

Protokoll Arthropoda II

Myriapoda, Insecta

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

17. Dezember 1999

Einführung

Jeder der für das gemeinsame Taxon von Chilopoda, Progoneata und Insecta gebräuchliche Name, ob nun Tracheata, Antennata, Monantennata oder Atelocerata, gründet auf einer Autapomorphie dieser Gruppe. Stand das Tracheensystem Pate bei der Einführung des Begriffes Tracheata, so war es das Fehlen eines zweiten Antennenpaares bei den drei anderen Bezeichnungen: Antennata, Monantennata (“mono — Antennata”) oder schließlich Atelocerata (a — telo — cerata, “ohne hintere Fühler”). Daher stellt die Namensvielfalt in diesem Falle auch kein echtes Problem dar, kann man doch über die im Namen anklingende Autapomorphie eindeutig auf die Gruppe schließen.

Die Tracheata sind in allen Lebensräumen zu finden: Sowohl in terrestrischen Ökosystemen wie Boden, Strauchschicht oder Baumkronen als auch in aquatischer Umwelt — einige Insekten und deren Larven leben im Süßwasser, wenige salztolerante Arten im Küstenbereich und mit Vertretern der Halobatidae machen sie sogar vor der Oberfläche der offenen Ozeane nicht halt. Die eigentliche Besonderheit ist jedoch ihr Vorkommen in der Luft als geflügelte Insecta. [9]

Der Artenreichtum der Tracheata ist ungeheuer, alleine eine Million Insektenarten ist beschrieben, die Hochrechnungen reichen jedoch bis zu dreißig (!) Millionen Arten. Insbesondere über die Assoziation der bisher untersuchten Bäume in den Tropen mit pro Species etwa sechshundert Insektenarten und eine Schätzung der tropischen Baumvielfalt auf summa summarum fünfzigtausend Arten liefern solche astronomischen Zahlen. Dem stehen etwa dreitausend unter den Chilopoda und noch einmal zehntausend zu den Progoneata zusammengefaßte Arten als fast verschwindend kleine Minorität, zusammengefaßt als Myriapoda gegenüber.

Für die Evolution stellen diese Artenzahlen, insbesondere der Insecta, innerhalb derer die Coeloptera mit rund einer halben Million Arten ihrerseits dominieren, ein eindeutiges Votum für das “Erfolgsmodell” Tracheata dar, das rezent teilweise erstaunliche Leistungen aufweisen kann, etwa bezüglich des Nervensystems und der Sinnesorgane oder auch der Tracheen als effektivstes Atmungssystem des Tierreiches.

Als **Grundmuster** können neben der terrestrischen Lebensweise und den mit ihr in Zusammenhang stehenden und im Rahmen der dritten Frage behandelten Merkmalen nach [1] noch die Reduktion des zweiten Antennenpaares aus dem Grundmuster der Mandibulata sowie die durch die vollständige Reduktion des Endopoditen nicht mit einem Palpus¹ ausgestattete Mandibel. Über letztere Autapomorphie gibt es einige Unsicherheiten, so auch den Vorschlag, dieses Merkmal der Stammart der Myriapoda zuzurechnen, die allerdings für die hier benötigte Systematisierung nicht von Bedeutung sind.

¹[lat. *palpare*, streicheln, betasten, *palpus*, Taster] An den Mundwerkzeugen befindliche, mehrgliedrige Teile, die dem Tasten, aber auch Schmecken und Riechen dienen. [5]

Aufgaben

1. Nennen Sie die Synapomorphien, die Crustacea und Antennata als Schwestergruppen ausweisen!
2. Nennen Sie Beispiele für eher homonome bzw. heteronome Metamerie und Tagmabildung bei Arthropoda!
3. Welche Merkmale der Antennata können als Anpassungen an das Landleben interpretiert werden?

1 Synapomorphien der Crustacea und Antennata

Die Besprechung von Synapomorphien impliziert schon durch die Verwendung des Begriffes *Synapomorphie* das Ziel der Überlegungen, beide Taxa zu einem Monophylum zusammenzufassen. Tatsächlich werden Crustacea und Tracheata (Antennata) häufig in einem gemeinsamen Taxon Mandibulata zusammengefaßt. Hier handelt es sich, wie strenggenommen bei allen Fragestellungen des Phylogenetischen Systems, um eine Hypothese — wir können nur anhand der Untersuchung rezenter Lebewesen oder auch Fossilien Schlüsse ziehen, wie sich bestimmte Merkmale entwickelt haben könnten, diese Entwicklung aber weder beobachten noch jemals experimentell falsifizieren, eine wesentliche Voraussetzung für jede Theorie.

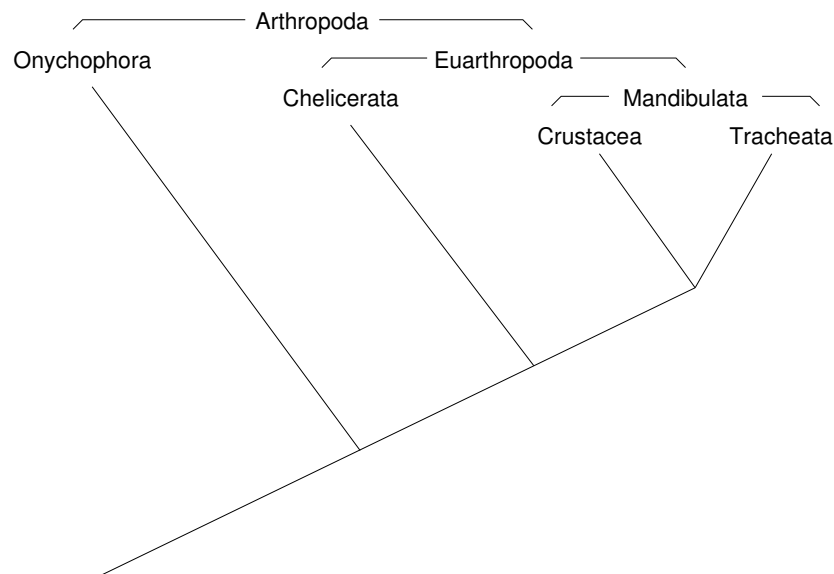


Abbildung 1: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Arthropoda, aus [1]

Ob man aus der Tatsache, daß AX in [1] trotz der neuen Erkenntnisse aus Analysen ribosomaler DNA von FRIEDRICH & TAUTZ (1995)² sowie über spezielle Übereinstimmungen von Facettenaugen und Nervensystemen bei Crustacea und Insecta (NILSSON & OSARIO 1997, WHITTINGTON & BACON 1997, DOHLE 1997), die diese Hypothese in Frage stellen, trotzdem an der Adelphotaxa-Beziehung und dem Taxon Mandibulata festhält, schließen darf, daß er insbesondere der DNA-Analyse keinen hohen Stellenwert beimißt, sei dahingestellt. Mir persönlich scheinen Aussagen über Verwandtschaftsbeziehungen, die anhand der Sequenzierung lediglich verschwindend geringer DNA-Mengen einzelner Organismen gemacht wurden, allein aufgrund ihrer vollkommen ungenügenden statistischen Sicherheit als fragwürdig.

Die in der Literatur aufgeführten Synapomorphien von Crustacea und Antennata³ lassen

²zitiert nach [1], alle Angaben siehe dort

³je nach Autor auch: Tracheata, Monantennata, Atelocerata [9]

sich allgemein relativ gut in vier Abschnitte gliedern: Wie schon bei der Behandlung der Arthropoda in ihrer Gesamtheit angesprochen, nehmen die **Extremitäten** und insbesondere deren Homologisierung eine zentrale Stellung bei der Aufklärung phylogenetischer Beziehungen innerhalb der Arthropoda ein [8]. Weitere Aspekte betreffen das **Nervensystem**, hier insbesondere Zellmuster und spezifische Neuropeptide, sowie der Bau der **Ommatidien**. Als letzter Komplex sei die **Häutung**, hier die Existenz einer speziellen Häutungsdrüse, genannt. Anhand dieser Gliederung möchte ich im folgenden auf die Synapomorphien der beiden Taxa eingehen.

1.1 Extremitäten

Die Betrachtung der Extremitäten im Rahmen der Autapomorphien der Mandibulata beschränkt sich im Wesentlichen auf die Ausdifferenzierung der Gliedmaßenpaare des Kopfes. In [4] lesen wir dazu, die Extremitäten des Gnathocephalons seien im Grundmuster der Mandibulata zu **Mundwerkzeugen** umgebildet. In dieser Aussage ist schon fast alles enthalten, was es zu sagen gibt, auch wenn sie in dieser Form nicht unbedingt zum tieferen Verständnis beiträgt. Hinter dem Begriff Gnathocephalon verbergen sich die drei auf das Tritocerebralsegment, das erste postorale Segment, folgenden drei Segmente (vgl. Abb. 2). Sowohl bei Crustacea als auch bei Tracheata sind als Extremitäten an diesen drei Segmenten die Mandibeln am ersten, die ersten Maxillen, aufgrund ihrer geringen Größe auch Maxillulae genannt, am zweiten und schließlich die 2. Maxillen am letzten Gnathocephalon-Segment ausgebildet.

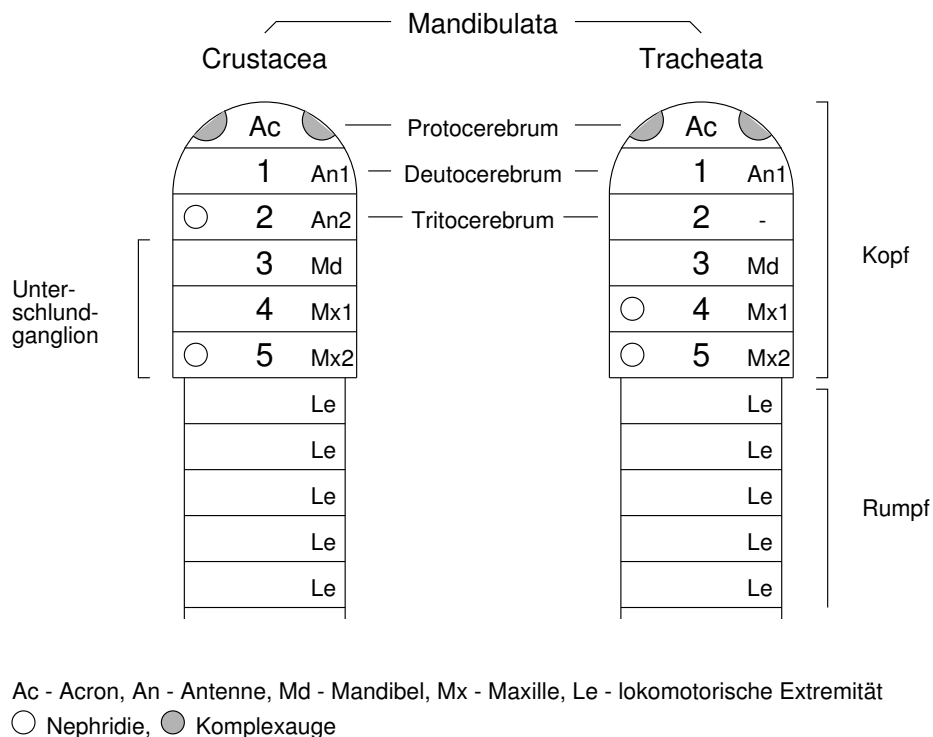


Abbildung 2: Schemata des Vorderendes der Mandibulata, aus [1], leicht verändert.

Bei den **Mandibeln** handelt es sich um das namensgebende Element der Mandibulata [1], das am Protopoditen mit einem kräftigen, als Kaulade der Bearbeitung von Nahrung dienenden Enditen ausgestattet ist. Die Entstehung der **zweiten Maxille** ist umstritten [1], als mögliche Varianten werden einerseits die Entstehung in der Stammlinie der Mandibulata oder aber die konvergente Herausbildung innerhalb der beiden Adelphotaxa der Mandibulata, Crustacea und Tracheata, diskutiert. Aus diesem Grund versieht Ax dieses Merkmal in seiner Auflistung der Autapomorphien der Mandibulata auch mit einem Fragezeichen [1].

Zu den Extremitäten der ersten beiden Segmente des Kopfes, dem Deuto- und Tritocerebralsegment, bleibt noch anzumerken, daß sie als **erstes und zweites Antennenpaar** im Grundmuster der Mandibulata anzusetzen sind [1], wobei das zweite Antennenpaar bei den Tracheata reduziert ist. Daher spricht man bei den Tracheata von diesen Antennen auch als Fühler. Bei den Crustacea dagegen erfüllt dieses zweite Antennenpaar eine wichtige Funktion als Tastorgan [6].

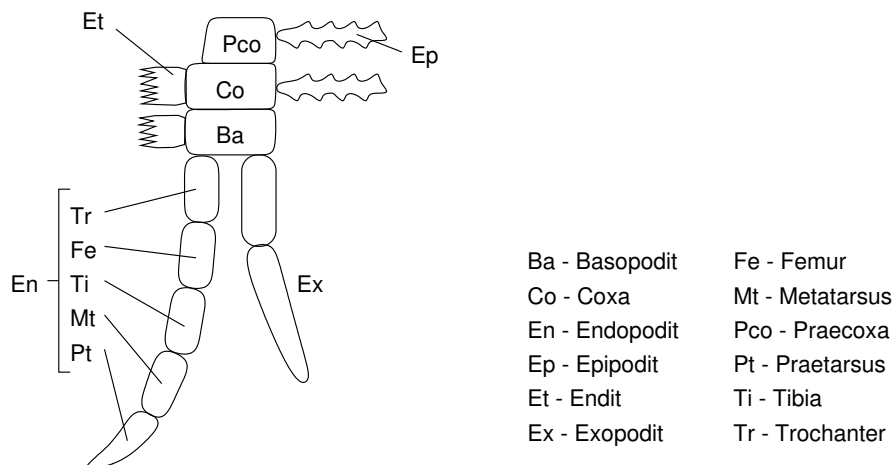


Abbildung 3: Spaltbein der Arthropoda, stark schematisiert (Original)

Bevor ich zu den weiteren Extremitäten der Mandibulata komme, möchte ich an dieser Stelle noch anmerken, daß auch die **Cephalisation** an sich nach [9] eine Autapomorphie darstellt. Der Kopf erscheint als einheitliches Tagma und ist aus dem Acron und eventuell sechs Segmenten entstanden, wobei die Existenz des Praeantennalsegmentes umstritten ist [9] und es in [1] überhaupt nicht genannt wird⁴. Allerdings ist die Frage nach der Existenz dieses Segmentes für die Behandlung der Extremitäten nicht von Bedeutung, da es keine solchen besäße.

Generell sind im Grundplan der Mandibulata alle Extremitäten als **Spaltbeine** (vgl. Abb. 3) ausgebildet [4] und bestehen aus dem im Grundplan wohl ungegliederten Protopodit, dem Endo- und Exopodit. Als Argument für diese These wird angeführt, daß die Ausbildung der Mandibeln jünger sei als der Spaltbeincharakter und damit letzterer auch älter sein müsse als die Aufspaltung der Mandibulata in ihre Teilgruppen [4]. Im Gegensatz zum Protopodit weist der Endopodit eine Unterteilung in fünf Glieder auf, den auch als Ischiopodit oder Ischion bezeichneten Trochanter, den Femur, auch Meropodit oder Meros, die Tibia oder Carpopodit, Carpos, den Metatarsus (Propodit, Propodos) und schließlich den Praetarsus, der mit Dactylopodit, Dactylos und Telotarsus drei weitere Namen trägt. Dafür trug der Protopodit auf seiner Medialseite bewegliche Endite, die dem Nahrungstransport dienten, sowie auf seiner Außenseite blattförmige Epipodite. Ebenfalls wahrscheinlich schon im Grundplan der Mandibulata verankert ist die Funktion der Rumpfe Extremitäten als Filterapparat [4].

1.2 Nervensystem

Hinweise auf Autapomorphien der Mandibulata bezüglich des Nervensystems fanden sich nur bei [9]. Hier werden zwei Merkmalskomplexe angeführt. Zum einen zeigt das **Zellmuster des**

⁴“Molekulare Markierungen von Zellen, die das Polaritätsgen engrailed [die Expression dieses Polaritäts- oder Segmentierungsgens erfolgt in einem Querstreifen von Zellen am Hinterrand sich entwickelnder Segmente] in aufeinanderfolgenden Segmenten exprimieren, habe offensichtlich den langen Streit um die Zahl der Segmente im Kopf der Euarthropoda beendet (SCHOLTZ 1995, 1997). Gemäß den molekularbiologischen Befunden existiert kein Präantennalsegment zwischen dem Acron und dem Segment der Antennen.” [1, S. 92]

Nervensystems von Crustacea und Insecta weitgehende Übereinstimmungen. Jedes Neuromer⁵ enthält verschiedene, sich bei beiden Gruppen auffällig in relativer Lage und Identität gleichende Zelltypen. Das zweite mit dem Nervensystem zusammenhängende Indiz für eine Zusammengehörigkeit beider Gruppen ist die Existenz **spezifischer Neuropeptide**, die außerhalb der Mandibulata nicht vorzukommen scheinen. Es handelt sich hier einmal um RPCH (red pigment concentrating hormone), das bei Crustacea in der Sinusdrüse⁶ gebildet wird und fast mit dem dort in der Corpora cardiaca⁷ gebildeten AKH (adipokinetic hormone) der Insecta identisch ist, sowie um CCAP (crustacean cardioactive peptide) der Crustacea, das ebenfalls bei Insecta nachgewiesen wurde, dort vermutlich aber andere Funktionen übernimmt.

1.3 Ommatidien

Im Gegensatz zu den Chelicerata sind bei den Mandibulata die Komplexaugen meist erhalten [4]. Diese Facettenaugen bestehen aus meist zahlreichen, dicht stehenden Einzelaugen, den Ommatidien, deren Zahl innerhalb der Mandibulata zwischen wenigen und vielen Tausend schwankt. Ein Paradebeispiel für eine sehr hohe Anzahl von Ommatidien sind Libellen: Je nach Autor werden Zahlen zwischen zwanzig– [9] und dreißigtausend [8] genannt.

Die Ommatidien der Mandibulata sind bis in alle Einzelheiten grundsätzlich gleich gebaut. Das geht sogar soweit, daß sich beide Grundtypen, jeweils von Crustacea und Tracheata, Zelle für Zelle homologisieren lassen. Dennoch kommt es in manchen Gruppen zu deutlichen Abweichungen von diesem Grundschema. So sind die Facettenaugen der Arachnida, Chilopoda und Diplopoda beispielsweise zu Gruppen modifizierter Ommatidien aufgelöst, die zu den Chilopoda gehörenden Notostigmophora besitzen sogenannte Pseudofacettenaugen.

Betrachten wir den spezifischen Bau der Ommatidien näher, können wir drei funktionell verschiedene Strukturen unterscheiden: Die Linse, auch **Cornea** genannt, ist eine cuticuläre Linse, die von zwei Zellen sezerniert wird. Je nachdem, ob es sich um ein Ommatidium der Crustacea oder Insecta handelt, werden sie entweder als Corneazellen oder Hauptpigmentzellen bezeichnet, sie erfüllen jedoch, trotz geringer anatomischer Unterschiede, identische Aufgaben. Eine evolutive Neuheit der Mandibulata und damit eine Autapomorphie dieses Taxons stellt der ursprünglich stets von vier Semperzellen gebildete **Kristallkegel** dar [1]. Ihm kommt die Funktion eines zweiten lichtsammelnden Apparates zu. An den Kristallkegel nach innen anschließend bilden die **Retinulazellen** einen Kranz von acht Zellen. In ihrem Zentrum bilden sie das **Rhabdom**, einen stabförmigen Lichtleiter, der durch regelmäßig gepackte, senkrecht zum Lichteinfall verlaufende Mikrovillissäume charakterisiert ist. Als **Rhabdomer** wird dabei je der Saum einer solchen Retinulazelle bezeichnet. Im Sinne eines scharfen Abbildes ist es notwendig, die einzelnen Ommatidien gegeneinander optisch zu isolieren. Diese Aufgabe übernehmen Pigmente, die in den Retinulazellen sowie eigens diesem Zweck dienenden, kranzförmig um jedes Ommatidium liegenden **Nebenpigmentzellen** angereichert sind. [9]

Wie schon angesprochen, kommt es in einigen Gruppen der Mandibulata zu Abänderungen der Anatomie der Ommatidien vom soeben besprochenen Grundschema. Als Sonderentwicklungen wäre hier einerseits der Zerfall in wenige Einzelommatidien zu nennen, wie er etwa bei Juvenilformen von Lepidoptera und Trichoptera vorkommt. Aber auch die Fusionierung aller Cornea–Linsen zu einer gemeinsamen großen Linse, die dann über den ursprünglichen Retinulae zu liegen kommt, das dann sogenannte unicornale Facettenauge der

⁵[gr. *νεῦρον*, Nerven; *μέρος*, Teil], segmentale Abschnitte des sich entwickelnden Nervensystems [5]

⁶[lat. *sinus*, Bucht], im Augenstiel am Eingang eines großen Blutsinus gelegenes Neurohämalorgan höherer Krebse. Bei Neurohämalorganen handelt es sich um zu Zentren zusammengefaßte, von Bindegewebe umgebene terminale Abschnitte neurosekretorisch tätiger Neurone, die mit dem Blut– bzw. Hämolympsystem in Verbindung stehen und auf Reize hin das gespeicherte Neurosekret als Neurohormon ausschütten. [5]

⁷[lat. *corpus*, Körper; gr. *καρδία*, Herz], meist paarige Hormondrüsen der Insecta hinter dem Oberschlundganglion nahe des Aortenvorderendes. Sie dienen als Neurohämalorgan und Produktionsstätte eigener Hormone. [5]

Hymenoptera-Larvae und gewissermaßen die Kombination aus diesen beiden Phänomenen, der Zerfall des Facettenauges in Gruppen von Ommatidien und eine anschließende Fusionierung, wie sie etwa bei Chilopoda oder auch holometabolen⁸ Insecta auftritt, sei hier nicht verschwiegen. [9]

Eine gegenüber diesen tiefgreifenden Abwandlungen des Grundbauplanes lediglich marginale Veränderung stellen die **Superpositionsäugen** dar, wie sie besonders bei nachtaktiven Crustacea und pterygoten⁹ Insecta zum Zwecke der Erhöhung der Lichtausbeute auftreten. Die Besonderheit dieses Augentyps gegenüber dem als Grundtyp beschriebenen Appositionsauge ist das Fehlen der optischen Abschirmung der Ommatidien gegeneinander. [9] Das hat einerseits zur Folge, daß die Lichtstrahlen treten auch in benachbarte Ommatidien überzutreten vermögen, wodurch die Empfindlichkeit teilweise so enorm gesteigert wird, daß sie sogar diejenige des menschlichen Auges übertrifft [8], muß jedoch mit einer verringerten Bildschärfe bezahlt werden. Doch selbst diesen Nachteil vermögen einige Insecta zu kompensieren, indem sie tagsüber ihr Superpositionsauge dadurch funktionell zu einem Appositionsauge umwandeln, daß ein Schirmpigment entlang der Ommatidiengrenzen innerhalb der sekundären Pigmentzellen in die klare Zone einwandert und für eine optische Isolierung der Ommatidien gegeneinander sorgt [8].

Das **Leistungsvermögen** der Facettenaugen liegt verglichen mit dem der Linsenaugen der Cephalopoda und Vertebrata weit zurück, auch bietet dieser Augentyp durch die starren Cuticula-Linsen keine Möglichkeit einer Akkomodation. Dafür zählen jedoch einerseits die Wahrnehmung polarisierten Lichtes sowie ein insbesondere bei Insecta ausgeprägtes Farbsehen, das oft bis weit in den UV-Bereich hineinreicht, zu den besonderen Leistungen des Arthropoda-Rhabdoms.

1.4 Häutung

Während die Häutung in das Grundmuster der Arthropoda gehört, stellt die Existenz einer **Häutungsdrüse** übereinstimmend nach [9] und [1] eine Autapomorphie der Mandibulata dar. Im Gegensatz zu diesen findet die Produktion des Häutungshormons bei Chelicerata nämlich verstreut in der Epidermis statt. Das in der Drüse produzierte Hormon ist bei Crustacea und Tracheata chemisch nahezu identisch. Die etwas unterschiedliche Bezeichnung der Häutungsdrüse bei den verschiedenen Taxa der Mandibulata geht auf ihre embryogenetische Entstehung zurück: Das **Y-Organ** der Crustacea bildet sich aus Ektodermalzellen, den Zellen eines zusammenhängenden Epidermisabschnittes, der sich im Segment der zweiten Maxillen nach innen zu einer Drüse einstülpt. Bei den Insecta verlagert sich diese Drüse dann zusätzlich noch in den Prothorax und heißt daher bei Tracheata folgerichtig **Prothorax-Drüse** (WÄGELE 1993).

Ein Merkmal, das in der Literatur als Apomorphie unterschiedlich zugeordnet wird, ist die Larve der Mandibulata. Während HENNIG dem Grundmuster der Mandibulata eine **naupliusartige Kurzkeimlarve** unterstellt [4], wird sie von AX den Crustacea als Autapomorphie zugerechnet [1]. Die für Crustacea typische Nauplius-Larve, eine "segmentierte Kopflarve" [8], weist zu Beginn, also kurz nach dem Schlüpfen, nur wenige Segmente auf und bildet die gruppenspezifische endgültige Segmentzahl erst während der postembryonalen Ontogenese in Verbindung mit dort ablaufenden mehreren Häutungen. Dieser Vorgang, als *Anamerie* bezeichnet, kommt innerhalb der Arthropoda außer bei Crustacea nur bei Myriapoda und wenigen primär flügellosen Insekten vor [8].

⁸gr. ὅλος, ganz; μεταβολή, Veränderung

⁹gr. πτέρυξ, Flügel, Feder

2 Beispiele für homonome/heteronome Metamerie und Tagmabildung bei Arthropoda

Unter **Metamerie** versteht man die Körpergliederung in mehrere aufeinanderfolgende Segmente. Je nachdem, ob diese Metamere eher gleichförmig oder deutlich voneinander abweichend gestaltet sind, spricht man von homonomer oder heteronomer Metamerie [8]. Einen Schritt weiter geht die Ausbildung von **Tagmata**¹⁰, morphologisch abgegrenzten funktionellen Abschnitten eines primär homonom gegliederten Körpers [5].

Generell findet sich in den im phylogenetischen Stammbaum eher basal angesiedelten Gruppen der Arthropoda eine eher homonome Körpergliederung, die als ursprünglich angesehen wird und somit auch wieder die Stellung der entsprechenden Taxa mitbestimmt. Diese Gliederung folgt dem generellen Schema einer Einteilung von einfacheren zu komplexeren Strukturen und kommt in Gestalt der Höherentwicklung als eines der zentralen Argumente für eine Evolution daher.

Im folgenden möchte ich, mich dieser Gliederung anschließend, Schritt für Schritt die einzelnen Taxa der Arthropoda wie in Abb. 1 dargestellt durchschreiten und kurze Beispiele für eine eher als homonom respektive heteronom geltende Körpergliederung nennen und gegebenenfalls erläutern.

Eine Anmerkung sei mir noch erlaubt: Die folgende Gliederung widerspricht grundlegend den Adelphotaxa-Beziehungen des phylogenetischen Systems, dessen bin ich mir sehr wohl bewußt und ich möchte mit ihr auch keine diesbezüglichen Aussagen machen, aber sie scheint mir aus Gründen der Übersichtlichkeit notwendig. Die korrekten Taxa-Beziehungen entnehme man den Kladogrammen, insbesondere der Abb. 1, die das System im wesentlichen nach [1] darstellen.

Onychophora

Die schon im vorausgehenden Protokoll eingehend behandelten Onychophora, jene urtümlich anmutende Gruppe an der Basis des gegenwärtigen Systems der Arthropoda, der die restlichen Arthropoden-Taxa als Euarthropoda gegenüberstehen, besitzen nach [8] eine Reihen von “Annelidenmerkmalen”. Zu diesen gehören die segmental angeordneten **Nephridien** und der durchgehend ausgebildete **Hautmuskelschlauch**. Zusammen mit der nur noch durch die paarweise angeordneten **Extremitäten** — ungegliederte, kurze, konische “Stummelfüße” [1], auch als Lobopodien [8] oder Oncopodien [1] bezeichnet, eine Autapomorphie der Onychophora — kenntlichen¹¹ metameren Gliederung sind diese Merkmale wohl als homonome Metamerie zu werten.

Schon eher heteronom ist die, wenn auch nur schwach ausgebildete, Gliederung des gesamten Körpers dieser Tiere in einen **Kopfabschnitt** und einen **Rumpf**. Gekennzeichnet wird der Kopf durch drei Paar “ganz verschieden differenzierter Extremitäten”, deren morphologische Interpretation auf Schwierigkeiten stößt [1]. Inwieweit das ebenfalls in [1] angesprochene Fehlen jeglicher Untergliederung des Gehirns als Heteronomie anzusprechen ist, sei hier mangels genauerer Befunde dahingestellt.

Chelicerata

Als wichtigstes und jedem von den Arachnida gut vertrautes Merkmal der Chelicerata bezüglich der Körpergliederung kann die Zweiteilung in **Pro- und Ophistosoma** gelten, die allerdings gleich im ersten Subtaxon der Chelicerata, den Pantopoda (vgl. Abb. 4) reduziert wird [1]. Mit dem Prosoma besitzen die Chelicerata ein sowohl auf die Lokomotion als

¹⁰gr. *τάγμα*, Anordnung

¹¹bedingt durch eine dünne Chitincuticula, die eine von der Körpersegmentierung unabhängige, feine Rinne aufweist, sowie das das Körperinnere wie bei Arthropoda (Euarthropoda) ausfüllende Mixocoel

auch auf Sinneswahrnehmungen spezialisiertes Tagma, das meist ungegliedert erscheint¹².

Die **Trilobita**¹³ als nur fossil im Kambrium bis Perm¹⁴ bekannte Gruppe weisen eine **doppelte Dreiteilung** ihres Körpers auf. Namengebend war dabei nach [8] die Quergliederung in den medialen Axial und zwei seitliche Pleural-“Lappen”. Axial können Cephalon, Thorax und Pygidium unterschieden werden. Soweit noch eher heteronome Merkmale, kommt mit den **Extremitäten** mit Ausnahme eines Paares vielgliedriger Antennen wieder die homonome Komponente ins Spiel: Alle weiteren Gliedmaßen sind gleichartig als ein nur bei Trilobita vorkommender Typ Spaltbeine ausgebildet. [8]

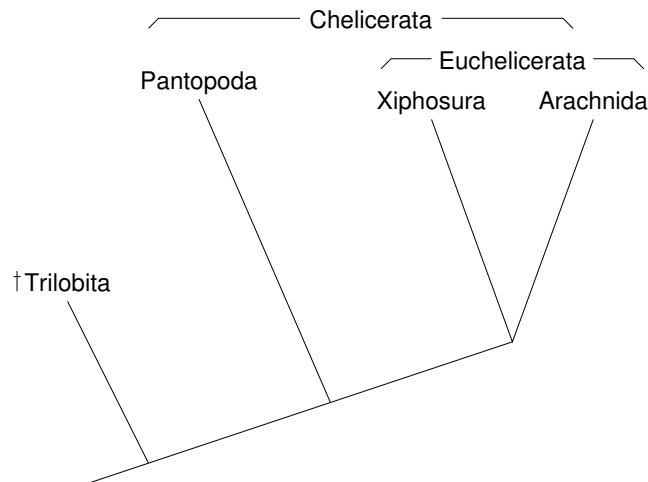


Abbildung 4: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Chelicerata, ergänzt um die †Trilobita, aus [1], verändert nach [2]

Als einst weltweit verbreitete Meeresbewohner stehen die **Xiphosura** mit rezent weniger als zehn Arten als Adelphotaxon neben den Arachnida, mit denen sie zu den Euchelicerata zusammengefaßt werden (vgl. Abb. 4). Ihr Körperbau weist eine Reihe von Besonderheiten auf, von denen hier die **Verschmelzung der Segmente des Mesosomas** und die Reduktion des Metasomas auf drei Segmente sowie deren Verschmelzung zum für die Xiphosura charakteristischen und im Deutschen namengebenden¹⁵ **Tergaldorn**, dem Schwanzstachel, als Merkmale heteronomer Metamerie genannt seien. Die Zweiteilung des Körpers in Pro- und Ophistosoma ist zwar ein allgemeines Merkmal der Chelicerata, wird jedoch hier durch das Übergreifen des letzten Prosoma-Segmentes und des Eindringens der ersten beiden Ophistosoma-Segmente über die Gelenkregion in den Vorderkörper morphologisch etwas verändert. [1]

Innerhalb der **Arachnida** detailliert auf die Merkmale einzelner Gruppen einzugehen, wäre hier wohl nicht angebracht. Daher möchte ich pauschal nur zwei Dinge hervorheben: (1) Die Scorpiones und ebenso die † Eurypterida haben den plesiomorphen Zustand der **Metasoma-Gliederung** in fünf voneinander unabhängige Segmente bewahrt, ein wohl homonomes Merkmal [1]. (2) Die **Verschmelzung der Segmente zu Tagmata** schreitet dagegen, besonders bei den Opiliones und Acari¹⁶, die beide eine breite Verschmelzung von Pro- und Ophistosoma aufweisen, weiter fort. Doch auch unabhängig von der Verschmelzung der beiden Teile des Körpers kommt es zu einer weiteren Konzentration des Zentralnervensystems, die wiederum die teilweise herausragenden Sinnesleistungen dieser Tiere ermöglicht. [1] Unterschiede im Grad der Verschmelzung der Segmente gibt es zwischen Pro- und Ophi-

¹²Die Pantopoda lassen eine Zweigliederung in einen ungegliederten Vorderteil mit vier und einen gegliederten Hinterabschnitt mit drei Extremitätenpaaren erkennen. [1]

¹³gr. *τρεις, τριόταα*, drei; *λοβός*, Lappen

¹⁴ca. 530 bis 245 Millionen Jahre vor heute [5]

¹⁵Xiphosura, dt. “Schwertschwänze”

¹⁶Weberknechte und Milben

stosoma insofern, als daß bei ersterem im Regelfall nie einzelne Segmente diagnostizierbar sind, letzteres dafür auch bei Araneae seine Herkunft aus 13 Segmenten erkennen läßt [8].

Crustacea

Schon im Grundmuster der Euarthropoda anzusiedeln ist die Cephalisation, also die Ausbildung eines “Kopf”-Tagmas mit seiner Lage entsprechenden Funktionen. Allerdings gingen hier Chelicerata und Mandibulata unterschiedliche Wege. [1] Ohne die Schwierigkeiten der Terminologie in der Gliederung des Körpers der Crustacea jetzt weiter beleuchten zu wollen, die in [1] mit großer Übersichtlichkeit dargestellt wird, möchte ich zwei generelle Bemerkungen zur Metamerie an dieser Stelle anfügen. Eine **homonome Gliederung aller postcephalen Segmente**, die laut [1] für das Grundmuster der Crustacea postuliert werden muß, wird am ehesten noch bei den Remipedia erreicht, dem Adelphotaxon der Eucrustacea, jenem Taxon, das alle anderen Gruppen der Crustacea umfaßt. Hier, bei den Remipedia, sind bis auf das erste Rumpfbeinpaar alle Segmente mit gleichförmigen, als Schwimmbeine mit Endo- und Exopoditen ausgebildeten Extremitäten ausgestattet. [1] Bei allen anderen Taxa der Crustacea kommt es zu mehr oder weniger starker weiterer Differenzierung des Körpers mit zum Teil sehr unterschiedlichen Segmentzahlen und Grenzen zwischen den einzelnen Tagmata. Auch eine zunehmende Differenzierung der vorderen Extremitätenpaare, insbesondere jener des Cephalons respektive des Cephalothorax, beispielsweise in der Nahrungsaufnahme dienende spezielle Strukturen, wie sie im letzten Protokoll für den Flußkrebbs dargestellt wurden, führt zu zunehmend heteronomer Metamerie.

Tracheata (Antennata)

Die Tracheata zerfallen bezüglich ihrer Körpergliederung in zwei Gruppen, wovon die Myriapoda¹⁷ eine Tendenz zur homonomen, die Insecta zur heteronomen Metamerie und Tagmabildung haben.

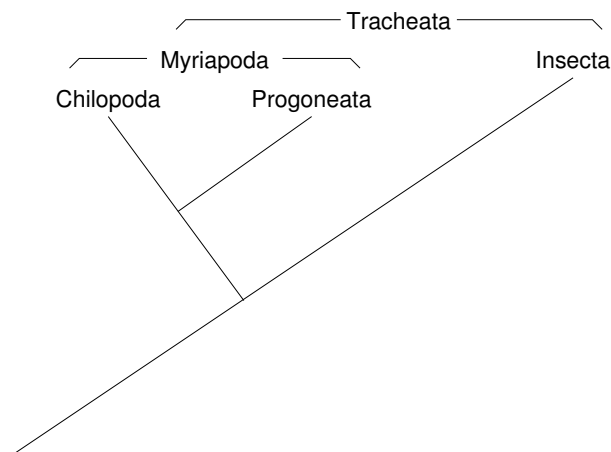


Abbildung 5: Die phylogenetische Verwandtschaft innerhalb der Tracheata aus Sicht der Myriapoda-Hypothese, aus [1]

Die **Myriapoda** sind nach HENNIG “verhältnismäßig ursprünglich gebaute Tracheata mit relativ homonomer Segmentierung” [4, S. 132], deren postcephale Segmente als Rumpfsegmente nicht zu Segmentkomplexen vereinigt und bei ursprünglichen Formen durchweg mit Extremitäten besetzt sind. Sie werden damit als dem Grundmuster der Tracheata näher stehende Gruppe den Insecta gegenübergestellt. In dieses Grundmuster gehört nach [1] auch

¹⁷Ich halte mich, wie auch aus Abb. 5 hervorgeht, im folgenden an die in [1] dargestellte Myriapoda-Hypothese der Verwandtschaft innerhalb der Tracheata.

ein Tracheensystem mit segmentaler Ausprägung von Stigmen, wie wir es in Verbindung mit einer ursprünglichen, homonomen Metamerie unter den Chilopoda bei den Geophilomorpha sowie unter den Progoneata von den Diplopoda verwirklicht finden.

Als eine wesentliche Autapomorphie der **Insecta** muß die Gliederung des Rumpfes in einen aus drei Segmenten bestehenden Thorax und ein Abdomen, das elf Segemten sowie das Telson umfaßt, gelten. Diese drei Tagmata haben jeder für sich seine speziellen Aufgaben. So dient ausschließlich der Thorax der Lokomotion, besitzt doch nur er bei den rezenten Insecta Extremitäten und, soweit vorhanden, Flügel. [1] Die Hauptmasse der inneren Organe ist im Abdomen lokalisiert, das Caput schließlich ist Sitz des hochentwickelten Nervensystems, das in erster Linie dafür verantwortlich zeichnet, daß [8] die Insecta aufgrund der "hohen integrativen Leistungen ihres zentralen Nervensystems und ein vielseitiges Verhaltensrepertoire, das sich — vor allem bei staatenbildenden Insekten mit ihrer Kastenbildung und Arbeitsteilung — in komplexen Kommunikationssystemen und ausgeprägtem Lernverhalten äußert" [8, S. 696], als höchstentwickelte und am weitesten differenzierte Protostomier anspricht.

Fazit

Geht es darum, die Metamerie und Tagmabildung innerhalb der Arthropoda möglichst knapp in ihren Grundzügen zusammenzufassen, könnte man mit [8] sagen, daß innerhalb der Arthropoda die gleichförmige, homonome Gliederung des Körpers gänzlich verloren geht. Segmente werden gruppenweise zu Tagmata zusammengefaßt, die metamere Gliederung ist oft nur noch anhand der Körperanhänge erkennbar. Während wir innerhalb des Taxons Crustacea noch starke Schwankungen der Segmentzahl sowie Unterschiede im Verlauf der Grenzen der Tagmata finden, gilt für die Insecta allgemein betrachtet eine konstante Zahl von zwanzig Segmenten sowie die durchgängige Gliederung in Caput (Kopf, sechs Segmente), Thorax (Bruststück, drei Segmente) und Abdomen (Hinterleib, elf Segmente). Als Folge der Ausbildung der Tagmata kommt es sowohl zu weitreichenden Verwischungen der ursprünglichen Segmentgliederung sowie zur Organkonzentration auf bestimmte Körperabschnitte.

Wie ungenau diese Einschätzung der Situation jedoch im Detail ist und welche große Variabilität sich innerhalb der einzelnen, zumal der ranghohen, Taxa findet, sollte in der obigen Übersicht jedoch zum Vorschein gekommen sein. Daher kann ich mich der in [8] vertretenen Ansicht auch nur bedingt und mit dem Wissen, daß es eine sehr starke Verallgemeinerung ist, anschließen.

Von allen hier näher betrachteten Taxa weisen lediglich die Insecta eine recht hohe Konstanz in ihrer Merkmalsausprägung bezüglich der (heteronomen) Metamerie und Tagma-Ausbildung auf, auch wenn es beispielsweise bei den Collembola zu einer Reduzierung der Abdominalsegmente gegenüber dem postulierten Grundmuster von elf auf sechs Glieder gekommen ist [1].

3 Anpassungen an das Landleben bei Antennata

Innerhalb einer Evolution der Lebewesen stellt der Übergang zum Landleben in seiner Reichweite und Bedeutung für die weitere Entwicklung einen nicht zu unterschätzenden Dimensionssprung dar. Die Besiedlung des Landes stellt nicht nur die Inbesitznahme einer bis dahin noch nicht erschlossenen ökologischen Nische riesigen Ausmaßes dar, die wiederum eine ganz eigene Dynamik spezieller Anpassungen angestoßen haben kann, sie setzt insbesondere die Entwicklung eines ganzen Komplexes unterschiedlicher Merkmale voraus, ohne die ein erfolgreiches Leben an Land gar nicht möglich wäre.

Zu den vielleicht wichtigsten Faktoren, in denen sich das Land vom Wasser und insbesondere dem Meer unterscheidet, aus dem, so wird postuliert, sich die ersten Landformen entwickelten, gehören die gänzlich anderen Anforderungen an die innere Stabilität der Körperstrukturen an Land durch den hier fehlenden Auftrieb des Wassers, die vollkommen

anderen Verhältnisse bezüglich der Atmung, schließlich die direkte Strahlung, die im Wasser bis auf einen Bruchteil der auf dem Land vorherrschenden Energiemenge gefiltert wird.

An eine Entstehung solch wichtiger Merkmale erst nach einem “Landgang” kann also nicht gedacht werden, vielmehr müssen alle lebensnotwendigen Strukturen wie ein festes, dem Körper auch an Land Halt gebendes Skelett, das gleichzeitig nicht so schwer sein darf, daß es von den eigenen Muskeln nicht mehr getragen werden kann, ein an die Gasphase angepaßtes Atemsystem und nicht zuletzt geeignete Schutzmechanismen gegen die direkte Sonneneinwirkung, die für Meeresbewohner in aller Regel tödlich ist, schon vor diesem “epochalen” Ereignis evolviert werden.

Dies entspricht der Speicherstrategie, nach H. MOHR dem Verfügungswissen, also in gewissem Sinne dem evolutiven Potential einer Population, das sich im Laufe der Generationen immer weiter vergrößert und dann an einem bestimmten Zeitpunkt zur Auslösung einer Reihe weitreichender Veränderungen des Bauplanes und der gesamten Organisation und Lebensweise innerhalb kurzer Zeit führen kann (vgl. insbesondere [7]). Dieser Ansatz verspricht, innerhalb der Evolution eine in sich einigermaßen schlüssige Hypothese für diesen schwer vorstellbaren Vorgang des Überganges vom Wasser- zum Landleben zu ermöglichen.

Die “Eroberung des Landes”, wie es zuweilen fast schon pathetisch formuliert wird, war keinesfalls ein einmaliger Vorgang, auch wenn es auf den ersten Blick scheinen könnte, sondern ist, sieht man sich das System und die Verteilung der terrestrischen Arten an, eher schon als zum Standardrepertoire der Evolution gehörig einzuordnen. Auch innerhalb der Arthropoda gibt es in den ranghöchsten Adelphotaxa jeweils Gruppen primär wasserlebender Arten neben solchen, die heute auf dem Land leben. Ersteres gilt innerhalb der Chelicerata für Pantopoda und Xiphosura, bei den Mandibulata für die Crustacea, letzteres insbesondere für die Tracheata.

Die im Zusammenhang mit dem Landleben stehenden Merkmalskomplexe lassen sich mit relativer Übereinstimmung der einzelnen Autoren in vier Teile gliedern: (1) Tracheen als Atmungsorgane, (2) die Cuticula als existenzielle haltgebende Struktur, (3) der Exkretion dienende Malpighische Gefäße nebst der Reduktion der Nephridien sowie (4) das Auftreten von Spermatophoren und die damit zusammenhängende indirekte Befruchtung.

3.1 Atmung: Tracheensystem

Die wichtigste Eigenheit des Tracheensystems, die es von allen anderen dem Gasaustausch und -transport dienenden Systemen unterscheidet, ist die bei ihm fehlende Trennung zwischen Gasaustauschorgan und Transportsystem für (gelöste) Atemgase [3]. Der Transport der Atemgase erfolgt hier in der Gasphase in einem komplizierten, stark verzweigten Röhrensystem, das sich grob in drei Strukturen untergliedern läßt. Die **Tracheen** entstehen als röhrenförmige, meist verzweigte Einstülpungen der Haut, deren inneres mit einer dünnen Cuticula ausgekleidet ist, die sogenannte Taenidien (ring- oder spiralförmige Verstärkungen) ausbildet. Sie stehen durch die Stigmen, meist verschließbare Öffnungen, mit der Außenwelt in Verbindung und enden im Inneren des Tieres in Tracheolen ausbildenden Tracheenendzellen. Damit wären auch die beiden anderen Strukturen des Tracheensystems genannt.

Anatomisch an der Innenfläche der Körperdecke und rund um die inneren Organe lokalisiert, bilden die **Tracheenendzellen**, auch Transitionszellen genannt [5], als differenzierte Matrixzellen Tracheenkapillaren (Tracheolen) aus, deren Durchmesser weniger als $1\ \mu\text{m}$ betragen kann [5]. Besondere Aufmerksamkeit verdient die Tatsache, daß die fein verästelten **Tracheolen** bis an einzelne Zellen der Gewebe heranreichen können, zuweilen sogar in größere Zellen eindringen und so den Gasaustausch mit den Mitochondrien auf dem kürzesten denkbaren Wege verwirklichen. Hierauf beruht auch ihre enorme Leistungsfähigkeit, die bezüglich der Sauerstofftransportkapazität¹⁸ Flüssigkeitstransportsystemen teilweise überlegen ist, da die Gasdiffusion im gasgefüllten Raum bis zu 5000fach schneller als im wäßriger

¹⁸transportierte Gasmenge pro Zeiteinheit

Lösung abläuft. So übertreffen Tracheensysteme höherentwickelter Insekten diesbezüglich sogar den Sauerstofftransport warmblütiger Wirbeltiere mittels respiratorischer Pigmente um teilweise das einhundertfache. Allerdings werden den Tracheensystemen durch die Abhängigkeit der Diffusion von der Weglänge Grenzen gesetzt, so daß der Segmentdurchmesser trotz zusätzlicher Ventilationsmechanismen selten 50 mm überschreitet. [3]

Unter dem Gesichtspunkt der Systematik betrachtet kommt dem Grundmuster der Tracheata (Antennata) ein Tracheensystem mit segmentaler Ausprägung von Stigmen [1] zu, das die Stammart dieses Taxons als eine primär terrestrische ausweist. "Soweit aquatische Lebensweise vorkommt (bei manchen Insekten), ist diese sekundär entstanden." [4, S. 132] Während über die Konvergenz dieses Merkmals zu den gleichnamigen Bildungen innerhalb der Arachnida anscheinend Einigkeit in der Fachwelt herrscht, gibt es bezüglich einer einmaligen oder mehrfach konvergenten Entwicklung innerhalb der Tracheata nach wie vor unterschiedliche Meinungen. So führt [9] für eine mehrfach konvergente Entstehung die Lage der Stigmata und die Ausbildung der Tracheen an, die in den unterschiedlichen Gruppen der Tracheata sehr unterschiedlich sei. Nach neueren Untersuchungen müsse man von einer sechsmalig konvergenten Entstehung der Tracheen innerhalb der Antennata ausgehen.

Sich strikt auf dem "ökonomischen Ansatz der phylogenetischen Systematik" berufend, widerspricht AX diesem Ansinnen vehement und postuliert das schon genannte, einmalig beim Übergang zum Landleben evolvierte Tracheensystem mit seiner strikt segmentalen Stigmen-Anordnung, das bei den Stammarten der Chilopoda, Progoneata und Insecta realisiert gewesen sei. [1] Folgerichtig deutet er damit alle Abwandlungen von diesem Muster als Umbildungen in der Evolution innerhalb der Tracheata. Wer dennoch eine mehrfach konvergente Entstehung postuliere, könne sich nicht auf Unterschiede in der Ausprägung des Luftatmungssystems berufen und müsse außerdem Gründe für die Mißachtung des Sparsamkeitsprinzips der Erklärung anführen. Auch sei dann zu klären, wie die seiner Meinung nach ausnahmslos terrestrischen Stammarten der entsprechenden Einheiten — innerhalb der Chilopoda die Notostigmophora und Pleurostigmophora, bei den Progoneata die Symphyla und Dignatha, sowie die Insecta — ohne ein Luftatmungsorgan gelebt haben können. Eine wirkliche Erklärung für seine Sicherheit bezüglich der terrestrischen Lebensweise der Stammart der Tracheata bleibt er uns, zumindest in [1], allerdings schuldig.

3.2 Skelett: Cuticula

Auch wenn die Cuticula eine Plesiomorphie aus dem Grundmuster der Arthropoda darstellt, so kommt ihr im Zusammenhang mit dem Übergang der Tracheata zum Landleben ähnlich große Bedeutung zu wie dem Tracheensystem bezüglich der Atmung. "Erst die Ausbildung eines Cuticularskeletts ... ermöglichte den Arthropoden den Übergang zum Landleben." [8, S. 665] Als **Funktionen** der Cuticula können daher allgemein (1) die mechanische Stabilität, der (2) mechanische Schutz sowie (3) der Schutz vor den Auswirkungen direkter Sonneneinstrahlung, sowohl daraus resultierende Probleme des Wasserhaushaltes als auch die verglichen mit aquatischen Lebensräumen verstärkte UV-Einstrahlung mit ihrer mutagenen Wirkung, abgeleitet werden. Ihre Aufgabe als Muskelinsertionsstelle, die für die Anatomie der Arthropoda sehr wohl von Bedeutung ist, kann dagegen hier nur als sekundäres Merkmal im Zusammenhang mit den Folgen der Ausbildung eines festen Exoskeletts angesprochen werden.

Problemstellungen, die sich im Zusammenhang mit der Ausbildung der Cuticula ergeben haben müssen und die, sieht man sich rezente Vertreter mit Cuticulae an, wohl im Rahmen der Evolution gelöst wurden, auch wenn die Vorstellung schwer fällt, eine Stammart mit beispielsweise fest verwachsenen Cuticularsegmenten sei noch zu einer weiteren Existenz geschweige denn Evolution befähigt gewesen, sind insbesondere die Einschränkungen bezüglich Bewegungsfähigkeit und Wachstum.

Als Lösungen dieser, zumindest hypothetischen, Probleme werden die Ausbildung nicht oder nur schwach sklerotierter "Membranen" zwischen den Skleriten (gegerbte, skleroti-

sierte Skeletteile), den die Beweglichkeit der Sklerite gegeneinander gewährleistenden Gelenkhäuten, und die äußerst kompliziert ablaufende regelmäßige Häutung als Voraussetzung für Wachstum und damit zusammenhängend Differenzierung im Laufe der Ontogenese genannt.

Zur Erläuterung des Sachverhaltes sei hier eine kleine Übersicht über die Vorgänge bei der **Häutung** angefügt, die aufgrund ihrer Komplexität meines Erachtens nach nicht gerade ein Paradebeispiel für die Erklärungsfähigkeit der Evolution darstellt. Dieser Vorgang, auch als *Ecdysis* bezeichnet, ist, wie schon begründet, eine Folge des Exoskeletts. Das ektodermale Epithel sezerniert periodisch eine neue Chitincuticula, die anschließend sklerotisiert wird. Es handelt sich hierbei um hormonal gesteuerte Vorgänge. Zunächst löst die unter der Cuticula gelegene Epidermis die Endocuticula enzymatisch auf und bildet eine neue Procuticula. Dann reißt die Exocuticula entlang präformierter Nähte auf und wird, jetzt als *Exuvie* bezeichnet, abgestreift. [8] Da die neue, zunächst noch unsklerotisierte Cuticula zumindest größer als die alte ist, liegt sie an vielen Stellen in Falten, die dadurch geglättet werden, daß das Tier Luft oder Wasser schluckt und so kurzfristig sein Körpervolumen vergrößert. Der folgende und die Häutung abschließende Sklerotisierungs- und Pigmentierungsvorgang dauert meist mehrere Stunden. [6]

3.3 Exkretion: Malpighische Gefäße und Reduktion der Nephridien

Der Vorteil von Malpighischen Gefäßen gegenüber Nephridien bei einer terrestrischen Lebensweise liegt in der bei ersteren gegenüber den letztgenannten besseren Rückresorption sowohl von Ionen als auch anderer verwertbarer Stoffe wie etwa Glucose und nicht zuletzt Wasser [3]. Malpighische Gefäße ermöglichen also im Vergleich mit den ebenfalls bei Arthropoda auftretenden Metanephridien eine wassersparendere Exkretion, ein nicht unwesentlicher Faktor in trockenen Lebensräumen.

Als der Systematik dienende Merkmale sind Malpighische Schläuche “konvergenzverdächtig” [9], entsprechende Darmanhänge mit exkretorischer Funktion finden sich innerhalb der Arthropoda auch bei Arachnida. Dort werden sie allerdings entodermal gebildet, während die Malpighischen Gefäße der Antennata (Tracheata) meist als ektodermale Bildungen angesehen werden können. [9] Sie entstehen als Ausstülpungen des Proctodaeums¹⁹ an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm. [1]

Mit der Ausbildung der Malpighischen Gefäße einher geht, wahrscheinlich aus den genannten Gründen, die Reduktion der **metameren Nephridien** auf zwei im vierten und fünften Segment lokalisierten Paare (vgl. auch Abb. 2). [1]

3.4 Fortpflanzung: Spermatophoren und indirekte Befruchtung

“Die Spermatophoren haben die Aufgabe, die Spermien während der Übertragung vor dem Außenmedium zu schützen” [5]. Zwar kommen sie auch bei aquatischen Formen vor, besondere Bedeutung kommt ihnen jedoch aufgrund ihrer Schutzfunktion bei den terrestrischen Gruppen zu, da Spermien hier keine Möglichkeit zur aktiven oder passiven Fortbewegung haben und zudem die Gefahr des Austrocknens besteht [3].

Bei der im Grundmuster der Tracheata anzusiedelnden **indirekte Spermatophorenübertragung** kommt es nicht zum genitalen Kontakt zwischen den Geschlechtern, stattdessen setzen die σ die Spermatophoren auf einem Substrat ab, von wo sie von den φ aufgenommen werden. Wie schon bei den Tracheen und Malpighischen Gefäßen gibt es auch hier als konvergent angesehene Merkmale in der Stammlinie der Arachnida. [1] Als hypothetische Spermatophore der Antennata-(Tracheata)-Stammart kann mit [9] mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit eine sackartige Spermatophore gelten, die dadurch entsteht, daß das σ ein Hüllsekret abscheidet, in das es die Spermien preßt und das danach an der Luft erstarrt. Während die Spermien vom φ aufgenommen werden, bleibt besagtes Hüllsekret erhalten und

¹⁹[gr. *πρωκτός*, After, Steiß; *ὁδός*, Weg, Bahn]

wird oftmals anschließend vom ♀ aufgefressen. Eine solche Spermatophore findet sich mit Ausnahme der Geophilomorpha bei allen Chilopoda sowie bei ursprünglich ektognathen²⁰ Insekten (Zygentoma). Sie könnte damit “für die Stammart der Antennaten typisch gewesen sein und diese damit als landlebendes Tier charakterisieren.” [9, S. 583]

Ein etwas eigenwilliges, in die hier vorgelegten Kategorien nicht ohne weiteres einzuordnendes, wenngleich unverkennbar im Zusammenhang mit dem Landleben stehendes Merkmal ist das **Schläfenorgan**, auch Tömösvarysches Organ, Pseudoculus oder Postantennalorgan genannt, eine paarige, seitlich am Kopf hinter den Antennen sitzende Struktur, der nach [1] wahrscheinlich olfaktorische Funktion zukommt, da die Cuticula hier von feinen Poren durchsetzt wird. Eine Homologie des Vorkommens in allen ranghohen Teiltaxa der Tracheata ist nach HAUPT (1973) wahrscheinlich. [5] zeichnet ein etwas anderes Bild der funktion und Aufgabe dieser Struktur. Es sei ein Hygrorezeptor, der terrestrischen Tracheata, die auf hohe Luftfeuchtigkeit angewiesen sind, die Luftfeuchte-Perzeption ermögliche. So wäre auch der eingangs angesprochene Zusammenhang zur terrestrischen Lebensweise eindeutig.

3.5 Fazit

“Obwohl es also eine Vielzahl von Hinweisen gibt, daß die Stammart der rezenten Antennaten landlebend war, ist diese Annahme nicht endgültig gesichert.” [9, S. 583] AX geht, so scheint es zumindest teilweise, dieser Frage in [1] in erster Linie dadurch aus dem Weg, daß er sich einmal für eine terrestrische Stammart der Tracheata entschieden hat und dementsprechend sein System aufbaut. Sicherlich hat auch er seine guten Gründe und stellt diese auch ausführlich dar, und eine “endgültige Sicherheit”, wie sie indirekt in [9] impliziert wird, kann es i. e. S. nie geben, da sich, wie schon angesprochen, die als zugrundeliegend postulierten evolutiven Vorgänge jeglicher direkten Verifizierung durch Experimente entziehen.

Literatur

- [1] AX, PETER: *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik* (Gustav Fischer, 1999).
- [2] COLEMAN, HEJNOL, LANGE, LUNDBERG, OHL, RICHTER und SCHOLTZ: *VL Morphologie, Phylogenie und Systematik der Tiere, WS 1999/2000* (1999/2000).
- [3] CZIHAK, G., H. LANGER und H. ZIEGLER (Hg.): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, 1996), sechste Aufl.
- [4] HENNIG, WILLI: *Wirbellose Bd. II* (Gustav Fischer, 1994).
- [5] HERDER VERLAG (Hg.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., 1983-92 und 1994/95).
- [6] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 23. Aufl.
- [7] TEMBROCK, G.: *VL Grundfragen der Biologie, WS 1999/2000* (1999/2000).
- [8] WEHNER, R. und W. GEHRING: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.
- [9] WESTHEIDE, W. und R. RIEGER (Hg.): *Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose* (Gustav Fischer, 1996).

²⁰[gr. *εκτός*, außen, außerhalb; *γνάθος*, Kinnbacke, Kiefer] durch frei am Kopf inserierende Mundteile gekennzeichnet [5]