4 Diskussion

4.1 Head Kidneys im Grundmuster der Anneliden

Ein Paar Protonephridien tritt in larvalen Stadien von Annelida, Molluska, Phoronida, Entoprocta, Echiura, Loricifera und Plathelminthes auf (vergl. Bartolomaeus & Ax 1992; Nielsen 2005; Neuhaus & Kristensen 2007). Bei Anneliden, Mollusken und Echiuriden werden die larvalen Protonephridien während der Metamorphose zum Juvenilstadium abgebaut und durch bleibende protonephridiale oder metanephridiale Exkretionssysteme ersetzt (Bartolomaeus 1999; Haszprunar & Ruthensteiner 2000; Nielsen 2004). Für das Grundmuster der Annelida und der Mollusca wird eine planktonische Trochophoralarve mit einem apikalen Sinnesorgan, einem oberhalb der Mundöffnung gelegenen Wimpernring (Prototroch), einem durchgehenden Darm und einem Paar Protonephridien angenommen (Heimler 1981; Ax 1999; Okusu 2002; Nielsen 2004). Trochophora-ähnliche Larven treten bei Echiura, Sipuncula, Entoprocta, Nemertini und Plathelminthes auf, so dass dieser Larventyp eventuell ein apomorphes Merkmal für die Spiralia darstellt (Nielsen 2005). Echiura und Sipuncula werden aufgrund morphologischer Übereinstimmungen in der Entwicklung und molekularer Analysen als Teiltaxa der Anneliden angesehen (Hessling 2002; Bleidorn et al. 2003; Struck et al. 2007).

Die Trochophoralarve ist innerhalb der Molluska und der Annelida mehrfach abgewandelt oder durch eine direkte Entwicklung ersetzt worden (Raven 1958; Anderson 1973). Die vermutete Homologie der in diesen Larvenformen auftretenden Protonephridien wird durch ultrastrukturelle Untersuchungen gestützt, die weitgehende Übereinstimmungen in der Lage, dem strukturellen Aufbau, sowie der ontogenetischen Entwicklung aufgedeckt haben (s. Bartolomaeus 1989a; Haszprunar & Ruthensteiner 2000; Ruthensteiner et al. 2001). Bartolomaeus & Ax (1992) nehmen an, dass die larvalen Protonephridien von Mollusken und Anneliden aus dem Grundmuster der Bilateria übernommen wurden, während die persistierenden Nephridien jeweils innerhalb dieser Taxa neu entstanden sind. Mit der möglichen Homologisierung der Protonephridien bietet sich für phylogenetische Analysen innerhalb der Anneliden ein Merkmal, das einen weitreichenden Außengruppenvergleich zuläßt. Allerdings fehlen bisher detailierte Daten über die larvalen Nephridien bei Aplacophora, die Hinweise auf die Ausprägung der Organe im Grundmuster der Molluska liefern könnten (s. Ruthensteiner et al. 2001; Nielsen et al. 2007). Im Folgenden werden die transitorischen Nephridien der Polychaeten und Mollusken als Head Kidneys bezeichnet, um sie begrifflich von den transitorischen Nephridien der Clitellaten zu unterscheiden (s. S. 3).

Für das Grundmuster der Bilateria wurden von Bartolomaeus & Ax (1992) Protonephridien postuliert, die aus drei monociliären Zellen bestehen, einer Terminalzelle, einer Kanalzelle und einer Nephroporuszelle. Die Terminalzelle weist im Grundmuster der Bilateria

einen cytoplasmatischen Hohlzylinder auf, der von Spalten durchsetzt ist und als Träger der Filtrationsbarriere dient. Das Cilium der Terminalzelle ist von acht verlängerten und mit Filamenten verstärkten Mikrovilli umgeben, die das Cytoplasma des Hohlzylinders stützen.

Der Vergleich mit den Head Kidneys von Vertretern der Mollusca spricht allerdings gegen die Annahme von Bartolomaeus und Ax (1992), dass monociliäre Zellen in das Grundmuster der Anneliden übernommen wurden. Bei Vertretern der Caudofoveata, Polyplacophora, Gastropoda, Bivalvia und Scaphopoda sind die Terminal- und Kanalzellen multiciliär bewimpert (Brandenburg 1966; Bartolomaeus 1989a; Haszprunar & Ruthensteiner 2000; Ruthensteiner & Schaefer 1991; Ruthensteiner et al. 2001; Nielsen et al. 2007). In der Regel weisen die Head Kidneys von Mollusken eine Terminalzelle und mehrere Kanalzellen auf. Zwei bzw. mehrere Terminalzellen sind nur für *Limax flavus* (Gastropoda) und *Chaetoderma* sp. (Caudofoveata) beschrieben worden (Brandenburg 1966; Nielsen et al. 2007).

Bei *Magelona mirabilis* (Spionidae), *Spirorbis spirorbis* (Serpulidae) und *Scoloplos armiger* (Orbiniidae) bestehen die Head Kidneys jeweils aus einer Terminalzelle, einer Kanalzelle und einer Nephroporuszelle (Bartolomaeus 1995). In anderen Taxa treten Head Kidneys mit zwei bis drei Terminalzellen und bis zu vier Kanalzellen auf. Vollständig monociliäre Head Kidneys sind bisher nur bei *M. mirabilis* und *Owenia fusiformis* gefunden worden (Smith et al. 1987; Bartolomaeus 1995), die anderen ultrastrukturell untersuchten Arten weisen multiciliäre Kanalzellen und teilweise multiciliäre Terminalzellen auf. Bei *Pygospio elegans* und *Pectinaria auricoma* ist die Nephroporuszelle aciliär (Schlötzer-Schrehardt 1992; Bartolomaeus 1995).

Gegenüber dem Grundmuster der Bilateria kann eine Erhöhung der Anzahl der circumciliären Mikrovilli auf mindestens zehn als apomorphes Merkmal der Anneliden angenommen werden (Bartolomaeus 1995). Bei den Head Kidneys von *Phyllodoce mucosa* und *Autolytus prolifer* ist der cytoplasmatische Hohlzylinder reduziert und die ECM liegt als Filtrationsbarriere den circumciliären Mikrovilli auf (Bartolomaeus 1989b, 1993b). Die segmentalen Protonephridien von Phyllodocidae, Alciopidae, Tomopteridae, Nephtyidae, Glyceridae und Pisionidae weisen eine übereinstimmende Reduktion des cytoplasmatischen Filters auf, so dass angenommen werden kann, dass Terminalzellen mit einer von Mikrovilli getragen Filtrationsbarriere ein apomorphes Merkmal für ein Teiltaxon der Phyllodocida darstellen (Bartolomaeus 1993b, 1995).

Die übereinstimmende Ausbildung eines terminalen Nephrostoms bei den hier untersuchten Clitellaten und Vertretern der Spionida deutet darauf hin, dass die transitorischen Nephridien Hinweise zur systematischen Einordnung der Clitellaten innerhalb der Anneliden liefern können.

Für die phylogenetische Bewertung der transitorischen Nephridien von Clitellaten ist es von entscheidender Bedeutung, ob die Organe primär als homolog zu den Head Kidneys anderer Annelidentaxa gedeutet werden können. Die Annahme einer Homologie aufgrund struktureller, örtlicher oder durch Zwischenformen vermittelter Übereinstimmungen ist die Vorraussetzung, um sie als phylogenetische Marker in Analysen zur Systematik der Anneliden einzusetzen.

4.2 Homologie der transitorischen Nephridien mit den Head Kidneys von Anneliden

4.2.1 Vergleich der Ultrastruktur von Head Kidneys und transitorischen Nephridien

Bei *Tubifex* sp. sind die transitorischen Nephridien jeweils aus zwei multiciliären Zellen aufgebaut. Die proximale Nephrostomzelle bildet das Nephrostom und den dorsalen Abschnitt des schlaufenförmigen Kanals. Das Nephrostom liegt in einer von mesodermalen Zellen und der Darmanlage umgebenen primären Leibeshöhle. An den distalen Teil der Nephrostomzelle schließt sich die Kanalzelle an, die die ventral gelegene Hälfte des schlaufenförmigen Kanals bildet und mit ihrem distalen Ende die Epidermis durchzieht. Eine spezielle Nephroporuszelle ist nicht vorhanden.

Die transitorischen Nephridien von *Dendrobaena veneta* sind auf der linken und der rechten Seite unterschiedlich aufgebaut. Der schlaufenförmige Teil des Nephridiums besteht beim linken Nephridium aus einer Nephrostomzelle und einer Kanalzelle, die jeweils etwa die Hälfte der Schlaufe umfassen. Beim rechten Nephridium bildet eine Zelle das Nephrostom und den gesamten schlaufenförmigen Abschnitt des Kanals. Die Nephrostome der beiden Nephridien sind in das dorsale Epithel des peristomialen Coeloms eingelagert, so dass eine offene Verbindung zwischen den Nephridialkanälen und dem unpaaren Coelom besteht. An den distalen Abschnitt des schlaufenförmigen Kanals schließt sich eine von einer unterschiedlichen Zahl epidermaler Zellen gebildete Blase an. Über diese münden die Nephridien nach außen.

Die Zellen der Blase lassen sich strukturell eindeutig von den Zellen des Kanals unterscheiden, da sie das Blasenlumen jeweils nur teilweise umgrenzen und keine Bewimperung aufweisen. Durch die ultrastrukturelle Untersuchung des jüngeren Entwicklungsstadiums konnte nachgewiesen werden, dass die Blase durch eine Invagination von Epidermiszellen entsteht, während der schlaufenförmige Teil sich in einem unterhalb der Epidermis gelegenen Gewebeblock entwickelt. Damit kann die Blase als epidermale Struktur von den Zellen des eigentlichen Nephridiums abgegrenzt werden.

Im Cytoplama der Nephrostom- und Kanalzellen treten bei beiden untersuchten Arten an der adluminalen Membran Einschnürungen und Vesikel auf, die auf eine Modifikation

der durch das Nephrostom aufgenommenen Körperflüssigkeit hinweisen. Die Nephrostomzellen zeigen damit eine Funktion, die bei proto- und metanephridialen Systemen anderer Anneliden auf die Kanal- und Nephroporuszellen beschränkt ist (vergl. Ruppert & Smith 1988; Smith & Ruppert 1988). Im Bereich des Nephrostoms bilden die Nephrostomzellen von *D. veneta* eine laterale Erweiterung, die allerdings keine Bewimperung aufweist. Die Öffnung des Kanals zur Leibeshöhle entspricht in ihrem Durchmesser dem übrigen Kanallumen, so dass der Eindruck eines abgeschnittenen Kanals entsteht. Cilien treten nur an der adluminalen Membran und nicht außerhalb dieser Öffnung auf. Es ist daher möglich, dass es sich bei den Nephrostomzellen um modifizierte Kanalzellen handelt. Die Verbindung der Nephrostomzellen mit dem Coelothel und die terminale Öffnung des Kanals in das peristomiale Coelom rechtfertigen aber eine begriffliche Trennung der Nephrostomzellen von den Kanalzellen.

Bei Anneliden weisen die Nephroporuszellen der segmentalen Nephridien ein elektronendunkleres Cytoplasma auf und entstehen zeitverzögert nach den Trichter- bzw. Terminal- und Kanalzellen (Bartolomaeus & Quast 2005). Bei den Head Kidneys von und *Lepidochiton cinereus* und *P. mucosa* entwickeln sich die Nephroporuszellen ebenfalls nachdem die Terminal und Kanalzellen weitgehend ausdifferenziert sind (Bartolomaeus 1989a,b). Beim rechten Nephridium von *D. veneta* konnte ein äußerer Porus nachgewiesen werden, bevor das proximale Nephrostom ausgebildet ist. Die Kanalzellen von *Tubifex* sp. zeigen keinen Hinweis auf eine verzögerte Bildung des distalen Porus. Da die Kanalzellen in der Ultrastruktur ihres Cytoplasmas weitgehend mit den Nephrostomzellen übereinstimmen, kann davon ausgegangen werden, dass Nephroporuszellen bei den transitorischen Nephridien von *Tubifex* sp. und *D. veneta* fehlen.

Eine Reduktion der Nephroporuszelle ist innerhalb der Polychaeten bei den Head Kidneys von *P. triqueter* beschrieben worden (Wessing & Polenz 1974). Die Head Kidneys bestehen aus einer Terminal- und einer Kanalzelle. Entwicklungsstadien des Scaphopoden *Antalis entalis* weisen Head Kidneys auf, die aus einer multiciliär bewimperten Terminalzelle und einer aciliären Kanalzelle aufgebaut sind (Ruthensteiner et al. 2001). Diese Ausprägungen der Head Kidneys werden aber jeweils als abgeleitet innerhalb der Annelida bzw. der Molluska angesehen.

Die Öffnung des Kanals der Head Kidneys in ein peristomiales Coelom ist bisher nur bei *P. elegans* und *Polydora cf. ciliata* gefunden worden (Schlötzer-Schrehardt 1992, Bartolomaeus, pers. Mitteilung). Bei *P. elegans* bestehen die Head Kidneys aus einer Nephrostomzelle, zwei Kanalzellen und einer Nephroporuszelle. Die Nephrostomzelle ist von Myoepithelzellen des peristomialen Coeloms umgeben, mit denen sie durch Adhaerenzzonen und septate junctions verbunden ist. Gap junctions treten als zusätzliche Verbindung zwischen der Nephrostomzelle und den Myoepithelzellen auf. Das Cytoplasma der Nephrostomzelle bildet ein kappenförmiges Dach über der Öffnung des Kanals, von dem aus ca. 20 Cilien in das Kanallumen ragen. Das Kanallumen wird von der Nephrostomzel-

le manschettenartig umgeben, so dass eine Zellgrenze mit adluminalen Zellverbindungen entlang des Kanallumens verläuft.

In den Kanalzellen von *P. elegans* weisen membrane pits und coated vesicles auf eine Modifikation des Primärharns hin (Schlötzer-Schrehardt 1992). Beide Kanalzellen umgeben das Kanallumen ebenfalls manschettenartig. Die distale Kanalzelle reicht bis in die Epidermis und wird dort von einer "Emissionszelle" umgeben. Im Querschnitt umschließt das Cytoplasma der Emissionszelle das Kanallumen vollständig, ohne eine laterale Zellgrenze aufzuweisen. Der von der Emissionszelle gebildete Porus wird von einer Cuticula überdeckt.

Sowohl bei *P. elegans*, als auch bei *Polydora cf. ciliata* befinden sich in der Nähe der Nephrostome Blutgefäße mit Podocyten (Schlötzer-Schrehardt 1992, Bartolomaeus pers. Mitteilung). Dies deutet darauf hin, dass an diesen Stellen eine Ultrafiltration in das peristomiale Coelom stattfindet. In den untersuchten Entwicklungsstadien von *D. veneta* und *Tubifex* sp. konnten keine Blutgefäße nachgewiesen werden, allerdings sind in diesen Stadien auch noch keine segmentalen Coelomräume ausgebildet.

4.2.2 Vergleich der Lage von Head Kidneys und transitorischen Nephridien

In den Trochophoralarven und Entwicklungsstadien von Polychaeten befinden sich die Head Kidneys lateral zum Stomodaeum, wenige Mikrometer posterior der Larvalaugen (Bartolomaeus 1993b, 1995, 1998). Bei planktonischen Trochophoralarven, die noch keine Rumpfsegmente ausgebildet haben, erstrecken sich die Head Kidneys meist von der Region des Prototrochs bis zu den lateral des Afters gelegenen Anlagen des Rumpfmesoderms (vergl. Shearer 1908, 1911; Wilson 1932; Marsden & Anderson 1981; Smith 1984; Lacalli 1984; Wessing & Polenz 1974). Die Nephropori liegen vor der präpygidialen Wachstumszone, so dass sie während der Entwicklung der Rumpfsegmente frontal zu den sich ausbildenden segmentalen Coelomen des Rumpfes bleiben (Lacalli 1984; Smith 1984).

In Abhängigkeit vom Entwicklungsmodus sind die Head Kidneys von Blastocoel oder von mesenchymatischem Gewebe umgeben (vergl. z.B. Wessing & Polenz 1974; Smith et al. 1987; Ruppert & Smith 1988; Bartolomaeus 1993b, 1995). Planktonische Trochophoralarven weisen in der Regel ein geräumiges Blastocoel auf, das große Teile der Episphäre und der Hyposphäre ausfüllt (Shearer 1911; Anderson 1966b, 1973). Bei *O. fusiformis* (Oweniidae), *Polygordius* sp. (Polygordiidae), *Protula* sp., *Hydroides* sp. und *Spirobranchus giganteus* (Serpulidae) wird das Blastocoel von einem ventralen und einem dorsalen Paar Längsmuskelstränge durchzogen (Meyer 1901; Shearer 1908, 1911; Wilson 1932; Marsden & Anderson 1981; Smith 1984; Lacalli 1984). Die distalen Kanalbereiche der Head Kidneys sind bei diesen Arten entweder an einen dieser Längsmuskelstränge angela-

gert, oder stehen in Kontakt mit dem frontalen Ende der aus der 4d-Zelle hervorgehenden Mesodermbänder.

Lecithotrophe Larven und Entwicklungsstadien besitzen in der Regel keine Episphäre mit umfangreichem Blastocoel (Anderson 1966b). In Entwicklungsstadien von *A. prolifer* und *S. armiger,* sowie der lecithotrophen Larve von *P. auricoma* sind die Head Kidneys median von mesenchymatischem Muskelgewebe und lateral von Epidermis umgeben (Bartolomaeus 1993b, 1995, 1998). Entwicklungsstadien, die gleichzeitig ein peristomiales Coelom und Head Kidneys aufweisen, sind bei *Lanice conchilega*, *Chaetopterus variopedatus* und *P. elegans* beschrieben worden (Heimler 1981; Bonch-Bruevich & Malakhov 1987; Schlötzer-Schrehardt 1992). Bei *C. variopedatus* und *L. conchilega* liegen die Head Kidneys mediad dem Coelothel und laterad der Epidermis an. Die Head Kidneys von *C. variopedatus* sind als Protonephridien mit einer proximalen Terminalzelle ausgebildet, während an den Terminalzellen von *L. conchilega* keine Filtrationsstruktur gefunden wurde (Heimler 1988).

Bei *P. elegans* liegen die Nephrostome der Head Kidneys im caudalen Septum des peristomialen Coelomraums (Schlötzer-Schrehardt 1992). Die Kanäle der Nephridien ziehen durch das 1. Segment und münden am Vorderrand des 2. Segmentes aus.

Die Lage der transitorischen Nephridien von *D. veneta* und *Tubifex* sp. stimmt generell mit der Lage der Head Kidneys bei Polychaeten überein. Bei beiden Arten befinden sich die transitorischen Nephridien im Bereich des Pharynx und der vorderen Darmanlage. Die Nephrostomata münden in eine vor den zukünftigen segmentalen Coelomräumen gelegene Leibeshöhle, während die Nephropori in den frontalen Abschnitten der Keimstreifen liegen. Die schlaufenförmigen Kanäle verlaufen in einem dorsalen Bogen in der die Darmanlage umgebenden primären Leibeshöhle.

Im Vergleich zu den in typischen Trochophoralarven beschriebenen Head Kidneys unterscheidet sich die Lage der transitorischen Nephridien vor allem durch den schlaufenförmigen Verlauf der Kanäle und die relativ weit nach vorne verlagerten Nephropori. Dies läßt sich durch die im Verhältnis deutlich umfangreichere Darmanlage erklären, die bei den untersuchten Entwicklungsstadien einen Großteil des Körpers ausfüllt. Die Wachstumszone der Rumpfsegmente befindet sich bei Clitellaten an den ventral gelegenen Vorderenden der Keimstreifen. Die Nephropori liegen frontal dieser Wachstumszone, vor den im Mesoderm der Keimstreifen entstehenden segmentalen Coelomräumen. Bei den Trochophoralarven von *O. fusiformis*, *Polygordius* sp. und Vertretern der Serpuliden entwickeln sich die Mesodermbänder in der Hyposphäre neben dem Enddarm (Shearer 1911; Segrove 1941; Smith 1984; Lacalli 1984). Die Nephropori liegen frontal zu den auswachsenden Mesodermbändern und entfernen sich mit der Entwicklung der Rumpfsegmente vom Pygidium (Segrove 1941; Lacalli 1984). Bei *D. veneta* und *Tubifex* sp. *werden* die schlaufenförmigen Kanäle nach frontal und nach dorsal verlagert. Es ist wahrscheinlich,

dass sie durch die sich von ventral ausdehnenden segmentalen Coelomräume in diese Position verdrängt werden.

4.2.3 Die Head Kidneys von *P. elegans* als mögliche Zwischenformen

Mit der Ausbildung eines offenen Nephrostoms und der Verbindung zu einem Coelomraum unterscheiden sich die transitorischen Nephridien grundsätzlich von den in Trochophoralarven und Entwicklungsstadien von Polychaeten gefundenen Head Kidneys. Im Vergleich zu den bei Mollusken und Polychaeten auftretenden protonephridialen Head Kidneys erfordert die Annahme einer Homologie, dass sowohl ihre Funktionsweise als auch die Leibeshöhlenverhältnisse, in denen sie auftreten, in der zu den Clitellaten führenden Stammlinie verändert wurde.

Die Head Kidneys von *P. elegans* und *Polydora cf. ciliata* liefern einen Hinweis, dass eine solche evolutive Entwicklung möglich ist. Allerdings wird ein Schwestergruppenverhältnis von Spioniden und Clitellaten bisher weder durch morphologische, noch durch molekulare Phylogenieanalysen unterstützt (s. z.B. Rouse & Fauchald 1997; Siddall et al. 2001; Bleidorn et al. 2003; Struck et al. 2007; Rousset et al. 2007). Vertreter der Spionida erscheinen aber in mehreren molekularen Analysen in Clades mit naher Verwandtschaftsbeziehung zu den Clitellaten (Rota et al. 2001; Siddall et al. 2001; Rousset et al. 2007). Die Ergebnisse der Analysen geben dementsprechend keinen Hinweis, ob bei einer angenommenen Homologie Head Kidneys mit einem offenen Nephrostom einmal oder mehrmals konvergent aus protonephridialen Systemen entstanden sind.

Um beide metanephridialen Systeme homologisieren zu können, muss zum Einen sichergestellt werden, dass es sich bei den Head Kidneys von *P. elegans* und *Polydora cf. ciliata* tatsächlich um Head Kidneys und nicht um relativ früh entwickelte segmentale Metanephridien der Rumpfcoelome handelt. Zum Anderen muss überprüft werden, inwieweit die peristomialen Coelome von *P. elegans* und *D. veneta* untereinander und mit mesodermalen Strukturen im Kopfbereich anderer Polychaetenarten vergleichbar sind.

Die Head Kidneys von *P. elegans* unterscheiden sich strukturell deutlich von den in den folgenden Segmenten gebildeten Metanephridien. Bei den Head Kidneys wird das Nephrostom von einer Zelle gebildet, die das Kanallumen manschettenartig umfasst (Schlötzer-Schrehardt 1992). Der Nephridialkanal besteht aus einer proximalen und einer distalen Kanalzelle, die ultrastrukturelle und cytoplasmatische Unterschiede aufweisen. Segmentale Metanephridien treten ab dem 3. Segment auf und besitzen einen aus acht bis neun Zellen gebildeten Wimperntrichter (Schlötzer-Schrehardt 1992). Jeweils vier Zellen bilden einen proximalen und einen distalen Abschnitt des Nephridialkanals. Die strukturellen Unterschiede sprechen gegen die Hypothese eines nach frontal verlagerten segmentalen Metanephridiums. Das Fehlen von Nephridien in den Segmenten 1 und 2 unterstützt die Annahme, dass es sich bei dem peristomialen Coelom nicht um ein abgewandeltes

Rumpfcoelom handelt, da es keinen kontinuierlichen Übergang zwischen dem mit Head Kidneys ausgestatteten peristomialen Coelom und den Rumpfcoelomen mit segmentalen Nephridien gibt.

Bei *P. elegans* entsteht der peristomiale Coelomraum aus zwei lateral des Stomodaeums und einer frontal dazu gelegenen Anlage (Schlötzer-Schrehardt 1992). An die lateralen Anlagen schließen sich caudad die Anlagen der Rumpfcoelome an. Die Nephrostomata der Head Kidneys entwickeln sich in schmalen Spalträumen zwischen dem kompakten Gewebe der lateralen Anlagen. In späteren Stadien erweitern sich die Spalträume zu beiderseits der Mundhöhle gelegenen Coelomen und die Nephrostome verlagern sich an die posterioren Dissepimente. Die lateralen Coelomräume verschmelzen miteinander und mit dem unpaaren frontalen Coelom, so dass ein ringförmiger, um das Stomodaeum gelegener Coelomraum entsteht.

Für die lecithotrophen Entwicklungsstadien von *Capitella capitata* und *S. armiger* ist eine ähnliche Entwicklung des peristomialen Coeloms beschrieben worden. Bei beiden Arten wachsen Ausläufer der mesodermalen Wachstumszonen nach frontal am Stomodaeum vorbei und bilden mehrere paarige Coelomräume aus, die später zu einem circumoesophagealen Coelom verschmelzen (Eisig 1898; Anderson 1959). Die Entwicklungsstadien von *S. armiger* weisen einen frontal des Stomodaeums gelegenen unpaaren Coelomraum auf, der an der Bildung des peristomialen Coeloms beteiligt ist.

Bei der planktotrophen Trochophoralarve von *O. fusiformis* bildet sich aus Ektomesoderm ein unpaares hinter dem Cerebralganglion gelegenes “Kopfcoelom” (Wilson 1932). Zusätzlich entsteht aus ectomesodermalem Mesenchym, das frontal zu den Mesodermbändern liegt, ein paariges “Buccalcoelom”. Die Coelomräume fusionieren nach der Metamorphose untereinander und mit den vordersten Rumpfcoelomen, so dass sich ein ringförmiger peristomialer Coelomraum ergibt.

Für die Larven von *Protula* sp. und *Polygordius* sp. ist eine Entstehung des peristomialen Coeloms aus den vordersten paarigen Coelomen der Mesodermbänder beschrieben worden (Meyer 1901; Woltereck 1905). Diese verlagern sich nach frontal, umgeben das Stomodaeum der Larve und verdrängen dabei das Blastocoel der Hypo- und Episphäre. Das im Blastocoel liegende ektomesodermale Mesenchym wird zur Muskulatur des Vorderdarms umgewandelt.

In der Ontogenese von Clitellaten entsteht das Mesoderm des Kopfes aus frontalen Ausläufern der Keimstreifen, die das Stomodaeum lateral umwachsen (Anderson 1973). In den Cryptolarven von *Criodrilus lacuum* und *Lumbricus* sp. wird der Pharynx ventrolateral von paarigen Coelomräumen und frontodorsal von einem unpaaren Coelom umgeben (Kleinenberg 1879; Bergh 1888; Wilson 1889). Später fusionierert das frontale Coelom mit den lateral des Stomodaeums gelegenen Coelomräumen (Kleinenberg 1879). Nach

Wilson (1889) wird das frontale Coelom von Zellen ausgekleidet, die aus den Mesodermbändern in das vor dem Stomodaeum gelegene Blastocoel einwandern.

Die Anordnung des peristomialen Coelomraumes bei *D. veneta* entspricht im älteren Stadium dem ringförmigen peristomialen Coelom von *P. elegans*. Die Ultrastruktur der 6 Tage alten Cryptolarve von *D. veneta* zeigt, dass der peristomiale Coelomraum bei dieser Art nicht durch die Bildung eines Spaltraumes in einem massiven Gewebeblock entsteht, sondern durch Migration von mesodermalen Zellen. Die proximalen Enden der Nephrostomzellen liegen in diesem Stadium in einer primären Leibeshöhle, die frontal und ventral durch unterschiedliche mesodermale Gewebe begrenzt wird. Frontodorsal der Leibeshöhle erstrecken sich einzelne Mesodermzellen zwischen der Epidermis und dem Pharynx. Die Zellen unterscheiden sich durch ihre lockere Anordnung von dem kompakten Mesoderm der Keimstreifen und bilden in späteren Stadien wahrscheinlich Teile der vom Pharynx zur Epidermis verlaufenden Muskulatur aus. Ventral umfassen die vorderen Ausläufer der Mesodermbänder den Pharynx und grenzen so an das frontodorsale Mesoderm und die primäre Leibeshöhle. Von den Mesodermbändern ziehen einzelne Zellen durch die Leibeshöhle zur Epidermis. Es ist anzunehmen, dass beide mesodermalen Gewebe an der Bildung von Coelothelien und der Muskulatur des peristomialen Coeloms beteiligt sind.

Die relativ spärlichen Daten zur Entwicklung des Kopfmesoderms deuten darauf hin, dass bei Polychaeten und Clitellaten der größte Teil des peristomialen Coeloms auf Mesoderm aus den frontalen Abschnitten der 4d-Mesodermbänder hervorgeht. Dabei ist sowohl die Einwanderung mesodermaler Zellen in das Blastocoel (Wilson 1889; Iwanoff 1928; diese Arbeit), als auch die Bildung des Coeloms aus soliden Mesodermblöcken beschrieben worden (s. z.B. Anderson 1959; Schlötzer-Schrehardt 1992). Bei dem ultrastrukturell untersuchten Entwicklungsstadium von *Tubifex* sp. befinden sich die Nephrostomata in zwei separaten primären Leibeshöhlen, die von Zellen der Darmanlage und solidem Mesoderm umgeben sind. Es ist anzunehmen, dass diese Leibeshöhlen ähnlich wie die primären Leibeshöhlen im jüngeren Stadium von *D. veneta* in einen peristomialen Coelomraum umgebildet werden.

Cell lineage-Untersuchungen mittels Mikroinjektion an *Platynereis dumerilii* (Polychaeta, Nereidae) bestätigen die Herkunft des circumoesophagealen Mesoderms aus Nachkommen der 4d-Zelle (Ackermann et al. 2005). Für *Theromyzon rude* und *Helobdella triserialis* (Hirudinea, Glossiphoniidae) konnte gezeigt werden, dass die ersten von den mesodermalen Teloblasten abgegebenen Mesoblasten die Muskulatur des Kopfbereichs bilden (Zackson 1982; Gleizer & Stent 1993). Sowohl bei *P. dumerilii* als auch bei *Helobdella*-Arten sind ectomesodermale Zellen aus den Mikromerenquartetten 2 und 3 an der Bildung der Muskulatur des Vorderdarms beteiligt (Ackermann et al. 2005; Smith & Weisblat 1994; Huang et al. 2002)

4.2.4 Bewertung der primären Homologiehypothese

Der Vergleich der Mesodermentwicklung im Kopfbereich von Clitellaten und Polychaeten zeigt, dass das peristomiale Mesoderm aus frontalen Ausläufern des 4d-Mesoderms und Ektomesoderm aus den Mikromerenquartetten 2 und 3 gebildet wird. In die Entstehung peristomialer Coelomräume gehen frontal der Keimstreifen bzw. der präpygidialen Wachstumszone gelegene Bereiche des Blastocoels ein. Eine Korrelation der durch die Cilienbänder markierten Regionen der Trochophora mit den presumptiven Coelombereichen des Kopfes ist nicht möglich, vielmehr sind an der Kopfbildung alle vor der präpygidialen Wachstumszone gelegenen Gewebe der Episphäre und der Hyposphäre beteiligt, sofern sie nicht während der Metamorphose abgebaut werden.

Die Lage der transitorischen Nephridien von *D. veneta* und *Tubifex* sp. entspricht der der Head Kidneys von Polychaeten. Während die terminalen Strukturen lateral zum Vorderdarm in der Nähe der Mundöffnung liegen, befinden sich die distalen Abschnitte der Nephridien vor der Wachstumszone der Rumpfsegmente in direkter Nachbarschaft der frontalen Enden des 4d-Mesoderms. Dementsprechend sind sowohl die transitorischen Nephridien als auch die Head Kidneys in dem vor den Rumpfsegmenten liegenden presumptiven Kopfbereich der Adultstadien angeordnet. Der von Hatschek (1886) geprägte Begriff Head Kidneys scheint somit sowohl für die Protonephridien der Trochophoralarven als auch für die transitorischen Nephridien von Clitellaten gerechtfertigt.

Strukturelle Übereinstimmungen zwischen den transitorischen Nephridien von Clitellaten und Head Kidneys anderer Anneliden können vor allem in der geringen Zellzahl, der Bildung einer aus einer Zelle bestehenden Terminalstruktur und dem perzellulären Kanallumen gesehen werden. Mit der Ausbildung eines terminalen Nephrostoms, dass sich in das peristomiale Coelom öffnet, unterscheiden sich die transitorischen Nephridien strukturell und funktionell von den für das Grundmuster der Anneliden angenommenen Head Kidneys. Die ebenfalls mit einem Nephrostom ausgestatteten Head Kidneys von *P. elegans* und *P. ciliata* zeigen, dass eine solche Modifikation der Struktur und Funktion bei einer Teilgruppe der Polychaeten aufgetreten ist. Inwieweit Head Kidneys mit einem offenen Nephrostom ein- oder mehrmals innerhalb der Anneliden entstanden sind kann aufgrund der unsicheren Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Polychaeten und Clitellaten und der geringen Anzahl ultrastrukturell untersuchter Arten nicht bestimmt werden.

4.3 Funktion der transitorischen Nephridien

Bei Head Kidneys und segmentalen Nephridien der Anneliden handelt es sich generell um Filtrationsnephridien, bei denen der primäre Harn als Ultrafiltrat aus der Interzellularflüssigkeit oder dem Blut gebildet wird (Smith & Ruppert 1988; Ruppert & Smith 1988; Bartolomaeus & Quast 2005). Protonephridiale Systeme, wie sie bei Head Kid-

neys und den segmentalen Nephridien einiger Annelidenarten realisiert sind, verfügen über eine terminale Filtrationsstruktur, an der Körperflüssigkeit aus der primären Leibeshöhle oder dem Zellinterstitium filtriert wird. Die Filtrationsstruktur wird von einem mit Spalten durchsetzten cytoplasmatischen Hohlzylinder gebildet, dem eine Filtermembran aus extrazellulärer Matrix aufliegt. Cilien im Lumen des Nephridialkanals erzeugen einen Unterdruck, der den für die Filtration notwendigen Flüssigkeitsstrom in das Lumen des Nephridiums antreibt.

Metanephridiale Systeme bestehen dagegen aus zwei strukturell und örtlich getrennten Komponenten. Die Ultrafiltration findet bei diesen Systemen am Epithel der Blutgefäße statt, wo Podocyten eine Stützstruktur für die aus extrazellulärer Matrix bestehende Filtrationsbarriere bilden. Die Muskulatur der Blutgefäße erzeugt innerhalb der Gefäße einen im Vergleich zur Umgebung erhöhten Flüssigkeitsdruck. Der Druckunterschied sorgt dafür, dass Flüssigkeit und niedermolekulare Substanzen aus den Blutgefäßen in das umgebende Coelom gelangen. Die Coelomflüssigkeit wird vom Nephrostom des eigentlichen Metanephridiums eingestrudelt und nach einer Modifikation im Nephridialkanal nach außen abgegeben.

Im Vergleich zu den im Grundmuster der Anneliden angenommenen protonephridialen Head Kidneys fehlt den transitorischen Nephridien von *Tubifex* sp. und *D. veneta* eine terminale Filtrationsstruktur. Von den ultrastrukturell untersuchten Entwicklungsstadien besitzt nur die 10 Tage alte Cryptolarve von *D. veneta* ein gut ausgebildetes peristomiales Coelom. Allerdings treten in diesem Stadium noch keine Blutgefäße auf. Das splanchnische Coelothel liegt dem Pharynx direkt auf, ohne das größere Hohlräume zwischen den beiden Geweben bestehen. Zwischen der Epidermis und dem somatischen Coelothel befindet sich die aus dem Blastocoel hervorgegangene primäre Leibeshöhle, in der jedoch keine Differenzierung von Bindegewebe oder Gefäßen erkennbar ist. Extrazelluläre Matrix ist innerhalb der primären Leibeshöhle nur als dünne Basalmembran unterhalb des Coelothels bzw. der Epidermis ausgebildet. Podocyten konnten in keinem Bereich des Coelothels gefunden werden. Das peristomiale Coelom hat keine vollständige coelotheliale Auskleidung und steht dorsofronal in offenem Kontakt mit der primären Leibeshöhle. Dementsprechend muß davon ausgegangen werden, dass die Körperflüssigkeit der primären Leibeshöhle und des peristomialen Coeloms ungefiltert als primärer Harn in die transitorischen Nephridien eingestrudelt wird. Vesikel und membrane pits an der adluminalen Membran der Nephrostom und Kanalzellen weisen auf eine Modifikation des Harns im schlaufenförmigen Kanal hin. Die Ausbildung einer epidermalen Blase deutet zudem darauf hin, dass größere Mengen Harn produziert und für einen bestimmten Zeitraum gespeichert werden.

In den mit drei Rumpfsegmenten ausgestatteten Metatrochophoralarven von *P. elegans* befinden sich die offenen Nephrostomata zwischen kompaktem Gewebe des peristomialen Mesoderms (Schlötzer-Schrehardt 1992). Mit der Ausbildung offener Coelomräume

im Peristomium und den Rumpfsegmenten treten am caudalen Septum des peristomialen Coeloms Blutgefäße und Podocyten auf, so dass von einer Ultrafiltration in diesen Coelomraum ausgegangen werden kann. Der Vergleich mit den Head Kidneys von *P. elegans* lässt erwarten, dass in älteren Stadien von *D. veneta* und *Tubifex* sp. mit der Entstehung der Blutgefäße ebenfalls Podocyten ausgebildet werden, an denen eine Ultrafiltration in den peristomialen Coelomraum stattfindet. Das Auftreten von adluminalen Vesikeln und membrane pits und die ausgeprägte adluminale Bewimperung zeigen jedoch, dass die transitorischen Nephridien schon vor der Ausbildung der sekundären Leibeshöhle exkretorisch aktiv sind.

Bei Polychaetenarten mit einer planktotrophen Trochophoralarve entwickeln sich die Head Kidneys in der Regel direkt nach der Gastrulation, etwa gleichzeitig mit der Ausbildung eines funktionsfähigen Darmes und der larvalen Bewimperung (vergl. Shearer 1908; Wilson 1932, 1936; Segrove 1941; Marsden & Anderson 1981; Smith 1984). Aufgrund des frühen Auftretens der Nephridien kann angenommen werden, dass die Exkretion von Stoffwechselabfällen schon während der Larvalphase eine wichtige physiologische Bedeutung hat. Der Nachweis von Head Kidneys in lecithotrophen Entwicklungsstadien von *P. auricoma* und *S. armiger* (Bartolomaeus 1995, 1998) und die Befunde an *D. veneta* und *Tubifex* sp. belegen, dass diese physiologische Notwendigkeit unabhängig vom Entwicklungsmodus und der Ernährung der Entwicklungsstadien ist.

Bei den Larven von *O. fusiformis*, *Polygordius* sp. und Vertretern der Serpuliden entstehen die Coelomräume der vordersten Rumpfsegmente bevor im Kopfbereich die Differenzierung von Coelom und bleibender Muskulatur beginnt (Meyer 1901; Wilson 1932; Segrove 1941; Marsden & Anderson 1981). Das Blastocoel der Larve wird erst während der Metamorphose durch ein peristomiales Coelom ersetzt oder verdrängt. Im Vergleich dazu weisen die Entwicklungsstadien von *P. elegans* und *L. conchilega* eine in der Ontogenese vorverlegte Entwicklung des peristomialen Coeloms auf. Bei Larven von *P. elegans* entstehen gleichzeitig mit den ersten drei Rumpfcoelomen ein frontales und zwei laterale Coelome, die später zum peristomialen Coelom fusionieren (Schlötzer-Schrehardt 1992). Die Episphäre der Larve von *L. conchilega* wird von einer unpaaren sekundären Leibeshöhle ausgefüllt (Heimler 1981).

Diese im Verhältnis zu den Rumpfcoelomen relativ frühzeitige Entwicklung eines peristomialen Coeloms stimmt mit der für Criodriliden, Lumbriciden und Lumbriculiden beschriebenen frühen Entwicklung einer “Kopfhöhle” (Bergh 1888; Vejdovsky 1892; Hoffmann 1899; Iwanoff 1928) überein. Die ultrastrukturellen Daten von *D. veneta* zeigen, dass es sich bei der “Kopfhöhle” um eine sekundäre Leibeshöhle handelt und bestätigen die Ergebnisse von Lehmann (1887) und Hoffmann (1899), nach denen die transitorischen Nephridien in offenem Kontakt mit dieser Leibeshöhle stehen.

Innerhalb der Bilateria läßt sich das Auftreten von protonephridialen oder metanephridialen Systemen mit der Körpergröße und den Leibeshöhlenverhältnissen korrelieren (Rup-

pert & Smith 1988). Protonephridien treten bei Arten mit geringer Körpergröße, ohne sekundäre Leibeshöhle und Blutgefäßsystem auf. Durch ihre terminale Filtrationsstruktur ermöglichen Protonephridien die Filtration von Primärharn aus dem Zellinterstitium bzw. aus primären Leibeshöhlen. Bei metanephridialen Systemen findet die Ultrafiltration dagegen getrennt vom eigentlichen Nephridium an den von Coelothelien gebildeten Blutgefäßwänden statt. Das Filtrat gelangt in die sekundäre Leibeshöhle, wird von den Nephridien aufgenommen und modifiziert und anschließend nach außen abgegeben. Ruppert & Smith (1988) nehmen an, dass beide Systeme aus der gleichen Nephridialanlage hervorgehen, so dass proto- und metanephridiale Systeme ineinander überführbar sind. Demnach sind Protonephridien und Metanephridien mehrfach unabhängig innerhalb der Bilateria evolviert worden. Das Auftreten von segmentalen Protonephridien bei interstitiellen Polychaetenarten, die ein reduziertes Coelom besitzen, unterstützt diese Hypothese. Bei *Eulalia viridis, P. mucosa* und *Pisione remota* werden die segmentalen Protonephridien während der Reproduktionsphase temporär mit einem Wimpertrichter ausgestattet, der der Ausleitung der Geschlechtsprodukte dient (Stecher 1968; Olive 1975; Bartolomaeus 1989b).

Für die Head Kidneys von *P. elegans* und für die transitorischen Nephridien von "Oligochaeten" muss angenommen werden, dass im Zusammenhang mit der relativ frühzeitigen Ausbildung eines peristomialen Coeloms eine strukturelle und funktionelle Modifikation hin zu metanephridialen Organen stattgefunden hat. Bei der Metatrochophora von *Sabellaria cementarium* bilden die Terminalzellen der Head Kidneys Pedicellen aus und lagern sich später als Podocyten den lateralen Blutgefäßen des Oesophagus an (Smith & Ruppert 1988). Ruppert & Smith (1988) sehen das als Hinweis, dass die in Larvalstadien von Polychaeten, Mollusken, Phoroniden und Enteropneusten auftretenden Nephridien nicht primär protonephridiale Systeme sein müssen. Für Anneliden kann durch den Außengruppenvergleich mit Mollusken jedoch eindeutig von protonephridialen Head Kidneys ausgegangen werden (Bartolomaeus & Ax, 1992; Ruthensteiner et al., 2001; Nielsen, 2004). Dementsprechend stellen Head Kidneys mit einem offenen Nephrostom und metanephridialer Funktion eine evolutive Neuheit innerhalb der Annelida dar.

4.4 Serielle Homologie von Head Kidneys und segmentalen Nephridien

Segmentale Protonephridien treten bei interstitiellen Polychaeta, Phyllodocidae, Alciopidae, Nephtyidae, Glyceridae und Goniadidae auf (Goodrich 1945; Kuper 2001). Die Ähnlichkeit der Head Kidneys und segmentalen Protonephridien bei interstitiellen Formen und Phyllodociden, sowie die Entwicklung der Metanephridien über ein protonephridiales Zwischenstadium in den vorderen Segmenten von *Rhynchelmis limnosella* haben zu der Annahme geführt, dass die Head Kidneys seriell homolog mit den Nephridien

der nachfolgenden Segmente sind (Goodrich 1895, 1945). Nach Goodrich (1945) stellen die Head Kidneys das vorderste zu der primären Leibeshöhle des Kopfes gehörende Paar segmentaler Nephridien dar. Ultrastrukturelle Übereinstimmungen bei Head Kidneys und segmentalen Protonephridien von Phyllodociden und die für *S. cementarium* beschriebene Umwandlung der Terminalzellen in Podocyten, die oesophagealen Blutgefäßen aufgelagert sind, unterstützen die Annahme einer seriellen Homologie (Smith & Ruppert 1988; Bartolomaeus 1989b, 1993a).

Aufgrund eines Vergleichs larvaler und definitiver Nephridien in den möglichen Außengruppen der Annelida haben Bartolomaeus & Ax (1992) ein Paar Head Kidneys und segmentale Protonephridien für das Grundmuster der Anneliden postuliert. Mit *Hesionides arenaria*, treten segmentale Protonephridien jedoch bei einer Art auf, die sekundär in das Sandlückensystem eingewandert ist und deren nächste Verwandte über Metanephridien verfügen (Westheide 1986). Ultrastrukturelle Untersuchungen zur Entwicklung der Metanephridien zeigen, dass die Nephridien aus einer soliden Anlage mit einem zentralen Lumen entstehen (Bartolomaeus 1993a, 1999). Während der Coelomogenese werden die proximalen Zellen der Anlage von den umgebenden Coelothelzellen auseinandergezogen, so dass sie einen offenen Trichter bilden. Somit kann die Ausbildung segmentaler Protonephridien bei Arten, die kein Coelom aufweisen, auf die unterlassene Öffnung des Nephrostoms zurückgeführt werden. Bartolomaeus (1999) geht davon aus, dass segmentale Metanephridien in das Grundmuster der Anneliden gehören und dass Protonephridien in den Adultstadien mehrfach durch Modifikation des Terminalbereichs von Metanephridien entstanden sind.

Bei *Erpobdella octoculata* bestehen die transitorischen Nephridien aus mehrfach aufgerollten, terminal verschlossenen Kanälen, die keine adluminale Bewimperung aufweisen (Quast & Bartolomaeus 2001). Damit ähneln sie in ihrem strukturellen Aufbau und ihrer mutmaßlichen Funktion stärker den segmentalen Metanephridien von Hirudineen als den in anderen Annelidentaxa beschriebenen Head Kidneys.

Die Übereinstimmungen zwischen Head Kidneys und segmentalen Nephridien bei interstitiellen Polychaeten, Phyllodociden und Arhynchobdelliden bestätigt die generelle Annahme einer gemeinsamen genetischen Anlage von Head Kidneys und segmentalen Nephridien (Bartolomaeus 1989b, 1999; Quast & Bartolomaeus 2001). Allerdings sind für die meisten Annelidenarten mit Bezug auf die Zellzahl, die Terminalstruktur und den Kanalverlauf sehr große Unterschiede zwischen Head Kidneys und segmentalen Nephridien beschrieben worden (s. Goodrich 1945). Daher muss davon ausgegangen werden, dass zur jeweiligen Ausprägung der Organe ein Mosaik aus gemeinsamen und individuellen genetischen Informationen der Taxa beiträgt.

4.5 Phylogenetische Bewertung

4.5.1 Head Kidneys im Grundmuster der Clitellaten

Übereinstimmungen in der Lage und der Struktur sowie die morphologischen Gemeinsamkeiten mit den larvalen Nephridien von *P. elegans* machen eine Homologie der transitorischen Nephridien mit den Head Kidneys von Polychaeten sehr wahrscheinlich. Entsprechend einer solchen Homologiehypothese muss angenommen werden, dass die Head Kidneys als plesiomorphes Merkmal aus dem Grundmuster der Annelida in die Stammlinie der Clitellaten übernommen wurden.

Bei Enchytraeiden, Branchiobdelliden, Glossiphoniiden und *Acanthobdella peledina* sind bisher keine transitorischen Nephridien gefunden worden (vergl. Anderson 1973). Mit der ultrastruktrellen Untersuchung von *Tubifex* sp. konnte jedoch bestätigt werden, dass transitorische Nephridien auch bei Clitellaten mit lecithotropher, direkter Entwicklung auftreten. Die ultrastrukturellen Übereinstimmungen der transitorischen Nephridien von *Tubifex* sp. und *D. veneta*, deuten darauf hin, dass die Struktur und Funktion der Nephridien weitgehend unabhängig davon ist, ob sich die Entwicklungsstadien aus dem eigenen Dotter oder dem im Kokon eingelagerten Eiweiß ernähren.

Molekulare Verwandschaftsanalysen zeigen übereinstimmend eine sehr basale Aufspaltung der Clitellaten in ein Cluster aus Tubificida einschließlich der Naididen und einen Clade aus Lumbriciden, Enchytraeiden, Lumbriculiden, Branchiobdelliden und Hirudineen (Rota et al. 2001; Siddall et al. 2001; Struck et al. 2002; Erséus & Källersjö 2004; Struck et al. 2007). Allerdings ergeben sich in Abhängikeit der untersuchten Arten, Analyseverfahren und Sequenzen Vertreter der Dinophilidae, Capilloventridae, Aeolosomatidae und weiterer Polychaetentaxa als mögliche Schwestergruppen der beiden Clades. Solange für die möglichen Schwestergruppen keine widersprüchlichen Daten vorliegen, kann angenommen werden, dass strukturelle Gemeinsamkeiten der transitorischen Nephridien von *D. veneta* und *Tubifex* sp. in das Grundmuster der Clitellaten gehören. In Übereinstimmung mit den lichtmikroskopischen Daten von Vertretern der Lumbriculiden, Tubificiden, Criodriliden und Lumbriciden läßt sich für die transitorischen Nephridien folgendes Grundmuster postulieren:

- Die Nephridien bestehen aus einer Nephrostomzelle und einer Kanalzelle, eine spezielle Nephroporuszelle fehlt. Beide Zellen sind multiciliär bewimpert und umfassen das Nephridiallumen perzellulär (manschettenartig). Das intrazelluläre Lumen des linken Nephridiums von *D. veneta* kann im Vergleich mit den Nephridien von *Tubifex* sp. und *P. elegans* als abgeleitet angesehen werden.

- Über die Nephrostomzelle stehen die Nephridien in offenem Kontakt zu einem das Stomodaeum umgebenden Coelom (Lumbricida: Lehmann 1887; Hoffmann 1899).

Die Lage des terminalen Endes der Nephridien in einer das Stomodaeum umgebenden Leibeshöhle wird durch lichtmikroskopische Untersuchungen an Lumbriculiden, Tubificiden und Criodriliden bestätigt (Bergh 1888; Iwanoff 1928).

- Der Kanal der Nephridien bildet eine u-förmige Schlaufe, die lateral neben dem vorderen Bereich der Darmanlage liegt (Tubificida: Iwanoff 1928, Lumbriculida: Vejdovsky 1892; Iwanoff 1928, Criodrilidae: Bergh 1888, Lumbricida: Vejdovsky 1892).
- Die Nephrostomzelle bildet etwa die Hälfte des schlaufenförmigen Nephridialkanals und ist an der Modifikation des primären Harns beteiligt.

4.5.2 Mögliche Synapomorphien mit Teiltaxa der Annelida

Mit den offenen Nephrostomata, dem Aufbau aus zwei Zellen und dem schlaufenförmigen Kanal besitzen die transitorischen Nephridien Merkmale, die potentielle Synapomorphien mit einer Teilgruppe der Polychaeten darstellen. Das Auftreten eines offenen Nephrostoms in den Head Kidneys von *P. elegans* und *Polydora cf. ciliata* zeigt, dass dieses Merkmal keine einzigartige Apomorphie der Clitellaten ist.

Molekulare Analysen zu Verwandschaftsverhältnissen innerhalb der Annelida haben als mögliche Schwestertaxa der Clitellaten die Aeolosomatidae (Struck et al. 2007), Dinophilidae (Struck & Purschke 2005), Dinophilidae und *Capilloventer australis* (Rousset et al. 2007), sowie Sipuncula (Bleidorn et al. 2003) ergeben. In der mit vier Gensequenzen durchgeführten Analyse von Rousset et al. (2007) bilden Vertreter der Spioniden und Sabelliden ein Monophylum, das die Schwestergruppe eines aus Clitellaten, Dinophiliden und *C. australis* bestehenden Clades bildet. Eine relativ nahe Verwandschaft der Spioniden zu den Clitellaten wird auch in Maximum-Parsimony-Analysen von 18S rDNA Sequenzen unterstützt, allerdings clustern bei diesen Analysen einzelne Spionidenarten mit Vertretern der Serpulida, Sabellida und Capitellida (Rota et al. 2001; Struck et al. 2002).

Da die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Clitellaten und Spioniden weitgehend ungeklärt sind und zu den Head Kidneys in den möglichen Schwestergruppen der Clitellaten keine ultrastrukturellen Daten existieren, kann keine Aussage darüber getroffen werden, ob die spezielle Ausprägung der Head Kidneys mit einem offenen Nephrostom in der gemeinsamen Stammlinie eines Taxons entstanden ist, das die Clitellaten und Spioniden umfasst, oder jeweils unabhängig evolviert wurde. Bei Clitellaten und Spioniden lässt sich die Ausprägung offener Nephrostomata an den Head Kidneys mit der relativ frühzeitigen Ausbildung eines peristomialen Coeloms während der Ontogenese korrelieren. Bei der Annahme einer einmaligen Evolution solcher Head Kidneys wäre zu erwarten, dass die nächsten Verwandten der Clitellaten und Spioniden ebenfalls eine abgewandelte Ontogenese mit einer vorverlegten Ausbildung des Kopfbereichs aufweisen.

Mit dem Aufbau aus zwei Zellen weisen die transitorischen Nephridien eine Besonderheit auf, die innerhalb der Anneliden bisher nur bei *P. triqueter* gefunden wurde (Wessing & Polenz 1974). Die Unterschiede im Terminalbereich der Nephridien und die sehr unterschiedliche Ontogenese von Serpuliden deuten jedoch darauf hin, dass in beiden Taxa konvergent eine Reduktion der Nephroporuszelle stattgefunden hat.

Der schlaufenförmige Verlauf des Nephridialkanals bei *D. veneta* und *Tubifex* sp. kann im Zusammenhang mit der Verlagerung der Wachstumszone des Rumpfes in die ventral des Darmes gelegenen Keimstreifen und dem im Vergleich zur Trochophoralarve stark reduzierten Abstand zwischen Stomodaeum und erstem Rumpfcoelom erklärt werden (s. S. 56).

Die transitorischen Nephridien von *D. veneta* weisen mit der Reduktion der Kanalzelle im linken Nephridium und der Bildung einer epidermalen Blase Merkmale auf, die weder bei den Head Kidneys von Polychaeten noch bei *Tubifex* sp. auftreten. Dementsprechend kann davon ausgegangen werden, dass diese Merkmale innerhalb der Clitellaten evolviert wurden. Die mit den umgebenden Zellen des Coeloms und der Darmanlage verbundenen Cilien der Nephrostomzelle bei *Tubifex* sp. sind eine strukturelle Eigenheit, die ebenfalls in keiner anderen Annelidenart gefunden worden ist. Es ist zu erwarten, dass diese Merkmale apomorphe Charakteristika einzelner Teilgruppen der Clitellaten darstellen und damit als phylogenetische Marker für Verwandtschaftsanalysen innerhalb der Clitellaten genutzt werden können.

Bei Cryptolarven von Arhynchobdelliden treten zwei bis vier Paare transitorischer Nephridien auf, die jeweils aus einem ringförmig aufgerollten Kanal bestehen (Bergh 1885a,b; Sukatschoff 1900). Die Kanäle der Nephridien sind proximal blind geschlossen, eine Filterstruktur oder ein Nephrostom ist nicht vorhanden (Quast & Bartolomaeus 2001). Vesikel und membrane pits deuten auf eine transcytotische Funktion der Organe. Damit weisen die transitorischen Nephridien morphologische und funktionelle Veränderungen auf, die eine Homologie mit Head Kidneys fragwürdig erscheinen lassen. Die strukturellen Übereinstimmungen dieser transitorischen Nephridien mit den segmentalen Nephridien der Adultstadien deuten jedoch auf einen gemeinsamen genetischen Ursprung beiden Exkretionssysteme hin. Daher ist anzunehmen, dass die evolutive Veränderung von transitorischen und segmentalen Nephridien innerhalb der Hirudineen in einem gemeinsamen Prozeß stattgefunden hat.

4.5.3 Merkmale der Ontogenese von Clitellaten als phylogenetische Marker

Die offene Verbindung der transitorischen Nephridien mit dem peristomialen Coelom und der schlaufenförmige Verlauf der Nephridialkanäle lassen sich als evolutive Folge einer abgewandelten ontogenetischen Entwicklung deuten. Der Vergleich mit den Entwicklungsstadien von *P. elegans* zeigt, dass innerhalb der Polychaeten ähnliche Änderungen

in der Ontogenese stattgefunden haben. Die Ähnlichkeiten zwischen Head Kidneys und transitorischen Nephridien bei *P. elegans* und den untersuchten Arten deuten darauf hin, dass die Schwestergruppe der Clitellaten in einem Taxon zu suchen ist, das ebenfalls eine Entwicklung ohne planktonische Trochophoralarve durchläuft und eine ontogenetisch vorverlegte Entwicklung des Kopfbereichs aufweist.

Für das Grundmuster der Clitellaten wird generell eine direkte lecithotrophe Entwicklung ohne Larvenstadium angenommen (s. z.B.: Anderson 1973; Dohle 1999; Purschke 1999; Struck et al. 2002). Dementsprechend müssen Entwicklungsstadien, die sich aktiv aus dem im Kokon enthaltenen Eiweißmaterial ernähren, bei Naididen, Lumbriciden, Piscicoliden und Arhynchobdelliden unabhängig voneinander entstanden sein (Anderson 1973; Dohle 1999).

Die Ergebnisse der fluorszensmikroskopischen Untersuchungen an *D. veneta* zeigen, dass die Larven über ein aus einzelnen Zellen zusammengesetztes ventrales Wimpernband sowie ein frontal und ein caudal der Mundöffnung gelegenes Wimpernfeld verfügen. Die um den Pharynx gelegenen Wimpernfelder dienen wahrscheinlich zusammen mit der inneren Bewimperung des Pharynx der Aufnahme von Eiweißmaterial aus dem Kokon. Ein ventrales Wimpernband tritt bei Branchiobdelliden, Lumbriculiden, Lumbriciden und Arhynchobdelliden auf (Wilson 1889; Vejdovsky 1892; Tannreuther 1915; Quast & Bartolomaeus 2001). Die Aktivität des Wimpernbandes führt zu langsamen rotierenden Bewegungen der Larve im umgebenden Kokonmaterial.

Mit ihrer Anordnung und Funktion bei der Nahrungsaufnahme und Bewegung der Larven zeigt die Bewimperung Übereinstimmungen in der Lage und Funktion mit den prototrochalen, metatrochalen und gastrotrochalen Cilienbändern von Trochophoralarven. Das Prototroch und das Metatroch der Trochophoralarven bilden ein “downstream”- Sammelsystem für Nahrungspartikel (s. Strathmann et al. 1972; Strathmann 1978; Rouse 2000). Das Gastrotroch von Trochophoralarven hat zum einen die Funktion, ungeeignete Nahrungspartikel aus dem Oralbereich zu beseitigen (Strathmann et al. 1972), zum anderen wird es beim Settlement der Larven als Kriechsohle eingesetzt (s. zB. Segrove 1941; Anderson 1961; Blake 1975).

Innerhalb der Polychaeten ist eine direkte lecithotrophe Entwicklung mehrfach konvergent evolviert worden (Strathmann 1978). Bei vielen Polychaetenarten, die eine lecithotrophe Entwicklung aufweisen, sind die proto- und metatrochalen Wimpernbänder erhalten geblieben (vergl. z.B. Anderson 1959, 1961; Heimler 1981; Pernet 2003).

Im Vergleich mit den Ergebnissen molekularer Analysen ergibt sich allerdings kein Hinweis, ob Taxa mit einer lecithotrophen Entwicklung oder einer Ernährung der Entwicklungsstadien aus dem Kokon als ursprünglich für die Clitellaten anzusehen sind (vergl. Rota et al. 2001; Siddall et al. 2001; Struck et al. 2002; Erséus & Källersjö 2004; Struck et al. 2007). Das Auftreten übereinstimmender ciliärer Bänder in den Entwicklungsstadien

von Lumbriculiden, Lumbriciden, Branchiobdelliden, und Arhynchobdelliden deutet jedoch darauf hin, dass ein ventrales Wimpernband sowie prae- und postorale Wimpernfelder in das Grundmuster des Clades aus Lumbricida, Lumbriculida, Branchiobdellida und Hirudinea gehören. Da diese Wimpernbänder bei Tubificiden fehlen, kann keine Aussage darüber getroffen werden, ob sie auch für das Grundmuster des Clades aus Tubificidae und Naididae einzusetzen sind.

Die Art der Bewimperung der Cryptolarven von Clitellaten kann nicht als homolog zu der speziellen Ausprägung der Bewimperung als trochale Bänder bei den Trochophoralarven angesehen werden, da sie keine vergleichbaren circumlarvalen Bänder bildet und sich in der Struktur und Funktion der einzelnen Bänder deutlich unterscheidet. Die generellen Übereinstimmungen in der Lage der Bänder und der Erhalt der Wimpernbänder bei lecithotrophen Larven von Polychaeten deuten jedoch darauf hin, dass die prae- und postorale Bewimperung und das ventrale Wimpernband als Plesiomorphie in das Grundmuster der Clitellaten übernommen wurden.

Untersuchungen mit fluoreszenzmarkierten Antikörpern haben für Entwicklungsstadien von *Capitella* sp. die Ausbildung einer von der präpygidialen Wachstumszone unabhängigen Muskulatur nachgewiesen (Hill & Boyer 2001; Seaver et al. 2005). Dieser Befund stimmt mit dem Auftreten subepidermaler Muskelstränge im älteren untersuchten Stadium von *D. veneta* überein. Da die Keimstreifen in diesem Stadium noch weitgehend undifferenziert sind muss davon ausgegangen werden, dass die Muskelstränge unabhängig vom Mesoderm der Rumpfcoelome entstehen. Bei Arhynchobdelliden und den zu den Glossophoniiden gehörenden *Helobdella*-Arten treten ebenfalls vor der Muskulatur der Rumpfsegmente subepidermale Muskelfasern auf (Bergh 1885b; Weisblat et al. 1984; Reynolds et al. 1998; Huang et al. 2002). Die Ähnlichkeiten in der Anordnung der Muskulatur in den Entwicklungsstadien von *Enchytraeus coronatus* und *C. capitata* deuten darauf hin, dass dieser Merkmalskomplex für vergleichende phylogenetische Analysen geeignet sein könnte (Bergter & Paululat 2007).

Aufgrund der Annahme einer direkten lecithotrophen Entwicklung im Grundmuster der Clitellaten, sind alle in der Ontogenese auftretenden transitorischen Organe als spezielle Bildungen einzelner Teiltaxa der Clitellaten bewertet worden (Schmidt 1936; Anderson 1966a, 1973). Damit wird allerdings die Vergleichbarkeit von transitorischen Strukturen in den Entwicklungstadien von Clitellaten und Polychaeten *a priori* ausgeschlossen. Die gut begründbare Annahme der Homologie zwischen transitorischen Nephridien und Head Kidneys zeigt, dass für die phylogenetische Bewertung ein differenzierterer Vergleich der Entwicklungsmodi und transitorischen Strukturen bei Polychaeten und Clitellaten notwendig ist.