

Protokoll Arthropoda I

Onychophora, Chelicerata, Crustacea

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

10. Dezember 1999

Einführung

Die Arthropoda, deren Name sich von den beiden griechischen Wörtern $\alpha\rho\theta\rho\nu$ (Glied, Gelenk) und $\pi\omicron\upsilon\varsigma$ (Fuß) ableitet und deren namensgebendes Merkmal damit die gegliederten Extremitäten sind, wie sie sich allerdings erst bei den Euarthropoda finden, sind schon alleine durch die ungeheure Artenzahl, die sie vereinen, von großer Bedeutung in der Zoologie. Etwa drei Viertel [5] aller zur Zeit beschriebenen Tierarten sind Arthropoda. Erstaunlicherweise wird die Zahl der Arten sehr konstant in der Literatur mit über einer Million angegeben. Damit sind die Arthropoda das artenreichste Taxon überhaupt, neuere Hochrechnungen gehen allerdings von alleine bis zu dreißig Millionen (!) Insektenarten aus [8]. Als wahrscheinlich stark abgeleitete Schwestergruppe der Annelida bilden die Arthropoda den Höhepunkt in der Evolution wirbelloser Tiere [8], was neben ihrer Artenvielfalt auch besondere Bestätigung in der Eroberung beinahe aller Lebensräume zu finden scheint. Sie schließen sich in ihrer Organisation eng an die Annelida an [6] und gelten als höchstentwickeltes Taxon der Protostomia [7]. Als Grund für die zahlenmäßige Überlegenheit sieht [7] die hohe funktionelle Organisation der Arthropoda, ein großer Teil ihrer evolutionären Radiation beruhe auf der Spezialisierung der gegliederten Extremitäten.

Diese besondere Stellung der Arthropoda im System der Lebewesen rechtfertigt es meiner Ansicht nach auch, sich ein wenig detaillierter mit ihrer Organisation zu beschäftigen, wie es im folgenden geschehen soll.

Aufgaben

1. Nennen Sie die Abwandlungen der Arthropoda gegenüber dem Grundmuster der Articulata!
2. Welches sind die Argumente dafür, daß die Onychophora zu den Arthropoden gestellt werden?
3. Erfassen Sie tabellarisch die Abfolge der Tagmata und Extremitäten bei *Limulus* und Flußkrebs!

1 Abwandlungen der Arthropoda gegenüber dem Grundmuster der Articulata

Wie schon bei der Besprechung der Annelida erwähnt, ist die Bezeichnung Articulata und mit ihr die Zusammenfassung der beiden Taxa Annelida und Arthropoda relativ alt. Maßgeblich dürfte dazu die Gemeinsamkeit der Gliederung des Körpers in Segmente beigetragen haben.

Zu einer sinnvollen und fundierten Beschreibung der Abwandlungen der Arthropoda gegenüber dem Grundmuster der Articulata, also der Autapomorphien der Arthropoda, bedarf es zunächst einer Rekapitulation des Grundmusters der Articulata, auf die aufbauend ich dann bei der Besprechung der die Arthropoda auszeichnenden Merkmale in die Tiefe gehen möchte.

1.1 Grundmuster der Articulata

Halten wir uns zunächst an [1], können wir drei den Annelida und Arthropoda gemeinsame Merkmale festhalten. Erstes und wichtigstes Charakteristikum ist die **Segmentierung des Körpers**, die “Gliederung des Körpers in eine Reihe gleichförmiger Segmente (Metamere) mit einer Wiederholung bestimmter paariger Organe in der Längsachse.” [1, S. 58] Als diese sich wiederholenden paarigen Organe sind die mit Mesenterien und Dissepimenten, Trennwänden in der Körpermedianen beziehungsweise zwischen den Segmenten, ausgestatteten Coelomsäcke, Nephridien, Ganglien eines ventralen Strickleiternervensystems sowie die sich zwischen den Dissepimenten befindenden lateralen Kanäle des geschlossenen Blutgefäßsystems. Durchbrochen wird die im Grundmuster homonome Segmentierung anatomisch frontal von Prostomium (Annelida) beziehungsweise Acron (Arthropoda), caudal von Pygidium (Annelida) respektive Telson (Arthropoda). Diese beiden Abschnitte, der erste am Vorder-, der andere am Hinterende des Tieres, sind ohne Segmentcharakter.

Als weiteres Kriterium führt [1] die **teloblastische Genese der Metamere** auf, die er als “Bildung der Segmente in einer Wachstumszone am Hinterende vor dem Pygidium” [1, S. 58] definiert. Unter Teloblastie¹ hat man sich dabei die Bildung von Geweben aus Teloblasten, Bildungszellen, die durch inäquale Teilungen meist kleinere Tochterzellen, sogenannte Blasteme, abschnüren, ohne jedoch selbst von deren Differenzierung beeinflusst zu werden. Infolge dieses Zellteilungsmodus bleiben die Teloblasten in einer konstanten Lage am Ende der aus ihnen gebildeten Zellreihen.

Schließlich seien noch die **Längsmuskeln in Bändern** genannt. Während wir im Grundmuster der Spiralia noch einen primär einheitlichen Muskelschlauch finden, separiert sich die Längsmuskulatur bei den Articulata in wenige Muskelbänder (ROUSE & FAUCHALD 1997).

Der einzigartige Merkmalskomplex aus Segmentierung und Teloblastie begründet die Monophylie des Taxons Articulata (NIELSEN (1997): Euariculata), da er innerhalb der Spiralia nur bei Annelida und Arthropoda zu finden ist. Das hieraus abgeleitete Postulat einer einmaligen Evolution des Phänomens in der Stammlinie der Articulata wird allerdings, wie nicht verschwiegen werden soll, von molekularen Analysen (GHISELIN 1988, EERNISSE et al. 1992, EERNISSE 1997) nicht unterstützt.

Trotzdem gilt die Monophylie der Articulata aufgrund der genannten Autapomorphien, zu denen [5] noch das **dorsale, kontraktile Längsgefäß** und das **ventral gelegene Strickleiternervensystem** als Gemeinsamkeiten von Annelida und Arthropoda hinzurechnet, als relativ gesichert.

1.2 Autapomorphien der Arthropoda nach [1]

Wie wir noch bei der Behandlung der Onychophora im Detail sehen werden, ist die Aufstellung von Autapomorphien der Arthropoda eng mit der Problematik der Eingliederung dieser Gruppe verknüpft. Die Adelphotaxa-Beziehung zwischen Onychophora und Euarthropoda “besitzt fundamentale Bedeutung für das Verständnis der Evolution der Arthropoda” [1, S. 87]. Daher möchte ich in Übereinstimmung mit [1] und [6] die Besprechung der Autapomorphien der Arthropoda in mit den Onychophora gemeinsame und im Gegensatz dazu erst in der Stammlinie der Euarthropoda evolvierte Merkmale untergliedern.

¹gr. τέλος, Ende, Ziel; βλαστός, Sproß, Trieb

Während [8], stellvertretend für andere allgemeiner gehaltene Darstellungen, die Arthropoda für durch eine Reihe — genauer gesagt drei Merkmale — gut begründbarer Autapomorphien charakterisierbar hält, namentlich die **Cuticula aus α -Chitin und Proteinen**, die regelmäßig gehäutet wird, das **fehlen äußerer Bewegungscilien**, höchstwahrscheinlich im Zusammenhang mit der Ausbildung der festen Cuticula, und die **deutliche Gliederung in Kopf und Rumpf**, stellt [6] sehr ausführlich die Herausbildung einer weit größeren Zahl an Autapomorphien in drei Etappen an unterschiedlichen Punkten des Stammbaumes dar.

Aufgrund der schon in der Einleitung angesprochenen großen Bedeutung, die den Arthropoda innerhalb des Tierreiches zukommt, und um auch selbst das Verständnis einiger Strukturen zu vertiefen, sei im Folgenden etwas detaillierter auf diese Merkmale und ihre Herausbildung in mehreren Stufen, wie sie in [6] dargestellt wird, eingegangen.

Diese Etappen der Herausbildung der typischen Arthropoden-Merkmale lassen sich besonders gut anhand der Protarthropoda² erkennen.

Autapomorphien an der Basis der Arthropoda Alle in der ersten Etappe evolvierten Merkmale betreffen sowohl die Protarthropoda als auch die Euarthropoda, sind also in der gemeinsamen Stammlinie dieser beiden evolviert worden.

Als erstes sind hier die **Ostien des Herzens** zu nennen, ursprünglich segmentale, seitliche Öffnungen, die mit Ventilkappen ausgestattet sind [5] und der Rückführung des Blutes, genauer der Hämolymphe [5] in das Herz dienen, somit die Aufgabe der nicht vorhandenen Venen übernehmen. Das Herz entspricht dabei dem Rückengefäß der Annelida, das Gefäßsystem der Arthropoda ist, im Gegensatz zu dem der Annelida, stets offen. Daß das keinen Nachteil darstellen muß, werden wir noch bei der Besprechung des Atmungssystems sehen.

Der zweite wichtige Schritt in dieser ersten Entwicklungsstufe ist das **Komplexgehirn**, dessen Entwicklung erst die spätere Ausbildung der für die höheren Arthropoda charakteristischen komplexen Sinnesorgane ermöglicht. Seine Entstehung geht auf die Verschmelzung des ursprünglichen Gehirns mit mehreren Rumpfganglien zurück. Als direkte Folge dieser Art der Herausbildung ergibt sich seine anatomische Unterscheidbarkeit in mehrere Bereiche, wobei das Archicerebrum als der erste Gehirnabschnitt das ursprüngliche Gehirn repräsentiert. Es ist der dem Prostomium (Acron, Kopflappen) angehörende Gehirnabschnitt, der bei Annelida fast immer durch das Oberschlundganglion repräsentiert wird. Ihm sind die Augen als wichtigste Sinnesorgane zugeordnet, außerdem ist es das Assoziationszentrum des Gehirns. Angegliedert an das Archicerebrum sind drei Rumpfganglien, namentlich Prosoocerebrum [5], Deutero- und Tritocerebrum, wobei Archicerebrum und Prosoocerebrum auch als Protocerebrum zusammengefaßt werden, da das erste, dem Präantennalsegment zugehörige Rumpfganglion wenig ausgeprägt ist. Die sich anschließenden Ganglien des zweiten und dritten Rumpfsegmentes, das Deutero- und Tritocerebrum, innervieren das erste und zweite Antennenpaar.

Eine weitere Neuerrungenschaft der Stammart aller Arthropoda ist die **Auflösung und Umbildung der Coelomhöhlen**. Hatten wir als Charakteristikum der Annelida noch den Besitz paariger Coelomhöhlen festgehalten, finden sich diese bei Arthropoda nur noch während der Embryogenese. Die Wand der Coelomhöhlen wandelt sich größtenteils in Organe und Gewebe um: Die Außenwand bildet die Muskulatur von Körper und Beinen, aus der inneren Wand entwickelt sich die Darmmuskulatur, der Fettkörper und exkretorisches Gewebe. Eine sich in diesem Zusammenhang herausbildende Struktur, auf die in der Literatur durchweg hingewiesen wird, ist das **Pericardialseptum**, das den dorsal gelegenen Pericardialsinus mit dem Herzen von der übrigen Leibeshöhle, dem Perivisceralsinus [1], fast vollständig trennt. Dieses den Körper horizontal durchspannende Septum [1] entsteht dadurch, daß sich die dorsalen Wandbezirke der Coelomhöhlen in der Embryogenese von der

²Onychophora, aus dem Übergangsbereich zwischen Anneliden und Arthropoden stammende, rezente Gruppe [6]

Körperwand zurückziehen und meist unterhalb des Herzens stehenbleiben. Das Pericard³ der Arthropoda ist also bedingt durch seine Entstehung kein Coelomteil, da es außerhalb des Coeloms liegt.

Trotz der Auflösung und Umbildung des Coeloms verbleiben Reste dieser Struktur, die als echtes Coelom angesprochen werden können. Als Beispiele seien hier die Sacculi, um die Nephridien angeordnete Endbläschen, die der Primärharnproduktion dienen [1], sowie die Gonaden und ihre zugehörigen Gonodukte genannt. Während die Coelomepithelzellen bei den Nephridialsacculi als Podocyten⁴ ausgebildet sind, entstehen die Gonaden durch Abschnürung des Coeloms mehrerer Segmente, die Gonodukte aus Coelomteilen und eingegliederten Nephridien im Endabschnitt.

Auch wenn die vorausgegangene Beschreibung der inneren Organisation der Arthropoda vielleicht anderes erwarten läßt, so besitzen diese Tiere dennoch eine definierte Leibeshöhle, die aus zwischen Organen und Körperwand sich befindenden Coelomhöhlen hervorgeht und nicht selten unter Ausbildung eines sogenannten Mixocoels mit Resten der primären Leibeshöhle verschmilzt [5].

Als letztes schon in dieser frühen Etappe der Entwicklung der Arthropoda sich evolvierendes Merkmal sei die **Cuticula** genannt, jene Struktur, die durch ihren großen Einfluß auf den gesamten Bauplan wahrscheinlich wesentlich für den Erfolg der Arthropoda als Tiergruppe beigetragen hat. Sie ist als α -Chitin-Protein-Cuticula⁵ ausgebildet [1] und wird von der unter ihr liegenden, früher oft fälschlich [8] als Hypodermis bezeichneten Epidermis abgetrennt. Die Chitinketten sind kovalent an ein Protein gebunden, benachbarte Stränge verlaufen antiparallel. Bei Crustacea finden sich oft Einlagerungen aus Calciumcarbonat [5], die die Festigkeit der Cuticula zusätzlich erhöhen. Funktionsbedingt ist die größtenteils harte und sklerotisierte⁶ Cuticula an der Verbindung gegeneinander beweglicher Teile weichhäutig und biegsam [5]. Nach der Lage und Funktion dieser Strukturen kann man Intersegmentalhäute zwischen freien Segmenten und Gelenkhäute an den Gelenken der Extremitäten und Flügel unterscheiden.

Als Funktion kommen der Cuticula vor allem der Schutz des Körpers vor mechanischen und chemischen Eingriffen sowie die Gewährung von Form und Halt als Exoskelett zu. Nicht zu unterschätzen ist außerdem ihre Bedeutung als Ansatzstelle der vielfältigen quergestreiften Muskulatur [5].

Da eine solche harte und relativ unflexible Außenhaut jeglichem Wachstum schnell ein Ende bereitet, wird sie regelmäßig gehäutet. Erst diese hormonell gesteuerten **Häutungen** ermöglichen Größenzunahme und Veränderung der Körpergestalt, wie wir sie in extremer Form bei der Metamorphose holometaboler Insecta während der Larvalentwicklung finden. Der Vorgang beginnt mit dem Aufplatzen der alten Cuticula entlang von Häutungsnahten, gefolgt vom Abstreifen derselben. Schon vorher hat die Epidermis eine neue, farblose und unsklerotisierte Cuticula gebildet, die sich insbesondere in ihrer Größe von der alten unterscheidet und daher an vielen Stellen in Falten liegt. Um diese auszufüllen, schlucken die Tiere Luft oder Wasser. Abschließend wird sie binnen weniger Stunden sklerotisiert und pigmentiert.

Ein Phänomen, das sowohl von [1] als auch von [8] als Autapomorphie aufgeführt ist und das sehr wahrscheinlich⁷ mit der Evolution der Cuticula im Zusammenhang steht, soll hier noch kurz angesprochen werden: das **Fehlen lokomotorischer Cilien** an der Körperoberfläche. Allerdings kommen abgewandelte Cilien ohne Zentralmikrotubulus unter anderem in Sinneszellen vor. Cilien im Inneren des Arthropodenkörpers sind allgemein selten, Beispi-

³der das Herz umgebende Blutraum [6]

⁴*Füßchenzelle*, Zelltyp mit vielen Füßchen und an diesen sitzenden seitlichen Ausläufern; der Exkretion dienende Filtrationsstruktur [4]

⁵im Original "Kutikula"

⁶gr. *σκληρός*, hart, trocken

⁷während [8] nicht sicher zu sein scheinen, steht der Wahrheitsgehalt dieser Aussage bei [1] nicht zur Diskussion

le für ihr Auftreten sind die Nephridien der Onychophora und allgemein die Geißeln von Spermien [8]. Da letztere aber teils erheblich vom sonst bei Cilien universellen sogenannten 9+2-Muster abweichen, ist ihre Beweglichkeit oft eingeschränkt [2].

Autapomorphien an der Basis der Euarthropoda Die im folgenden beschriebenen vier Merkmalskomplexe werden von [6] an die Basis der Euarthropoda gestellt, finden sich also nicht bei den Protarthropoda (Onychophora).

Ein erstes, von [5] als Demonstration der höheren Organisation der Arthropoda gegenüber den vorangegangenen Gruppen angesprochenes Merkmal sind die **Facettenaugen**, paarig ausgebildete Seitenaugen, die aus bis zu eintausend Ommatidien, röhrenförmigen Einzelaugen, bestehen. Es sei hier aber nicht verschwiegen, daß neben diesen hochkomplexen Sehorganen bei Euarthropoda meist drei, aber bis zu vier kleine Scheitelaugen, sogenannte Ocellen, ausgebildet werden, die je nach Herkunft in Lateral- und Median-Ocellen unterschieden werden, wobei erstere sich aus Ommatidien ableiten, bei letzteren die Funktion bis heute nicht gänzlich geklärt ist [4].

Weiteres gemeinsames Merkmal aller Euarthropoda ist das **Plattenskelet**⁸ **des Rumpfes**, das als gegliederte Panzerung dem Körper maximalen Schutz bei Erhaltung der Beweglichkeit bietet. Die in Sklerite und biegsame Membranen gegliederte Cuticula bietet hier gleichzeitig die Ansatzstelle der quergestreifte Muskulatur. Als Sklerite jedes Segmentes treten das Tergit, die Rückenplatte, und das Sternit, die Bauchplatte auf. Nur gelegentlich findet sich dagegen Pleurite als feste Seitenstücke. In den Grundplan der Euarthropoda gehören vermutlich, zumindest an den mit Extremitäten ausgestatteten Segmenten, des weiteren Pleurotergite, seitliche Falten, die eine laterale Überdachung des Körperraumes bilden und eine "Arbeitskammer" für die Extremitäten, die ventrolateral in der Pleuralregion eingelenkt sind [5], schaffen.

Damit sind wir schon bei der nächsten Autapomorphie der Euarthropoda, den **gegliederten Extremitäten**, die mit festen röhrenförmigen Gliedern der Cuticula bedeckt sind, welche wiederum zur Gewährleistung der Beweglichkeit untereinander durch weiche cuticularisierte Zonen verbunden sind. Zur Aufgabe der Extremitäten insbesondere primitiver Euarthropoda rechnet [6] neben der Lokomotion auch den Nahrungstransport, der in einer median zwischen den Beinen sich befindenden Nahrungsrinne kopfwärts von statten gegangen sein soll. Zur Verhinderung eines Transportes über den Mund hinaus soll das Labrum (die Oberlippe) gedient haben, eine eher belustigende Vorstellung.

Ein letzter Merkmals-Neuerwerb auf dieser Stufe ist die **Reduktion der Nephridien**, genauer deren Beschränkung auf ein oder zwei Paare im Vorderkörper. Teilweise fehlen sie auch gänzlich und werden dann durch die im folgenden noch zu nennenden MALPIGHISCHEN Gefäße ersetzt.

Autapomorphien der Hauptzweige der Euarthropoda nach deren Aufspaltung

Die hier abschließend besprochenen Autapomorphien stellen alle Charakteristika der höheren Arthropoda, die in mehreren Linien parallele Umbildungen erfuhren, dar.

Hierzu zählt zuallererst die **heteronome Körpergliederung**. Während die Segmente der primitiven Arthropoda mit Ausnahme der Kopfreion noch fast völlig gleichgestaltet (homonom) waren, finden sich nun zwei grundlegende Entwicklungslinien innerhalb der Arthropoda: (1) die Vergrößerung der am Vorderkörper ansitzenden Extremitäten und der vorderen Segmente sowie (2) die Verkleinerung und schließlich vollständige Reduktion der Extremitäten des Hinterkörpers. Die Folge dieser Entwicklung ist die morphologische Zweiteilung in gliedmaßenträgenden Thorax und extremitätenloses Abdomen, wie sie von [8] als eines der drei wesentlichen Charakteristika der ganzen Gruppe der Arthropoda gesehen wird, und die in ihrer extremsten Ausprägung dazu führen kann, daß Thorax und Abdomen

⁸laut Duden "teilweise noch im med. Fachschrifttum gebrauchte Nebenform von: Skelett" [Duden Rechtschreibung, Mannheim 1973]

durch einen tiefen Einschnitt getrennt sind. Dieser Befund trifft beispielsweise auf manche Chelicerata und Insecta zu.

Von besonderer Wichtigkeit für die Systematik der Arthropoda ist die Ausgestaltung und Homologisierbarkeit der **Mundgliedmaßen**. Sie entwickeln sich aus den hinteren drei der fünf (oder sechs) dem Kopf angehörenden Extremitätenpaare, die zur Nahrungsaufnahme umgestaltet werden. Allgemein finden wir ein Paar Mandibeln und zwei Paar Maxillen. Während die Mundgliedmaßen bei den als primitiv angesehenen Trilobita noch weitgehende Ähnlichkeit mit den Rumpfextremitäten aufweisen, ist dieser Eindruck bei Antennata, Crustacea, Protarthropoda und teils auch Arachnida ein gänzlich anderer: Hier kommt es zur Umwandlung aller oder eines Teiles dieser Extremitäten zu spezialisierten Mundgliedmaßen.

Im Zusammenhang mit der allen Hauptlinien der Arthropoda gelingenden Eroberung des Landes steht die mehrfach konvergente Herausbildung von **Tracheensystemen**. Die durch Hauteinstülpungen entstehenden Tracheen bilden ein reichverzweigtes Luftkanalsystem, das bis in die einzelnen Gewebe reicht und dadurch das Blut weitestgehend von der Aufgabe des Transportes der Atemgase entbindet, was sich nicht zuletzt darin niederschlägt, daß letzteres keine Atmungspigmente enthält.

Als Exkretionsorgane mit wassersparender Exkretion seien hier noch die **Malpighischen Gefäße** angesprochen, die wohl im Zusammenhang mit der Reduktion der Nephridien und der Eroberung des Landes entstanden. Letzteres wird insbesondere mit dem Rückgang der Exkretion flüssiger Stoffe in Zusammenhang gebracht. Sie entstehen als Blindschläuche des Darmes an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm. Ihre phylogenetische Herausbildung ist bei Antennata und Chelicerata sicher konvergent zu interpretieren, vereinzelt treten sie auch bei Crustacea auf.

Als abschließende Autapomorphie sei hier noch kurz auf die **superfizielle⁹ Furchung** eingegangen. Ausgangspunkt ist ein centrolecithales¹⁰ Ei, dessen angehäufter Dotter in der Eimitte um den zentral bleibenden Kern herum liegt. Sie beginnt mit der Entstehung einer größeren Zahl ohne Zelltrennung in der Plasma-Dotter-Masse liegender Kerne, deren Mehrzahl zur Ei-Peripherie wandert (daher wohl die Bezeichnung superficiell). Hier grenzen sie sich durch Cytoplasmabezirke voneinander ab und bilden als eine äußere Schicht das Blastoderm, aus dem sich durch Bildung eines ventralen Keimstreifens der weitere Embryo entwickelt. Bei primitiven und vielen viviparen Arten kommt es dagegen laut [8] zu einer totalen Furchung.

[1] verbucht diesen Merkmalskomplex unter dem Titel "Abänderungen der Spiralia-Quartett-Furchung (SCHOLTZ 1997) und Verlust der Trochophora-Larve. Er läßt sich in vier Teile gliedern: (1) Eine radial orientierte Position der Furchungsprodukte, der Energiden oder Zellen, ersetzt die ursprüngliche Spiralfurchung. (2) Das Grundmuster wird durch eine superficielle Furchung mit Anordnung der Blastomere wie oben beschrieben, also in der Mitte des Keimes, repräsentiert. Allerdings muß offen bleiben, wie dieser Furchungstyp entstand. Zur Diskussion stehen hier einerseits eine intralecithale Furchung, bei der die Furchungsprodukte nicht durch Zellmembranen voneinander getrennt sind, andererseits eine holoblastische Furchung, bei der die Eizelle schon in der frühen Furchung vollständig in Blastomeren aufgeteilt wird [4]. (3) Im Ergebnis der superficiellen Furchung existiert ein Blastodermstadium mit zentraler Dottermasse und peripher liegenden Zellen. Schließlich wird (4) die aus dem Grundmuster der Articulata stammende Trochophora-Larve reduziert.

1.3 Charakteristische Organisationsmerkmale der Arthropoda (im Unterschied zu den Annelida)

Nach dieser Menge an Informationen halte ich es für angebracht, an dieser Stelle noch einmal auf die Charakteristika der Arthropoda einzugehen, wie sie von [7] aufgelistet werden, die

⁹lat. *superficialis*, oberflächlich

¹⁰von gr. *κέντρον*, Mittelpunkt, und *λέκθος*, Dotter

sie vor den Annelida auszeichnen.

1. Die gleichförmige, homonome Körpergliederung geht gänzlich verloren.

Die Segmente werden gruppenweise zu funktionellen Einheiten (Tagmata) zusammengefaßt, viele Tagmata lassen ihre metamere Gliederung oft nur noch anhand der Körperanhänge erkennen.

2. Ausbildung von Tagmata und Organkonzentration

Da die Tagmata die ursprüngliche Segmentgliederung weitgehend verwischen, kann es infolgedessen zu einer Organkonzentration auf bestimmte Körperabschnitte kommen.

3. Metamere seitliche Körperanhänge bilden gegliederte Extremitäten.

Diese als Arthropodien bezeichneten Strukturen stehen den als ungegliederte Lappen in Erscheinung tretenden Parapodien der Annelida gegenüber.

4. Ausbildung eines Cuticularskeletts

Als Sekretionsprodukt der Epidermis dem Körper Halt gebend ermöglichte die Cuticula den Arthropoden den Übergang zum Landleben.

2 Argumente für die Eingliederung der Onychophora in die Arthropoda

Den auf den ersten Blick etwas archaisch und fremd anmutenden Onychophora scheint in der aktuellen Diskussion des phylogenetischen Systems der Arthropoda eine große Bedeutung zuzukommen. Sie nehmen eine "Schlüsselstellung zum Verständnis des Übergangsfeldes zwischen Anneliden und Euarthropoden" ein, zumal ihre Organisation durch die "mosaikartige Verteilung von Anneliden- und Arthropoden-Merkmalen gekennzeichnet"¹¹ ist.

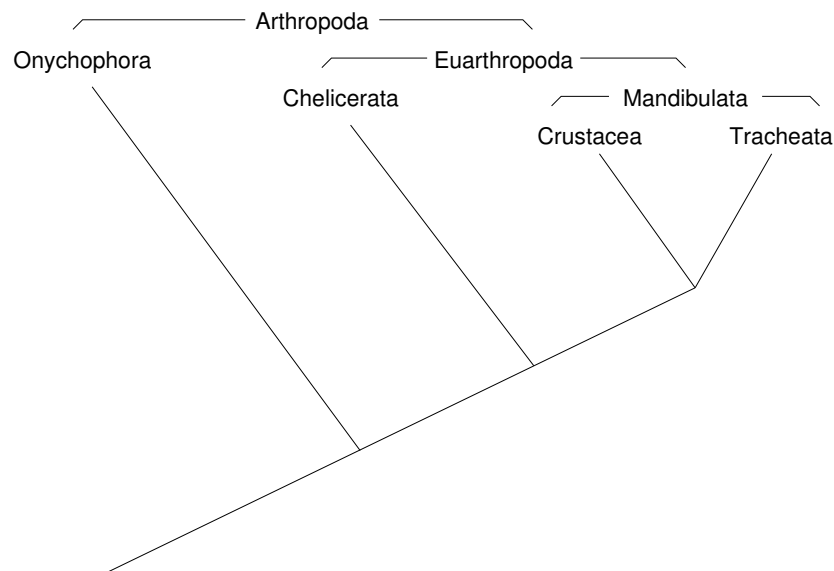


Abbildung 1: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Arthropoda, aus [1]

¹¹beide Zitate aus [8], S. 420

2.1 Autapomorphien der Onychophora

Bevor ich näher auf die konkrete Frage nach Argumenten für eine Einordnung der Onychophora in die Arthropoda eingehe, die, liest man in [1] nach, für manchen schon entschieden zu sein scheint, möchte ich zunächst die Autapomorphien dieses Taxons darstellen, wie sie schon HENNIG in [3] definierte.

Zunächst fällt bei der Betrachtung eines Tieres dieses Taxons eine **äußere Segmentierung** auf, die allerdings durch eine sekundäre Ringelung, als Scheinringelung bezeichnet, verwischt ist. Aufgrund dieser Scheinringelung ist die Zahl der äußeren Segmente auch nur noch anhand der Extremitätenzahl erkennbar, indem man von der als ursprünglich geltenden Situation ausgeht, daß jedes Segment ein Paar Extremitäten trägt.

Als weitere Autapomorphie, die allerdings gleich einen ganzen Merkmalskomplex repräsentiert, nennt [3] den **“Kopfabschnitt”**. Dieser ist nur unscharf vom übrigen Körper abgegrenzt und daher ist die Frage, wie viele Rumpfsegmente mit dem Prostomium vereinigt sind, umstritten. Dieser Kopfabschnitt trägt nun **ein Paar fühlerförmiger Anhänge**, an deren Basis sich die Blasenaugen der Tiere befinden, **zwei Paar Kieferhaken**, vielleicht als Krallen eines reduzierten Extremitätenpaares, dasjenige des ersten postoralen Segmentes, auch Tritocerebralsegment genannt, tragen sowie **ein Paar Oralpapillen**, die vermutlich Derivate der Extremitäten des zweiten postoralen Segmentes verkörpern. Diese Papillen stellen die Mündung der nicht unbeträchtlichen Schleimdrüsen, von [8] als körperlange Wehrdrüsen angesprochen, die sich aus den Nephridien des zweiten postoralen Segmentes evolviert haben, dar. Außerdem finden wir noch als Anpassung an die terrestrische Lebensweise **Tracheenbüschel**, deren Stigmen, bis zu 75 pro Segment, über den ganzen Körper verstreut liegen.

Außer den hier aufgeführten Merkmalen nennt [8] als auffallende Autapomorphien noch die einästigen, im Gegensatz zu allen Euarthropoda [7] ungegliederten Stummelbeine ohne Gelenkhäute, auch als Lobopodien [7] bezeichnet, sowie die zahlreichen **Kommissuren** des Nervensystems.

Um die eingangs schon angesprochene “mosaikartige Verteilung von Anneliden- und Arthropoden-Merkmalen” [8, S. 420] in der Organisation der Onychophora noch einmal deutlich werden zu lassen, seien im folgenden noch die Synapomorphien der Onychophora zu den Annelida und Arthropoda dargestellt.

2.2 Symplesiomorphien mit den Annelida

Da [7] als einziger zu diesem Thema etwas zu sagen hat, folge ich hier ihren Ausführungen. Als Synapomorphien zu den Annelida sind danach die blasenförmig eingestülpten, im Vergleich zu den bei den Euarthropoda auftretenden Komplexaugen einfach gestalteten **Einzellinsenaugen**, die segmental angeordneten **Nephridien** sowie der durchgehend ausgebildete **Hautmuskelschlauch** zu nennen. Letzterer wird allerdings von [1] als Synapomorphie zu den Euarthropoda vereinnahmt.

2.3 Symplesiomorphien mit den Euarthropoda

Viele Merkmale der Onychophora stellen Symplesiomorphien zu den Euarthropoda dar, was an sich schon ein relativ starker Hinweis darauf ist, daß sie mit diesen zu einem gemeinsamen Taxon Arthropoda zusammengefaßt werden können. Übereinstimmend nach [7] und [8] kann als eines dieser Symplesiomorphien die sklerotisierte α -**Chitin-Protein-Cuticula** genannt werden, die zeitlebens im Abstand weniger Wochen gehäutet werden muß. Des weiteren führt [7] das **Mixocoel**, das von **Ostien** durchbrochene Herz, das weitgehend **offene Blutgefäßsystem**, die mit einem **Sacculus** statt mit Wimperntrichtern beginnenden Nephridien sowie das aus den drei Teilen Proto-, Deutero- und Tritocerebrum aufgebaute **Gehirn** auf. [8] steuert noch das Hämocoel mit Pericardialseptum und eine arthropodenartige Entwicklung bei.

Im [1] findet sich schließlich in Ansätzen die Aufteilung der Autapomorphien auf mehrere an verschiedenen Stellen des Stammbaums sich evolvierende Merkmalskomplexe wieder, wie sie nach [6] schon in der ersten Aufgabe dargestellt wurden. Folgerichtig stellt [1] fest, daß nur die in einer gemeinsamen Stammlinie der Onychophora und Euarthropoda evolvierten Merkmale zu einer Begründung der Monophylie dieser beiden Taxa herangezogen werden kann. Er nennt hier (1) den **geschichteten Hautmuskelschlauch**, der von außen nach innen betrachtet aus je einer Schicht Ringmuskeln, Diagonalmuskeln und einem dicken Bündel Längsmuskeln besteht, un (2) die mit **Sacculi** ausgestatteten Nephridien, die bezüglich ihrer Ausdehnung über den ganzen Rumpf und ihr Nephrostom mit Cilien als ursprünglich angesehen werden.

2.4 Zusammenfassung

Zwar weist die Organisation der Onychophora einen nicht unbeträchtlichen Grad von Eigendifferenzierung auf [8], was anhand der Autapomorphien dieses Taxons deutlich wird, auf der anderen Seite sprechen die in ihrer Bedeutung für die Organisation des Körpers wesentlichen Sympletiomorphien mit den Arthropoda, die nach [1] die einzig mögliche Begründung einer Monophylie beider Taxa liefern können, eine deutliche Sprache. Allgemein kann man wohl davon sprechen, daß derzeit in der Phylogenetischen Systematik relative Einigkeit darüber herrscht, die Onychophora als “erste Stufe der Arthropodisierung” [8, S. 428] an die Basis der Arthropoda zu stellen, mit der sich daraus ergebenden Konsequenz einer Adelphotaxa-Beziehung zwischen Onychophora und den als Euarthropoda, “richtige” Arthropoda, zusammengefaßten anderen Gruppen. Diese Hypothese der Monophylie der Arthropoda (unter Einschluß der Onychophora) scheint auch durch molekularbiologische rRNA-Sequenz-Analysen Bestätigung zu finden [7].

3 Abfolge der Tagmata und Extremitäten bei *Limulus* und Flußkrebse

Besondere Bedeutung innerhalb des Phylogenetischen Systems der Arthropoda kommt nach [7] der Homologisierung der Extremitäten, insbesondere der vorderen, zu. Hilfestellung leistet hierbei der Extremitätentyp, wie etwa Mandibel oder Maxille. Als zentrale Frage erhebt sich jedoch die Cephalisation und ihr Ablauf, insbesondere der Umfang, in dem einzelne Segmente an ihr beteiligt sind. So ist die Grenze zwischen dem “Kopf”, je nach Taxon Prosoma oder Caput genannt, und den sich anschließenden Tagmata, dem Ophistosoma oder Thorax, bei Chelicerata und Mandibulata an verschiedenen Stellen anzusetzen. Eine weitere die Homologisierung erschwerende Besonderheit weisen dekapode Krebse, zu denen auch der Flußkrebse gehört, auf: Bei ihnen überdeckt eine Duplikatur des Kopfhinterrandes, der sogenannte Carapax¹², die Region der thorakalen Laufbeine und schafft so eine dem Prosoma der Chelicerata funktionsanaloge Struktur, die aber aufgrund der an ihr beteiligten Segmente weder dem Cheliceraten-Prosoma noch dem Insekten-Kopf homolog ist.

Wie ähnlich sich bisweilen beispielsweise Chelicerata und Crustacea trotz der phylogenetisch unterschiedlichen Entstehung der Strukturen sein können, wird meines Erachtens auch eindrucksvoll am hier diskutierten Vergleich von *Limulus* und Flußkrebse deutlich.

Noch ein Wort zu Artnamen des Flußkrebse möchte ich hier, mich auf [4] stützend, anfügen: In Europa heimisch sind insgesamt fünf Arten, von denen zwei nähere Erwähnung verdienen. Als früher in fast allen Gewässern verbreiteter Flußkrebse wird der Edelkrebse *Astacus astacus*, zuweilen auch als “Europäischer Flußkrebse” bezeichnet, auch dem Laien bekannt sein, nicht zuletzt als Indikator für sehr sauberes Wasser. Allerdings wurden seine Populationen durch Wasserverschmutzung und die Krebspest stark dezimiert, so daß er heute nur noch sehr selten auftritt. Ein zweiter, im Gegensatz zu *Astacus astacus* weit verbreiteter

¹²span. *carapacho*, Rückenschale, Panzer

Flußkrebs ist der auch im Praktikum präparierte *Oronectes limosus*, der “Amerikanische Flußkrebs”, der 1890 in Deutschland ausgesetzt wurde und sich seitdem stark vermehrte.

Eine Wiederansiedlung von *Astacus astacus* wird anscheinend unter anderem dadurch erschwert, daß *Oronectes limosus* am Erreger der Krebspest, *Aphanomyces astaci*, nicht selbst erkrankt, ihn aber weiterhin in sich trägt und daher potentiell auf *Astacus* mit dementsprechenden Folgen übertragen kann.

Segment	<i>Limulus</i>		<i>Flußkrebs</i>		
	Extremität	Tagma	Extremität	Tagma	
Ac					
1					
2			An		
3	Ch	Prosoma	An	Caput	Cephalo- thorax
4	Lb		Md		
5	Lb		Mx		
6	Lb		Mx		
7	Lb		Mp	Thorax	
8	Lb	Mp/K			
9	Cl	Mp/K			
10	Op/G	Lc/K			
11	Sb/K	Lb/K			
12	Sb/K	Ophisto- soma	Lb/K		
13	Sb/K		Lb/K		
14	Sb/K		Lb		
15	Sb/K		Gp	Pleon	
16	T		Gp		
17		Sb			
18		Sb			
19		Sb			
20		Up			
21			T		

Ac — Acron (Prostomium)	An — Antennen	Ch — Cheliceren
Cl — Chilaria	G — Geschlechtsöffnung	Gp — Gonopoden
K — Kiemen	Lb — Laufbeine	Md — Mandibeln
Lc — zu Chelae umgebildete Laufbeine	Op — Operculum	Mp — Maxillipeden
Mx — Maxillen	Up — Uropoden	Sb — Schwimmbeine
T — Telson		

Tabelle 1: Vergleich der Extremitäten von *Limulus* und *Flußkrebs*, aus [7], leicht verändert

3.1 Tagmata und Extremitäten der Chelicerata nach [7]

Betrachtet man die Extremitäten der Chelicerata, so fällt, besonders auch bei einem Blick in die vergleichende Tabelle, auf, daß sie weder Antennen noch Mandibeln besitzen. Ihr vorderstes Gliedmaßenpaar sind die Cheliceren¹³, scherentragende Extremitäten, die ihnen auch ihren Namen eingetragen haben. Das zweite Extremitätenpaar erfährt innerhalb der Chelicerata eine vielfältige Ausgestaltung. So ist es bei den Xiphosuren, deren einzige rezente Art der hier im Vordergrund stehende *Limulus polyphemus* ist, ein normales Laufbeinpaar. Bei den anderen Vertretern der Chelicerata werden diese Gliedmaßen als Pedipalpen, spezialisierte Kiefertaster, angesprochen. Diese können wiederum, wie etwa bei Skorpionen und Pseudoskorpionen als die wohlbekannten mächtigen Scheren ausgebildet sein, oder aber sie schließen den Mundvorraum nach hinten ab, was sich anatomisch in der Verbreiterung ihres basalen Gliedes auswirkt.

¹³gr. *χίλη*, Schere; *κέρας*, Horn

Wenden wir nun unseren Blick von den Kopftremitäten ab, hin zur etwas allgemeineren Betrachtung der gesamten Körpergliederung, so finden wir auch hier ursprünglich eine große Variationsbreite, die sich allerdings innerhalb der Chelicerata zunehmend verliert. Wichtigstes Merkmal dürfte hier die durchgängige Zweiteilung des Körpers in das **Prosoma**, den Vorderkörper, und das Ophistosoma¹⁴ sein. Während ersteres immer aus sechs Segmenten besteht, die so miteinander verschmolzen sind, daß eine Unterscheidung getrennter Abschnitte mit Mundwerkzeugen und Laufbeinen, etwa analog der Kopf/Thorax-Gliederung der Insecta, niemals möglich ist.

Das **Ophistosoma** weist hingegen mannigfache Differenzierungen bezüglich Segmentzahl und -verschmelzung auf. Besteht es bei den Scorpiones, die laut [7] als erste Tiere im Silur¹⁵ zum Landleben übergangen, aus dreizehn Segmenten, deren fünf letztere ähnlich wie bei den ausgestorbenen Eurypterida zu schmalen, das mit Giftblase und Endstachel bewehrte Telson tragenden Ringen verengt sind, trägt das Ophistosoma bei *Limulus* kiementragende, plattenförmige Schwimmbeine. Dieses Merkmal wird als ursprünglich angesehen und daher als ein weiteres Argument für die basale Stellung der Xiphosura und damit des als "lebendes Fossil" [4] geltenden *Limulus* innerhalb der Chelicerata gewertet. Bei den Arachnida ist das Ophistosoma, das wie bei den Scorpiones aus dreizehn Segmenten aufgebaut ist, sackförmig. Die Abfolge der einzelnen Segmente ist anhand der Embryonalentwicklung und der Gliederung der dorsalen Längsmuskeln anatomisch nachvollziehbar. Werfen wir abschließend noch einen Blick in die Gruppe der Milben (Acari), den Zwergformen der Arachnida, treffen wir hier einen aus Pro- und Ophistosoma verschmolzenen, als ungegliederter Sack erscheinenden Körper an.

Auf zwei spezielle Bildungen des Ophistosomas von *Limulus* sei hier noch kurz eingegangen: Die Chilaria¹⁶ als erste Extremität des Hinterleibes ist ein stark reduziertes, eingliedriges Extremitätenpaar, das auf sie folgende Operculum stellt eine die Geschlechtsöffnung verschließende, entsprechend plattenförmig ausgebildete Struktur dar.

3.2 Tagmata und Extremitäten der Crustacea

Die Crustacea gehören, wie aus Abb. 1 hervorgeht, innerhalb der Euarthropoda zu den Mandibulata, ihr Adelphotaxon innerhalb dieser Gruppe sind die Tracheata. Im Unterschied zu den Chelicerata besitzen die Crustacea Mandibeln, Maxillen und Antennen als Kopftremitäten, von letzteren jeweils zwei Paare. Diese fünf Paar Kopftremitäten sind neben den sechs Ganglienpaaren auch das einzige Indiz für eine ursprüngliche Kopfmeterie, da das Caput im Gegensatz zu Thorax und Pleon respektive Abdomen weder innerlich noch äußerlich Segmentgrenzen erkennen läßt. Ein wichtiger Punkt bei der Abgrenzung der Crustacea zu ihrem Adelphotaxon, den Tracheata, ist die Tatsache, daß bei den Insecta, dem bei weitem größten Taxon innerhalb der Tracheata, ja der gesamten Arthropoda, die beiden Gelenke an den Grenzen zwischen Caput und Thorax sowie diesem und dem Abdomen immer an der gleichen Segmentgrenze lokalisiert ist, während sich diese bei den Crustacea bei analogen Tagmata variabel gestaltet [7].

Extremitäten des Flußkrebse Ein finaler Höhepunkt der Besprechung der eher basalen und gegenüber den Tracheata in der Artenzahl deutlich zurücktretenden Gruppen der Arthropoda sei hier mit der Besprechung der Extremitäten des Flußkrebse, im wesentlichen nach [5], gesetzt.

Während die **erste Antenne**, aufgrund ihrer verglichen mit der auf sie folgenden zweiten Antenne geringen Größe auch als Antennula bezeichnet, an ihrer auf den drei aufeinanderfolgenden Stammgliedern aufsitzenden Außengeißel chemorezeptorische Sinnesborsten und

¹⁴gr. *ὀπισθεν*, hinten

¹⁵nach der Zeitskala der absoluten Geochronologie die Periode zwischen Ordovizium und Devon, etwa 418 bis 400 Millionen Jahre vor heute [4]

¹⁶gr. *χείλος*, Lippe, Rand

an ihrem ersten Stammglied die Statocyste, das Gleichgewichtsorgan des Tieres, trägt, ist die **zweite Antenne** das wichtigste Tastorgan des Krebses. An ihrem ersten Stammglied mündet das Antennennephridium, außerdem besitzt auch sie wie die erste Antenne zwei Geißeln, den Endopodit als lange Geißel sowie den auch als Scaphocerit bezeichneten Exopodit, den als dreieckige Schuppe ausgebildeten äußeren Ast. Die auf sie folgenden **Mandibeln** sind die ersten Mundgliedmaßen. Sie weisen eine innen gezähnte, massive Kaulade, die dem Coxa-Enditen (dem inneren Anhang des Hüftgledes) entspricht, sowie den Palpus (Taster) auf. Als nächstes folgen die **zwei Maxillenpaare**, Strukturen, die wesentlich zarter als die Mandibeln gebaut und nach innen gerichtet mit blattförmigen Kauladen ausgestattet sind.

Unmittelbar an diese schließen sich die **Maxillipeden**, zu deutsch Kieferfüße, an. Mit ihnen beginnt gleichzeitig der Thorax, der allerdings funktionell mit dem Caput zum Cephalothorax zusammengefaßt ist. Vom ersten zum dritten Maxillipeden-Paar wird der Spaltfußcharakter immer deutlicher, sie tragen als lateralen Anhang ein Epipodit, das beim ersten Maxilliped für die Erneuerung des Atemwassers in der Atemhöhle sorgt, bei den beiden folgenden die Kieme verkörpert. Als zusätzliche Funktion der Maxillipeden und Maxillen sei hier noch das Festhalten der Nahrung und deren Weiterleitung an die Mandibeln genannt.

Als auffälligste Struktur folgen hierauf die **Peraeopoden**, zumindest bei Decapoda fünf Paar Schreitfüße, die aus sieben oder durch Verwachsung teilweise auch nur aus sechs Gliedern bestehen, von denen zwei auf den Protopoditen, die anderen fünf auf den Endopoditen entfallen. Ein Exopodit fehlt durchgängig. Die zum Teil mächtige Ausmaße erreichende Chela (Schere) entsteht durch Verlängerung des vorletzten Gliedes der Extremität, das sich fingerförmig über die ansatzstelle des letzten Gelenkes hinaus vorschiebt. Beim Flußkrebse finden wir am ersten Peraeopoden-Paar eine große, an den beiden folgenden Laufbein-Paaren kleine Scheren.

Die **Pleopoden**, die Beine des Hinterleibes, unterstützen die Schwimmbewegungen der Krebse und dienen darüber hinaus bei ♀ Organismen, bei denen eines der fünf Paare reduziert ist, zum Festhalten der befruchteten Eier und Embryonen. Bei ♂ Tieren sind die beiden vorderen der fünf Paare zu Begattungsorganen, den Gonopoden, umgebildet. Ab dem zweiten Paar dieser Extremitäten tritt auch der Spaltfußcharakter wieder deutlich zutage. Als Extremitäten des letzten Segmentes sind die **Uropoden** an der Bildung des Schwanzfächers, genauer seiner beiden Seiten, beteiligt. Daraus leitet sich auch ihre breite, plattenartige Form ab. Als mittlere Platte des Schwanzfächers dient schließlich das Telson, das an seiner Unterseite den After trägt, aber im Gegensatz zu den Uropoden nicht als Extremität, aber mangels einer Coelomanlage auch nicht als echtes Segment, sondern lediglich als postsegmentaler Körperabschnitt [4] angesprochen werden kann.

Literatur

- [1] AX, PETER: *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik* (Gustav Fischer, 1999).
- [2] CZIHAK, G., H. LANGER und H. ZIEGLER (Hg.): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, 1996), sechste Aufl.
- [3] HENNIG, WILLI: *Wirbellose Bd. II* (Gustav Fischer, 1994).
- [4] HERDER VERLAG (Hg.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., 1983-92 und 1994/95).
- [5] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 23. Aufl.
- [6] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Systematische Zoologie* (Gustav Fischer, 1997).
- [7] WEHNER, R. und W. GEHRING: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.
- [8] WESTHEIDE, W. und R. RIEGER (Hg.): *Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose* (Gustav Fischer, 1996).