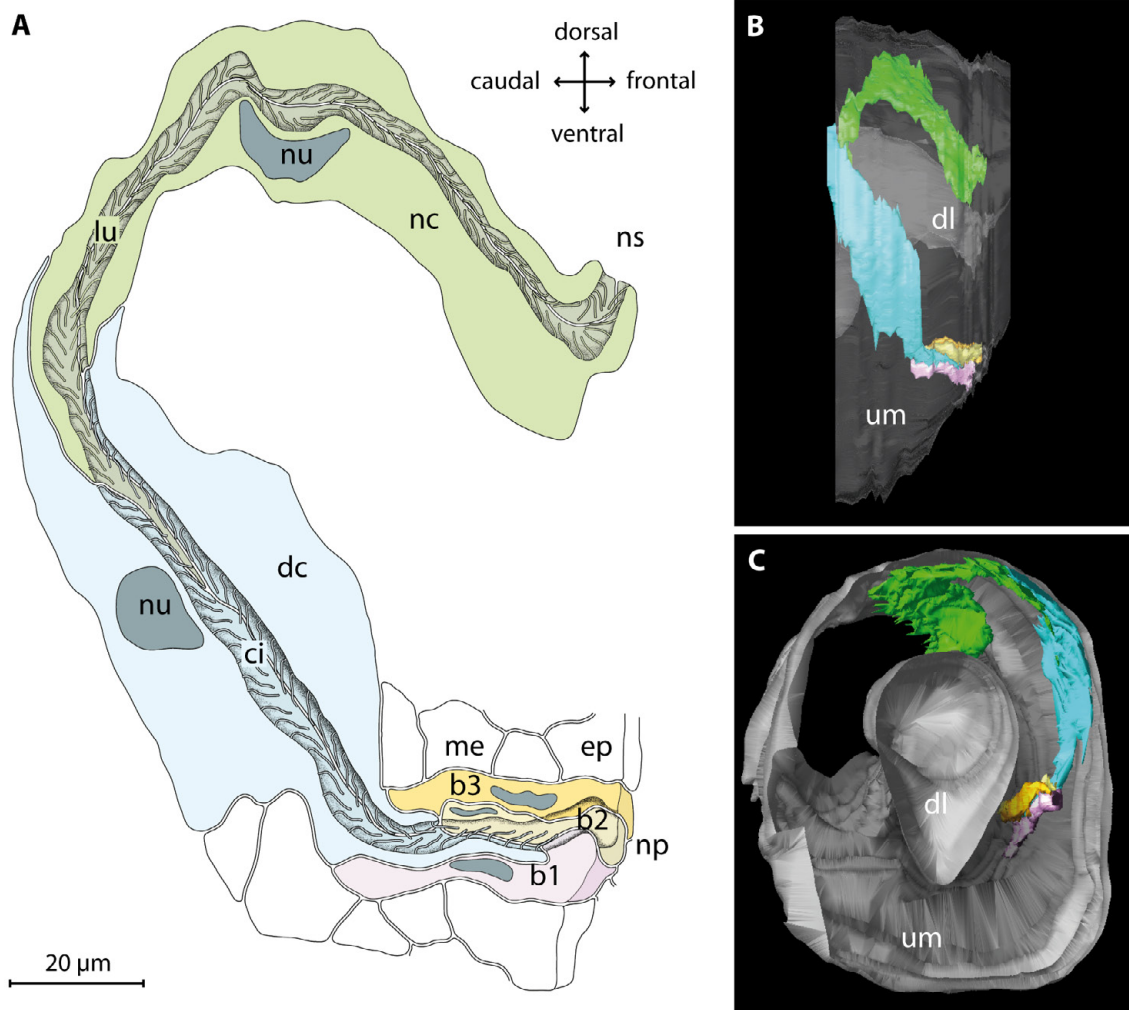


Abb. 10: Rekonstruktionen des rechten Nephridiums des 6 Tage alten Entwicklungsstadiums. **A:** Schematischer auf eine Ebene projizierter Längsschnitt durch das Nephridium. Der distale Abschnitt der Kanalzelle (*dc*) wird von Mesodermzellen (*me*) des Keimstreifens umgeben, invaginierte Epidermiszellen (*b1*, *b2*, *b3*) umgeben den Nephroporus (*np*). Der proximale Abschnitt des Nephridiums mit dem Nephrostom (*ns*) befindet sich in einer primären Leibeshöhle. **B:** Computergestützte Rekonstruktion, Blick von rechts auf das Nephridium. Der Umriss der Larve (*um*) und des Darmlumens (*dl*) in diesem Bereich sind in transparentem Grau wiedergegeben. **C:** Blick von caudal zur Verdeutlichung der dreidimensionalen Struktur des Nephridiums. Die Rekonstruktion in **A** wurde von Hand durch Messungen an Fotos durchgeführt. Zum Vergleich wurden die Zellen ähnlich wie in **B** und **C** eingefärbt. *ci* = Cilien, *ep* = Epidermiszelle, *lu* = Kanallumen, *nc* = Nephrostomzelle, *nu* = Zellkern.

Frontad der Darmanlage erweitert sich die Leibeshöhle zu zwei dorsolateral jederseits des Pharynx gelegenen Hohlräumen. Die Nephrostomzelle mündet mit der Öffnung des Kanals in den rechten dorsolateralen Hohlraum. Vom Nephrostom zieht die Zelle caudad zwischen die Darmanlage und die Epidermis. In ihrem weiteren Verlauf bildet die Nephrostomzelle jederseits des Kanallumens eine laterale Ausbuchtung des Cytoplasmas aus, die sich in den Spalt zwischen der Darmanlage und der Epidermis ausdehnt. Die Nephrostomzelle hat in diesem Bereich einen stark abgeflachten Querschnitt mit einem maximalen Durchmesser von ca. 40 µm.

Die Nephrostomzelle umfasst den Nephridialkanal manschettenartig, so dass das den Kanal umgebende Cytoplasma durch eine Zellgrenze entlang des Kanals getrennt ist. Zum

Kanallumen hin sind die aneinanderliegenden Membranen dieser Zellgrenze mit einer Adhaerenzzone und septate junctions verbunden (Abb. 11 F). Entlang der Zellgrenze bildet das Cytoplasma einen dichten Saum aus kurzen, ca. 1 μm langen Mikrovilli aus. Das von der Nephrostomzelle umgebene Kanallumen ist im Querschnitt oval bis kreisrund und hat einen Durchmesser von 5 bis 8 μm .

Die Öffnung des Nephrostoms verläuft diagonal zur Längsachse der Zelle, so dass das Cytoplasma die Kanalöffnung auf einer Seite etwas überragt. An der Öffnung weitert sich das Kanallumen nicht aus. Dadurch bildet die Nephrostomzelle keinen eigentlichen Trichter, sondern eine schräg zum Kanalverlauf liegende Öffnung.

Über die gesamte Länge der Nephrostomzelle ragen Cilien in das Kanallumen (Abb. 11 C). Die Cilien sind dicht (ca. 6 Cilien pro 10 μm^2), aber unregelmäßig über die dem Kanallumen zugewandte Cytoplasmaseite verteilt. Alle Cilien sind in Richtung des Kanalverlaufes ausgerichtet, so dass sie zur anschließenden Kanalzelle weisen. Zwischen den Cilien befinden sich in unregelmäßigen Abständen zahlreiche kurze Mikrovilli. Die Struktur und Anordnung der Cilienwurzeln stimmt mit der in den transitorischen Nephridien des 10 Tage alten Stadiums überein. Unterhalb der Basalkörper der Cilien befinden sich im Cytoplasma einzelne Centriolen, die auf die Genese weiterer Cilien hinweisen.

Das an das Kanallumen grenzende Cytoplasma enthält Mitochondrien, freie Ribosomen, glattes und raues endoplasmatisches Retikulum, Golgi-Stapel und sehr viele langgestreckte und teilweise verzweigte Mitochondrien. Von der Zellmembran gebildete Pits und Vesikel deuten auf endo- und exocytotische Vorgänge hin (Abb. 11 B). Zwischen den Cilienwurzeln erstreckt sich ein filamentöses terminal web.

Das Cytoplasma der lateralen Ausbuchtungen enthält in seinem Zentrum kaum elektrodunkle Strukturen. Es sind wenige Lipidtröpfchen und Ribosomen in diesem Bereich erkennbar. Unterhalb der an die Leibeshöhle grenzenden Zellmembran befinden sich mehrere flache Zisternen von rauem endoplasmatischem Retikulum, die sich in mehreren Lagen parallel zur Cytoplasmamembran ausdehnen (Abb. 11 A, D). Der Zellkern liegt in der nach frontoventral weisenden Zellausbuchtung. Er hat einen Durchmesser von etwa 15 μm und enthält überwiegend Euchromatin, sowie einen Nukleolus.

Kanalzelle Die an die Nephrostomzelle anschließende Kanalzelle bildet den vom caudalen Scheitelpunkt des Bogens nach frontoventral verlaufenden Teil des Nephridialkanals. Mit der Nephrostomzelle ist die Kanalzelle über eine zum Kanallumen weisende Adhaerenzzone und septate junctions verbunden. Die Nephrostomzelle und die Kanalzelle überlappen sich etwa 40 μm entlang des Kanals.

Die Kanalzelle befindet sich größtenteils in dem zwischen Epidermis und Darmanlage gelegenen Spaltraum (Abb. 12 A, F). Der distale Abschnitt der Zelle ist jedoch eingebettet in die kompakt zusammengelagerten Mesodermzellen des Keimstreifens (Abb. 12 C, E).

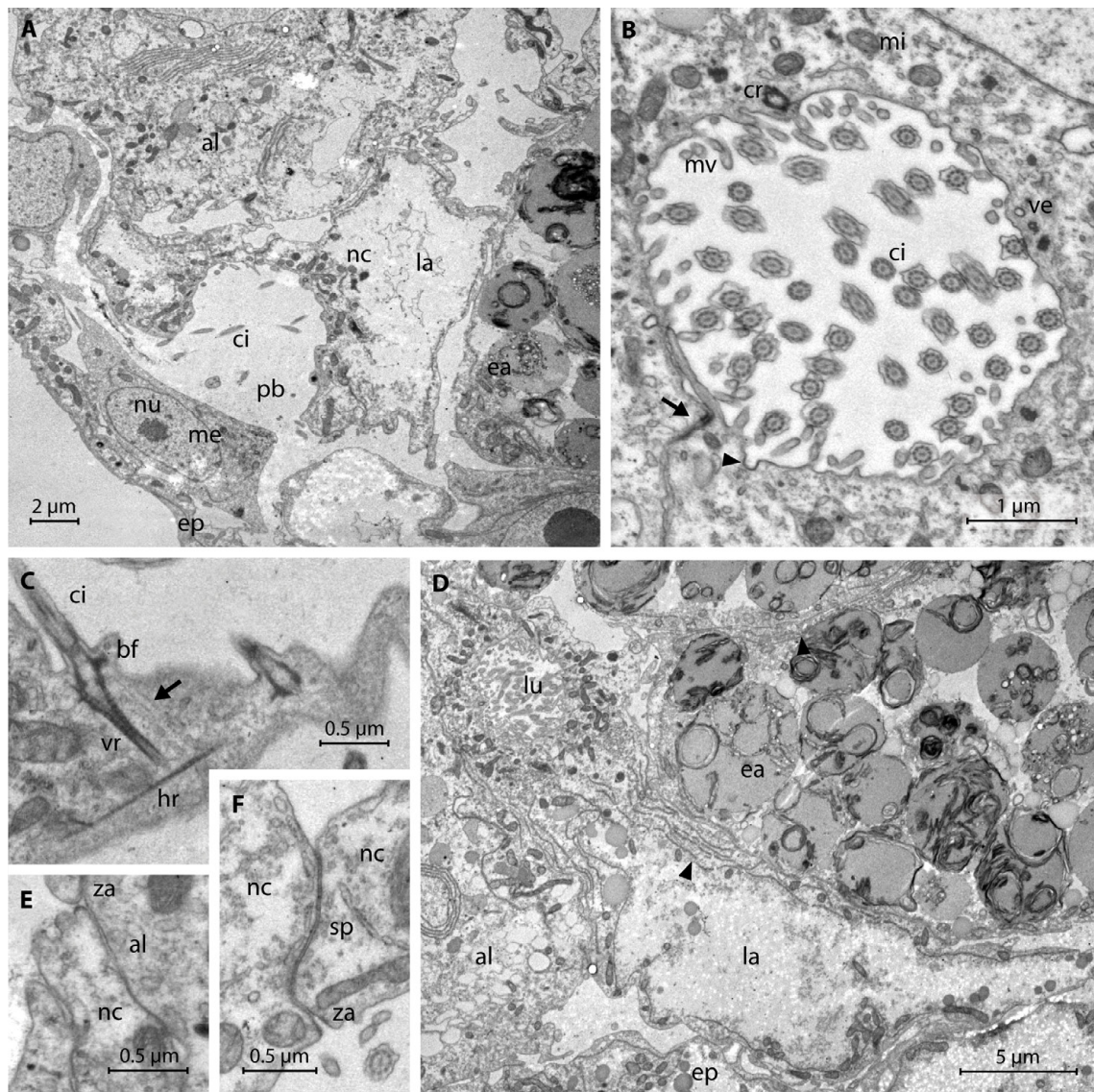


Abb. 11: *D. veneta*, Nephrostomzelle des rechten Nephridiums. **A:** Öffnung des Nephrostoms in die primäre Leibeshöhle (*pb*). **C:** Vertikale und horizontale Cilienwurzeln (*vr*, *hr*) an der Mündung des Nephrostoms. Der *Pfeil* deutet auf Mikrotubuli, die am Basalfuß (*bf*) inserieren. **B:** Querschnitt durch die Nephrostomzelle mit Kanallumen und lateraler Zellgrenze (*Pfeil*). An der adluminalen Membran treten membrane pits (*Pfeilspitze*) und Vesikel (*ve*) auf. **C:** Nephrostomzelle mit lateralem Cytoplasmaausläufer (*la*), der zwischen die Darmanlage (*ea*) und die Epidermis (*ep*) zieht. Die *Pfeilspitze* deutet auf endoplasmatisches Retikulum. **E:** Die Nephrostomzelle (*nc*) ist mit der angrenzenden albumenotrophic cell (*al*) über eine Adhaerenzzone (*za*) verbunden. **F:** Laterale Zellgrenze mit Adhaerenzzone (*za*) und septate junction (*sp*) in dem das Kanallumen umfassenden Cytoplasma der Nephrostomzelle (*nc*). *ci* = Cilien, *cr* = Cilienwurzel, *lu* = Kanallumen, *me* = Mesodermzelle, *mi* = Mitochondrien, *mv* = Mikrovilli, *nu* = Zellkern.

Der in der Leibeshöhle liegende Teil der Kanalzelle ist im Querschnitt abgeflacht und bildet vom Kanallumen ausgehend zwei laterale Ausbuchtungen, die sich in den Raum zwischen Epidermis und Darmanlage ausdehnen. Die Zelle ist mit beiden Geweben über Spotdesmosomen verbunden. Zwischen der Kanalzelle und Zellen der Darmanlage treten gap junctions auf. Die Kanalzelle hat in diesem Bereich einen maximalen Durchmesser von ca. 45 μm .

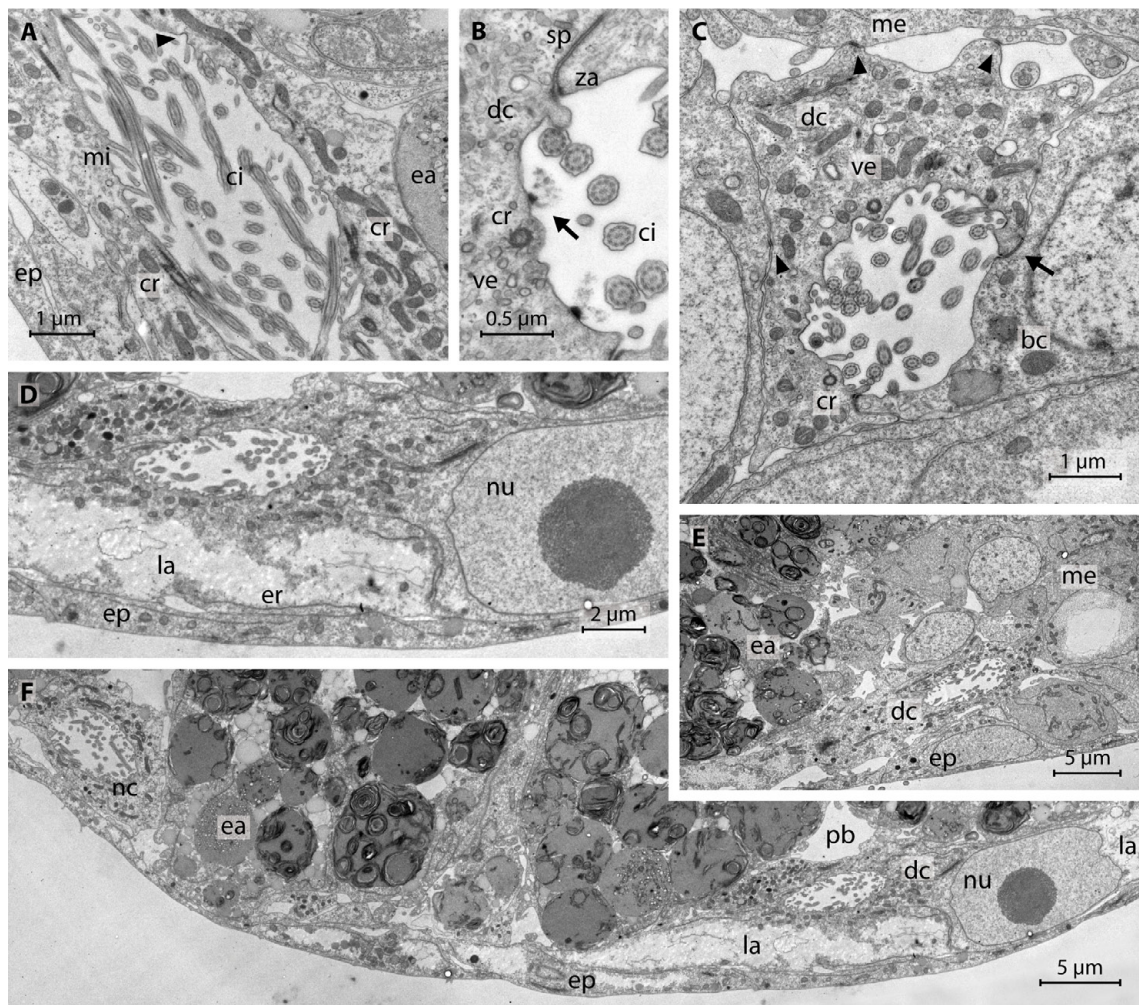


Abb. 12: *D. veneta*, 6 Tage altes Stadium, Kanalzelle des rechten transitorischen Nephridiums. **A:** Adluminal Membran mit Cilien (*ci*), Mikrovilli (*mi*) und membrane pits (*Pfeilspitze*). **B:** Elektronendunkle Anheftungsstellen (*Pfeil*) im distalen Abschnitt der Kanalzelle (*dc*). **C:** Distaler Abschnitt der Kanalzelle (*dc*). Die Kanalzelle ist mit umgebendem Mesoderm (*me*) über Spotdesmosomen (*Pfeilspitzen*) und mit einer prospektiven Blaszelle (*bc*) über Adhaerenzzonen (*Pfeil*) verbunden. **D:** Lateraler Ausläufer der Kanalzelle (*la*). **E:** Übergang der Kanalzelle von der primären Leibeshöhle in das Mesoderm des Keimstreifens (*me*). **F:** Lage der Nephrostomzelle (*nc*) und Kanalzelle (*dc*) zwischen Epidermis (*ep*) und Darmanlage (*ea*). *cr* = Cilienwurzel, *er* = endoplasmatisches Retikulum, *nu* = Zellkern, *pb* = primäre Leibeshöhle, *sp* = septate junction, *ve* = Vesikel, *za* = Adhaerenzzone.

Der im Keimstreifen liegende Abschnitt der Kanalzelle ist im Querschnitt kompakt polygonal und hat einen Durchmesser von ca. 10 μm . Spotdesmosomen verbinden diesen Teil der Kanalzelle mit den umgebenden Zellen des Keimstreifens (Abb. 12 C).

Wie bei der Nephrostomzelle umfasst das Cytoplasma der Kanalzelle das Lumen des Kanals manschettenförmig. Die Zellmembranen der beiden das Kanallumen umfassenden Cytoplasmateile sind durch eine zum Lumen weisende Adhaerenzzone und septate junctions verbunden. Das Kanallumen ist im Querschnitt oval und hat einen Durchmesser von 5 bis 10 μm (Abb. 12 D). Vom Cytoplasma der Kanalzelle ragen zahlreiche Cilien in das Kanallumen (Abb. 12 A). Die Cilien sind unregelmäßig aber dicht (ca. 3 Cilien pro 10 μm^2) über die adluminal Membran verteilt.

Die Cilien weisen eine horizontale und eine vertikale Wurzel auf. Die horizontale Wurzel inseriert lateral am Basalkörper. Gegenüber der horizontalen Wurzel befindet sich am Basalkörper ein Basalfuß, von dem aus Mikrotubuli in das Cytoplasma ziehen. Die vertikalen Cilienwurzeln verzweigen in mehrere Wurzeläste. Außer den Cilien ragen zahlreiche kurze, zwischen 0,5 und 1 μm lange Mikrovilli in das Kanallumen, die unregelmäßig über die adluminale Zellmembran verteilt sind. Daneben befindet sich ein dichter Saum von Mikrovilli entlang der am Kanallumen verlaufenden Zellgrenze.

Das Cytoplasma der beiden Zellausbuchtungen enthält in seinem Zentrum nur wenige Lipidtröpfchen und weiträumig verstreute Ribosomen (Abb. 12 D). Die Zellorganellen befinden sich hauptsächlich in den an die Zellmembran grenzenden Cytoplasmabereichen. Das an das Kanallumen grenzende Cytoplasma enthält zahlreiche langgestreckte und teilweise verzweigte Mitochondrien, sowie Ribosomen, endoplasmatisches Retikulum und mehrere Golgi-Stapel. Zwischen den Cilienwurzeln befindet sich eine große Anzahl von Vesikeln, die einen Durchmesser von 0,05 bis 0,2 μm haben. Die adluminale Zellmembran weist Membranpits auf. In dem im Keimstreifen gelegenen Kanalabschnitt treten an der Zellmembran in das Lumen ragende elektronendichte Plaques auf (Abb. 12 B). Diese sind kreisrund und haben einen Durchmesser von etwa 0,1 μm . Von ihrer adluminalen Oberfläche ziehen kurze Filamente in das Kanallumen.

Wie bei der Nephrostomzelle verlaufen parallel zur an die Leibeshöhle grenzenden Zellmembran große abgeflachte Zisternen von rauem endoplasmatischem Retikulum. In der nach ventrad weisenden Ausbuchtung des Cytoplasmas befindet sich der Zellkern. Der Zellkern hat einen Durchmesser von ca. 12 μm . Er enthält überwiegend Euchromatin und einen Nukleolus.

Blasenzellen Die drei prospektiven Blasenzellen umfassen gemeinsam den distalen Abschnitt des Nephridialkanals (Abb. 13 C). Dieser verläuft zwischen mesodermalen und epidermalen Zellen des Keimstreifens. Die Kanalzelle überlappt mit den anschließenden Blasenzellen und reicht weit in den distalen Kanalabschnitt hinein (Abb. 13 D). Die Blasenzellen bilden gemeinsam den Nephroporus und sind mit den benachbarten Epidermiszellen über septate junctions und Adhaerenzonen verbunden (Abb. 13 A, B). Zwischen den Blasenzellen und den umgebenden Zellen des Keimstreifens treten außerdem Spot-desmosomen und gap junctions als Zellkontakte auf. Der Nephroporus hat einen Durchmesser von ca. 3 μm .

Die Blasenzellen haben eine langgestreckt polygonale Form und sind von der Kanalzelle bis zur Epidermis etwa 30 bis 40 μm lang. Im Querschnitt weisen die Zellen einen Durchmesser von 8 bis 15 μm auf. Zum Kanallumen hin bilden die Zellen eine Einwölbung, so dass das Lumen im Querschnitt oval bis kreisförmig ist. Das Kanallumen hat einen Durchmesser von 2 bis 5 μm .

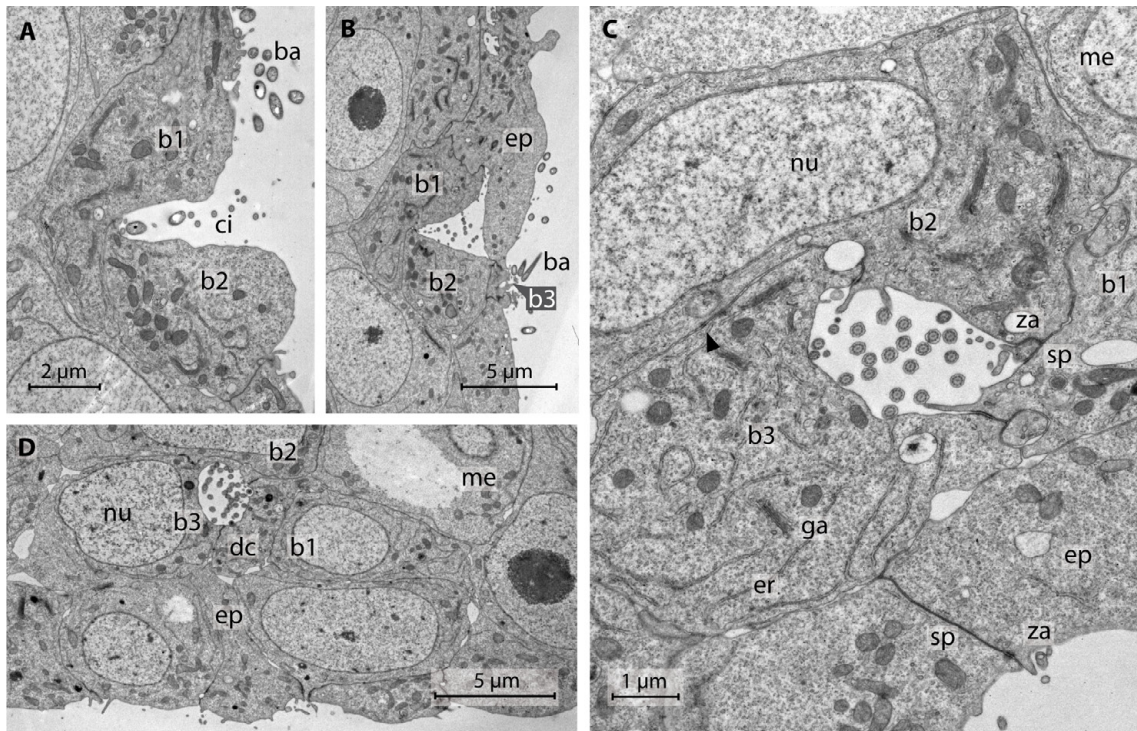


Abb. 13: *D. veneta*, 6 Tage altes Stadium. Blasenzellen des rechten transitorischen Nephridiums. **A:** Der Nephroporus wird von Blasenzellen (*b1*, *b2*) umfasst, die in der Epidermis liegen. Cilien (*ci*) der Kanalzelle reichen bis in das umgebende Medium. **B:** Eine Epidermiszelle (*ep*) überdeckt den Nephroporus teilweise. **C:** Mit ihren proximalen Abschnitten liegen die Blasenzellen unterhalb der Epidermis im Mesoderm des Keimstreifens (*me*). Pfeilspitze deutet auf Verbindung zu Mesodermzelle über Spot-Desmosom. **D:** Übergang zwischen Kanalzelle (*dc*) und Blasenzellen (*b1* - *b3*). *ba* = Bakterien, *er* = endoplasmatisches Retikulum, *ga* = Golgi Apparat, *nu* = Zellkern, *sp* = septate junction, *za* = Adhaerenzonen.

Von der adluminalen Zellmembran ragen kurze, 0,2 bis 1 µm lange Mikrovilli in das Lumen (Abb. 13 C). Cilien weisen die Blasenzellen nicht auf. Allerdings reichen einige von der Kanalzelle ausgehende Cilien durch den von den Blasenzellen gebildeten Kanalabschnitt bis ins umgebende Medium (Abb. 13 A).

Im Cytoplasma der Blasenzellen befinden sich Mitochondrien, raues endoplasmatisches Retikulum, mehrere Golgi-Stapel und Vesikel. Allerdings ist die Anzahl der Vesikel deutlich geringer als in der Kanalzelle. Das gesamte Cytosol der Blasenzellen ist mit freien Ribosomen aufgefüllt (Abb. 13 C). Große elektronenhelle Bereiche wie in der Nephrostom- und der Kanalzelle treten in den Blasenzellen nicht auf. In ihrer Form und der Zusammensetzung des Cytoplasmas stimmen die Zellen weitgehend mit den umgebenden Zellen des Keimstreifens überein. Eine Abgrenzung zu diesen Zellen ist nur aufgrund des zwischen den Zellen verlaufenden Kanals möglich.

Die Zellkerne besitzen einen Nukleolus und enthalten neben Euchromatin auch Bereiche mit kondensiertem Chromatin. Die Zellkerne haben einen Durchmesser zwischen 7 und 12 µm.

Linkes Nephridium Das linke Nephridium besteht aus einer Nephrostomzelle und vier prospektiven Blaszellen. Wie beim linken Nephridium des 10 Tage alten Stadiums wird der bewimperte Nephridialkanal alleine von der Nephrostomzelle gebildet. Die Blaszellen liegen zwischen epidermalen und mesodermalen Zellen des Keimstreifens. Die Nephrostomzelle verläuft von der linken, dorsolateral über dem Pharynx gelegenen Erweiterung der Leibeshöhle bis in den ventral gelegenen Keimstreifen, wo sie mit zwei der vier Blaszellen verbunden ist (Abb. 14 G). Die Nephrostomzelle endet wenige Mikrometer unterhalb der Epidermis, so dass die Cilien durch den Nephroporus in das die Larve umgebende Medium reichen.

Nephrostomzelle Die Nephrostomzelle hat eine Länge von etwa 95 μm . Im Bereich des Keimstreifens ist die Zelle im Querschnitt annähernd rund und hat einen Durchmesser von etwa 5 μm . In ihrem proximalen, innerhalb der primären Leibeshöhle gelegenen Abschnitt weitet sich die Zelle lateral entlang der Epidermis aus, so dass sie einen abgeflachten Querschnitt hat (Abb. 14 B). Vertikal zur Epidermis weist die Zelle einen Durchmesser von etwa 5 bis 10 μm auf, während sie sich parallel zur Epidermis auf etwa 40 μm ausdehnt.

Die lateralen Ausläufer der Nephrostomzelle enthalten große elektronenhelle Bereiche, in denen nur Membranen des endoplasmatischen Retikulums zu erkennen sind. Mitochondrien, Golgi-Stapel, freie Ribosomen und vesikuläre Einschlüsse befinden sich unterhalb der adluminalen Membran und in der direkten Umgebung des Zellkerns.

Der zwischen den Zellen der Keimstreifen gelegene Teil der Nephrostomzelle enthält im Cytosol eine große Menge freier Ribosomen und weist im Vergleich zu den lateralen Ausläufern der Zelle ein deutlich elektronendunkleres Cytoplasma auf (Abb. 14 E). Im Querschnitt befinden sich in allen Cytoplasmabereichen Mitochondrien, Golgi-Stapel und zahlreiche Vesikel. An der äußeren Membran der Nephrostomzelle treten Spotdesmosomen auf, die die Zelle mit den umliegenden Mesodermzellen des Keimstreifens verbinden (Abb. 14 D).

Entlang des gesamten Kanalverlaufs ist unterhalb der adluminalen Membran ein terminal web aus filamentösem Material zu erkennen.

Der in der Nephrostomzelle verlaufende Kanal hat einen Durchmesser von 2 bis 5 μm . Im Querschnitt ist das Kanallumen vollständig von Cytoplasma umgeben, eine laterale Zellgrenze ist nicht vorhanden (Abb. 14 A, D). Das Kanallumen endet blind im proximalen Bereich der Nephrostomzelle, so dass es nicht im Kontakt mit der primären Leibeshöhle steht (Abb. 14 B). An der Zelle sind keine Hinweise auf das sich entwickelnde Nephrostom zu finden.

Etwa im Zentrum des erweiterten Abschnitts der Nephrostomzelle befindet sich der Zellkern, der Euchromatin und einen Nukleolus enthält. Der Kanal läuft von seinem proxima-

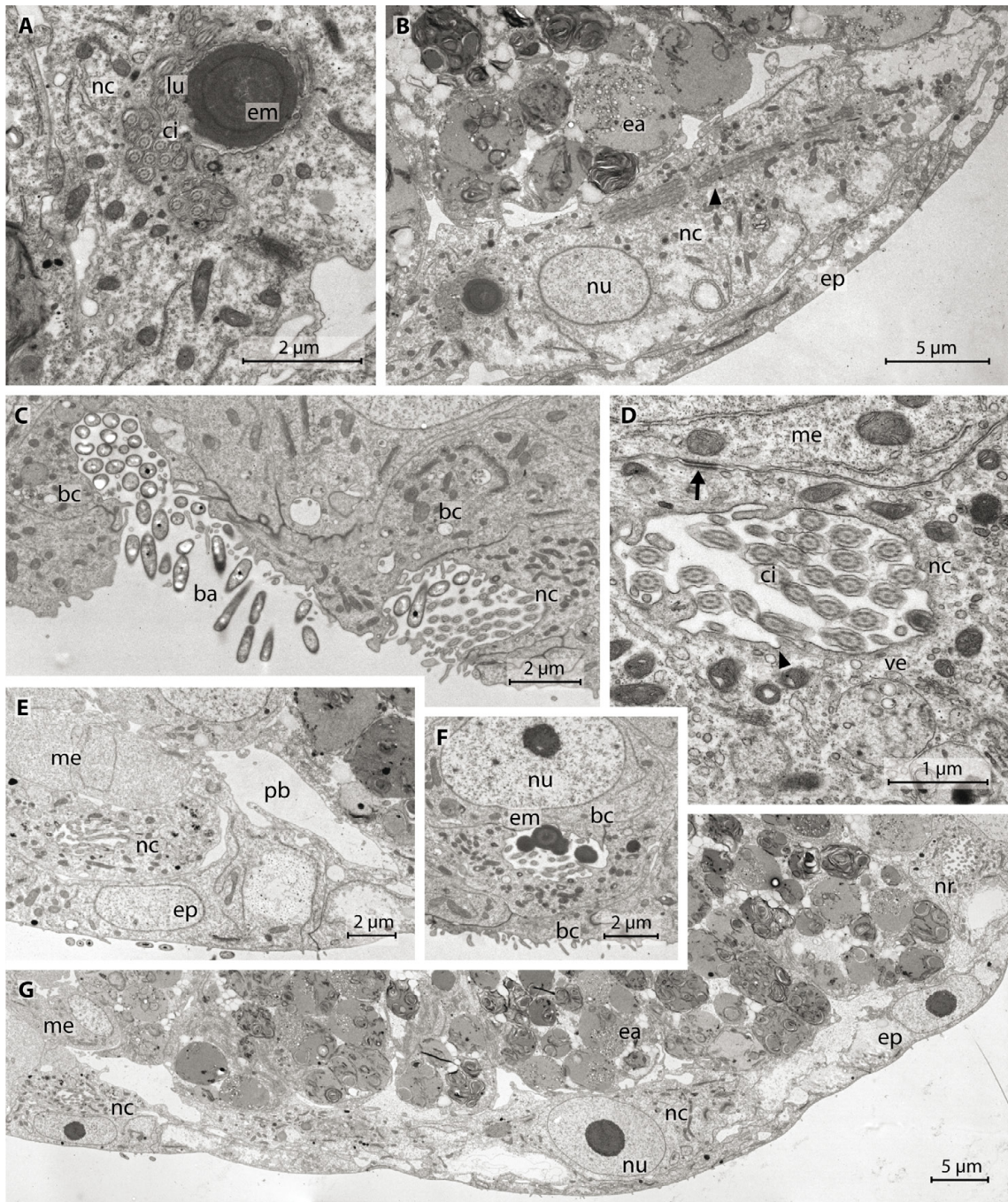


Abb. 14: *D. veneta*, 6 Tage altes Stadium, linkes transitorisches Nephridium. **A:** Nephrostomzelle (*nc*) mit extrazellulärem Material (*em*) im Kanallumen (*lu*). **B:** Lage der Nephrostomzelle (*nc*) unterhalb der Epidermis (*ep*). Pfeil deutet auf Kanal des Nephridiums. **C:** Die Nephrostomzelle (*nc*) umfasst einen Teil des Nephroporus. Die prospektiven Blasen­zellen (*bc*) bilden eine neben dem Porus gelegene Einstülpung. **D:** Distaler Abschnitt der Nephrostomzelle (*nc*). Die Zelle ist über Spot-Desmosomen (*Pfeil*) mit Mesodermzellen (*me*) des Keimstreifens verbunden. *Pfeilspitze* deutet auf einen membrane pit. **E:** Übergang der Nephrostomzelle aus dem Mesoderm (*me*) in die primäre Leibeshöhle (*pb*). **F:** Extrazelluläres Material (*em*) im distalen Abschnitt des Nephridialkanals. **G:** Lage des Nephridiums zwischen Darmanlage (*ea*) und Epidermis (*ep*). *ba* = Bakterien, *ci* = Cilien, *nr* = rechtes Nephridium, *nu* = Zellkern, *ve* = Vesikel.

len Ende in einem U-förmigen Bogen um den Zellkern herum und bildet dann einen weiteren Bogen, der zum distalen Ende der Nephrostomzelle zieht. Die adluminalen Membran des Kanals ist über die ganze Länge der Nephrostomzelle bewimpert, wobei die Cilien wie in der Nephrostomzelle des rechten Nephridiums unregelmäßig verteilt sind. Die Wur-

zelstrukturen stimmen ebenfalls mit den für die rechte Nephrostomzelle beschriebenen Strukturen überein. Zwischen den Cilien ragen in unregelmäßigen Abständen zahlreiche kurze Mikrovilli in das Cytoplasma. Die adluminalen Membran weist Membraneinstülpungen auf.

Im mittleren Abschnitt des Kanalverlaufs enthält das Kanallumen elektronendunkles extrazelluläres Material. Das Material bildet einen kugelförmigen Klumpen, der sich in einer seitlichen Ausbuchtung des Kanallumens, die keine Cilien aufweist, befindet (Abb. 14 A). An der adluminalen Membran der Ausbuchtung tritt eine große Anzahl an Membranpits und Vesikeln auf. Im Querschnitt zeigt das Material drei konzentrisch angeordnete Schichten unterschiedlicher Elektronendichte. Der Durchmesser der Kugel beträgt etwa 2 μm . Am Übergang der Nephrostomzelle zu den Blaszellen befinden sich ähnliche kugelförmige Gebilde im bewimperten Kanallumen (Abb. 14 F). Die Kugeln bestehen ebenfalls aus mehreren Schichten elektronendichten Materials und haben einen Durchmesser zwischen 1 und 1,5 μm . Einige der Kugeln sind an ihrer Oberfläche miteinander verschmolzen.

Blaszellen In der Epidermis liegen vier Zellen, die als prospektive Blaszellen identifizierbar sind. Zwei der Zellen bilden eine zum Kanal der Nephrostomzelle führende Einbuchtung und sind über adluminalen Adhaerenzonen und septate junctions mit der Nephrostomzelle verbunden. Die beiden anderen Blaszellen bilden eine zusätzliche Einbuchtung der Epidermis, die sich in direkter Nachbarschaft zu der ersten befindet (Abb. 14 C). Die zweite Einbuchtung reicht etwa 5 μm unter die Epidermis. In beiden Einbuchtungen sind große Ansammlungen von stäbchenförmigen Bakterien erkennbar (Abb. 14 C).

Alle Blaszellen sind in die Epidermis eingelagert und mit den umgebenden Epidermiszellen durch Adhaerenzonen und septate junctions verbunden. Die Zellen sind in der Form langgestreckt und reichen nur mit einem kleinen apikalen Teil an die Oberfläche des umgebenden Mediums. Der Hauptteil der Zellen liegt zwischen den Perikarien der benachbarten Epidermiszellen, die sich etwa 20 μm weit unter die Oberfläche der Larve erstrecken. Die Blaszellen haben eine Länge zwischen 30 und 40 μm und einen Durchmesser von 10 bis 15 μm .

Die Blaszellen weisen keine Cilien auf. Mikrovilli treten an den Zellgrenzen zu benachbarten Zellen auf. Die Mikrovilli sind etwa 0,5 bis 1,5 μm lang und unverzweigt. An den zum Kanallumen bzw. in die Einbuchtung weisenden apikalen Membranen treten keine Mikrovilli auf.

Das Cytoplasma der Blaszellen enthält eine große Menge freier Ribosomen, die in fast allen Bereichen des Cytoplasmas zu finden sind. Daneben weist das Cytoplasma Mitochondrien, mehrere Golgi-Stapel, Vesikel und raues und glattes endoplasmatisches Re-

tikulum auf. Die Kerne der Blaszellen haben einen Durchmesser von etwa 5 bis 12 μm . Sie enthalten einen Nukleolus und Euchromatin.

3.3 Ultrastruktur der Kopfhöhle von *Dendrobaena veneta*

In beiden ultrastrukturell untersuchten Entwicklungsstadien füllen große, mit Eiweißvakuolen gefüllte Zellen der Darmanlage den hinter dem Pharynx gelegenen Bereich des Körpers fast vollständig aus. Frontodorsal setzt sich die Darmanlage in mehrere unregelmäßige Ausläufer fort, die dorsal über dem Pharynx liegen. Zwischen diesen Ausläufern befinden sich im älteren Entwicklungsstadium die Nephrostomzellen und zum Pharynx ziehende Radiärmuskeln. Lateral und dorsal der Darmanlage weisen beide Entwicklungsstadien eine schmale, unterhalb der Epidermis gelegene primäre Leibeshöhle auf. Ventral grenzt die Darmanlage an das Mesoderm der Keimstreifen, bzw. im älteren Stadium an die aus dem Mesoderm hervorgehenden Coelomräume der Rumpfsegmente.

Die untersuchten 6 und 10 Tage alten Stadien unterscheiden sich vor allem in der Ausprägung der Muskulatur, des Nervensystems und der sogenannten Kopfhöhle, in die die Nephrostomata der transitorischen Nephridien münden. Im jüngeren Stadium liegen die terminalen Enden der Nephridien in zwei getrennten Erweiterungen der primären Leibeshöhle, im älteren Stadium umgibt ein Coelomraum den Pharynx, in den die Nephrostomata von dorsal einmünden. Hier wird der in der älteren Literatur (Bergh 1888; Wilson 1889) gebräuchliche Begriff der Kopfhöhle für die beiden primären Leibeshöhlen und das spätere Coelom verwendet, da die primären Leibeshöhlen wahrscheinlich später fusionieren und in das peristomiale Coelom umgewandelt werden. Der Begriff Kopfhöhle impliziert keine Vorstellung über die Auskleidung der Leibeshöhle. Im Folgenden wird die Struktur der Kopfhöhle für beide Stadien beschrieben.

6 Tage altes Stadium Im 6 Tage alten Stadium befindet sich frontodorsal jederseits des Pharynx eine Erweiterung der primären Leibeshöhle, in die die terminalen Enden der transitorischen Nephridien von dorsocaudal hineinreichen (Abb. 15 A, B). In Längsrichtung des Tieres verlaufen die beiden Hohlräume diagonal von dorsomedian nach ventral, so dass sie bis etwas oberhalb der lateralen Mittellinie reichen. In Längsrichtung haben sie eine Ausdehnung von etwa 60 μm , von ventral nach dorsal messen sie etwa 50 μm . Allerdings weisen die begrenzenden Gewebe keine solide Oberfläche auf, und die Kopfhöhlen gehen direkt in die die Darmanlage umfassende primäre Leibeshöhle über, so dass eine genaue Abgrenzung nicht möglich ist.

Die beiden Kopfhöhlen werden frontomedian durch ein lockeres Gewebe aus mesoderma- len Zellen begrenzt, zwischen denen sich größere flüssigkeitserfüllte Hohlräume befinden (Abb. 15 F). Die Zellen sind untereinander und mit der Epidermis durch Adhaerenzonen und Spotdesmosomen verbunden (Abb. 15 G). In den flüssigkeitserfüllten Hohlräumen

und den Interzellularspalten werden die Zellen teilweise von einer dünnen extrazellulären Matrix bedeckt (Abb. 15 H). Das mesodermale Gewebe erstreckt sich median von der Epidermis bis an den Pharynx. Dort gehen die Zellen in ein kompaktes mesodermales Gewebe über, das den Pharynx in ein bis zwei Zellagen von allen Seiten umgibt. Von dem median gelegenen Mesoderm gehen außerdem einzelne Zellstränge aus, die die Kopfhöhlen nach ventral durchqueren und an den Seiten des Pharynx enden.

Lateral und dorsal grenzen die beiden Kopfhöhlen an die Basis der Epidermis. Allerdings ziehen aus dem frontalen Mesoderm einzelne Zellen unterhalb der Epidermis in die Hohlräume (Abb. 15 D). Diese kleiden die Leibeshöhlen zum Teil lateral aus, bilden aber keine vollständige Bedeckung der Epidermis.

Das Mesoderm der Keimstreifen bildet den ventralen und ventrolateralen Abschluß der beiden Kopfhöhlen. Das Mesoderm umfasst den Pharynx und die ihm aufliegenden mesodermalen Zellschichten an beiden Seiten mit zwei von ventrocaudal nach frontal ziehenden Gewebeblöcken. Frontad reichen die Mesodermblöcke bis an das lockere Gewebe des frontomedianen Mesoderms (Abb. 15 F).

Dorsomedian befinden sich zwischen den beiden Leibeshöhlen drei albumenotrophic cells², die durch große Zellkerne (\varnothing ca. 40 μ m) und ein mit Mitochondrien und Zisternen von endoplasmatischem Retikulum gefülltes Cytoplasma gekennzeichnet sind (Abb. 15 A, D). Die albumenotrophic cells bilden lange ventrale Zellausläufer aus, die in das dorsale Pharynxepithel integriert sind und bis an das Pharynxlumen reichen. Mit den benachbarten Zellen des Pharynxepithels sind sie über Adhaerenzonen und septate junctions verbunden, im Gegensatz zu diesen haben sie jedoch keine in das Lumen ragenden Cilien. Die Nephrostomzelle des rechten Nephridiums liegt median einer der albumenotrophic cells an und ist mit dieser über Adhaerenzonen verbunden (Abb. 11 E).

Der caudomediane Bereich der beiden Leibeshöhlen wird von Zellen der Darmanlage begrenzt, die zwei dorsale, über dem Pharynx gelegene, Ausläufer bilden (Abb. 15 A, E). Die Zellen der Darmanlage sind zu dem mit Kokonmaterial gefüllten Darmlumen hin durch Adhaerenzonen und septate junctions verbunden und weisen mit ihren Basalseiten zu den Leibeshöhlen. Zwischen den Zellen der Darmanlage und den Nephrostomzellen bestehen von Spotdesmosomen gebildete Zellkontakte (Abb. 15 C).

10 Tage altes Stadium Im 10 Tage alten Stadium ist die den Pharynx umgebende Kopfhöhle als sekundäre Leibeshöhle ausgebildet, die zum Pharynx und zur Epidermis hin durch ein Coelothel ausgekleidet ist. Die Kopfhöhle umgibt den Pharynx auf seiner gesamten Länge bis zur caudad anschließenden Darmanlage. Dabei bildet sie einen diagonal

²Als albumenotrophic cells werden die Makromeren A, B und C bezeichnet, die bei Lumbriciden nach ihrer Entstehung keine weiteren Zellteilungen mehr durchführen (Anderson 1973). Den Zellen sind unterschiedliche Funktionen bei der Ernährung und der Exkretion zugeschrieben worden (vergl. Vejdovsky 1887; Wilson 1889)

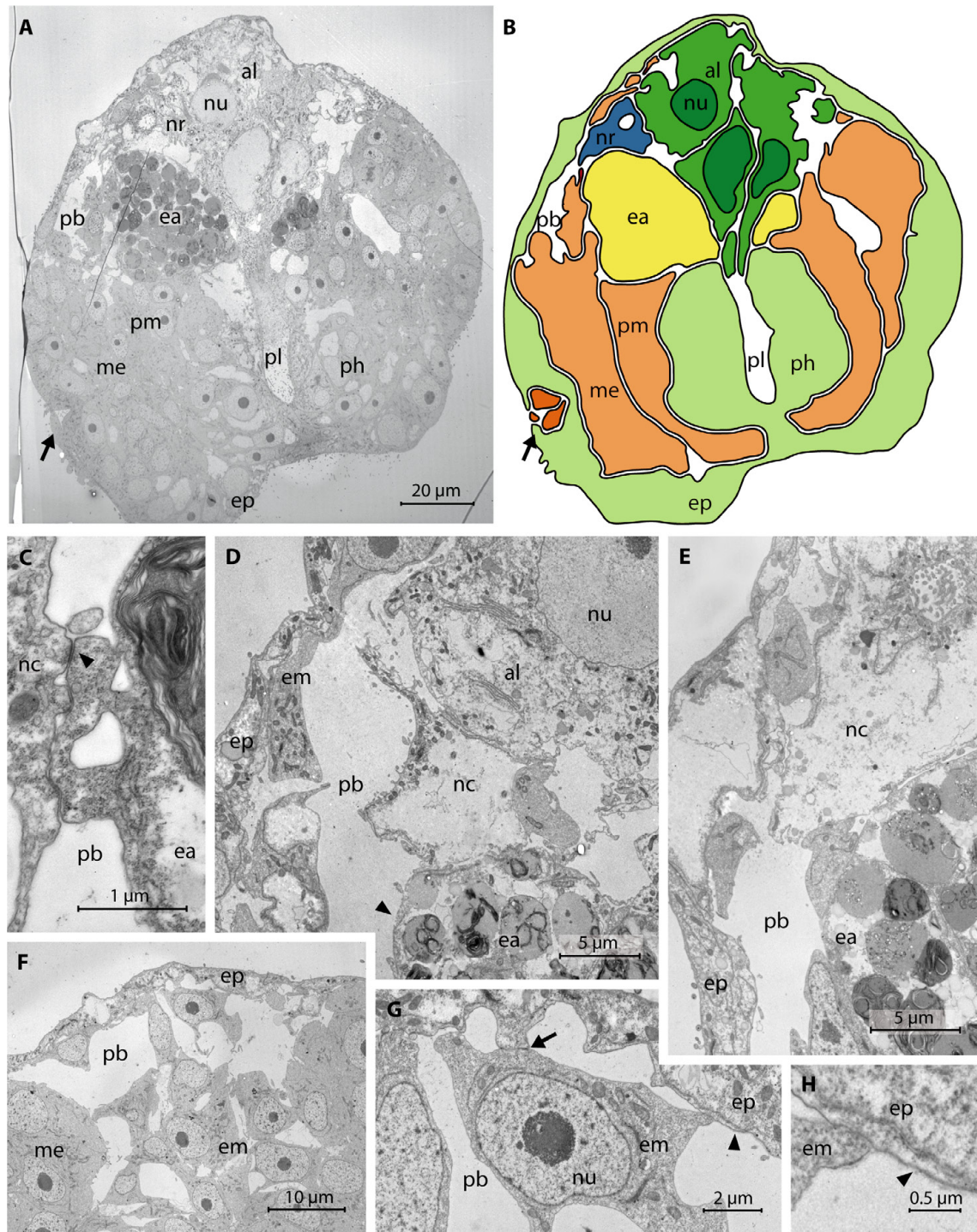


Abb. 15: *D. veneta*, 6 Tage altes Stadium. **A:** Querschnitt durch den frontalen Bereich des Stadiums mit Anschnitt des rechten transitorischen Nephridiums (*nr*). *Pfeil* deutet auf epidermale Blasenzellen. **B:** Schematische Übersicht des in **A** wiedergegebenen Querschnitts. **C:** Adhaerenzzone (*Pfeilspitze*) zwischen Nephrostomzelle (*nc*) und Zelle der Darmanlage (*ea*). **D:** Öffnung des Nephrostoms in die primäre Leibeshöhle (*pb*), die caudal von Zellen der Darmanlage begrenzt wird (*Pfeilspitze*). **E:** Begrenzung der Leibeshöhle durch Zellen der Epidermis (*ep*), der Darmanlage (*ea*) und Mesoderm des Keimstreifens (*me*). **F:** Ektomesoderm (*em*) und Ausläufer des Keimstreifenmesoderms (*me*) umgeben den frontalen Bereich der Kopfhöhlen (*pb*). **G:** Adhaerenzonen (*Pfeil*) verbinden die Zellen des Ektomesoderms (*em*) mit der Epidermis (*ep*). *Pfeilspitze* deutet auf extrazelluläre Matrix. **H:** Detail aus **G**, extrazelluläre Matrix (*Pfeilspitze*) bedeckt teilweise die Basalseite der Epidermis (*ep*) und ektomesodermale Zellen (*em*). *al* = albumenotrophic cells, *nu* = Zellkern, *ph* = Pharynx, *pl* = Pharynxlumen, *pm* = prospektive Muskulatur des Pharynx.

zur Längsachse des Tieres verlaufenden Ring, der den frontodorsal des Pharynx gelegenen Raum ausfüllt und dann lateral um beide Seiten des Pharynx herum nach ventrocaudad verläuft.

Parietal wird die Kopfhöhle durch ein dünnes Coelomepithel ausgekleidet, das teilweise unter $0,25\ \mu\text{m}$ Stärke aufweist (Abb. 16 A, B). Die Zellen des Epithels sind durch Adhaerenzonen miteinander verbunden, septate junctions sind nicht zu erkennen. Zwischen dem Coelothel und der Epidermis befindet sich eine primäre Leibeshöhle, in der die gitterartig angeordneten subepidermalen Muskelzellen und Nervenstränge verlaufen (Abb. 16 E, F). Die primäre Leibeshöhle hat eine Ausdehnung von bis zu $20\ \mu\text{m}$. Im caudalen Bereich der Kopfhöhle ziehen von dorsal Ausläufer der Darmanlage zwischen die Epidermis und das Coelomepithel. Das Epithel liegt der Darmanlage stellenweise an und ist über Spotdesmosomen mit ihr verbunden (Abb. 16 D).

Der Pharynx ist von Muskelzellen umkleidet, deren Fasern ihn ringförmig umgeben. Zwischen den Muskelzellen und dem Pharynxepithel befindet sich eine etwa $0,1\ \mu\text{m}$ dicke Schicht extrazellulärer Matrix, mit der beide Gewebe über Hemidesmosomen verbunden sind (Abb. 16 C). Die extrazelluläre Matrix weitet sich stellenweise bis auf $0,5\ \mu\text{m}$ aus, Hohlräume, die als Blutgefäße interpretiert werden können, treten in der Matrix aber nicht auf. Adhaerenzonen verbinden die Muskelzellen miteinander. Den Muskelzellen liegen zum Coelom hin dünne Coelothelzellen auf, die die Muskulatur des Pharynx jedoch nicht vollständig bedecken. Die Coelothelzellen sind mit Adhaerenzonen untereinander und mit den den Pharynx umgebenden Muskelzellen verbunden.

Durch die gesamte Kopfhöhle ziehen Muskelstränge vom subepidermalen Muskelnetz zur den Pharynx umgebenden Ringmuskulatur. Die Muskelstränge sind bilateralsymmetrisch angeordnet und ziehen aus dorsalen, ventralen und lateralen Richtungen zum Pharynx. Am Pharynx reichen die Muskelstränge in die Schicht aus Ringmuskulatur hinein bis an die der dem Pharynxepithel aufliegende extrazelluläre Matrix (Abb. 16 C). Lateral und ventral enden die radiären Muskelstränge im Coelothel und sind dort mit Myoepithelzellen verbunden. Das parietale Coelomepithel steht basal mit den gitterartig angeordneten subepidermalen Muskelzellen in Kontakt.

Die caudad an den Pharynx anschließende Darmanlage bildet drei frontale Ausläufer, die dorsal über den Pharynx reichen. Die vom Pharynx kommenden Muskelstränge verlaufen in Ausbuchtungen der Kopfhöhle zwischen diesen Ausläufern. Die Ausbuchtungen sind nur unvollständig mit Coelothelzellen ausgekleidet, so dass die Kopfhöhle an die Darmanlage und die Epidermis heranreicht. Die durch die Kopfhöhle ziehenden Muskelstränge sind distal mit Muskeln des subepidermalen Muskelnetzes verbunden.

Im frontalen Bereich der Kopfhöhle befindet sich das circumoesophageale Nervensystem. Die Oberschlundganglien liegen dorsolateral an den Pharynx angelagert unterhalb des Coelothels der Kopfhöhle. Von jedem Oberschlundganglion ziehen zwei circumoeso-

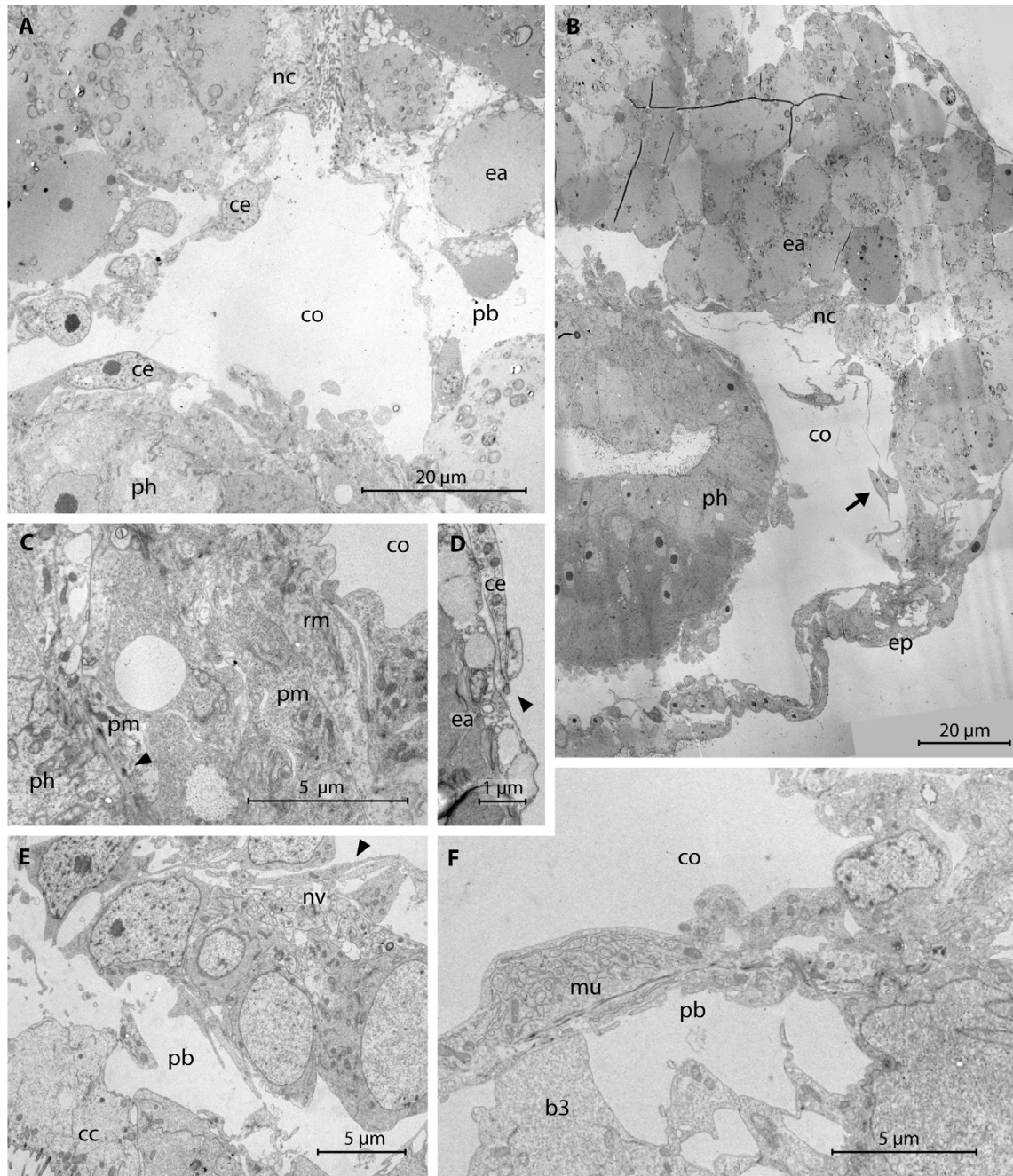


Abb. 16: *D. veneta*, 10 Tage altes Stadium. **A:** Peristomiales Coelom (Kopfhöhle) (*co*) mit Einmündung der Nephrostomzelle (*nc*) des rechten Nephridiums. **B:** Peristomiales Coelom (*co*) und Nephrostomzelle (*nc*) des linken Nephridiums. *Pfeil* deutet auf Coelothel. **C:** Radiär- und Ringmuskulatur (*rm*, *pm*) des Pharynx. *Pfeilspitze* deutet auf Hemidesmosomen, die Muskulatur mit extracellulärer Matrix verbinden. **D:** Verbindung (*Pfeilspitze*) einer Coelothelzelle (*ce*) mit Zelle der Darmanlage (*ea*). **E:** Unterhalb des Coelothels (*Pfeilspitze*) gelegener Nervenstrang (*nv*). **F:** Myoepithelzelle (*mu*) des splanchnischen Coelomepithels. *b3* = Blasen zelle, *cc* = multiciliäre Epidermis zelle, *ep* = Epidermis, *pb* = primäre Leibeshöhle, *ph* = Pharynx.

phageale Konnektive nach ventral (Abb. 16 E). Ventrolateral laufen die Konnektive durch die Kopfhöhle vom Pharynx an die ventrale Epidermis. Die Konnektive sind dabei von einem dünnen Coelothel umgeben.

3.4 Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen der transitorischen Nephridien von *Tubifex* sp.

Die Beschreibung und Einordnung der untersuchten Entwicklungsstadien richtet sich nach den von Shimizu (1982) für *Tubifex* sp. aufgestellten Entwicklungsstadien.

Die transitorischen Nephridien sind mit Fluoreszenzmarkierungen gegen α -Tubulin zuerst in frühen Embryonalstadien nach der Gastrulation nachweisbar, die lichtmikroskopisch keine Segmentierung erkennen lassen (Stadium 15). Die Stadien weisen einen bohnenförmig nach dorsal gebogenen Körper auf, der innerhalb des Kokons von einer dünnen Eimembran umgeben ist. Muskelkontraktionen oder Bewegungen des Körpers treten in diesem Stadium noch nicht auf.

Die fluoreszenzmarkierten Nephridien erstrecken sich über die vorderen zwei Drittel des Körpers und bilden jeweils eine caudad spitz zulaufende Schlaufe (Abb. 17 A). Die schlaufenförmigen Kanäle liegen in der dorsalen Körperhälfte jeweils lateral unterhalb der Epidermis. In der Größe und ihrem Verlauf sind die transitorischen Nephridien weitgehend symmetrisch angeordnet. Das proximale Ende jedes Kanals befindet sich dorso-lateral am Vorderende des Tieres, während der distale Abschnitt in einem ventrolateral gelegenen Nephroporus ausmündet. Durch die gebogene Form des Embryos zeigt der Kopfbereich nach dorsal, so dass der distale Abschnitt etwa in der Verlängerung der lateralen Mittellinie an den Seiten des zukünftigen Pharynx vorbei zur Ventralseite läuft.

Mit der Ausbildung der Segmente auf der Ventralseite ab dem Stadium 16 bildet sich bei den Embryonen eine stärkere dorsale Einfaltung aus und der Rumpf streckt sich etwas in die Länge. Dadurch weisen die Entwicklungsstadien eine u-förmig nach dorsal gebogene Form auf. Der Körper ist bis auf den Bereich des späteren Stomodaeums und die ventralen Segmentanlagen vollständig von der opaken, mit Dotter gefüllten Darmanlage eingenommen. Es sind regelmäßige Muskelkontraktionen und Bewegungen der Tiere in ihrer Eihülle sichtbar. Die fluoreszenzmarkierten transitorischen Nephridien befinden sich dorsolateral jederseits der Darmanlage und reichen nach caudad etwa bis zur hinteren Hälfte des Embryos. Ventral, im vorderen Drittel des Embryos treten die Anlagen der Metanephridien auf, die als gerade oder L-förmig gebogene, fluoreszenzmarkierte Bereiche zu erkennen sind.

Ab dem Stadium 17 werden durch die Fluoreszenzmarkierung gegen α -Tubulin zwei Paare Metanephridien in den Segmenten 7 und 8 gelabelt. Die Metanephridien befinden sich ventrolateral neben der Darmanlage (Abb. 17 B). Nach dorsal reichen die stark aufgewundenen Kanäle der Metanephridien etwa bis zur lateralen Mittellinie der Embryonen. An den proximalen Enden der Metanephridien erweitert sich der Umfang des markierten Kanals, so dass diese Bereiche als Trichter oder Anlagen der Trichter erkennbar sind.

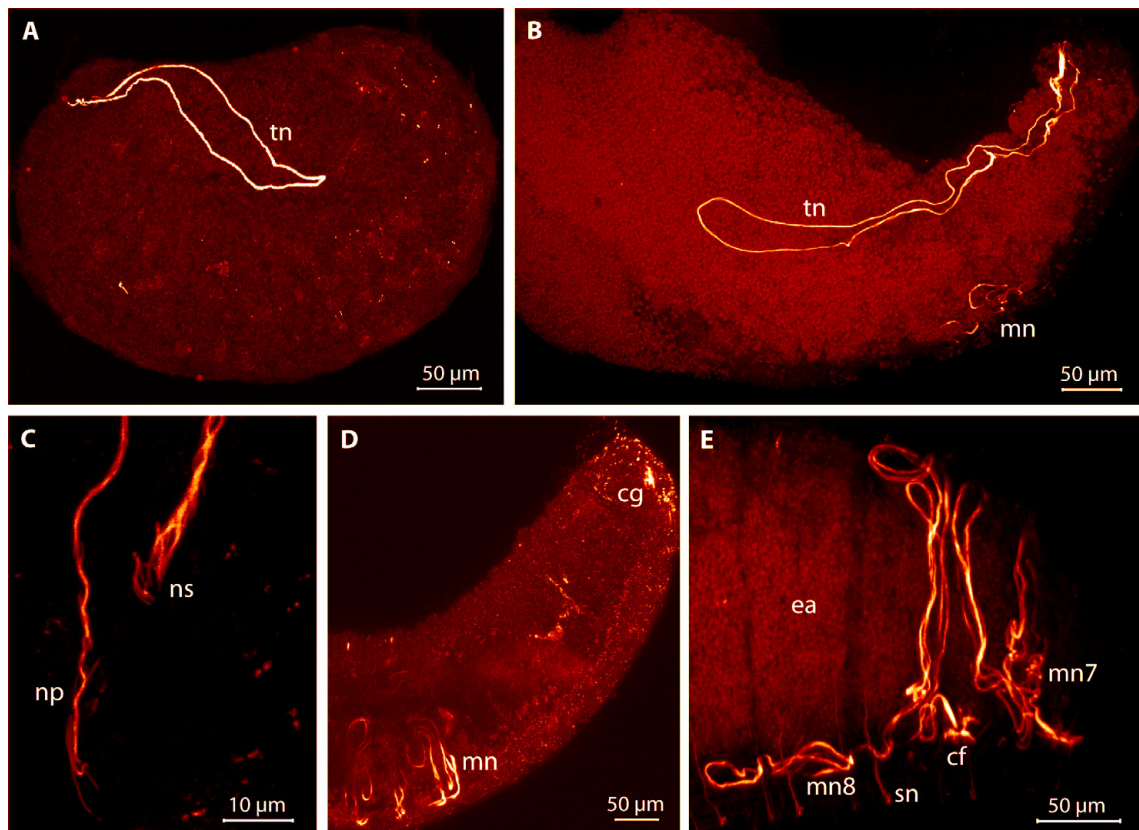


Abb. 17: *Tubifex* sp., Fluoreszenzmarkierungen gegen α -Tubulin in unterschiedlichen Entwicklungsstadien. Bezeichnung der Stadien nach Shimizu (1982). **A:** Stadium 15, linkes transitorisches Nephridium (*tn*) bildet eine dorsolateral gelegene Schlaufe. **B:** Stadium 17. Ventral befinden sich die segmentalen Metanephridien (*mn*). **C:** Stadium 15, Detail der Markierung im Bereich des Nephrostoms (*ns*) und des Nephroporus (*np*). **D:** Stadium 19, eine Markierung der transitorischen Nephridien ist nicht mehr erkennbar. Frontal werden Teile des Cerebralganglions (*cg*) markiert. **E:** Stadium 19, Detail der Metanephridien (*mn7*, *mn8*) mit Wimpertrichter (*cf*). *ea* = Darmanlage, *sn* = segmentaler Ringnerv.

Die transitorischen Nephridien erstrecken sich dorsal über die Metanephridien hinweg und reichen caudad etwa bis zum 12. bis 15. Segment. Im frontalen Bereich des Tieres sind die Nephridien nach dorsal verschoben, so dass sowohl der proximale als auch der distale Kanalabschnitt nahe der dorsalen Mittellinie verlaufen. Caudad hinter den Metanephridien zieht der distale Teil der Schlaufe etwas ventral neben die Darmanlage.

In frühen Stadium 17 hat sich der Vorderkörper der Embryonen in Längsrichtung ausgestreckt und nimmt eine wurmförmige Gestalt an. Ventral der Darmanlage sind die vorderen Rumpfssegmente deutlich sichtbar. Das Hinterende der Embryonen ist dagegen weiterhin nach dorsal umgebogen und vollständig von opaken Zellen der Darmanlage ausgefüllt. Die Stadien sind von einer Eihülle umgeben.

Bis zum Stadium 18 streckt sich auch der Hinterkörper der Tiere aus und die Eihülle löst sich auf. Ventral und dorsal sind die die Darmanlage umgebenden Segmente bis zum Hinterende der Tiere erkennbar. Frontal bildet sich die Mundöffnung aus.

Die fluoreszenzmarkierten Metanephridien zeigen stark aufgewundene Kanäle, die mit ihren dorsalen Schlaufen bis zur dorsalen Mittellinie reichen. Von den transitorischen Ne-

phridien lassen sich nur noch kurze Teilabschnitte markieren, so dass der Verlauf der Organe nicht mehr nachvollzogen werden kann. Die markierten Kanalabschnitte befinden sich jeweils im vorderen Rumpfbereich nahe der dorsalen Mittellinie. In späteren Entwicklungsstadien sind die transitorischen Nephridien nicht mehr nachweisbar (Abb. 17 D).

3.5 Ultrastruktur des prospektiven Kopfbereichs von *Tubifex* sp.

Der ultrastrukturell untersuchte Embryo entspricht von der äußeren Form her dem Stadium 15 bis 16 der von Shimizu (1982) aufgestellten Entwicklungsreihe. Frontal am Embryo befindet sich die Anlage des Kopfes, die eine mit solidem Gewebe gefüllte Ausbuchtung des Embryos bildet. Im Zentrum der Anlage des Kopfes liegt das Gewebe des presumptiven Pharynx. Die Pharynxanlage bildet einen massiven Gewebeblock, der frontal zwischen die Zellen der Epidermis an das äußere Medium reicht und caudad von Zellen der Darmanlage umgeben ist. Eine Mundöffnung und das Pharynxlumen sind in dem untersuchten Stadium noch nicht vorhanden.

Ventrolateral der Pharynxanlage liegen die frontalen Enden des Keimstreifenmesoderms. Lateral und dorsal geht die Epidermis in ein mehrschichtiges Gewebe über. Die Zellen in diesem Gewebe sind relativ klein und weisen Zellkerne mit kondensiertem Chromatin auf. Innerhalb des Gewebes sind Zellteilungen sichtbar. Aufgrund des epidermalen Zusammenhangs und der Lage des Gewebes muss davon ausgegangen werden, dass es sich um die Anlage des Prostomiums und des circumoesophagealen Nervensystems handelt.

Dorsal und dorsolateral der Pharynxanlage befindet sich mesodermales Gewebe, zwischen dessen Zellen größere Hohlräume auftreten. Das Mesoderm verbindet mit einzelnen Zellsträngen die Pharynxanlage mit der Anlage des Prostomiums. Der Pharynxanlage liegt eine einzellige Schicht mesodermaler Zellen auf, die durch Adhaerenzonen miteinander verbunden sind.

Der Körper des Embryos ist fast vollständig von der Darmanlage ausgefüllt, die von vergleichsweise großen Zellen mit zahlreichen dotterhaltigen Einschlüssen gebildet wird. Dorsal und lateral liegt eine spaltförmige primäre Leibeshöhle zwischen der Darmanlage und der Epidermis. Lateral zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie befindet sich das Mesoderm der Keimstreifen, das von der Anlage des Kopfes bis nach caudad in das Hinterende des Embryos zieht. Im frontalen Mesoderm der Keimstreifen treten größere Hohlräume auf, aus denen die Coelomräume der vorderen Segmente hervorgehen. Die Hohlräume werden von polygonalen Zellen begrenzt, die durch Adhaerenzonen miteinander verbunden sind. Abgeflachte Coelothelzellen treten an der visceralen Seite der Coelomräume auf.

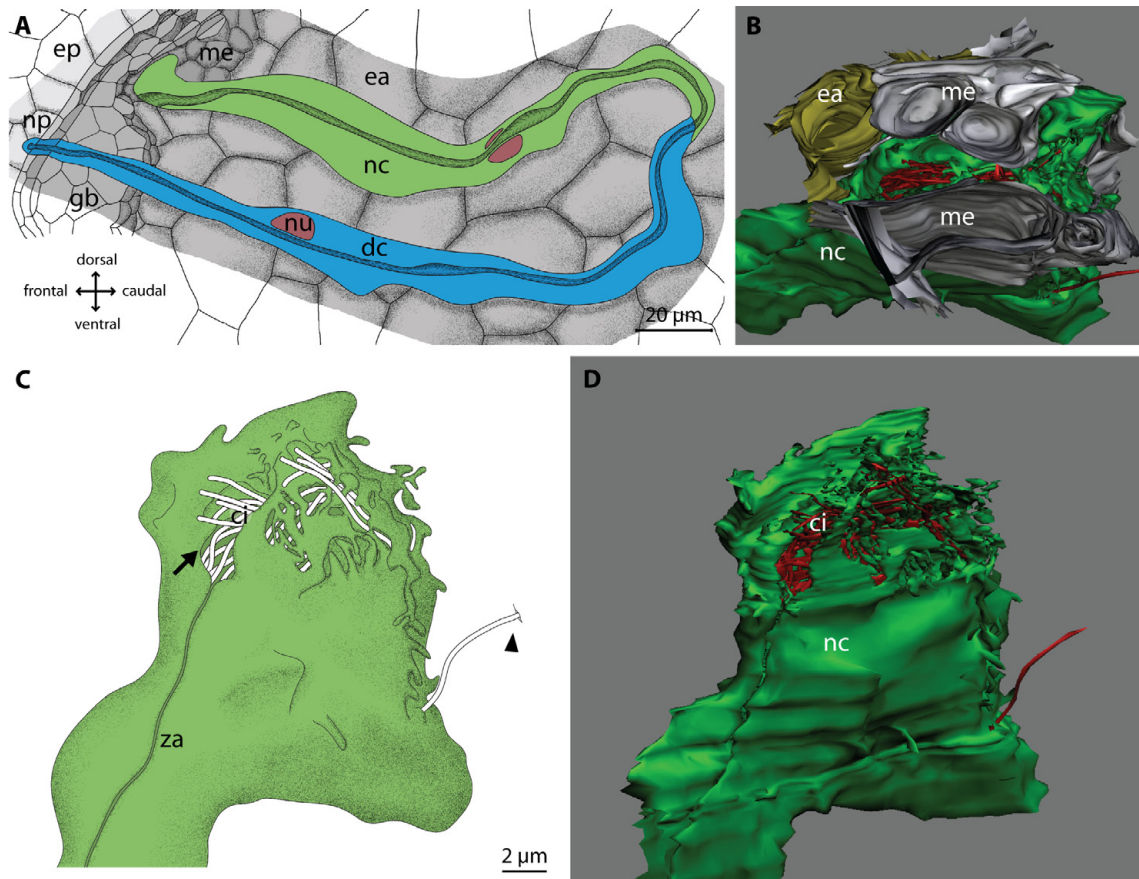


Abb. 18: *Tubifex* sp., computergestützte Rekonstruktionen des linken transitorischen Nephridiums und des Nephrostoms. **A:** Schematische Rekonstruktion der Lage und des Verlaufs des Nephridiums. **B:** Blick von frontoventral in das Nephrostom. Die Zellen der umgebenden Darmanlage (*ea*) und des Ektomesoderms (*me*) sind in der Rekonstruktion angeschnitten wiedergegeben. **C:** Schematische Rekonstruktion des terminalen Endes der Nephrostomzelle (*nc*) mit Nephrostom (*Pfeil*). Ansicht von schräg lateral. *Pfeilspitze* deutet auf die Verbindung des auf dem lateralen Ausläufer der Zelle inserierenden Ciliums mit einer ektomesodermalen Zelle (nicht dargestellt). **D:** Computergestützte Rekonstruktion des Nephrostoms. *ci* = Cilien, *dc* = Kanalzelle, *ep* = Epidermis, *gb* = Mesoderm des Keimstreifens, *np* = Nephroporus, *nu* = Zellkern. *za* = Adhaerenzone.

3.6 Ultrastruktur der transitorischen Nephridien von *Tubifex* sp.

Im untersuchten Embryo ist ein Paar transitorischer Nephridien vorhanden. Die Nephridien befinden sich im vorderen Drittel des Embryos und liegen zu beiden Seiten der Darmanlage. Jedes der beiden Nephridien besteht aus einem schlaufenförmigen Kanal. Die proximalen Enden der Nephridien befinden sich in der primären Leibeshöhle zwischen der Darmanlage, der Pharynxanlage und dem dorsolateral der Pharynxanlage gelegenen Mesoderm.

Von dort verläuft der Kanal nach caudal und macht dann einen Bogen zurück nach frontoventrad, wo er über einen Nephroporus nach außen mündet (Abb. 18 A). Der Nephroporus befindet sich bei beiden Nephridien in geringem Abstand, etwa 40 µm ventrad zum proximalen Ende des Kanals.

Beide Nephridien bestehen aus zwei Zellen, einer Nephrostomzelle und einer Kanalzelle. Die Nephrostomzelle bildet die innere Öffnung des Kanals und umgibt den Kanal etwa bis

zum caudalen Ende der Kanalschleufe. Die Kanalzelle verläuft vom caudalen Ende der Schleufe bis zur frontoventrad gelegenen äußeren Öffnung des Nephridiums. Mit ihrem distalen Ende durchzieht die Kanalzelle die Epidermis und bildet den Nephroporus. Eine Blase oder Nephroporuszellen sind nicht vorhanden.

Beide transitorischen Nephridien unterscheiden sich nicht in ihrem zellulären und ultrastrukturellen Aufbau. Deshalb wird im Folgenden nur die Ultrastruktur des linken Nephridiums beschrieben.

Nephrostomzelle Die Nephrostomzelle bildet etwa die Hälfte des schlaufenförmigen Nephridialkanals. Sie erstreckt sich in der Länge auf etwa 180 μm und hat einen Durchmesser zwischen 5 und 25 μm . Die Zelle umgibt das Kanallumen manschettenartig, so dass entlang des Kanallumens eine adluminale Adhaerenzzone und septate junctions verlaufen. Der Kanal ist im Querschnitt rund bis oval und hat einen Durchmesser von etwa 2 bis 5 μm . Am proximalen Ende der Nephrostomzelle öffnet sich der Kanal in einen von mesodermalen Zellen und der Darmanlage umgebenen Hohlraum (Abb. 19 A, B).

Frontomedian begrenzen Mesodermzellen den Hohlraum, die der Pharynxanlage aufliegen. An diese schließen sich caudad Zellen der Darmanlage an, die den caudalen Abschnitt der Pharynxanlage umgeben (Abb. 18 B, 19 A). Die Mesodermzellen sind durch Adhaerenzonen untereinander verbunden. Mit den Zellen der Darmanlage weisen die Mesodermzellen Zellkontakte über Spotdesmosomen und gap junctions auf. Eine extrazelluläre Membran ist zwischen den Mesodermzellen und der Darmanlage, bzw. den Mesodermzellen und der Pharynxanlage nicht erkennbar. Lateral wird der Hohlraum von einzelnen Mesodermzellen und von der epidermalen Anlage des Prostomiums begrenzt. Die Mesodermzellen sind mit dem epitelialen Gewebe über Adhaerenzonen verbunden.

Im Bereich des Nephrostoms erweitert sich die Nephrostomzelle lateral und bildet auf der vom Nephrostom abgewandten Seite eine etwa 5 μm große Cytoplasmaausbuchtung (Abb. 18 C, D).

Die von der Nephrostomzelle gebildete Mündung des Kanals ist oval und hat einen Durchmesser von etwa 10 μm . Lateral ist das die Öffnung umgebene Cytoplasma mehrfach durchbrochen, so dass sich fensterartige Spalten zwischen dem Kanallumen und der umgebenden Leibeshöhle bilden (Abb. 18 C, D). Über die lateralen Öffnungen erstrecken sich zahlreiche fingerförmige Zellausläufer, die teilweise blind enden oder als Cytoplasmaabrisse mit anderen Teilen der Zelle verbunden sind. Häufig zweigen mehrere Ausläufer von einem gemeinsamen Zellvorsprung ab. An den Zellausläufern lassen sich keine Hinweise auf extrazelluläres Material oder eine mögliche Filtrationsbarriere finden.

An der Öffnung des Nephrostoms abgewandten Seite weist die Nephrostomzelle tiefe rinnenartige Einbuchtungen des Cytoplasmas auf. Von den vorstehenden Rändern dieser

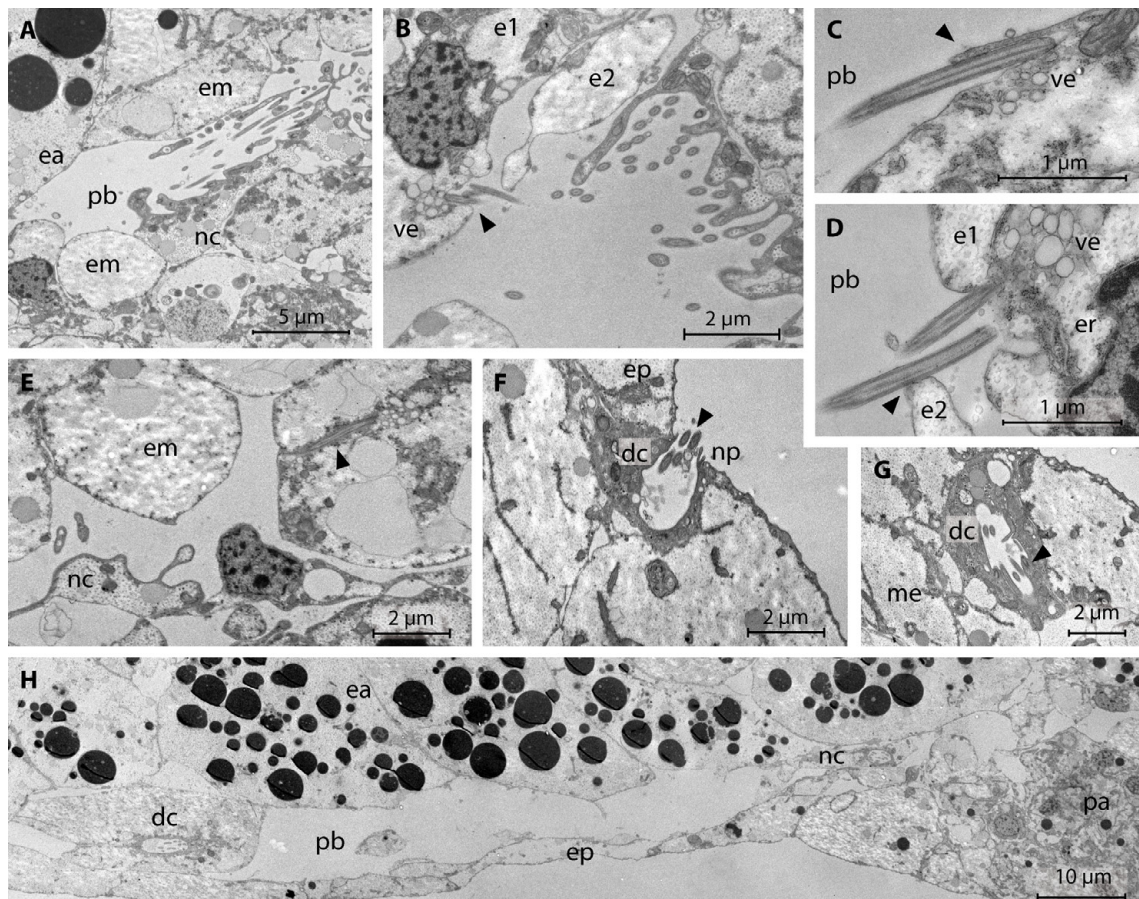


Abb. 19: *Tubifex* sp., TEM. **A:** Nephrostomzelle (*nc*) des linken transitorischen Nephridiums, Öffnung des Nephrostoms in die von Ektomesoderm (*em*) und Zellen der Darmanlage (*ea*) begrenzte primäre Leibeshöhle (*pb*). **B:** Nephrostom des rechten transitorischen Nephridiums. Pfeilspitze deutet auf Cilium, das apikal mit Zelle des Ektomesoderms (*e1*) verbunden ist. Eine zweite Ektomesodermzelle (*e2*) bildet einen lateral an die Cilie reichenden Ausläufer. **C, D:** Details der Verbindungsstellen von Cilien mit Ektomesodermzellen (*e1*, *e2*). Pfeilspitzen deuten auf elektronendunkle Zellverbindungen. An den Verbindungsstellen treten Ansammlungen von Vesikeln (*ve*) auf. **E:** Vom Nephrostom abgewandte Seite der linken Nephrostomzelle (*nc*) mit fingerförmigen Zellausläufern. Das von diesem Bereich ausgehende Cilium endet in einer Cytoplasmaeinbuchtung einer Ektomesodermzelle (Pfeilspitze). **F:** Von der Kanalzelle gebildeter Nephroporus (*np*). Cilien (Pfeilspitze) ragen aus dem Porus in das umgebende Medium. **G:** Cilienwurzeln (Pfeilspitze) der Kanalzelle in kurzer Distanz zum Porus. **H:** Übersicht mit Querschnitt der Kanalzelle (*dc*) und der Nephrostomzelle (*nc*) zwischen Darmanlage (*ea*) und Epidermis (*ep*). *er* = endoplasmatisches Retikulum, *me* = Mesoderm des Keimstreifens, *pa* = Anlage des Prostomiums.

Rinnen gehen ebenfalls fingerartige oder verzweigte Cytoplasmastränge aus, die teilweise weitere Cytoplasmabrücken bilden (Abb. 18 C, 19 E).

In das Kanallumen der Nephrostomzelle ragen zahlreiche Cilien, die unregelmäßig und in dichtem Abstand an der adluminalen Membran inserieren (Abb. 19 A). Die Cilien entspringen meist von Cytoplasmaausbuchtungen, die einige Mikrometer in das Kanallumen hineinreichen.

Sowohl die in das Kanallumen ragenden, als auch die an der äußeren Membran inserierenden Cilien besitzen eine horizontale und eine vertikale Cilienwurzel. Die Cilienwurzeln sind teilweise in mehrere Äste verzweigt, die untereinander verbunden sein können. Die

Ausrichtung der Cilienwurzeln ist nicht regelmäßig. Die Basalkörper der Cilien besitzen jeweils einen Basalfuß.

Fünf Cilien inserieren außerhalb des Kanallumens an der äußeren Zellmembran. Vier dieser Cilien sind etwa 1 bis 2 μm unterhalb des Nephrostomrandes in der Cytoplasmamembran verwurzelt und laufen parallel über die Öffnung des Nephrostoms hinweg. Dabei liegen die Cilien zwischen den fingerartigen Zellausläufern, die Teile des Nephrostoms überbrücken (Abb. 18 C). Ein weiteres Cilium inseriert etwa 5 μm entfernt auf der lateralen Zellausbuchtung der Nephrostomzelle und ist senkrecht zu den anderen Cilien und zur Zellmembran orientiert. Das Cilium durchzieht die primäre Leibeshöhle und endet in einer tiefen Einbuchtung, die von einer der umgebenden Mesodermzellen gebildet wird (Abb. 19 E). Am distalen Ende weist das Cilium eine elektronendunkle Verbindungsstelle mit der Zellmembran der Mesodermzelle auf. Um diese Verbindungsstelle befindet sich im Cytoplasma der Zelle ein Bereich mit zahlreichen dicht gepackten Vesikeln.

Von den vier am äußeren Nephrostomrand inserierenden Cilien sind weitere drei ebenfalls mit Mesodermzellen verbunden. Ein Cilium zieht gerade über das Nephrostom hinweg und endet in einer Einbuchtung, die von einer lateral vor der Nephrostomöffnung gelegenen Mesodermzelle gebildet wird. Die zwei anderen Cilien biegen kurz vor ihrem distalen Ende um und liegen mit ihrer Spitze einer weiteren Mesodermzelle an. An den Kontaktstellen sind die Cilien und die Mesodermzellen ebenfalls durch elektronendunkle Membranbereiche verbunden. Unterhalb der Kontaktstellen weisen die Mesodermzellen jeweils einen stark vesikulären Cytoplasmabereich auf (Abb. 19 C, D).

Die Membranverbindungen zwischen den Cilien und den Coelothelzellen sind durch elektronendunkle Membranbereiche gekennzeichnet, in denen sich die Membranen direkt aneinanderlegen. Einzelne Protein- oder Filamentstrukturen sind an den Bindungsstellen nicht erkennbar. Die Verbindungsstellen sind im Durchmesser etwa 0,1 μm groß. An den in Einbuchtungen der Mesodermzellen endenden Cilien treten mehrere dieser Verbindungsstellen auf (Abb. 19 C).

Vom Nephrostom aus verläuft die Nephrostomzelle caudad, und zieht dabei in die zwischen Darmanlage und Epidermis gelegene primäre Leibeshöhle (Abb. 19 H). Die Nephrostomzelle ist mit den Zellen der Darmanlage und der Epidermis über Spotdesmosomen verbunden.

Im weiteren Verlauf der Nephrostomzelle inserieren nur wenige Cilien an der adluminalen Membran, so dass auf Querschnitten jeweils etwa vier bis fünf Cilien im Kanallumen angeschnitten sind. Die Cilien sind zwischen 10 und 20 μm lang und weisen wie die am Nephrostom inserierenden Cilien eine horizontale und eine verzweigte vertikale Wurzel auf.

Das Cytoplasma der Nephrostomzelle enthält Mitochondrien, glattes und raues endoplasmatisches Retikulum, mehrere Golgi-Stapel, sowie Ansammlungen freier Ribosomen.

Sowohl die Mitochondrien als auch die freien Ribosomen befinden sich hauptsächlich im peripheren Cytoplasma zwischen den Cilienwurzeln. Unterhalb der Zellmembran ist ein terminal web aus Filamenten und Mikrotubuli ausgebildet. Größere Lipideinschlüsse mit einem Durchmesser von etwa 0.5 μm finden sich in den zentralen Bereichen des Cytoplasmas. Vesikel treten nur vereinzelt auf.

Der Kern der Nephrostomzelle befindet sich etwa in der Mitte des Längsverlaufs der Nephrostomzelle lateral neben dem Kanallumen. Er enthält überwiegend Euchromatin, sowie einen Nukleolus.

Caudad bildet die Nephrostomzelle die Umbiegungsstelle des Nephridialkanals nach ventral und frontal. Direkt hinter diesem Bogen schließt sich die Kanalzelle an, die über adluminale Adhaerenzonen und septate junctions mit der Nephrostomzelle verbunden ist.

Kanalzelle Die Kanalzelle verläuft vom caudalen Ende der Schlaufe etwa entlang der lateralen Mittellinie nach frontal. Im Bereich der Pharynxanlage zieht die Zelle zwischen das ventral der Anlage gelegene Mesoderm der Keimstreifen und die Epidermis. Das distale Ende der Kanalzelle dringt in die Epidermis ein und bildet den Nephroporus (Abb. 19 F, G).

Die Kanalzelle misst in der Länge etwa 220 μm und umgibt das Kanallumen manschettenartig, so dass entlang des gesamten Kanallumens eine Zellgrenze verläuft, die durch eine adluminale Adhaerenzzone und septate junctions geschlossen ist. Das Kanallumen ist im Querschnitt oval bis rund und hat einen Durchmesser zwischen 2 und 8 μm .

Wie bei der Nephrostomzelle inserieren im Verlauf des Kanals nur wenige Cilien an der adluminalen Membran. Die Cilien besitzen jeweils eine horizontale und eine vertikale Cilienwurzel, wobei die vertikale Cilienwurzel häufig in mehrere Wurzeläste verzweigt ist. Unterhalb der Membran befindet sich ein filamentöses terminal web, mit dem die Cilienwurzeln verbunden sind.

Zu beiden Seiten der adluminalen Zellgrenze ziehen von der Membran kurze Mikrovilli in das Kanallumen. Diese sind teilweise verzweigt und zwischen 0,5 und 1 μm lang. Die adluminale Membran weist im gesamten Verlauf der Kanalzelle einzelne membrane pits auf.

Im Cytoplasma unterhalb der adluminalen Membran befinden sich Mitochondrien, glattes und raues endoplasmatisches Retikulum, Golgi-Stapel und freie Ribosomen. Daneben treten zahlreiche Vesikel auf. Zu beiden Seiten des Kanallumens bildet die Zelle große Cytoplasmaausbuchtungen, die sich parallel zur Epidermis in die primäre Leibeshöhle ausdehnen. In den vom Kanallumen entfernten Zellbereichen enthält das Cytoplasma Ausläufer des endoplasmatischen Retikulums und einzelne Lipideinschlüsse. Die Kanalzelle ist mit Zellen der Darmanlage und der Epidermis über Spotdesmosomen verbunden, zur Darmanlage weist sie zusätzliche Zellkontakte über gap junctions auf.

Der Zellkern liegt in einer der beiden lateralen Ausbuchtungen und ist im Querschnitt abgeflacht oval. Im Durchmesser misst er ca. 15 μm . Im Kern befindet sich ein Nukleolus und Chromatin in euchromatischem Zustand.

Die Kanalzelle ist mit den umgebenden Epidermiszellen durch nach außen weisende Adhaerenzonen und septate junctions verbunden.

Der distale Abschnitt der Kanalzelle verläuft über etwa 40 μm zwischen dem frontalen Mesoderm der Keimstreifen und der Epidermis. Dann biegt der Kanal nach lateral um und durchdringt die etwa 5 μm starke Epidermis. In dem zwischen der Epidermis gelegenen Kanalabschnitt wird das Kanallumen nur von einem dünnen, etwa 0,5 μm breiten Cytoplasmaring umfasst (Abb. 19 F). Das Kanallumen hat am Nephroporus einen Durchmesser von etwa 2 μm . An der adluminalen Membran inserieren bis wenige Mikrometer vor der Öffnung des Porus Cilien (Abb. 19 G), so dass einige Cilien fast mit ihrer gesamten Länge in das umgebende Medium reichen.

Die Kanalzelle ist mit den umgebenden Epithelzellen über Adhaerenzonen und septate junctions verbunden. Die angrenzenden Epithelzellen sind abgeflacht und unterscheiden sich ultrastrukturell nicht von den übrigen Epithelzellen dieses Körperbereichs. Hinweise auf eine spätere Beteiligung der Zellen an der Bildung des Nephroporus oder die eventuelle Einstülpung zu einer Blase gibt es nicht.