

Nina Griesbach

**Evolution des Parasitismus am Beispiel
rhabdoceoler Plathelminthen**



Cuvillier Verlag Göttingen

Evolution des Parasitismus am Beispiel rhabdocoeler Plathelminthen

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Nina Elisabeth Sofie Griesbach
geb. Hehn
aus
Villingen-Schwenningen

Göttingen 2004

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2004

Zugl.: Göttingen, Univ., Diss., 2004

ISBN 3-86537-089-6

D 7

Referent: Prof. Dr. Ulrich Ehlers

Korreferent: Prof. Dr. Matthias Schaefer

Tag der mündlichen Prüfung: 29. April 2004

⊕ CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2004

Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen

Telefon: 0551-54724-0

Telefax: 0551-54724-21

www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2004

Gedruckt auf säurefreiem Papier

ISBN 3-86537-089-6

Will man den Parasiten moralisch bewerten, dann ist er
seinem Wesen nach liberal.

Enzensberger (Parasiten)

Inhaltsverzeichnis

A	Einleitung	8
B	Material und Methoden	12
B.1	Gewinnung der untersuchten Tiere	13
B.2	Elektronenmikroskopische Präparation	14
C	Ergebnisse	16
C.1	Experimentelle Befunde	17
C.1.1	Graffilidae	17
C.1.1.1	<i>Bresslauilla relict</i> a	17
C.1.1.2	<i>Pseudograffilla arenicola</i>	19
C.1.1.3	<i>Paravortex karlingi</i>	20
C.1.2	Provorticidae	29
C.1.2.1	<i>Provortex tubiferus</i>	29
C.1.2.2	<i>Baicalellia brevituba</i>	30
C.1.2.3	<i>Vejdovskya pellucida</i>	34
C.1.3	Pterastericollidae	36
C.1.3.1	<i>Triloborhynchus astropectinis</i>	36
C.1.4	Genostomidae	40
C.1.4.1	<i>Genostoma inopinatum</i>	40
C.1.5	Umagillidae	40
C.1.5.1	<i>Anoplodium stichopi</i>	40
C.1.5.2	<i>Paranotothrix sp.</i>	44
C.1.5.3	<i>Syndisyrix sp.</i>	47
C.1.6	Fecampiidae	49
C.1.6.1	<i>Kronborgia amphipodicola</i>	49
C.1.7	Typhloplanoida: Trigonostomidae	52
C.1.7.1	<i>Proxenetes tenuispinosus</i>	52
C.1.8	Typhloplanoidae: Promesostomidae	54

C.1.8.1	<i>Promesostoma marmoratum</i>	54
C.2	Literaturergebnisse	56
C.2.1	Graffillidae	56
C.2.1.1	<i>Bresslauilla relictata</i>	56
C.2.1.2	<i>Pseudograffilla arenicola</i>	56
C.2.1.3	<i>Paravortex karlingi</i>	57
C.2.1.4	<i>Graffilla buccinicola</i>	58
C.2.2	Provorticidae	59
C.2.2.1	<i>Provortex tubiferus</i>	59
C.2.2.2	<i>Baicalellia brevituba</i>	60
C.2.2.3	<i>Vejdovskya pellucida</i>	60
C.2.3	Pterastericolidae	61
C.2.3.1	<i>Triloborhynchus astropectinis</i>	61
C.2.4	Genostomidae	63
C.2.4.1	<i>Genostoma inopinatum</i>	63
C.2.5	Umagillidae	64
C.2.5.1	<i>Anoplodium stichopi</i>	64
C.2.5.2	<i>Paranotothrix</i> sp.	65
C.2.5.3	<i>Syndisyrix franciscana</i>	65
C.2.6	Fecampiidae	67
C.2.6.1	<i>Kronborgia amphipodicola</i>	67
C.2.6.2	<i>Fecampia</i> sp.	69
C.2.7	Typhloplanoida: Trigonostomidae	70
C.2.7.1	<i>Proxenetes tenuispinosus</i>	70
C.2.8	Typhloplanoida: Promesostomidae	71
C.2.8.1	<i>Promesostoma marmoratum</i>	71
C.2.9	Scutarellidae	71
C.2.9.1	<i>Scutarellia</i> sp.	71

D Diskussion	73
D.1 Epidermis	74
D.1.1 Oberflächenveränderungen	75
D.1.2 Bewimperung	77
D.1.3 „terminal web“	77
D.1.4 Vesikel	78
D.1.5 Glycocalyx	79
D.1.6 Cilien und epidermale Mitochondrien	80
D.1.7 Epidermale Kerne	83
D.1.8 Zellgrenzen	84
D.1.9 Besondere epidermale Zelltypen	85
D.1.10 Basallamina	86
D.2 Muskulatur	90
D.3 Nervensystem	91
D.3.1 Rezeptorzellen	91
D.3.2 Sinnesorgane	92
D.4 Verdauungstrakt	95
D.4.1 Struktur und Physiologie	95
D.4.2 Nahrungsreserven	97
D.5 Exkretionssystem	98
D.6 Respiration	100
D.7 Drüsen	101
D.8 Gonaden	103
D.8.1 Fertilität	103
D.8.2 Getrenntgeschlechtlichkeit	105
D.8.3 Spermiogenese	105
D.9 Phylogenetische Betrachtungen	105
E Zusammenfassung	111

F	Abkürzungsverzeichnis	112
	Literaturverzeichnis	114

A Einleitung

Parasiten sind seit mindestens 3500 Jahren bekannt (s. READ 1970). Zahlreiche Schriftstücke belegen Krankheiten, die man heute eindeutig mit Helmintheninfektionen oder als Malaria identifizieren kann. Mit Beginn der Mikroskopie im 17ten Jahrhundert begann jedoch eine neue Ära der Symbiontenforschung. Robert Hooke (1635 - 1703) und Antony von Leeuwenhoek (1632 - 1723) erkannten Protisten als Symbionten (s. a. JAHN 1998, BUSH et al. 2001). Auch Francesco Redi (1626 - 1697) beschreibt über hundert Parasiten. Im 19ten Jahrhundert wuchs das Interesse an den „Mitbewohnern“ vor allem in medizinischen und ökonomischen Bereichen. Nachdem man erkannt hatte, dass bestimmte Krankheiten bei Mensch und Tier auf Parasiten zurückzuführen waren, beschäftigten sich viele Mediziner mit der Parasitologie. Der Begriff „Symbiose“ wurde von DE BARY (1879) eingeführt. Anfang des 20ten Jahrhunderts begann sich VON IHERING (1902) erstmals mit der Evolution von Symbiosen und Symbionten zu beschäftigen. Auch andere wie KELLOGG (1913) und FAHRENHOLZ (1913) entwickelten Theorien über die Entstehung von Symbiosen, die vor allem auf der Koevolution von Wirt und Symbiont ruhten (BROOKS & MCLENNAN 1993). Unabhängig von der europäischen und späteren amerikanischen Symbioseforschung entwickelten die Russen FAMINTSYN (1907) und MEREZHKOVSIIJ (1920) eine Theorie über die Chloroplasten als Symbionten der Pflanzen aufgrund intrazellulärer Organisation (s. a. SAPP (1994)). Diese Theorie wird von MARGULIS in den 1970ern bei der Entwicklung ihrer Endosymbiontentheorie neu formuliert und weiterentwickelt.

Aber was ist Parasitismus? In der Literatur finden sich derart vielfältige Definitionen (s. a. CHENG 1986, MARGULIS 1991, BUSH ET AL. 2001), dass es an dieser Stelle sinnvoll erscheint, vorab eine Definitionsklärung vorzunehmen.

Zunächst sollte man von einer Symbiose reden. Dieser Begriff bezeichnet ein Zusammenleben von mehreren Organismen im weitesten Sinne. Darunter fallen also alle Unterscheidungen von einer Symbiose im engeren Sinne oder Mutualismus, Kommensalismus und Parasitismus. Der deutsche Sprachgebrauch kennt die Symbiose als eine Form des Zusammenlebens mehrerer, meist zweier, Organismen, wobei alle Seiten einen

„Nutzen“ daraus ziehen. Dieses Verhalten wird auch als Mutualismus bezeichnet. Beim Kommensalismus lassen sich wiederum verschiedene Formen unterscheiden:

- „Mitessertum“, wobei sich eine Spezies an der Nahrung bzw. dem Nahrungsüberschuss einer anderen Spezies bedient.
- Phoresie, sogenannter „Transportparasitismus“, wobei hier auch wieder zwischen permanentem und temporärem Transport unterschieden wird. Dabei nutzt eine Spezies eine andere, um an einen anderen Ort zu gelangen.
- Parökie bezeichnet ein nachbarschaftliches Wohnen, bei dem die Nachbarn Nutzen aus ihrer Nähe gewinnen.
- Synökie ist eine Art „Einmietung“, bei der die Vermieter nicht unbedingt einen Nutzen aus ihren Mietern ziehen, diese aber sehr wohl.
- Epökie stellt die Ansiedelung eines Organismus auf einem anderen dar, ohne dass dieser belästigt oder gar geschädigt wird.
- Entsprechend bezeichnet Entökie das Leben eines Organismus in einem anderen.

Letztendlich kennt man den Begriff Parasitismus als eine Vergesellschaftung zweier Organismen, von denen einer einen Nutzen aus der Gemeinschaft zieht, während der andere geschädigt wird. Eine Schädigung kann die Läsion eines Gewebes bedeuten, aber auch bis zur induzierten Unfruchtbarkeit führen. Die Grenzen der einzelnen Formen des Zusammenlebens sind fließend und nur zu oft gar nicht zu erkennen. Ebenso schwierig ist es zu erkennen, ob ein Schaden angerichtet wird oder ob nicht doch eine Form des Kommensalismus vorliegt. Deshalb wird in der vorliegenden Arbeit als allgemeiner Terminus „Symbiose“ für jede Art der Vergesellschaftung benutzt.

In der Arbeit werden zwei verschiedene Theorien zur Evolution von Pathogenität aufgenommen:

- die von MARGULIS (1970) aufgestellte Theorie, der zufolge es bei langfristiger Besiedelung anderer Organismen immer mehr zum Abbau von Abwehrmechanismen kommt, so dass die anfänglichen Parasiten sich nach und nach zu Symbionten im engeren Sinne wandeln,
- die sogenannte Red-Queen-Theorie von VAN VALEN (1973). Sie ist benannt nach der schwarzen Königin aus „Alice hinter dem Spiegel“ (CARROLL 1872: „Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place“). Der Kern dieser Theorie ist, dass es unter bestimmten Voraussetzungen durch Koevolution zur Stabilisierung der Aussterberate kommt. Ein Symbiont muss sich somit immer weiterentwickeln, um nicht vom Wirt ausgemerzt zu werden.

Die zweitgenannte Theorie wurde ursprünglich als Hypothese für die allgemeine Interaktion von Spezies im Laufe der Evolution entwickelt. BELL (1982) wendet sie auf Wirt-Parasit-Beziehungen an und begründet damit Häufigkeitsschwankungen im Genotyp und die Evolution von Sexualität. Durch die Vermengung und Neuordnung von Genen kann eine bessere Abwehr der Parasiten erfolgen. DYBDAHL & LIVELY (1998), LIVELY & DYBDAHL (2000) versuchten diese Hypothese anhand einer Langzeitstudie mit Trematoden der Art *Microphallus* sp. in dem Süßwassermollusken *Potamopyrgus antipodarum* nachzuweisen. Sie sahen eine Bestätigung der Hypothese in den Schwankungen der vorhandenen Allele des Parasiten. Allgemein könnte man auch annehmen, dass es durch die Wirtssexualität nicht nur zu einer Regulierung der Allelfrequenzen des Wirtes kommt, sondern auch zu einem allgemeinen „Wettrüsten“ zwischen Wirt und Parasit. Das heißt, der Wirt entwickelt immer ausgefeiltere Abwehrmechanismen und der Parasit entsprechende Strategien, diese zu überwinden.

Beide Theorien werden seit ihrer Entwicklung heiß diskutiert (TOFT & AESCHLI-MANN 1991, HOFFMAN 1991, KAWECKI 1998), und Befürworter beider Seiten finden immer wieder Beispiele und Argumente, die die Richtigkeit der jeweiligen Theorie belegen sollen. Das klassische Beispiel der Endosymbiontentheorie sind die Mitochondrien, die als parasitische Bakterien in Amöben ihren Anfang nahmen (MARGULIS, 1981). Dagegen führen die Verfechter der Red-Queen-Theorie an, dass es z. B. bei *Trypanoso-*

mas brucei und seinen Unterarten durchaus zu stärkerer Pathogenität kommen kann (TOFT & AESCHLIMANN 1991).

Beide Theorien gehen davon aus, dass sich ein stabiles Wirt-Parasit-Verhältnis entwickeln muss, um den Fortbestand von Parasit und Wirt zu gewährleisten. Während die einen jedoch die Stabilität im friedlichen Miteinander sehen, finden die anderen selbige im steten „Aufrüsten“. Es gibt verschiedene Beispiele für stabile Verhältnisse. Arten des Plathelminthen-Taxons *Temnocephalida* scheinen mit ihren Wirten, verschiedenen Crustaceae, ein durchaus eingependeltes Verhältnis zu haben, das sich seit mindestens 150 000 Jahren nicht verändert hat. Zusammen mit dem Indiz der Verteilung der „südlichen“ *Temnocephalidae*, deren Verbreitung innerhalb der Grenzen des mesozoischen Kontinents Gondwana liegt (CANNON & JOFFE 2001), spricht dies für ein hohes evolutionäres Alter der Beziehung. Ebenso kann man das Myxoma-Virus aus australischen Kaninchen anführen, das einen mittleren Grad an Virulenz entwickelt hat (MAY & ANDERSON 1983). Damit wird sichergestellt, dass eine maximale Anzahl von Kaninchen infiziert werden. Wäre der Virus virulenter, würde der Wirt sterben, bevor mehr Tiere angesteckt wurden. Wäre er nicht genügend virulent, so würde der Wirt zwar lange leben, aber die Infektionsrate weiterer Wirte wäre sehr niedrig. Dieses Beispiel kann für beide Theorien verwendet werden. Anhand der in dieser Arbeit gefunden Ergebnisse werden diese Theorien für die rhabdocoelen Plathelminthen diskutiert.

Die Plathelminthen bieten sich als Organismengruppe zur Erforschung der Evolution der Symbiose an. Die circa 15 000 beschriebenen Arten beinhalten alle Lebensweisen von frei lebenden Detritusfressern über Prädatoren bis hin zum „echten“ obligaten Parasitismus. Besonders innerhalb der Rhabdocoela finden sich viele dieser Taxa. In den Taxa der Rhabdocoela, in denen vergesellschaftete Formen vorkommen, sind auch mit diesen nahe verwandte frei lebende Arten zu finden. Dieser Umstand macht das Taxon zu einem idealen Objekt der Symbioseforschung. Die vorliegende Arbeit versucht anhand von eigenen Untersuchungen zur vergleichenden Morphologie und von Literaturdaten ein zusammenfassendes Bild über mögliche Modifikationen verschiedener Differenzierungen durch die symbiotische Lebensweise und die sich daraus ergebenden Ver-

wandtschaftsverhältnisse zu schaffen. Besondere Beachtung findet die Epidermis, die gerade bei Endosymbionten den direkten Kontakt zwischen Wirt und Symbiont darstellt. Daneben werden Sinnesstrukturen, Drüsen, Muskulatur, Verdauungstrakt und das Exkretionssystem verglichen und als mögliche Punkte für Modifikationen diskutiert. Anhand dieser Strukturen sollen die bisher erstellten phylogenetischen Systeme der freilebenden Plathelminthen, vor allem der Rhabdocoela, insbesondere in Bezug auf die Schwestergruppe der Neodermata, diskutiert werden.

B Material und Methoden

Es werden folgende Arten in dieser Arbeit untersucht:

- Graffilidae
 - *Bresslauilla relict*a Reisinger, 1929. Freilebend in Salzwiesen
 - *Pseudograffilla arenicola* Meixner, 1938. Freilebend im Schlickwatt und in Kanälen der Salzwiesen
 - *Paravortex karlingi* Pike & Burt, 1981. Symbiotisch im Darm der Herzmuschel *Cerastoderma edule*
 - *Graffilla buccinicola* Jameson, 1897. Symbiotisch in der Niere der Muscheln *Buccinum undatum*, *Neptunea* sp. und *Fusus antiquus*
- Provorticidae
 - *Provortex tubiferus* Luther, 1948. Freilebend im Sandwatt
 - *Baicalellia brevituba* (Luther, 1918). Freilebend in Salzwiesen
 - *Vejdovskya pellucida* (M. Schultz, 1851). Freilebend in Salzwiesen
- Pterastericolidae
 - *Triloborhynchus astropectinis* Bashiruddin & Karling, 1970. Symbiotisch im Caecum von *Astropecten irregularis*

- Genostomidae
 - *Genostoma inopinatum* Hyra, 1993. Symbiotisch auf *Nebalia bipes*
- Umagillidae
 - *Anoplodium stichopi* Bock, 1925. Symbiotisch in *Holothuria stichopus*
 - *Paranotothrix* sp. Symbiotisch im Darm von *Stichopus variegatus*
 - *Syndisyrix* sp. Symbiotisch in verschiedenen Echinoidea
 - *Kronborgia amphipodicola* Christensen & Kannevorff, 1964. Symbiotisch im Coelom von *Ampelisca macrocephala*
- Fecampiidae
 - *Fecampia* sp. Symbiotisch auf und in verschiedenen Crustacea
- Trigonostomidae
 - *Proxenetes tenuispinosus* Ehlers, 1974. Freilebend im Sandwatt
- Promesostomidae
 - *Promesostoma marmoratum* (M. Schultz, 1851). Freilebend in Salzwiesen

B.1 Gewinnung der untersuchten Tiere

Bei einigen der untersuchten Spezies konnte auf bereits vorhandenes Material des Zoologischen Institutes der Universität Göttingen zurückgegriffen werden:

Syndisyrix sp., *Paranotothrix* sp. wurde von Lester RG Cannon in Australien gesammelt, fixiert und eingebettet. Leider war die Fixierung dieser beiden Exemplare nur unzureichend. So konnte jeweils nur das Vorderende bearbeitet werden.

Pseudograffilla arenicola und *Anoplodium stichopi* lagen ebenfalls aus früheren Sammlungen bereits eingebettet vor. Erstgenannte Art stammt aus dem Schlickwatt vor List/Sylt, Letztere aus der Seegurke *Holothuria stichopus*, die in der Ostsee vor Kristineberg/Schweden gefangen wurde.

Von *K. amphipodicola* lag nur Material der Larve vor. Es konnte auf bereits angefertigte Schnitte und Fotografien zurückgegriffen werden.

Triloborhynchus astropectinis kommt vor allem an der Ostseeküste von Schweden vor. Freundlicherweise konnte Dr. Ulf Jondelius mir fixierte Exemplare aus Kristineberg/ Schweden zukommen lassen. Die Einbettung erfolgte nach unten aufgeführtem Verfahren.

Die Exemplare der frei lebenden Spezies *Proxenetes tenuispinosus*, *Bresslauilla relicta* und *Baikalellia brevitubus* stammen aus den Salzwiesen vor Cäciliengroden/Friesland.

Vejdovskya pellucida und *Promesostoma marmoratum* wurde in den Salzwiesen im Ellenbogen nördlich von List/Sylt gesammelt. *Provortex tubiferus* stammen aus dem Sandwatt vor List/Sylt.

Die Vertreter der Art *Paravortex karlingi* wurden aus der Herzmuschel *Cerastoderma edule* gewonnen. Die Muschel wurde im Sand- und Schlickwatt vor List/Sylt gesammelt, anschließend unter einem Binocular M25 von Wilder/Heerbrugg präpariert und die Plathelminthen zur Weiterbearbeitung vereinzelt.

Alle lebend gesammelten Tiere wurden anschließend nach dem unten aufgeführten Verfahren weiterbearbeitet.

B.2 Elektronenmikroskopische Präparation

Die lebende Tiere wurden zunächst zur Betäubung bei 4°C für 30 Minuten in den Kühlschrank gestellt. Anschließend erfolgte in einer mit Rutheniumrot versetzten 2.5%igen Glutaraldehyd-Lösung in 0.1 M Natriumcacodylat-Puffer (pH 7.25) eine einstündige Primärfixierung. Nach mehrmaligem Auswaschen des Fixativs mit 0.1 M Natriumcacodylat-Puffer wurde mit 1%iger Osmiumtetroxid-Lösung im gleichen Puffer bei 4°C eine Stunde nachfixiert. Unmittelbar auf die Sekundärfixierung erfolgte die Entwässerung über eine aufsteigende Acetonreihe (30-95%). Als Intermedium diente 100%iges Propylenoxid. Danach wurden die Tiere in einem Gemisch aus Epon-Araldit MCY 212 (Serva) und Härter HY 964 (Serva) und dem Polymerisationsstarter BDMA (Probing & Structure) in Kautschukformen eingebettet. Die Einbettungen härteten

drei Tage bei 60°C im Heizschrank (Heraeus) aus.

Mit den so vorbereiteten Tieren wurden am Ultramikrotom Ultracut II Reichert-Jung E mit einem Diamantmesser (DiAtome) Schnittserien von 70 nm dicken Quer- und Längsschnitten angefertigt. Die Schnittserien wurden auf Formvar(Merck)-befilmte „one-slot-grids“ (SCI) aufgefangen und im LKB Ultrastainer 2168 (Leica) mit Urnylacetat (18-21 Minuten bei 30°C) und Bleicitrat (25-30 Minuten bei 25°C) kontrastiert.

Die Untersuchung erfolgte bei 50 kV am Elektronenmikroskop Zeiss EM 900.

Durch Einlagerung von Blei erscheinen manchen Strukturen unter Elektronenbeschuss dunkel bis schwarz. Man spricht dann von „elektronendunklen“ Strukturen.

C Ergebnisse

Die verschiedenen Typen von Sinnesrezeptoren werden nach REUTER (1975) eingeteilt (Abb. 1).

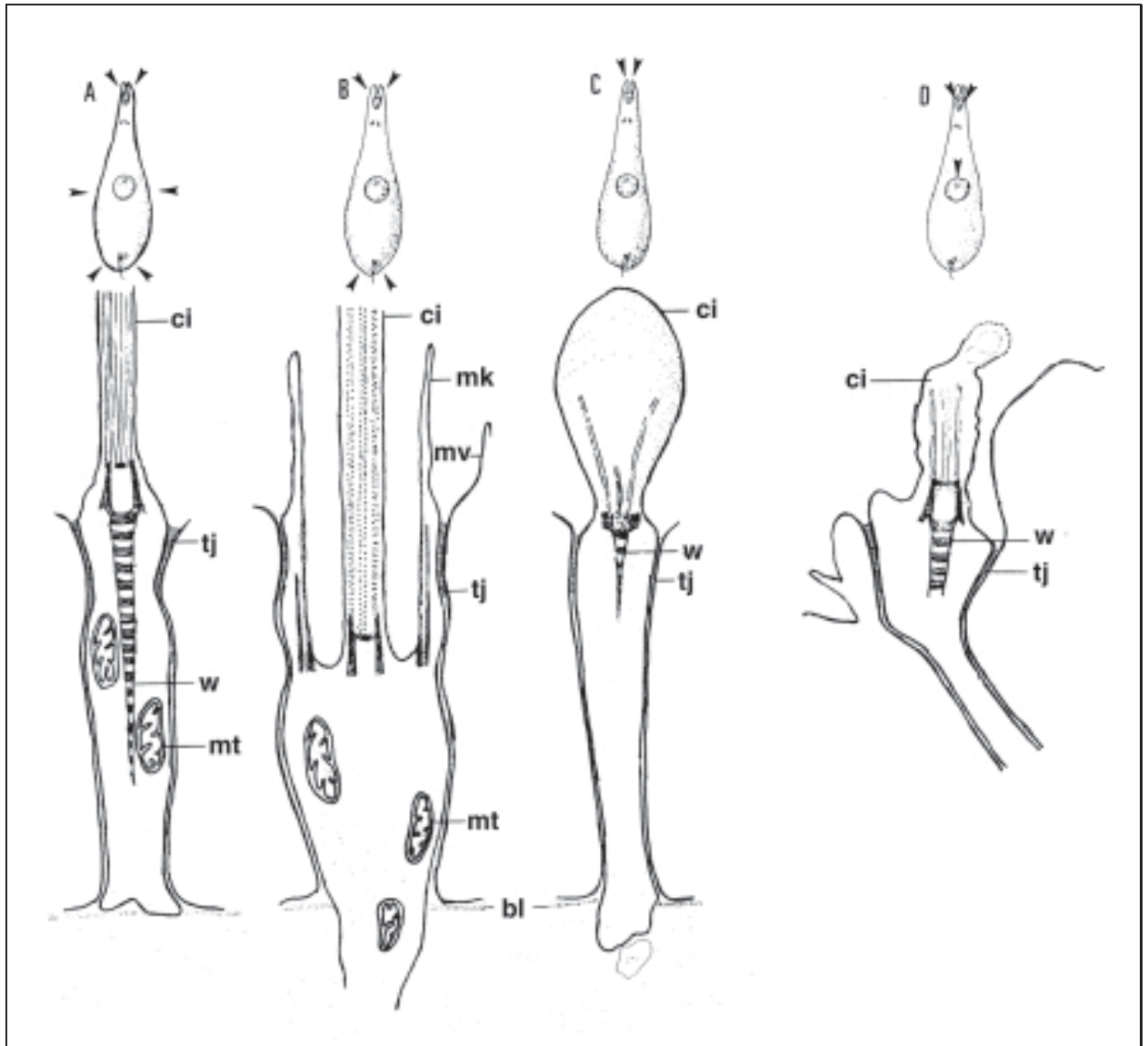


Abb. 1: Schematische Darstellung verschiedener Rezeptortypen (nach REUTER 1975). **a** Typ I mit langem Rezeptorcilium und quergestreifte Wurzel; **b** Typ II mit langem Rezeptorcilium ohne Wurzel und Mikrovillikragen; **c** Typ III mit aufgeblähtem Rezeptorfortsatz; **d** Typ IV mit kurzem Cilium, instabiler Cilienmembran und kurzer Wurzel. *bl* Basallamina; *rc* Rezeptorcilium; *mk* Mikrovillikragen; *mt* Mitochondrium; *tj* tight junctions; *cw* Cilienwurzel

C.1 Experimentelle Befunde

C.1.1 Graffilidae

C.1.1.1 *Bresslawilla relict* Die Epidermis ist durchgehend zellulär. Sie ist gleichmäßig, aber nicht allzu dicht mit 2,3 μm langen Cilien bedeckt. Dazwischen finden sich wenige bis 0,5 μm lange Mikrovilli, die ein leicht verdicktes Köpfchen haben. Die Epidermiszellen sind 4,31 μm dick.

Die Zellen enthalten in der apikalen Hälfte viele elektronenschwarze Vakuolen (die sogenannte „Pseudocuticula“, Abb. 2) mit elektronendunklen Einschlüssen und Vesikel, deren Inhalt nicht bestimmt werden konnte. Die „Pseudocuticula“ ist Teil der Epidermis gebildet. In der basalen Hälfte der Epidermiszellen liegen die ovoiden Kerne, Golgi-Apparate und einige Mitochondrien. Deutlich können die Zellgrenzen von der Oberfläche zur Basalmembran verfolgt werden. Sie verlaufen wenig gewunden, so dass die Zellen eine ungefähr quaderförmige Gestalt haben.

In der lateralen Epidermis sind keine Rezeptorzellen oder Ausführungsgänge von subepidermalen Drüsen zu erkennen. Allerdings gibt es am anterioren Ende subepidermale Drüsen. Basal in der Epidermis gelegen finden sich in einem untersuchten Vertreter zahlreiche Spermien.

Die Basallamina ist dünn, 0,25 μm . Deutlich sind Lamina densa und Lamina fibroreticularis zu erkennen.

Der Hautmuskelschlauch besteht von distal nach proximal aus dünnen Schichten Ring- und Längsmuskulatur.

Direkt am kapsellosen Gehirn liegen zwei Pigmentbecherocellen, welche in dieser Untersuchung nicht näher betrachtet wurden. Das Gehirn besteht aus zwei dicht beieinander liegenden Ganglien, die durch eine Kommissur verbunden sind, so dass es als ein längliches Band erscheint.

Es existiert ein muskulöser Pharynx doliiformis, an den sich ein kurzer Oesophagus und ein sackförmiger Darm anschließt. Am Eingang des Darmes münden mehrere Drüsen in das Lumen.

Das protonephridiale Exkretionssystem besteht aus einem Kanalsystem, an das ver-

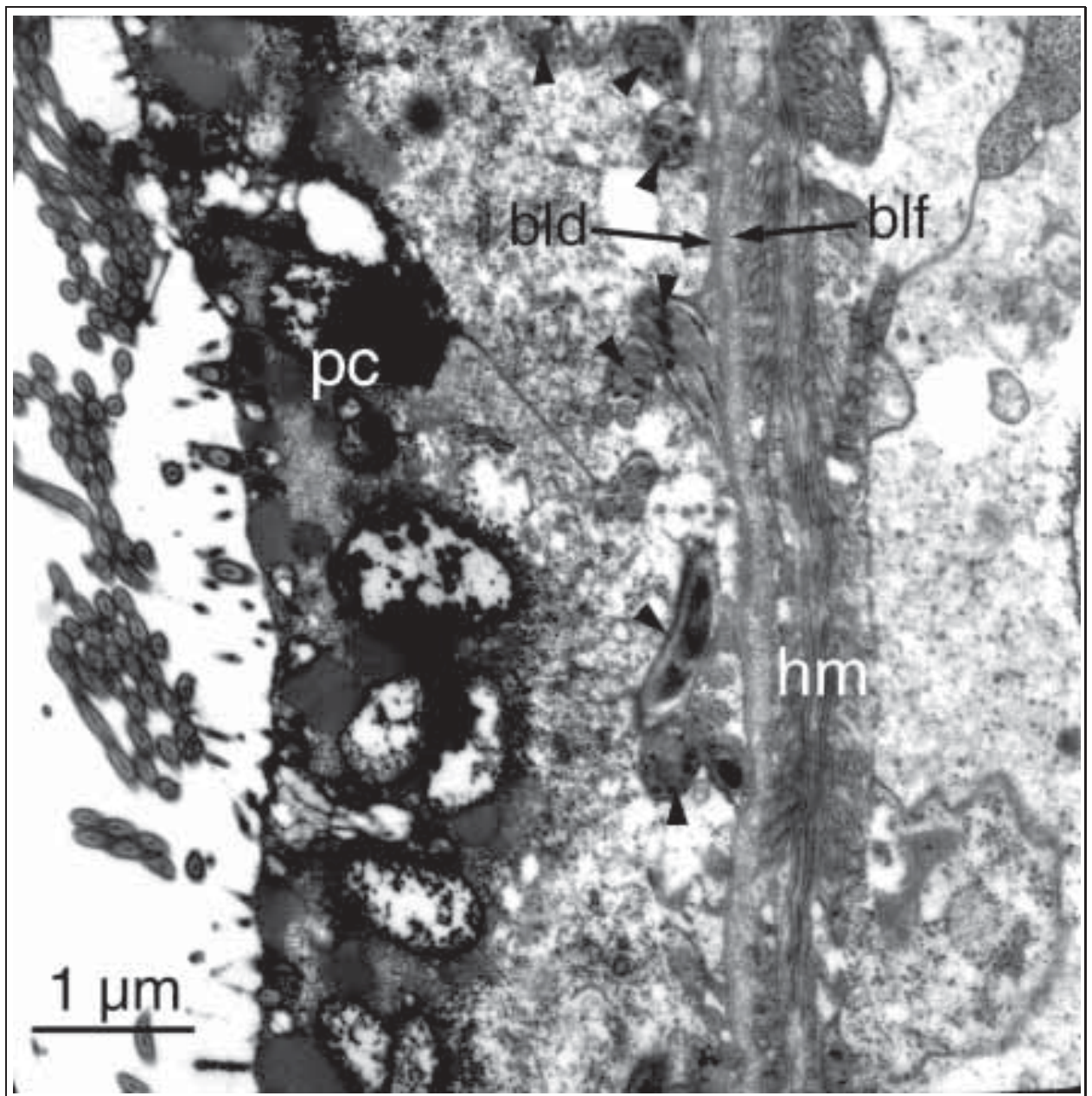


Abb. 2: TEM-Aufnahme eines Längsschnittes durch die Epidermis von *B. relictus*. Die oberste Schicht wird von der Pseudocuticula eingenommen. An der Basis der Epidermis liegen Spermien (Pfeilspitzen). *bld* Lamina densa; *blf* Lamina fibroreticularis; *hm* Hautmuskelschlauch; *pc* Pseudocuticula

schiedene Terminalzellen angeschlossen sind. Die Terminalzelle bildet auch die Reuse aus.

C.1.1.2 *Pseudograffilla arenicola* Es liegt eine zelluläre Epidermis vor, die komplett mit bis zu 14 μm langen Cilien bedeckt ist. Dazwischen stehen zahlreiche 0,5 μm lange Mikrovilli. Die Zellen sind bis 21,7 μm hoch.

Die obersten 0,7 μm der Epidermis bestehen aus dem „terminal web“. Sie sind dicht mit Vesikeln elektronendunklen Inhalts gefüllt, den sogenannten „Pseudorhabditen“. Auch der übrige Teil der Epidermiszellen enthält viele Vakuolen und Vesikel mit unbestimmtem, elektronengrauem Inhalt (Abb. 3). Die Kerne sind stark gelappt und auf keinen bestimmten Bereich der Epidermiszelle beschränkt. Die Mitochondrien liegen dagegen hauptsächlich in der apikalen Hälfte der Zellen. Die lateralen und apikalen Zellgrenzen sind im Querschnitt stark gewellt.

Es wurden keine Rezeptorzellen in der Epidermis gefunden. Am anterioren Ende öffnen sich Ciliengruben zum Außenmedium. Eine Verbindung zwischen diesen und dem Nervensystem konnte nicht ausgemacht werden. Am anterioren Ende münden einige Drüsen aus. Auch am Hinterende liegen einige subepidermale Drüsen mit Ausführgängen durch die Epidermis.

Die Basallamina ist 1,5 μm dick. Sie besteht aus den Schichten Lamina densa und Lamina fibroreticularis.

Darunter liegen eine dünne Schicht Ringmuskulatur. Proximal folgt eine dicke Schicht Längsmuskulatur, an die sich einige starke Stränge Quermuskulatur anschließen.

Das Gehirn liegt dorsal. Es besteht aus zwei miteinander verbundenen Ganglien und besitzt keine Kapsel.

Rostral am Gehirn liegt ein Paar dunkel pigmentierte Becherocellen, deren Struktur in dieser Arbeit nicht näher untersucht wurde. Das Gehirn besteht aus zwei durch eine Kommissur miteinander verbundenen Ganglien und liegt als längliches Band anterodorsal des Pharynx.

Der überaus muskulöse Pharynx liegt ventral des Gehirns. Zwischen diesen beiden Strukturen liegen einige Drüsenzellen, deren Ausführgänge in den Darm münden. Der Pharynx nimmt ungefähr ein Fünftel des Tieres ein und ist – zumindest zum Teil – ausstülpbar. Der Darm ist sackförmig mit wenigen, kurzen Divertikeln.

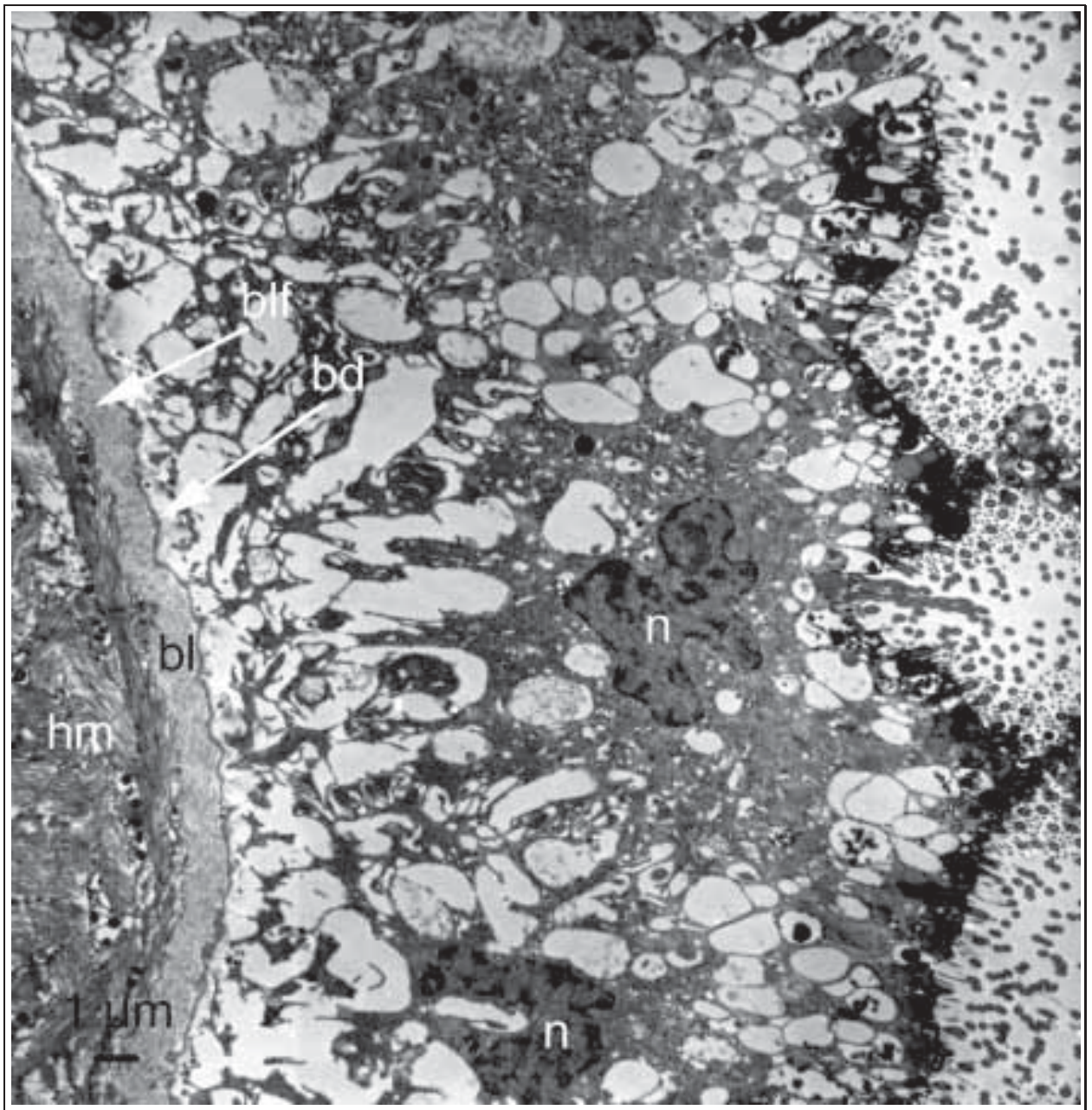


Abb. 3: TEM-Aufnahme eines Querschnittes der Epidermis von *P. arenicola*. *bl* Basallamina; *bd* Lamina densa; *blf* Lamina fibroreticularis; *hm* Hautmuskelschlauch; *n* Nucleus

Das Protonephridialsystem verläuft lateral im Tier und besteht aus mehreren Terminalzellen mit Reusen, die in ein Kanalsystem münden.

C.1.1.3 *Paravortex karlingi* Die Epidermis von *Paravortex karlingi* ist durchgehend zellulär. Sie ist gleichmäßig und vollständig mit bis zu 4,3 μm langen Cilien

bedeckt. Zwischen den Cilien sind $0,4 \mu\text{m}$ kurze keulenförmige Mikrovilli dicht angeordnet (Abb. 5, 7). Die Epidermiszellen sind zwischen 3 und $6,5 \mu\text{m}$ hoch.

In den Zellen sind mehr oder minder drei Schichten zu erkennen. An der Zelloberfläche liegt eine $0,5 \mu\text{m}$ dicke Schicht („terminal web“). In dieser sind apikal zahlreiche Vesikel unbestimmten, elektronendunklen Inhalts zu finden (Epitheliosomen). Direkt darunter befinden sich in einer weiteren Schicht, die sich bis ungefähr zur Hälfte der Zellen erstreckt, zahlreiche Mitochondrien. In der basalen Hälfte jeder Zelle liegen der gelappte Kern und Golgi-Apparate. In manchen Zellen konnten Bakterien beobachtet werden.

Die Zellgrenzen sind deutlich und durchgehend zu erkennen. Während sie an der Oberfläche glatt erscheinen, sind sie seitlich und zur Basallamina stark gewunden sind, so dass die Zellen miteinander verzahnt sind (Abb. 4).

Zwischen den normalen Epidermiszellen wurden einige kleinere, elektronendunklere Zellen beobachtet. An manchen Stellen durchbrechen sie von innen die Basallamina zur Epidermis (Abb. 5).

Am anterioren Ende des Tieres finden sich die Hauptzahl der Sinnesrezeptoren. Es sind zwei Typen von Rezeptoren (sensu REUTER 1975) unterschieden worden:

Typ I: Monociliäre Zelle, wobei das Cilium eine Wurzel hat (Abb. 6a);

Typ III: Das kurze Cilium ist oberhalb der Epidermisoberfläche aufgebläht und besitzt eine ebenfalls kurze Wurzel. (Abb. 6b).

Typ I ist der häufigste. Im gesamten Tier, aber vor allem am anterioren Ende des Tieres liegen subepidermale Drüsen mit verschiedenen Sekreten. Die Ausführungsgänge reichen durch die Epidermis und werden bis fast zur Hälfte der Epidermishöhe von der Basallamina umkleidet (Abb. 6). Es können zwei Sekrettypen unterschieden werden: ein elektronendunkles Sekret und ein sehr elektronenhelles (Abb. 6). Die Basallamina ist $0,2 \mu\text{m}$ dick und kann deutlich in Lamina densa und Lamina fibroreticularis unterteilt werden.

Unter der Basallamina liegt eine dünne Schicht Ringmuskulatur und eine dickere Schicht Längsmuskulatur (Abb 5). Proximal davon setzen an einigen Stellen Quermuskelstränge an.

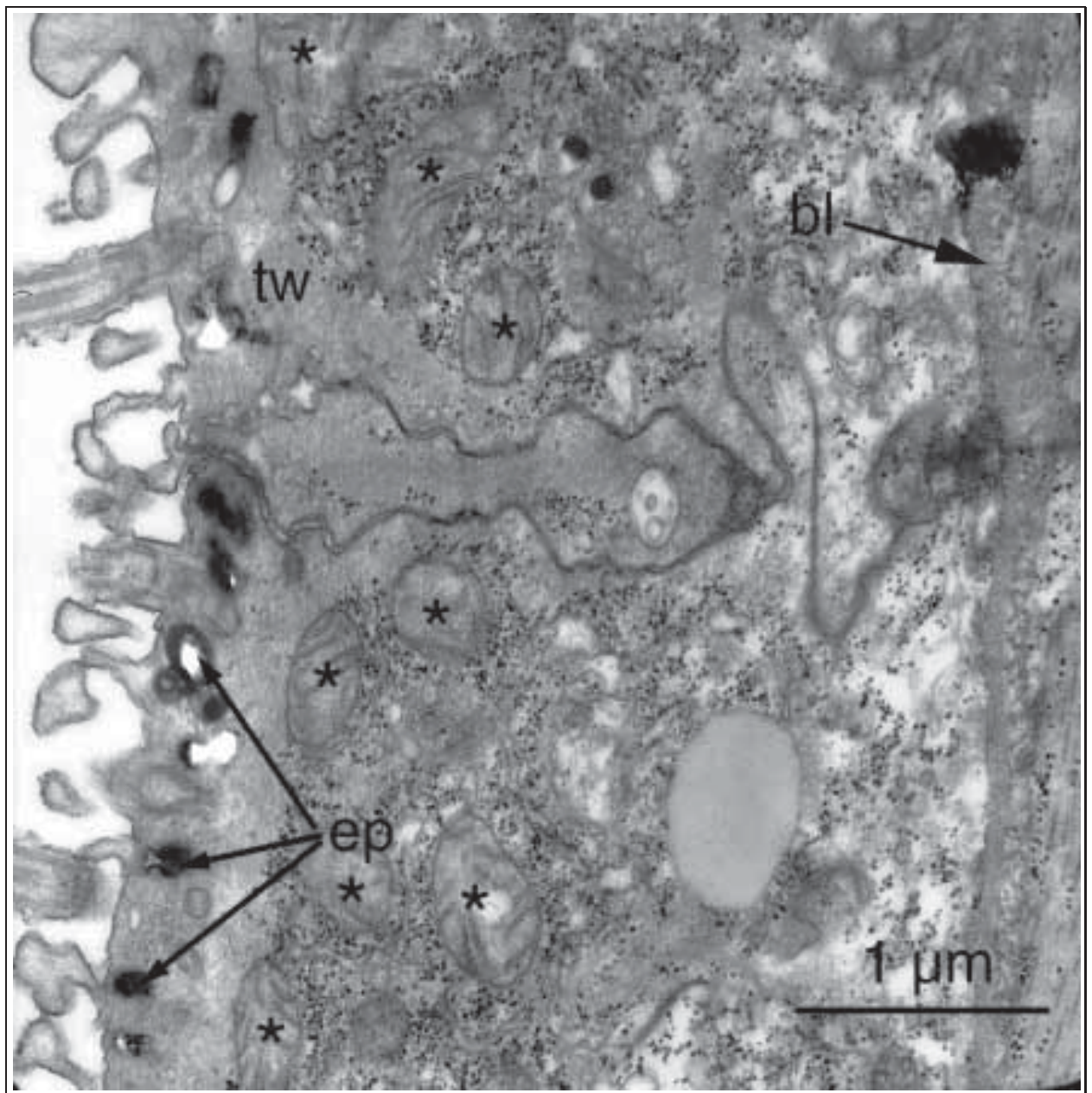


Abb. 4: TEM-Aufnahme der Epidermis von *P. karlingi*. Querschnitt durch die Epidermis. Unterhalb des „terminal web“ liegen die meisten Mitochondrien der Zellen (Sterne). *bl* Basallamina; *ep* Epitheliosomen; *tw* „terminal web“

Im vorderen Drittel des Tieres liegt das kapsellose Gehirn aus zwei Ganglien, die ein längliches Band bilden. Seitlich anschließend liegen die Augen. Es sind Pigmentbecherzellen mit mitochondrialer Linse, die jeweils aus drei Sinneszellen und einer Pigmentzelle bestehen. Die Pigmentgranula sind in einer schalenartigen Form angeordnet,

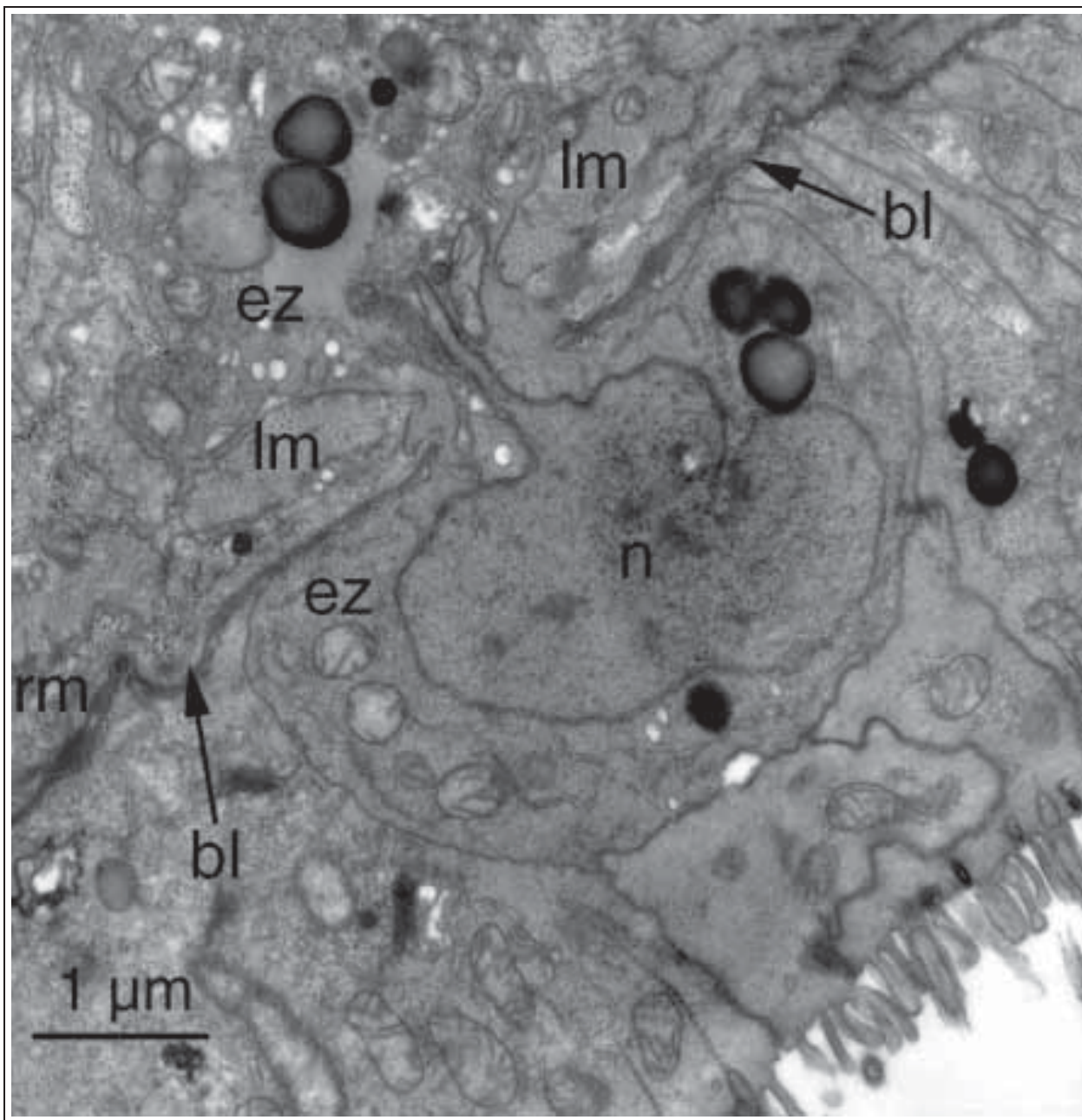


Abb. 5: TEM-Aufnahme der Epidermis von *P.karlingi*. Querschnitt durch die Epidermis. Durchbruch einer epidermalen Ersatzzelle durch die Basallamina. *bl* Basallamina; *ep* Epitheliosomen; *ez* epidermale „Ergänzungs“zelle; *lm* Längsmuskulatur; *n* Nucleus; *rm* Ringmuskulatur

deren Öffnung zur Körperraußenseite weist. In diese Öffnung entsenden die Sinneszellen Mikrovilli-Ausläufer in drei tiefe Einstülpungen in die Pigmentzelle. Um die Einstülpungen liegen modifizierte Mitochondrien (Abb. 8, 9) in Ausläufern der Pigmentzelle. Einige Mitochondrien sind miteinander verschmolzen und bilden Riesenmitochondrien.

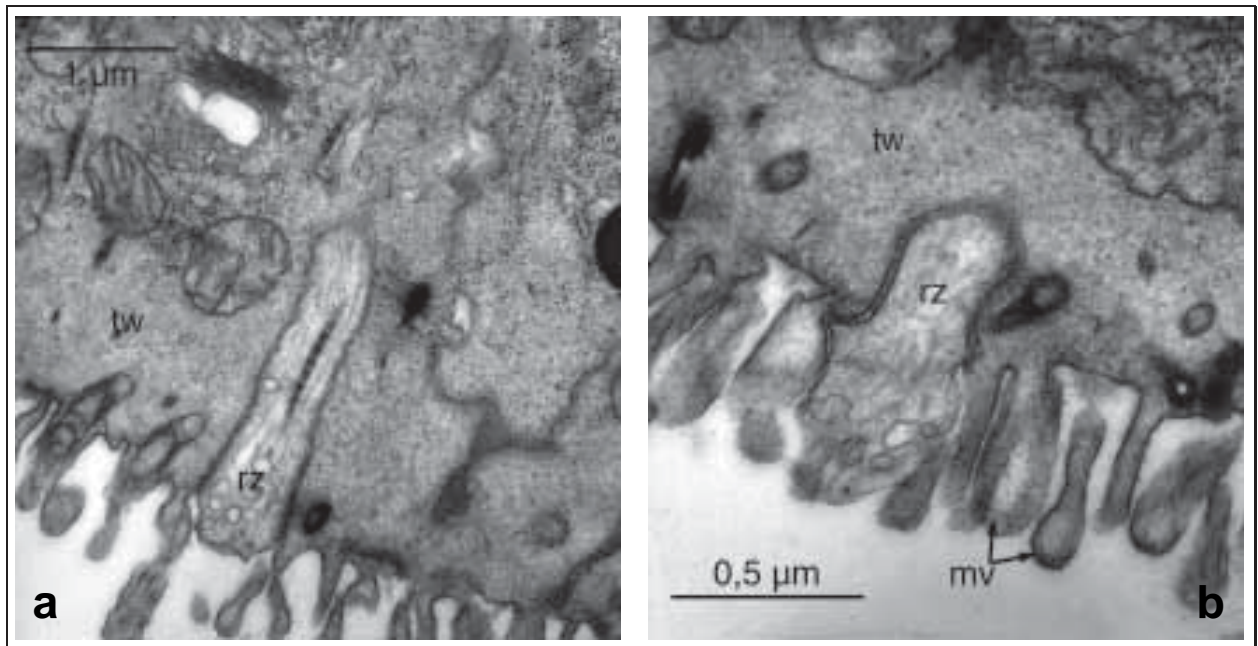


Abb. 6: TEM-Aufnahmen epidermaler Sinneszellen von *P. karlingi*. **a** Typ I (sensu REUTER 1975) mit einem langen Cilium. **b** Typ III (sensu REUTER 1975) mit einer kurzen Cilienwurzel und aufgeblähtem Cilium. *mv* Mikrovilli; *rz* Rezeptorzelle; *tw* „terminal web“

Die Cristae dieser Riesenmitochondrien sind nur noch rudimentär an der Innenseite der umgrenzenden Membranen zu erkennen.

Der Pharynx ist nicht sehr muskulös und liegt ventral des Gehirns. Es schließt sich ein kurzer Oesophagus an. Der Darm ist beim adulten Tier oft durch Eikapseln zusammengedrückt.

Die Wimpernflammen der Protonephridien sind unregelmäßig unter der Basallamina verteilt. Bis zur Reuse sind Mikrotubuli in der Terminalzelle gleichmäßig verteilt (Abb. 10a). Die Terminalzelle umfasst das Lumen mit der Wimperflamme manschettenförmig. Es münden mehrere Wimpernflammen einer Terminalzelle in einen von einer Kanalzelle gebildeten Ausführkanal.

Eine weitere Auffälligkeit sind ringförmig eingestülpte Mitochondrien (Abb. 10b), deren spezielle Funktion nicht festgestellt werden konnte.

Zwischen den Organen des Tieres liegen im Gewebe mehrere Kapseln, in denen sich Jungtiere entwickeln (Abb. 11a). Jede Kapsel enthält zwei Embryonen. Bei den in der

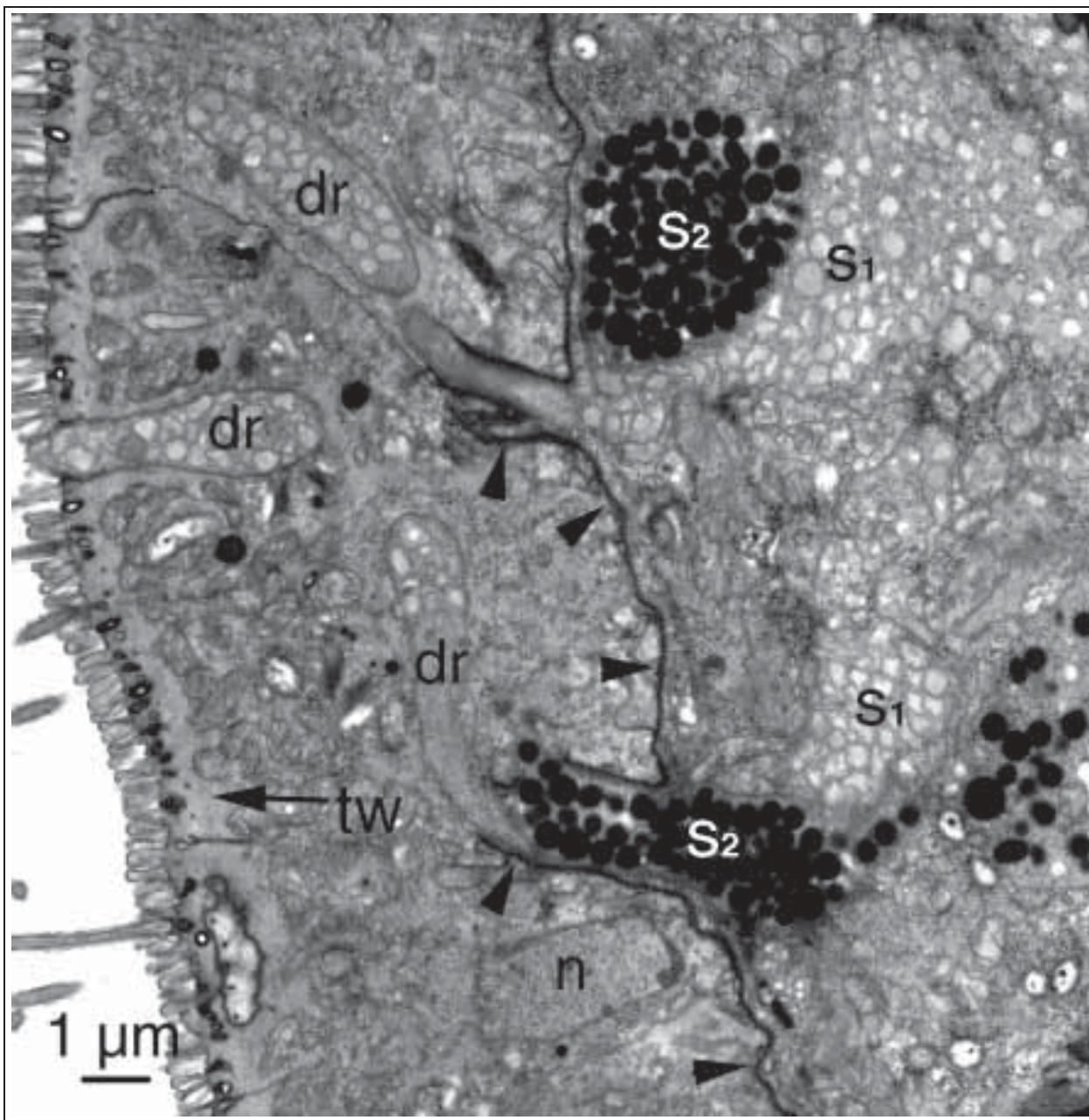


Abb. 7: TEM-Aufnahme subepidermaler Drüsen von *P. karlingi*. Es sind zwei verschiedene Typen von Sekreten zu erkennen. Helle und dunkle Sekretröpfchen liegen dicht beieinander, werden aber nicht zusammen in den Ausführungsgängen gefunden. Die Pfeilspitzen zeigen die Basallamina, die die Drüsenausführungsgänge stückweise umkleidet. *dr* Drüsenausführungsgänge; *n* Nucleus; *s*₁, *s*₂ Sekrete; *tw* „terminal web“

Entwicklung Fortgeschrittenen können die epidermalen Cilien und innere Organe erkannt werden. Neben Drüsen und dem Pharynx fallen dabei besonders die Augen auf:

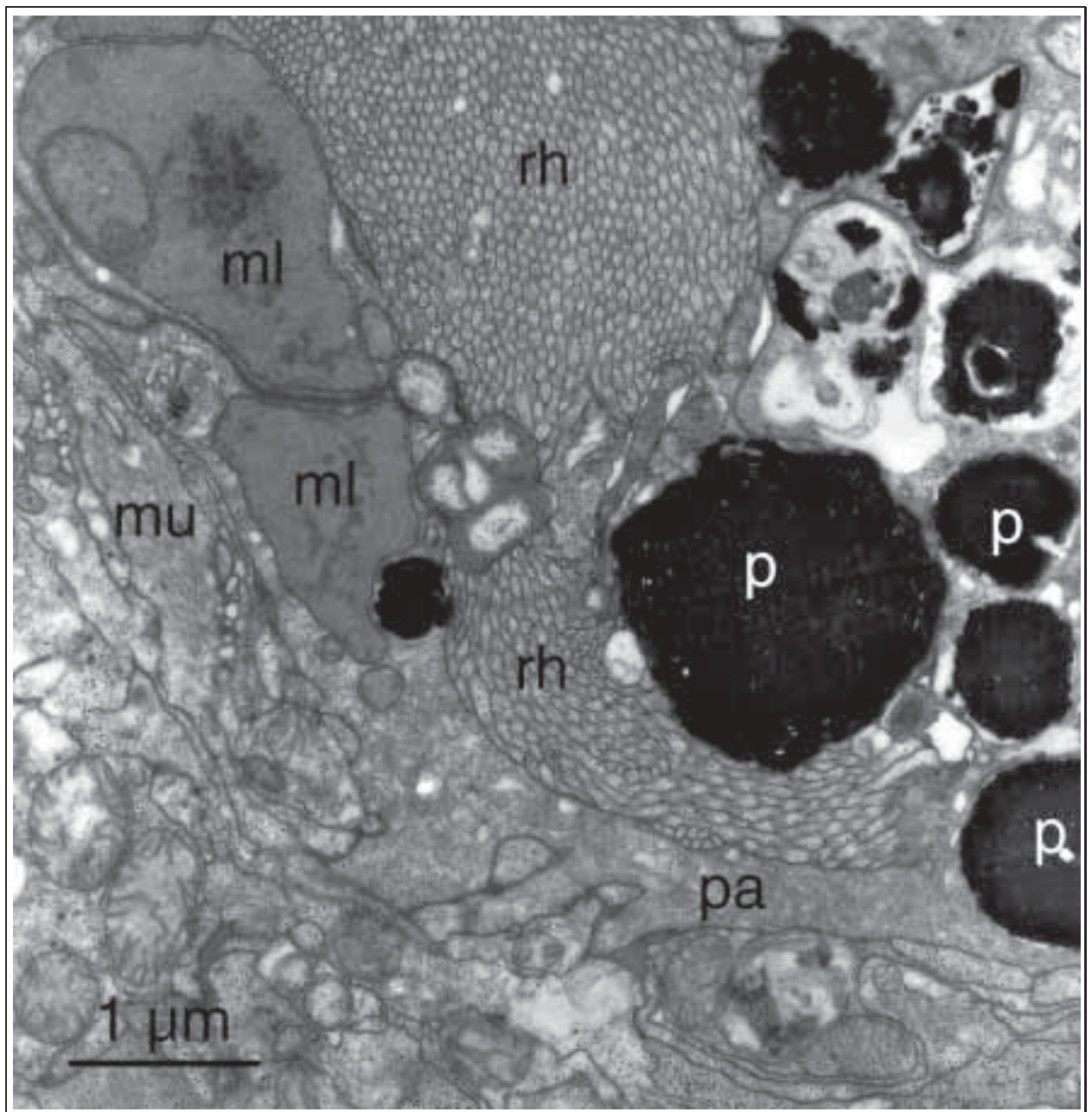


Abb. 8: TEM-Aufnahme des Auges eines Adulten *P. karlingi*. Riesenmitochondrien in Cytoplasmaausläufern der Pigmentzelle bilden die Linsen. Durch Durchbrüche in der Pigmentzelle liegen die Rhabdomere der Sinneszelle. *ml* mitochondriale Linsen; *mu* Muskulatur; *pa* Cytoplasmaausläufer der Pigmentzelle; *p* Pigmentgranulum; *rh* Rhabdomer

Die Pigmentgranula sind zum Teil bereits entwickelt. Die Mitochondrien der Pigmentzelle sind auf einer Seite der Zelle konzentriert, aber nicht modifiziert. Die Mikrovilli-Ausläufer der Sinneszelle sind bereits ausgebildet und durchbrechen die Pigmentzelle

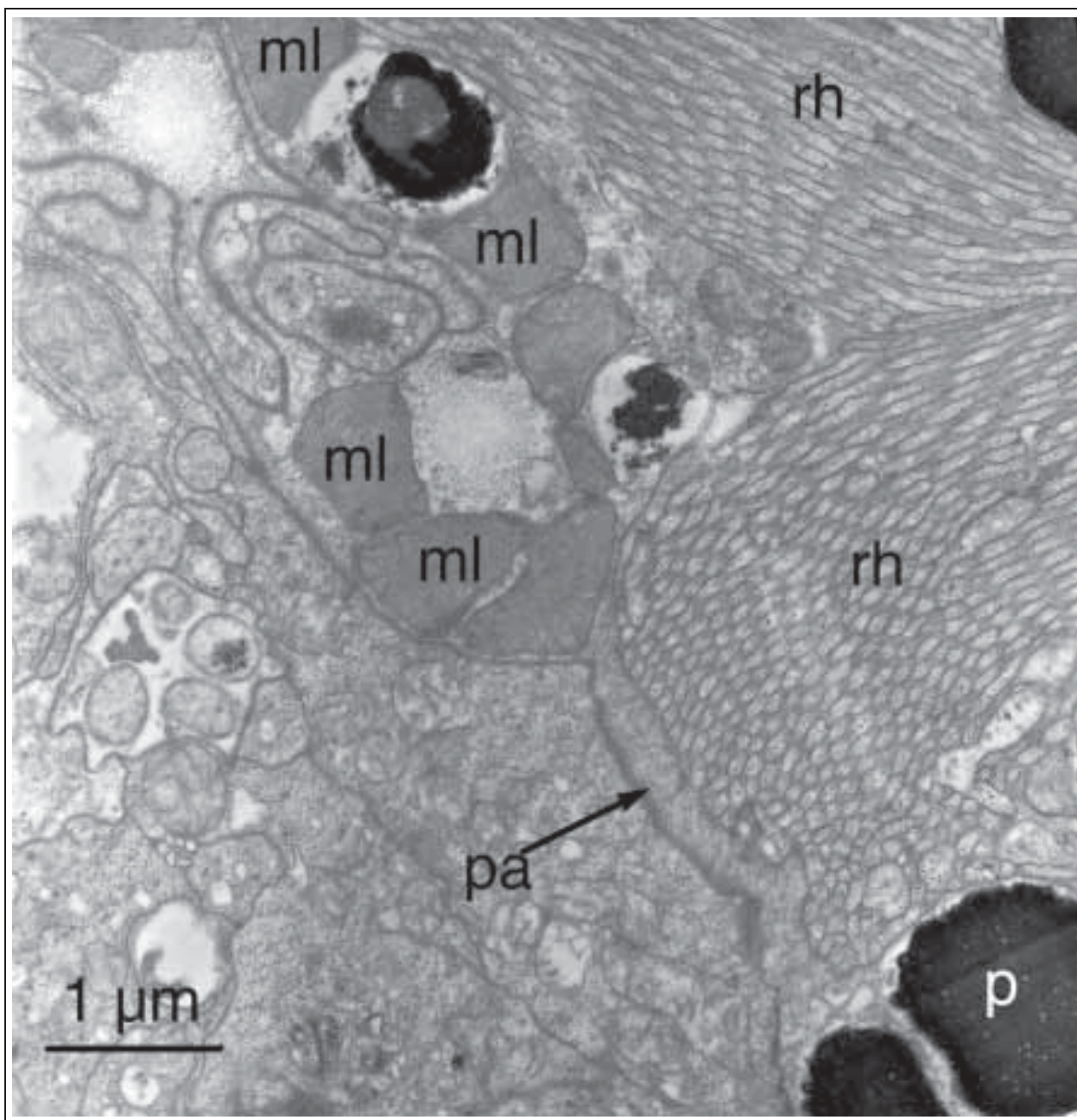


Abb. 9: TEM-Aufnahme des Auges eines Adulten *P. karlingi*. Riesenmitochondrien in Cytoplasma-Ausläufern der Pigmentzelle bilden die Linsen. Durch Durchbrüche in der Pigmentzelle liegen die Rhabdomere der Sinneszelle. *ml* mitochondriale Linsen; *pa* Cytoplasmaausläufer der Pigmentzelle; *p* Pigmentgranulum; *rh* Rhabdomer

durch drei Fenster (Abb. 11b).

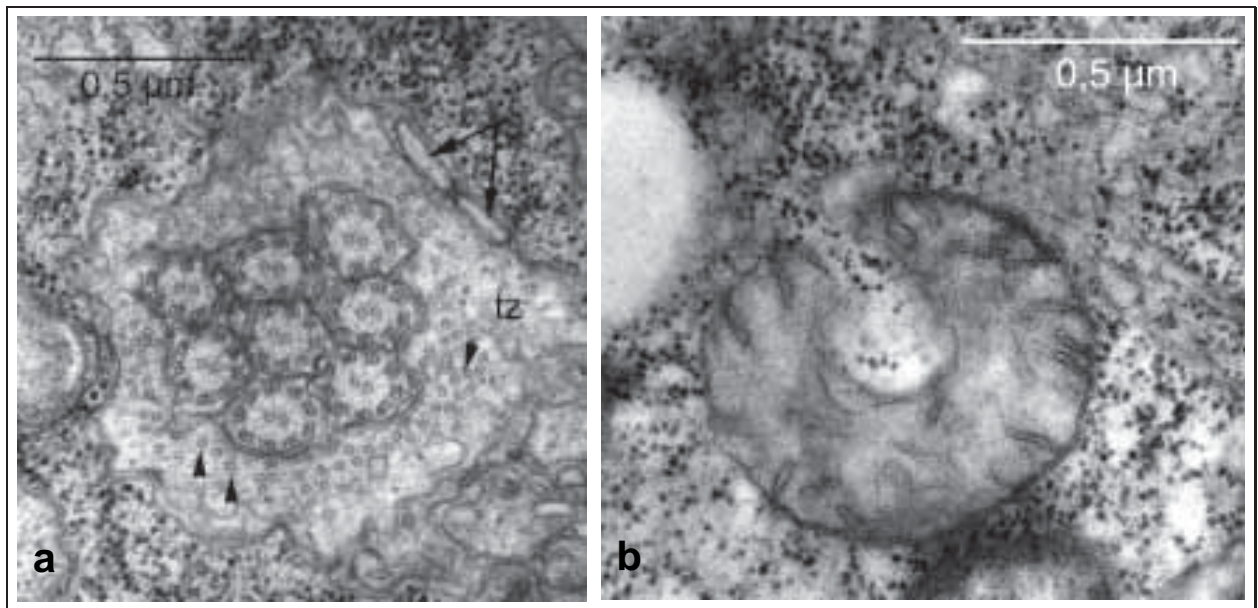


Abb. 10: TEM-Aufnahmen von *P. karlingi*. **a** Protonephridium. Neben der Wimpernflamme ragen Mikrotubuli in den Kanal (Pfeilspitzen). Die Pfeile deuten auf die Ränder des Zellspalts der manschettenartig geformten Terminalzelle um die Wimpernflamme. **b** Ringförmiges Mitochondrium. Diese Struktur wird an verschiedenen Stellen im Tier gefunden. *tz* Lumen der Terminalzelle

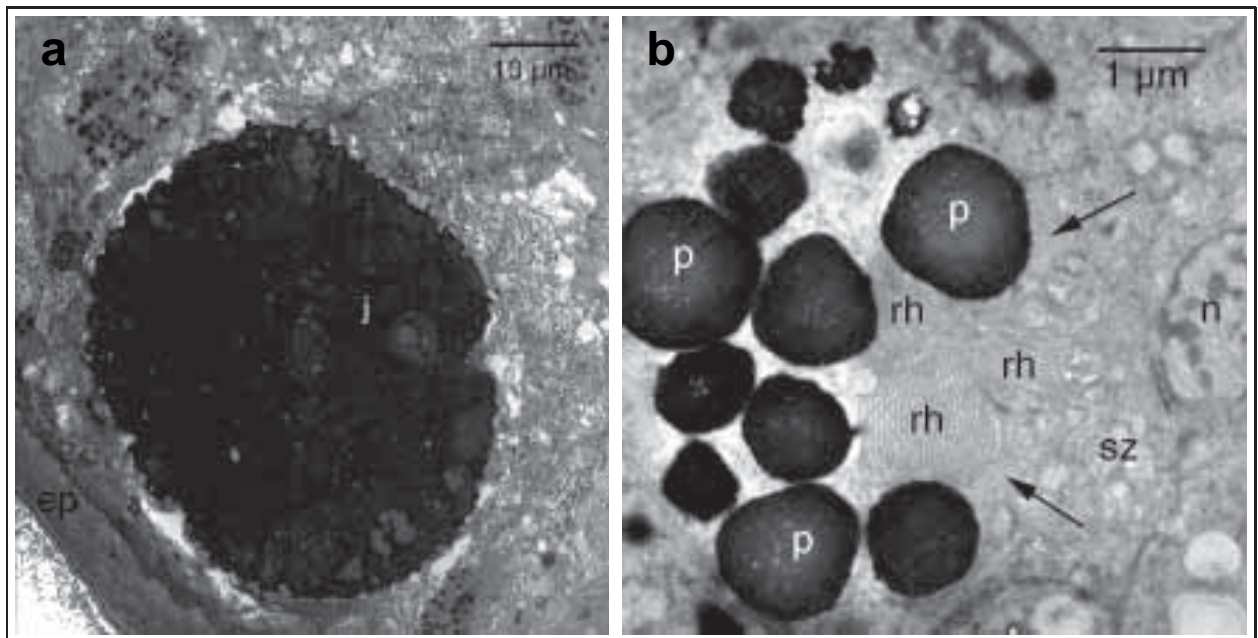


Abb. 11: TEM-Aufnahmen von *P. karlingi*. **a** Kapsel mit Jungtier. **b** Auge eines Jungtieres. Die Rhabdomere und Pigmentgranula sind bereits zu erkennen. *ep* Epidermis; *j* Jungtier; *n* Nucleus; *p* Pigmentgranulum; *rh* Rhabdomere; *sz* Sinneszelle

C.1.2 Provorticidae

C.1.2.1 *Provortex tubiferus* Die zelluläre Epidermis von *Provortex tubiferus* ist vollständig und gleichmäßig bewimpert. Die Cilien sind $2.5 \mu\text{m}$ lang und stehen nicht dicht. Dazwischen sind nur sehr vereinzelt Mikrovilli mit einer Länge von $0,5 \mu\text{m}$ erkennbar.

Das äußerste Drittel der bis $6,5 \mu\text{m}$ hohen Zellen besteht vor allem aus Vakuolen, die das Cytoplasma weitgehend verdrängen (Abb. 12). Ihr elektronengrauer Inhalt ist in dieser Untersuchung nicht zu identifizieren. Sie werden innerhalb der Epidermis gebildet.

Doch auch der basalere Teil der Epidermis enthält zahlreiche Einschlüsse mit ungeklärten Inhalten. Die teilweise stark gelappten Kerne, wenige Mitochondrien und Golgi-Apparate liegen ebenfalls im unteren Epidermisbereich. Zusätzlich finden sich Pigmentkörnchen.

Die Oberfläche der Epidermis ist teilweise stark gefaltet, wodurch mitunter Hohlräume direkt unter der Oberfläche entstehen (Abb. 12). Der Verlauf der lateralen Zellgrenzen ist im apikalen Bereich durch die Vesikel bestimmt, im basaleren Teil sind die Zellgrenzen nur leicht gewellt. Dadurch besitzen die Zellen eine fast quaderartige Form.

Zwischen den Epidermiszellen wurden am gesamten Körper keine Rezeptorzellen oder Drüsenausführgänge zu erkennen.

Nach innen wird die Epidermis von einer $0.1 \mu\text{m}$ dünnen und glatt verlaufenden Basallamina begrenzt (Abb. 12), welche sich deutlich in Lamina densa und Lamina fibroreticularis teilt.

Unterhalb der Basallamina befindet sich ein dünner Hautmuskelschlauch, bestehend aus distal liegender Ringmuskulatur und proximal gelegener Längsmuskulatur.

Das dorsal im anterioren Körperbereich liegende Gehirn besteht aus zwei dicht beieinander liegenden Ganglien, die durch eine Kommissur miteinander verbunden sind, so dass es als ein längliches Band erscheint. Es besitzt keine Kapsel. Daran lateral anschließend liegt ein Paar nicht näher untersuchte Pigmentbecherzellen.

Der Pharynx liegt ventral des Gehirns. Er ist dreikantig und muskulös. Die Spitze des Lumen zeigt zur Ventralseite des Tieres.

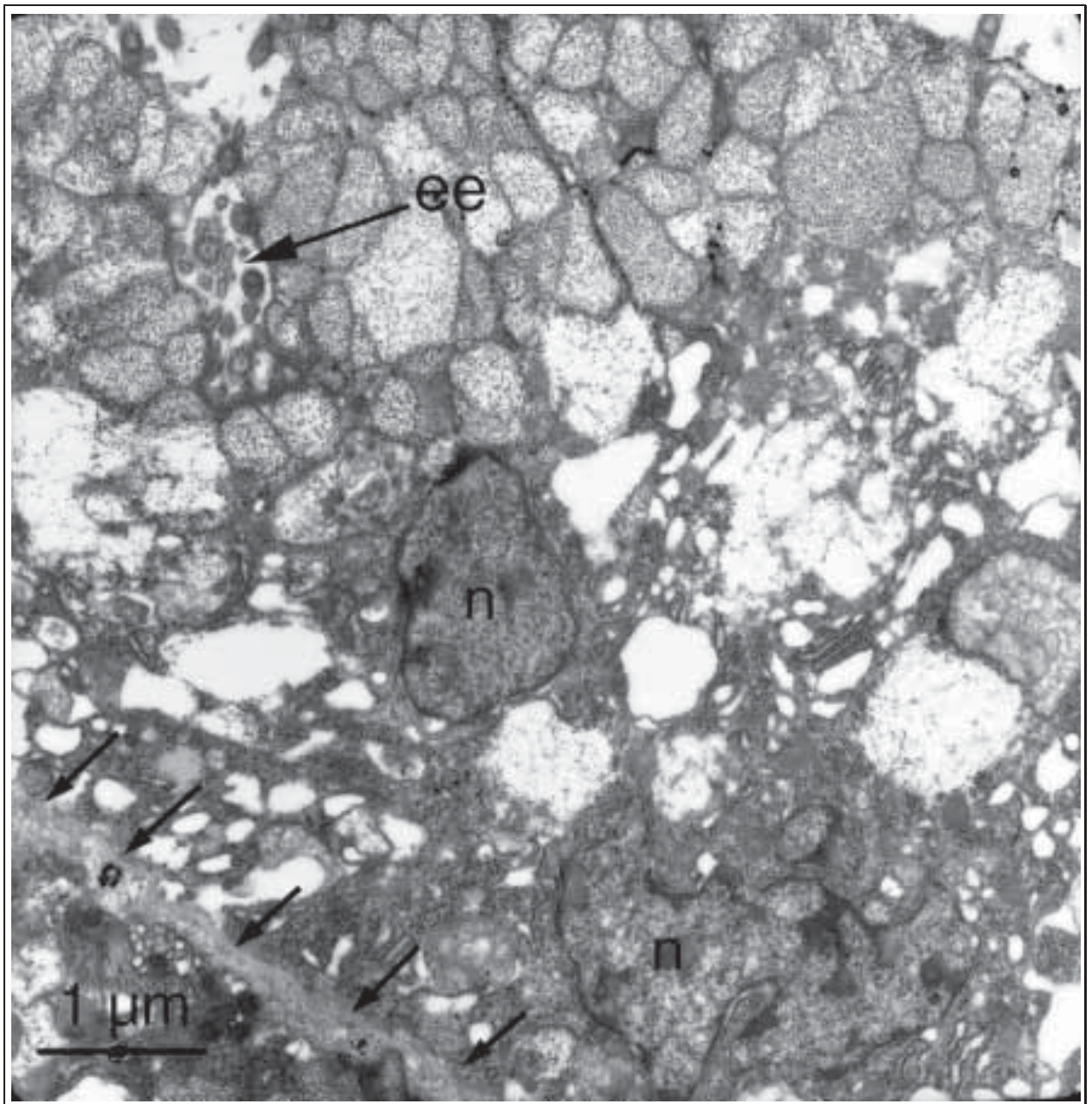


Abb. 12: TEM-Aufnahme eines Querschnitts durch die Epidermis von *P. tubiferus*. Die Pfeile deuten auf den Verlauf der Basallamina. *ee* Epidermale Einstülpung; *n* Nucleus

Die Protonephridien bestehen aus Terminalzellen mit mehreren Wimpernflammen. Sie münden in ein Kanalsystem.

C.1.2.2 *Baicalellia brevituba* Die zelluläre Epidermis von *Baicalellia brevituba* ist spärlich, aber rundherum gleichmäßig bewimpert. Zwischen den 2,5 μm langen

Cilien sind sehr vereinzelt Mikrovilli zu finden. Die wenigen vorhandenen sind $0,37\ \mu\text{m}$ kurz. Die Zellen sind $5\ \mu\text{m}$ hoch.

Apikal liegt eine $1,3\ \mu\text{m}$ dicke Schicht mit Vakuolen elektronenschwarzen Inhalts („Pseudocuticula“). Darunter liegen Mitochondrien und in jeder Zelle ein großer, ovoider Kern (Abb. 13). Weitere Vesikel wurden nicht beobachtet.

Die Zellgrenzen sind deutlich ausgeprägt und gut zu verfolgen. Die apikalen und die basalen Zellgrenzen sind sehr glatt, während die lateralen stark miteinander verzahnt sind.

Epidermale Rezeptorzellen wurden nicht beobachtet.

Zwischen den Zellen sind Ausführgänge von subepidermal gelegenen Drüsen

An manchen Stellen stülpt sich die Epidermisoberfläche ein. Die Ränder der Einstülpungen stoßen wieder aneinander, so dass sich Hohlräume in der Epidermis bilden, die in Kontakt mit dem Inneren des Tieres stehen (Abb. 14).

Die Basallamina ist $0,27\ \mu\text{m}$ dick und deutlich in zwei Schichten, Lamina densa und Lamina fibroreticularis getrennt.

Die Körpermuskulatur besteht aus einer dünnen Schicht Ringmuskulatur, an die sich proximal eine etwas dickere Schicht Längsmuskulatur anschließt.

Das Gehirn besteht aus miteinander verbundenen Ganglienzellen. Lateral liegen Pigmentbecherzellen, die in dieser Untersuchung nicht näher betrachtet wurden.

Der Pharynx ist nicht sehr muskulös. Am Eingang des Darmes liegen um die Gastrodermis einige Drüsenzellen, die ihr Sekret in das Lumen abgeben. Der Darm weist ein großes Lumen auf und enthält Diatomeen.

Die Terminalzellen der Protonephridien bilden mehrere Wimpernflammen und den Anfang der ableitenden Kanäle. Es schließt sich eine Kanalzelle an.

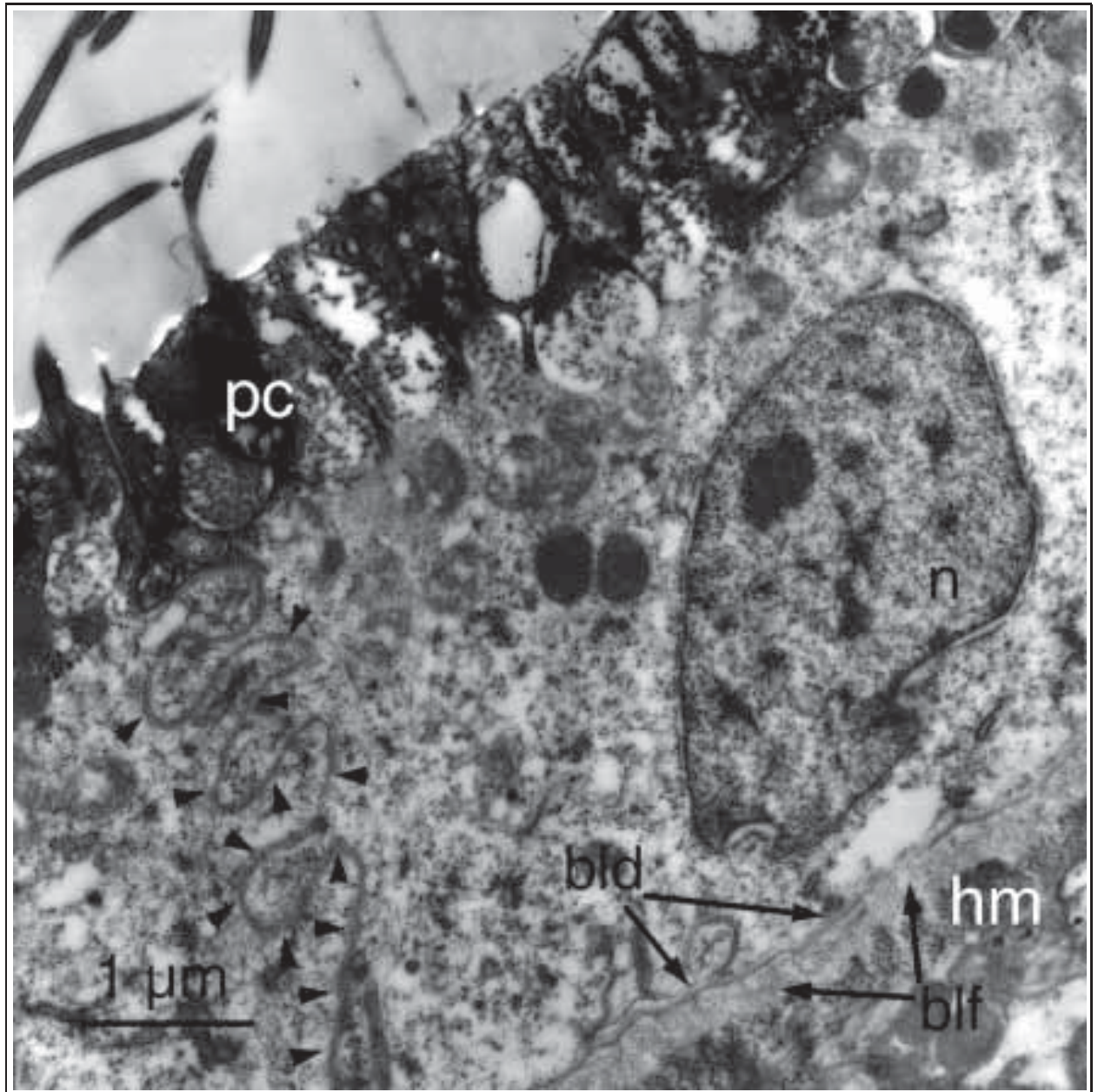


Abb. 13: TEM-Aufnahme der Epidermis von *B. brevituba*. In den miteinander verzahnten Zellen (siehe *Pfeilspitzen*) liegen große Kerne. *bld* Lamina densa; *blf* Lamina fibroreticularis; *hm* Hautmuskelschlauch; *n* Nucleus; *pc* Pseudocuticula

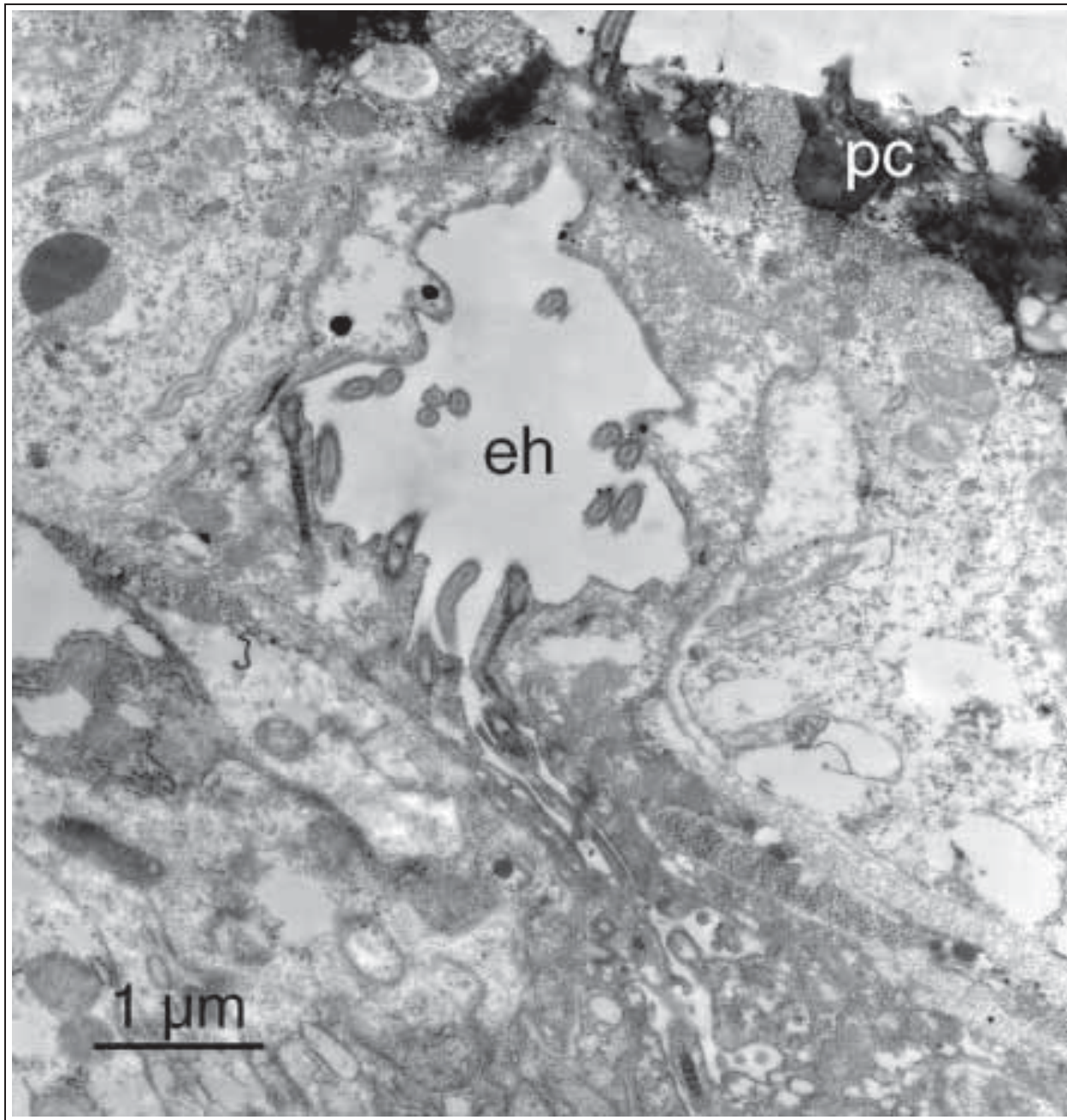


Abb. 14: TEM-Aufnahme der Epidermis von *B. brevituba*. Querschnitt durch eine epidermale „Harnblase“ (Erklärung siehe Text). *eh* epidermale „Harnblase“; *pc* Pseudocuticula

C.1.2.3 *Vejdovskya pellucida* Die zelluläre Epidermis ist vollständig mit bis $9,1 \mu\text{m}$ langen Cilien bedeckt. Auf der Ventralseite steht dabei eine sehr viel dichtere Bewimperung als auf der Dorsalseite. Zwischen den Cilien finden sich wenige $0,5 \mu\text{m}$ kurze Mikrovilli. Die Höhe der Zellen variiert und liegt durchschnittlich bei $3,5 \mu\text{m}$.

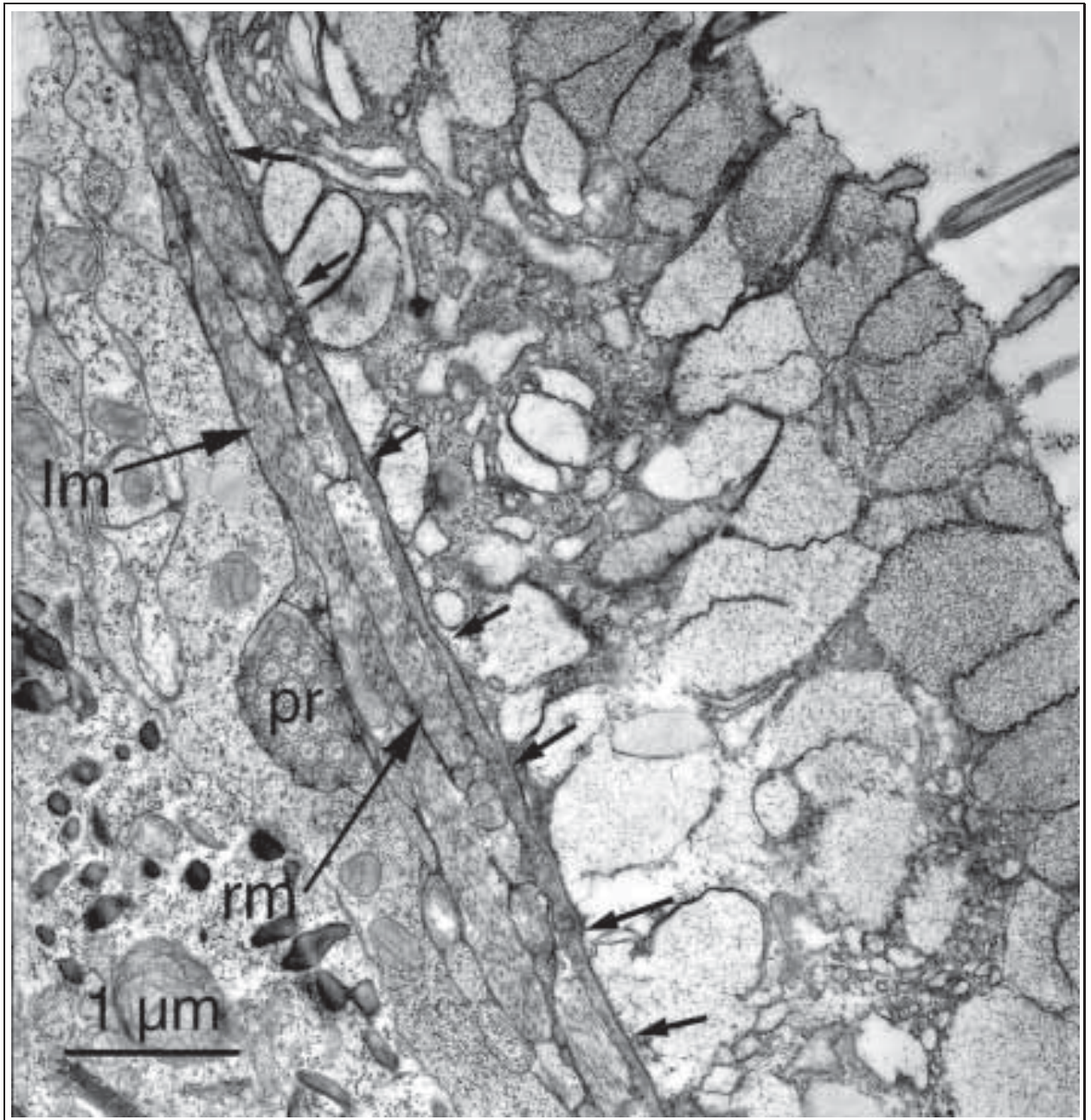


Abb. 15: TEM-Aufnahme der Epidermis von *V. pellucida*. Querschnitt durch die Epidermis. Die Pfeile zeigen den Verlauf der Basallamina. *lm* Längsmuskulatur; *pr* Protonephridium; *rm* Ringmuskulatur

In den apikalen $1\ \mu\text{m}$ der Zellen liegen zahlreiche Vesikel, die das Cytoplasma zu schmalen Strängen zusammendrücken (Abb. 15). Ihr elektronengrauer Inhalt wurde nicht weiter bestimmt. Auch darunter liegen viele, elektronenheller gefüllte Vesikel und Vakuolen. Der gelappte Kern der Zelle ist in den unteren zwei Dritteln zu finden, wo auch vereinzelte Mitochondrien liegen.

Die apikalen und basalen Zellgrenzen sind glatt. Der Verlauf der lateralen Zellgrenzen wird im apikalen Bereich durch die Vesikel bestimmt, ist im übrigen Teil der Zelle jedoch nur leicht gewellt, so dass die Zellen quaderförmig sind.

Ganz vereinzelt finden sich Rezeptorzellen mit Mikrovillikragen zwischen den Epidermiszellen. Ausführungsgänge von Drüsen sind in der Epidermis nicht zu erkennen.

In unregelmäßigen Abständen senkt sich die Epidermis ein, so dass Hohlräume mit Cilien entstehen (Abb. 16).

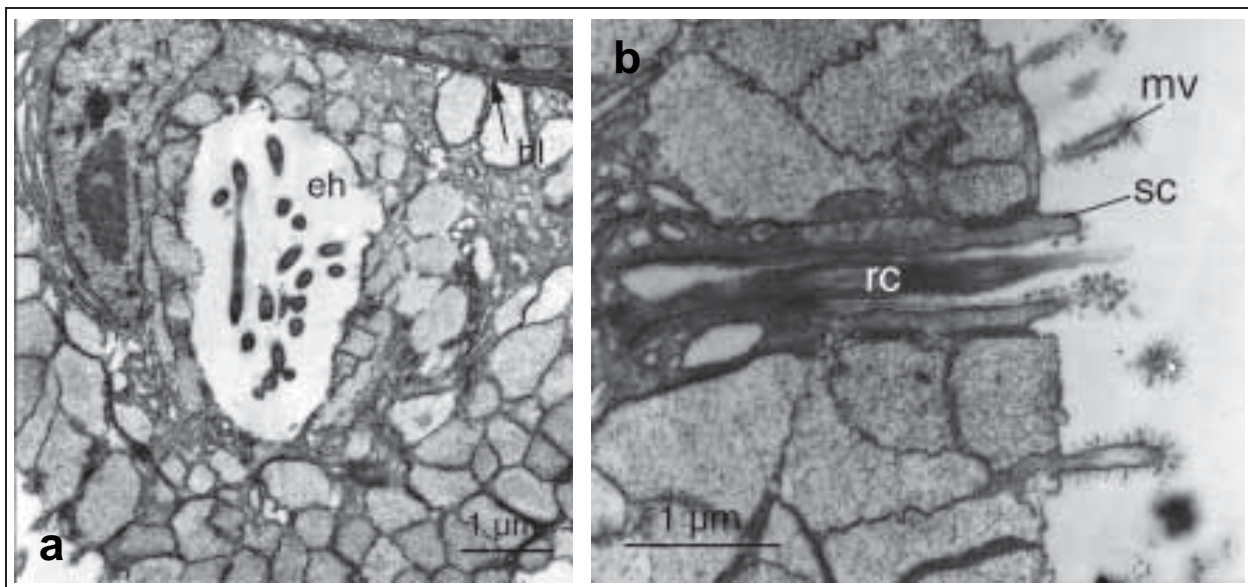


Abb. 16: TEM-Aufnahmen der Epidermis von *V. pellucida*. **a** Querschnitt durch eine epidermale „Harnblase“ (Erklärung im Text). **b** Querschnitt durch eine epidermale Rezeptorzelle mit Mikrovillikragen (Stereocilien). *eh* epidermale „Harnblase“; *mv* Mikrovilli; *n* Nukleus; *rc* Rezeptorcilium; *sc* Stereocilium

Es existiert eine $0,1\ \mu\text{m}$ dünne, deutlich abgegrenzte Basallamina, in der Lamina densa und Lamina fibroreticularis zu erkennen sind.

Der unter der Basallamina liegende Hautmuskelschlauch besteht aus dünnen Schichten Ring- und Längsmuskulatur (Abb. 15).

Das Gehirn liegt anterior des Pharynx und besteht aus zwei Ganglien, die durch eine Kommissur miteinander verbunden sind. Anterolateral schließt ein Paar Pigmentbecherzellen an.

Die Pharynxstasche ist mit Cilien ausgekleidet, aber es sind keine Rezeptorzellen zu beobachten. Der sich anschließende Darm ist sackförmig. Zu Beginn münden Drüsen in sein Lumen.

Die Terminalzellen der Protonephridien bilden mehrere Wimpernflammen, die in ein Kanalsystem münden.

C.1.3 Pterastericollidae

C.1.3.1 *Triloborhynchus astropectinis* Die Epidermis ist zellulär. Das vordere Drittel des Tieres ist dicht mit bis zu 13,4 μm langen Cilien bedeckt. Der basale Bereich der Cilien ist mit einer Glykokalyx umhüllt (Abb. 17). Ein nach distal breiter werdender, unbewimperter Streifen führt von der anterioren Spitze bis zu der ventral gelegenen Mundöffnung. Zwischen den Cilien sind viele sehr lange Mikrovilli (durchschnittlich 1,1 μm) zu finden. In diesem Drittel sind die Zellen der Epidermis auch nicht so hoch (4,8 μm), wie die des unbewimperten Teils (ca 5,9 μm). Am anterioren Ende des Tieres befinden sich Invaginationen, in denen sich zum Teil Cilien finden.

Apikal liegt in den Zellen des bewimperten Drittels eine Schicht von durchschnittlich 0,6 μm , in der keine Zellorganellen vorkommen („terminal web“, Abb. 17). Im Cytoplasma direkt darunter befinden sich zahlreiche Mitochondrien. Die ovoiden Kerne aller Zellen liegen vor allem im basalen Teil. Manche Zellen des unbewimperten Abschnittes enthalten in der oberen Hälfte Vakuolen, zum Teil mit elektronendunklen Einschlüssen.

Im unbewimperten Teil sind die Zellen lateral stark miteinander verzahnt (Abb. 18). Die Zellen im vorderen Drittel zeigen dagegen recht glatte laterale Zellgrenzen, die im apikalen Bereich durch Zonulae adherentes miteinander verbunden sind. Die Oberfläche

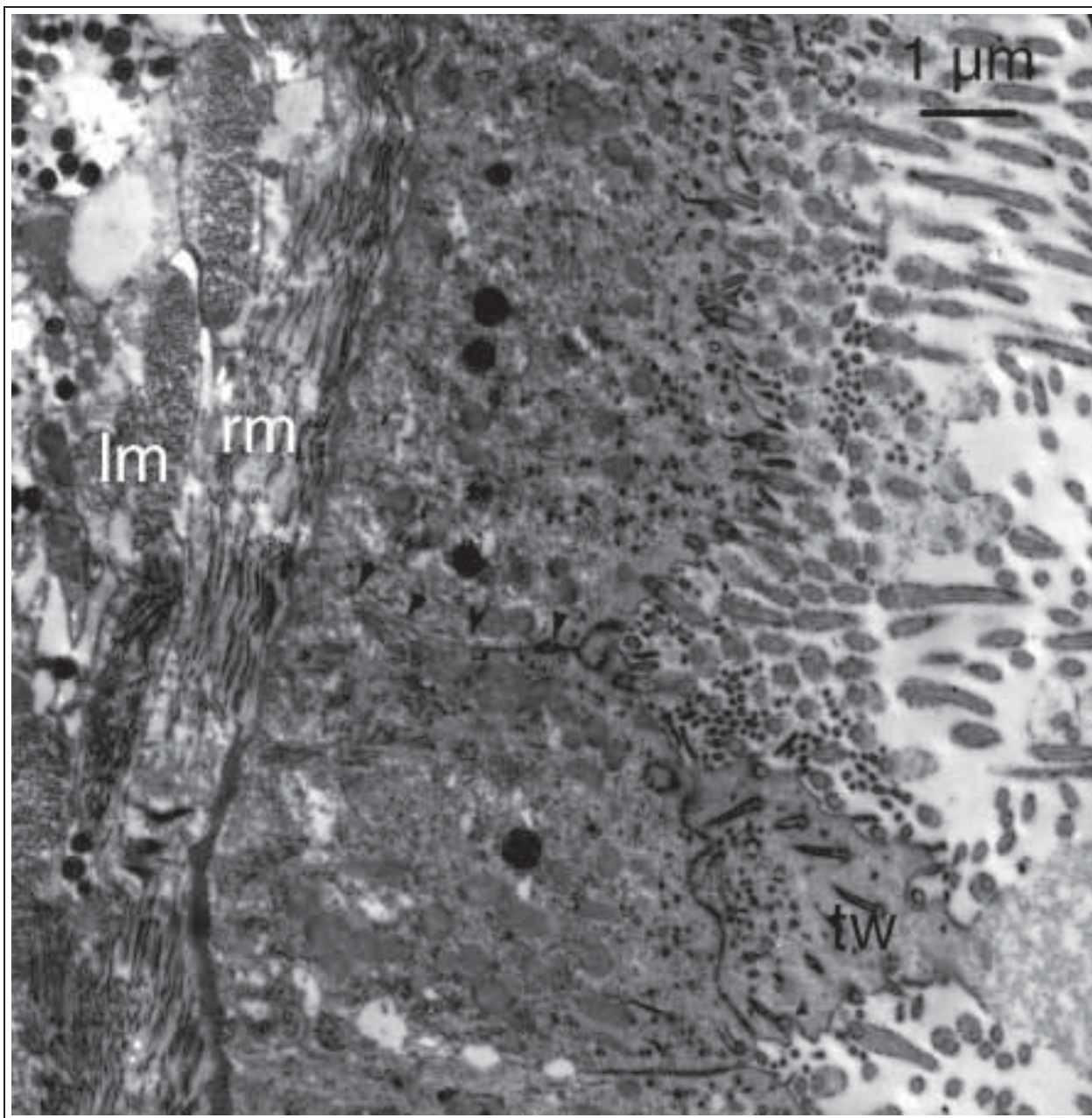


Abb. 17: TEM-Aufnahme der Epidermis von *T. astropectinis*. Querschnitt durch den bewimperten Teil der Epidermis. Die Pfeilspitzen zeigen den Verlauf der lateralen Zellgrenzen. *lm* Längsmuskulatur; *rm* Ringmuskulatur

im bewimperten Teil ist jedoch im Gegensatz zu der im unbewimperten Teil nicht glatt, sondern immer wieder aufgewölbt.

Am bewimperten Vorderende liegen Sinnesrezeptoren des Types IV (sensu REUTER 1975). Teilweise finden sich Felder mit bis zu 10 Rezeptoren (Abb. 19). Bemerkenswert

ist, dass es keine Sinnesrezeptoren im unbewimperten Bereich und auch nicht um die Mundöffnung herum gibt.

Am anterioren Ende münden viele Drüsen in die genannten Invaginationen, während es

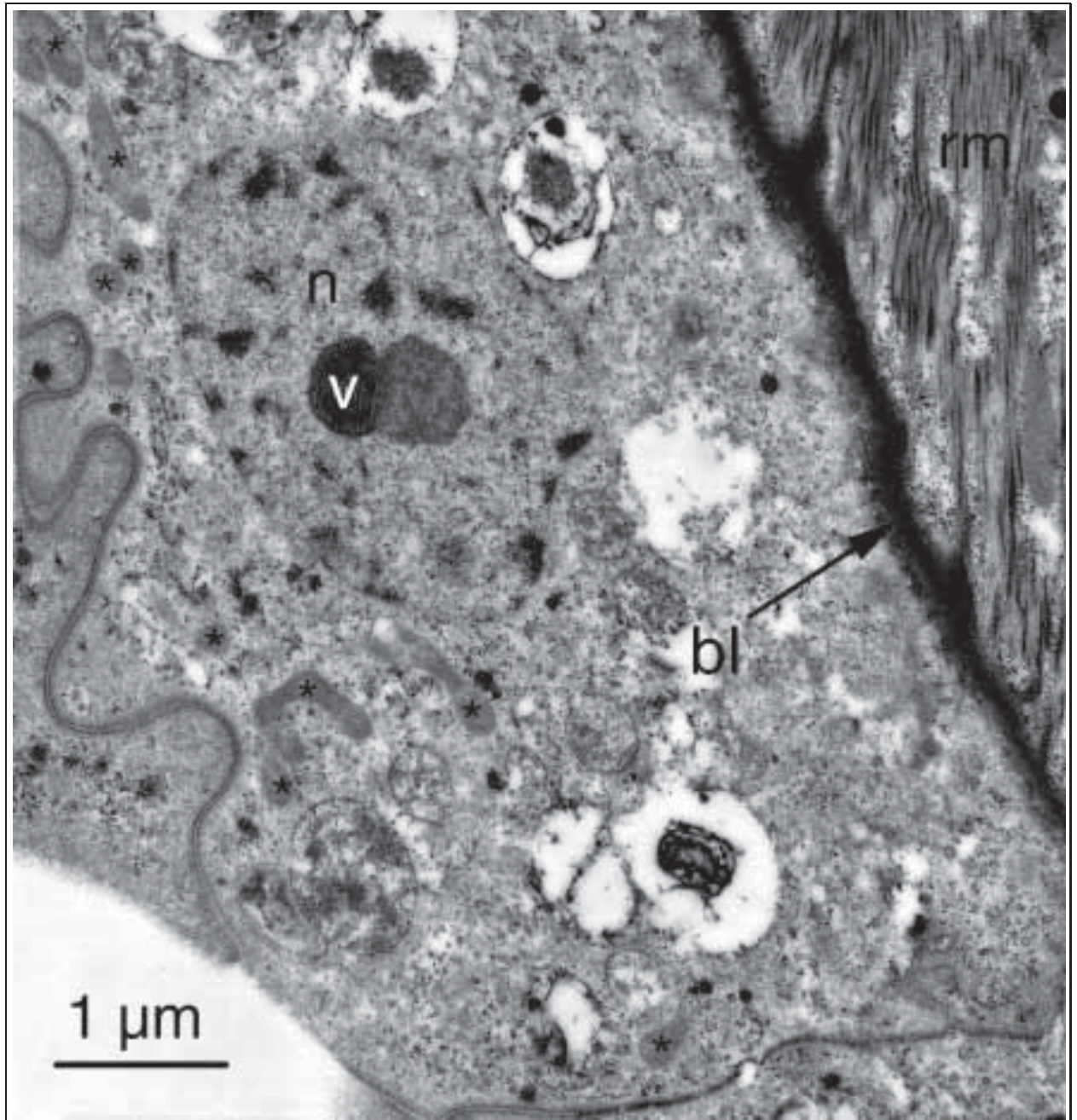


Abb. 18: TEM-Aufnahme der Epidermis von *T. astropectinis*. Querschnitt durch den unbewimperten Teil der Epidermis. Die Zellen sind lateral stark miteinander verzahnt. *bl* Basallamina; *n* Nucleus; *rm* Ringmuskulatur; *v* Virus

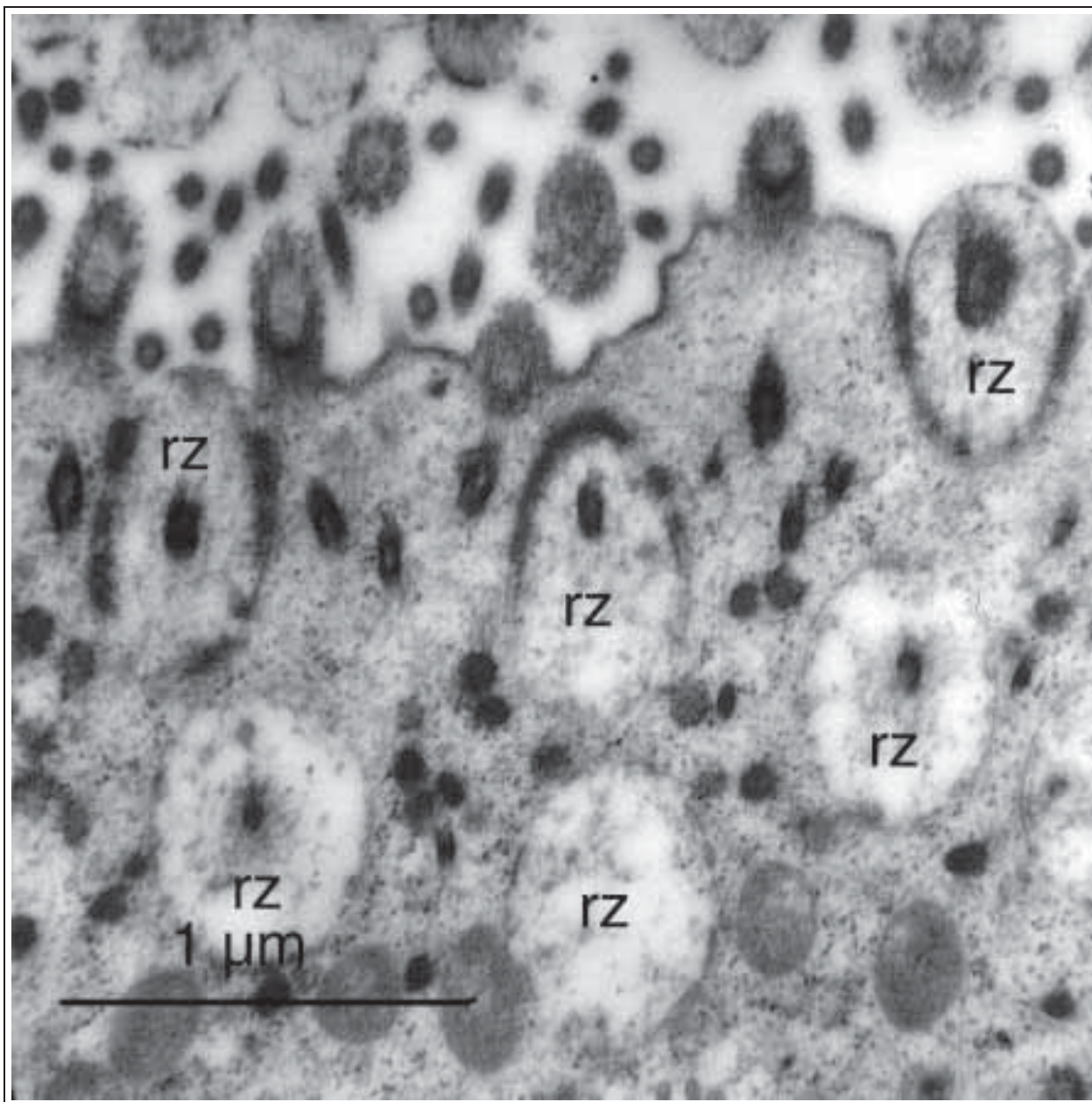


Abb. 19: TEM-Aufnahme der Epidermis von *T. astropectinis*. Querschnitt durch den bewimperten Teil der Epidermis. Cluster der Rezeptorzellen Typ IV (sensu REUTER 1975). rz Rezeptorzelle

am Hinterende keine gibt. Auch in den lateralen Körperbereichen liegen keine Drüsen oder Ausführungsgänge subepidermal gelegener Drüsen in der Epidermis.

Die Basallamina ist im gesamten Tier $0,2 \mu\text{m}$ dick und sehr scharf zu erkennen. Sie verläuft sehr glatt.

Unterhalb der Basallamina befindet sich eine nicht verdickte Körpermuskulatur. Von

außen nach innen folgen jeweils eine Schicht (Abb 18). Dazu kommen noch einige Stränge Quermuskulatur. An den Körperenden liegen zudem noch viele Retraktormuskeln. Das Gehirn besteht aus zwei Ganglien die durch eine Kommissur verbunden sind, so dass ein längliches Band entsteht. Es liegt anterior der Mundöffnung.

Hinter der Mundöffnung befindet sich ein wenig muskulöser Pharynx doliiformen Types. Der Darm beginnt kurz hinter dem Pharynx. Die Zellen des Darmes enthalten zahlreiche und riesige Vakuolen, wodurch das Darmlumen oft schwer zu erkennen ist. Zwischen den Zellen liegen Drüsen.

Die Terminalzellen der Protonephridien bilden zahlreiche Wimpernflammen, die in ein Kanalsystem münden.

C.1.4 Genostomidae

C.1.4.1 *Genostoma inopinatum* Die Fixierung der Exemplare von *Genostoma inopinatum* erlaubte nur eine oberflächliche Untersuchung. Wesentliches Ergebnis war die Tatsache, dass die Epidermis dieser Art sehr dünn und nur auf der ventralen Seite des Tieres bewimpert ist.

C.1.5 Umagillidae

C.1.5.1 *Anoplodium stichopi* Bei *Anoplodium stichopi* ist die Epidermis durchgehend zellulär. Auf der Oberfläche finden sich einige Cilien mit einer Länge von 3,5 μm . Mikrovilli sind nicht vorhanden. Die Zellen sind bis 21,1 μm hoch.

Direkt unterhalb der apikalen Zellmembran liegt ein wenig ausgeprägtes „terminal web“ (Abb. 21).

In einigen Zellen der Epidermis finden sich halbmondförmige Mitochondrien, die aus der Verschmelzung zweier einzelner Mitochondrien entstehen. Eine spezielle Funktion dieser Mitochondrien konnte nicht festgestellt werden.

Am anterioren Ende des Tieres finden sich viele Sinnesrezeptoren des Types I (sensu REUTER 1975), nach caudal werden es jedoch immer weniger. Auch um die Mundöffnung sitzen wenige Sinnesrezeptoren des gleichen Types. Zwischen den Epidermiszellen

befinden sich vor allem auf der ventralen Seite elektronendunklere Drüsenzellen.

Zwischen den normalen Epidermiszellen wurden basal einige kleinere, elektronendunklere Zellen erkannt, deren Inhalt sich nicht von den umgebenden heller erscheinenden Zellen unterscheidet (Abb. 20, 21).

Die Basallamina ist 0,25 μm dick.

Der darunter liegende Hautmuskelschlauch aus distaler Ringmuskulatur und proximaler Längsmuskulatur ist gut ausgeprägt.

Der Pharynx zeigt sich muskulös und ist mit wenigen Drüsen ausgestattet. Es folgt ein kurzer Oesophagus. Der sich anschließende Darm besitzt viele Divertikel.

Das Protonephridialsystem besteht aus wenigen lateral verteilten Terminalzellen mit mehreren Wimpernflammen, die in ein Kanalsystem münden.

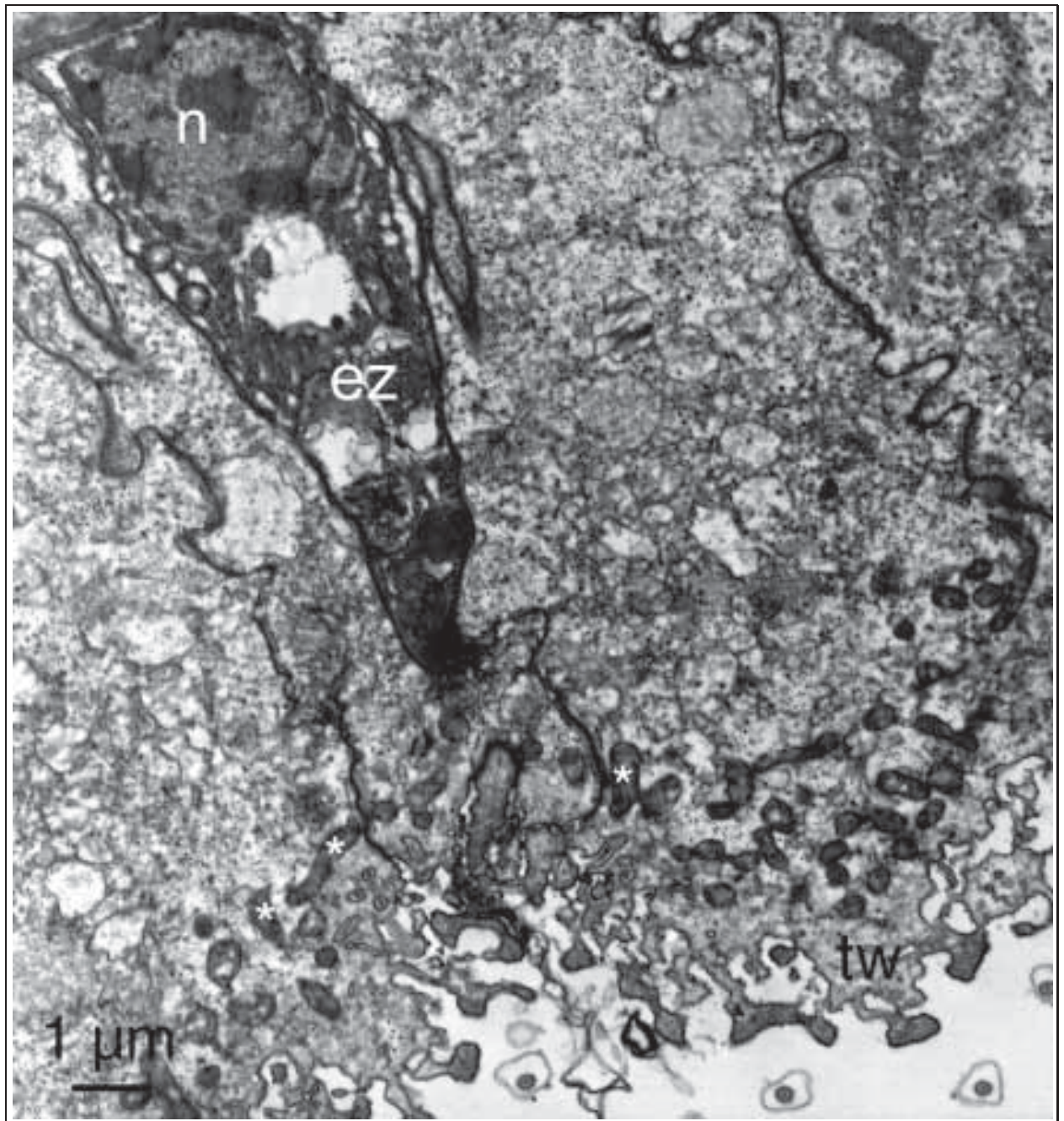


Abb. 20: TEM-Aufnahme der Epidermis von *A. stichopi*. Unter der zerklüfteten Epidermisoberfläche befinden sich einige Mitochondrien (Sterne). Basal liegen an manchen Stellen birnenförmige, elektrodunklere Zellen in der Epidermis. *ez* „Ergänzungszelle“ (Erklärung im Text); *n* Nucleus

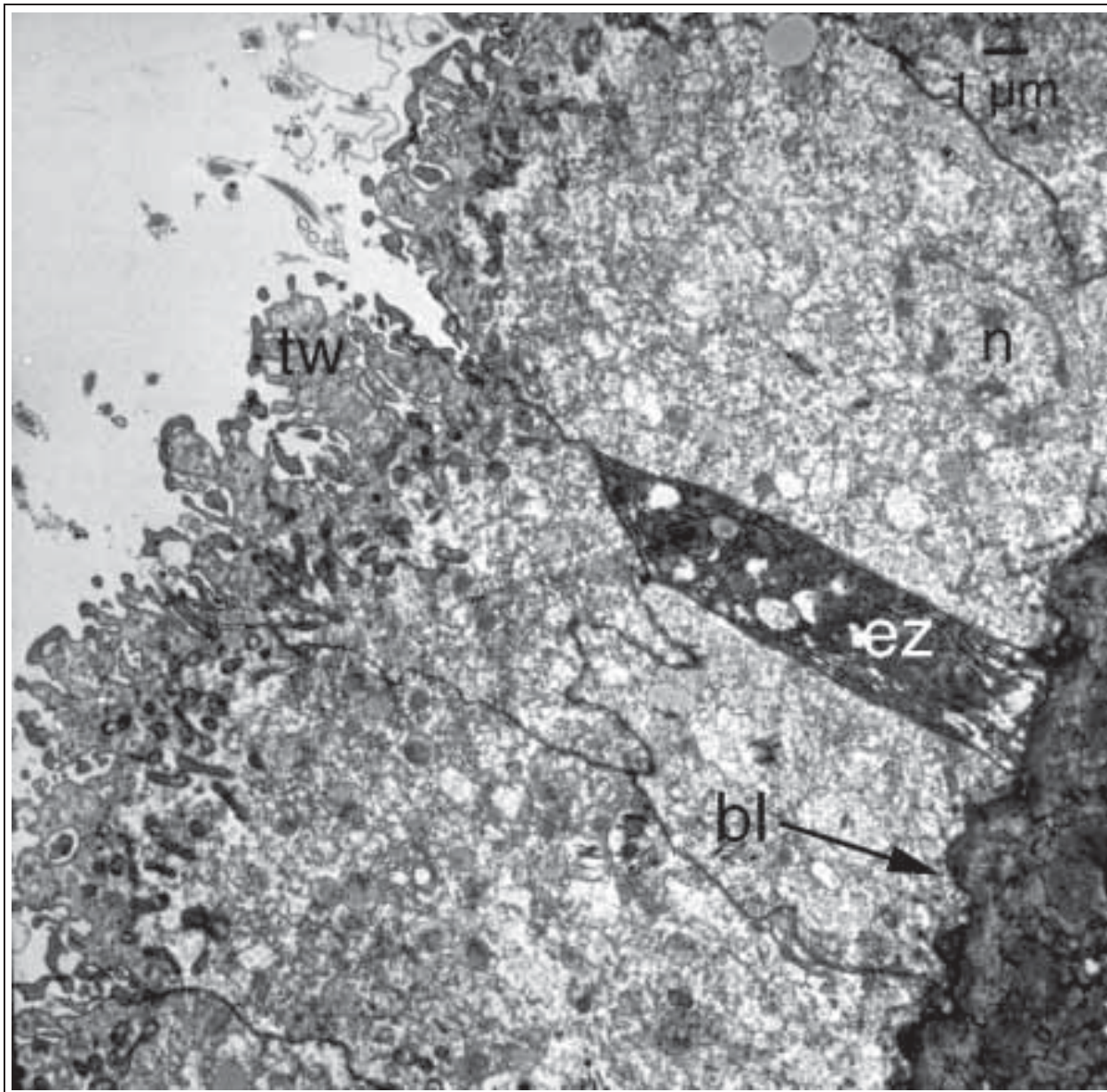


Abb. 21: TEM-Aufnahme von *A. stichopi*. Basal liegen an manchen Stellen birnenförmige, elektrodunklere Zellen in der Epidermis. *bl* Basallamina; *ez* epidermale „Ergänzungs“zelle; *n* Nucleus

C.1.5.2 *Paranotothrix* sp. *Paranotothrix* sp. besitzt eine zelluläre, 6,5 μm dicke Epidermis. Das untersuchte vordere Drittel des Individuums wies eine starke Bewimperung mit 3,5 μm langen Cilien auf, zwischen denen wenige Mikrovilli mit einer Länge von 0,3 μm zu finden sind (Abb. 22).

Die oberste Schicht der Epidermis (durchschnittlich 1 μm) besteht aus einem „terminal web“. Sie enthält neben den Aktinfilamenten Cilienwurzeln und kleine Vesikel mit unbestimmtem Inhalt. Darunter liegen zahlreiche Mitochondrien. Der Kern der Zellen liegt in der basalen Hälfte.

Die lateralen Zellgrenzen sind im basalen Teil der Zelle stark verschlungen, weiter apikal sind sie nur wenig gewunden und durch tight junctions miteinander verbunden.

Zwischen den Epidermiszellen liegen vereinzelt Rezeptorzellen des Types IV (sensu REUTER 1975, Abb. 23). Es finden sich jedoch keinerlei Drüsenzellen oder Ausführungsgänge von subepidermal liegenden Drüsen in der Epidermis des untersuchten vorderen Körperdrittels.

Die Basallamina ist 0,1 μm dünn. Man kann Lamina densa und Lamina fibroreticularis unterscheiden.

Die unter der Basallamina liegende Körpermuskulatur ist spärlich ausgebildet. Es folgen auf die distaler liegende dünne Schicht Ringmuskulatur vereinzelte Stränge Längsmuskulatur.

Die Mundöffnung ist mit vielen Mikrovilli umstellt und der Pharynx ist recht muskulös.

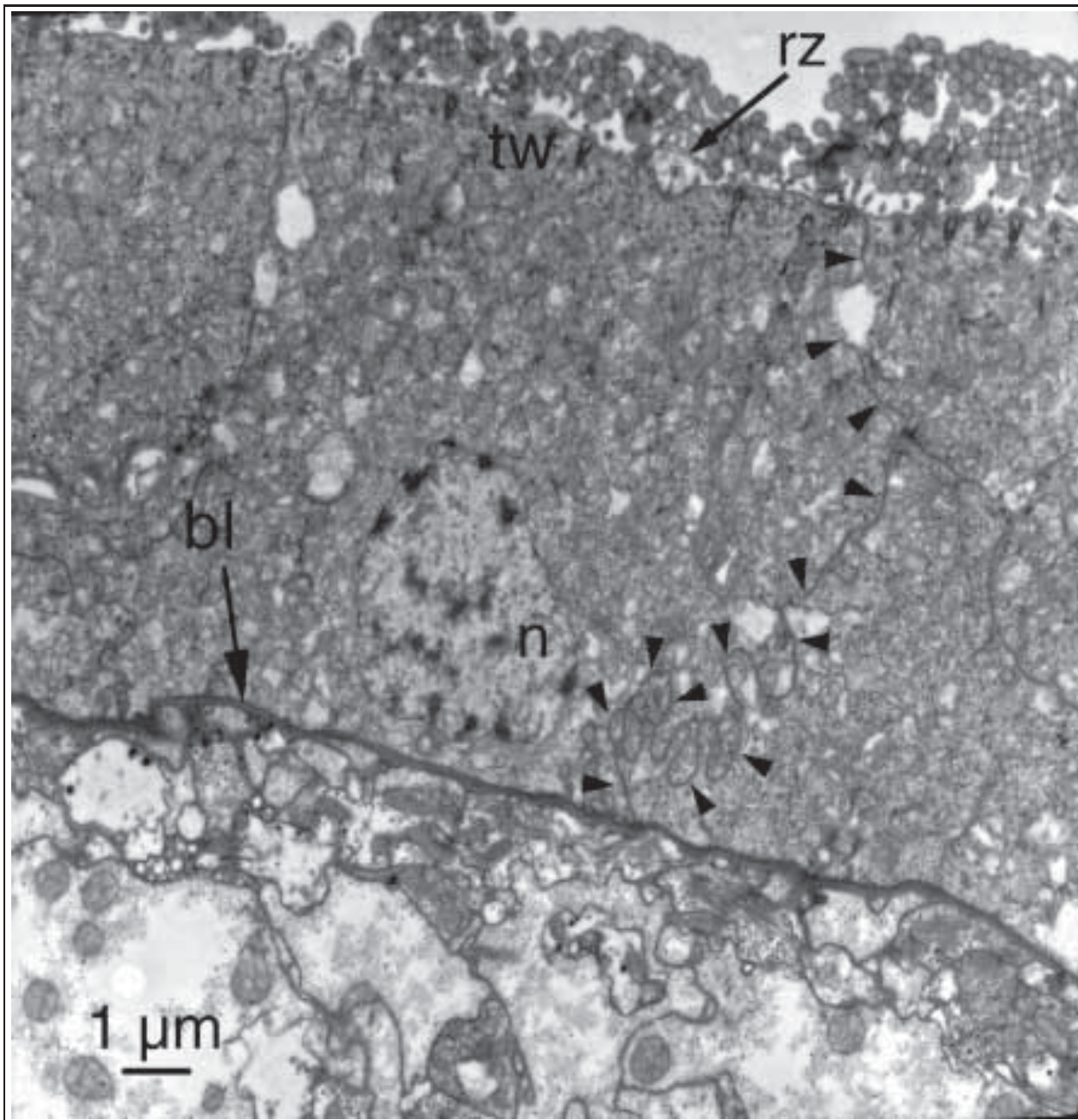


Abb. 22: TEM-Aufnahme eines Querschnitts durch die Epidermis von *Paranotothrix* sp. Die Pfeilspitzen zeigen den Verlauf der lateralen zellgrenzen. *bl* Basallamina; *n* Nukleus; *rz* Rezeptorzelle TypIV (sensu REUTER 1975); *tw* „terminal web“

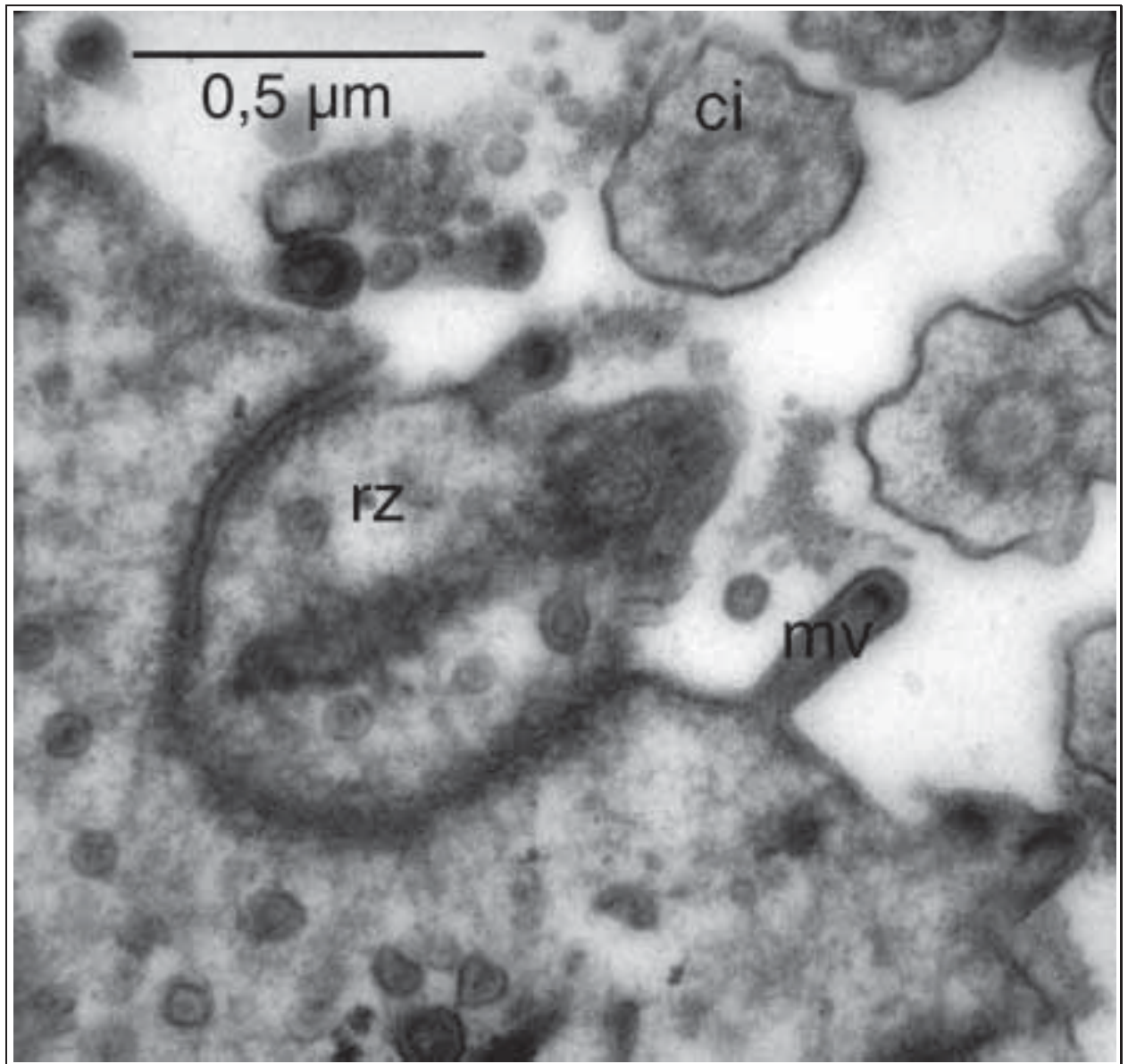


Abb. 23: TEM-Aufnahme eines Querschnitts durch die Epidermis von *Paranotothrix* sp. Detailaufnahme einer Rezeptorzelle Typ IV (sensu REUTER 1975). *ci* Cilium; *mv* Mikrovillus; *rz* Rezeptorzelle

C.1.5.3 *Syndisyrix* sp. Die dicke Epidermis von *Syndisyrix* sp. ist zellulär und besitzt dicht stehende, sehr lange Cilien von bis zu 19,7 μm (Abb. 24). Dazwischen stehen 0,6 μm lange Mikrovilli. Die Zellen sind bis zu 24 μm hoch.

In einer apikalen Schicht von ungefähr 1,9 μm nimmt ein „terminal web“ ein. In diesem Bereich liegen neben den Aktinfilamenten vor allem Cilienwurzeln. Unterhalb des „terminal web“ sind zahlreiche Mitochondrien zu finden (Abb. 24). Der jeweilige Kern der Epidermiszelle und Golgi-Apparate liegen im basalen Bereich der Zellen.

Zellgrenzen sind durchgehend zu erkennen. Die apikalen und lateralen Zellgrenzen sind relativ glatt und im apikalen Bereich durch tight junctions miteinander verbunden. Im basalen Bereich der Zellen sind sie sehr stark gewunden sind, so dass die Zellen stark ineinander verzahnt sind.

Rezeptorzellen und Drüsenzellen oder -ausführgänge wurden im untersuchten Teilstück nicht beobachtet.

Nach innen wird die Epidermis von einer 1,2 μm dicken Basallamina begrenzt. Es können Lamina densa und Lamina fibroreticularis unterschieden werden.

Unterhalb der Basallamina ist eine stark ausgeprägte Körpermuskulatur zu erkennen. Zusätzlich zur äußeren Ring- und inneren Längsmuskulatur sind viele Bündel Quermuskulatur zu finden (Abb. 24).

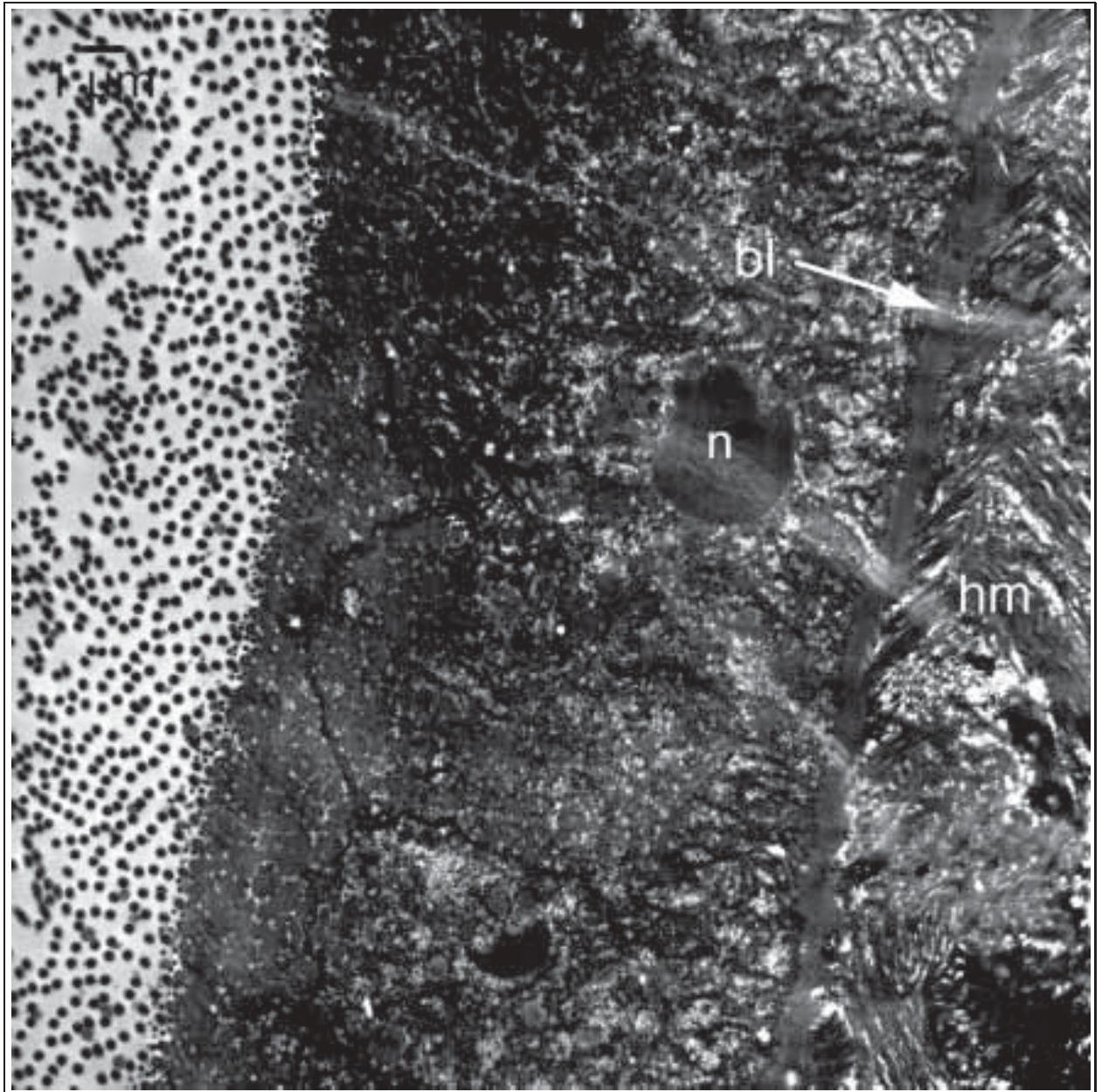


Abb. 24: TEM-Aufnahme eines Querschnitts durch die Epidermis von *Syndisyrinx* sp. *bl* Basallamina; *hm* Hautmuskelschlauch; *n* Nucleus

C.1.6 Fecampiidae

C.1.6.1 *Kronborgia amphipodicola* Bei diesem Taxon wurde nur die Larve untersucht. Der Vertreter weist eine zelluläre und bewimperte Epidermis auf. Die Cilien stehen nur spärlich. Sie sind jedoch mit bis zu 12 μm sehr lang. Zwischen ihnen finden sich wenige 1 μm lange Mikrovilli, teilweise mit gespaltenen Enden (Abb. 25). An den terminalen Enden ist die Epidermis mehr als doppelt so hoch (4,3 μm) als im mittleren Körperbereich (1,9 μm).

Eine Schichtung innerhalb der Epidermis besteht nicht. Besonders auffallend sind jedoch die großen Mitochondrien, die manchmal fast die gesamte Epidermishöhe einnehmen (Abb. 26). Daneben sind große, elektronendunkle Sekretvesikel zu beobachten, die von Endoplasmatischem Reticulum umgeben werden. Viele elektronenhelle Vesikel füllen den Rest der Zellen aus. Zellkerne wurden nur sehr wenige innerhalb der Epidermis beobachtet.

Die Zellgrenzen sind größtenteils nur wenig gewunden, so dass die Zellen annähernd eine Quaderform besitzen. Basal gibt es immer wieder Ausstülpungen der Basallamina, zum Teil bis zur Mitte der Zellen reichend (Abb. 25).

Am anterioren Körperende liegen zwischen den Epidermiszellen Rezeptorzellen des Types I (sensu REUTER (1975), Abb. 25, 26). Drüsen oder Ausführungsgänge subepidermal gelegener Drüsen wurden nicht gefunden.

Die Basallamina ist 0,3 μm dick.

Darunter liegt eine dicke Schicht Ringmuskulatur, auf die proximal eine dünnere Schicht Längsmuskulatur folgt.

Das kapsellose Gehirn liegt am anterioren Körperende. Es liegt als längliches Band im anterioren Körperbereich. Augen sind nicht vorhanden.

Eine Mundöffnung, Pharynx oder Darm sind beobachtet worden.

Die Wimpernflammen der Protonephridien liegen lateral. Eine Terminalzelle bildet mehrere Wimpernflammen aus.

Der Körper ist hauptsächlich mit Drüsen gefüllt, die Sekrete mit unterschiedlicher Elektronendichte enthalten.

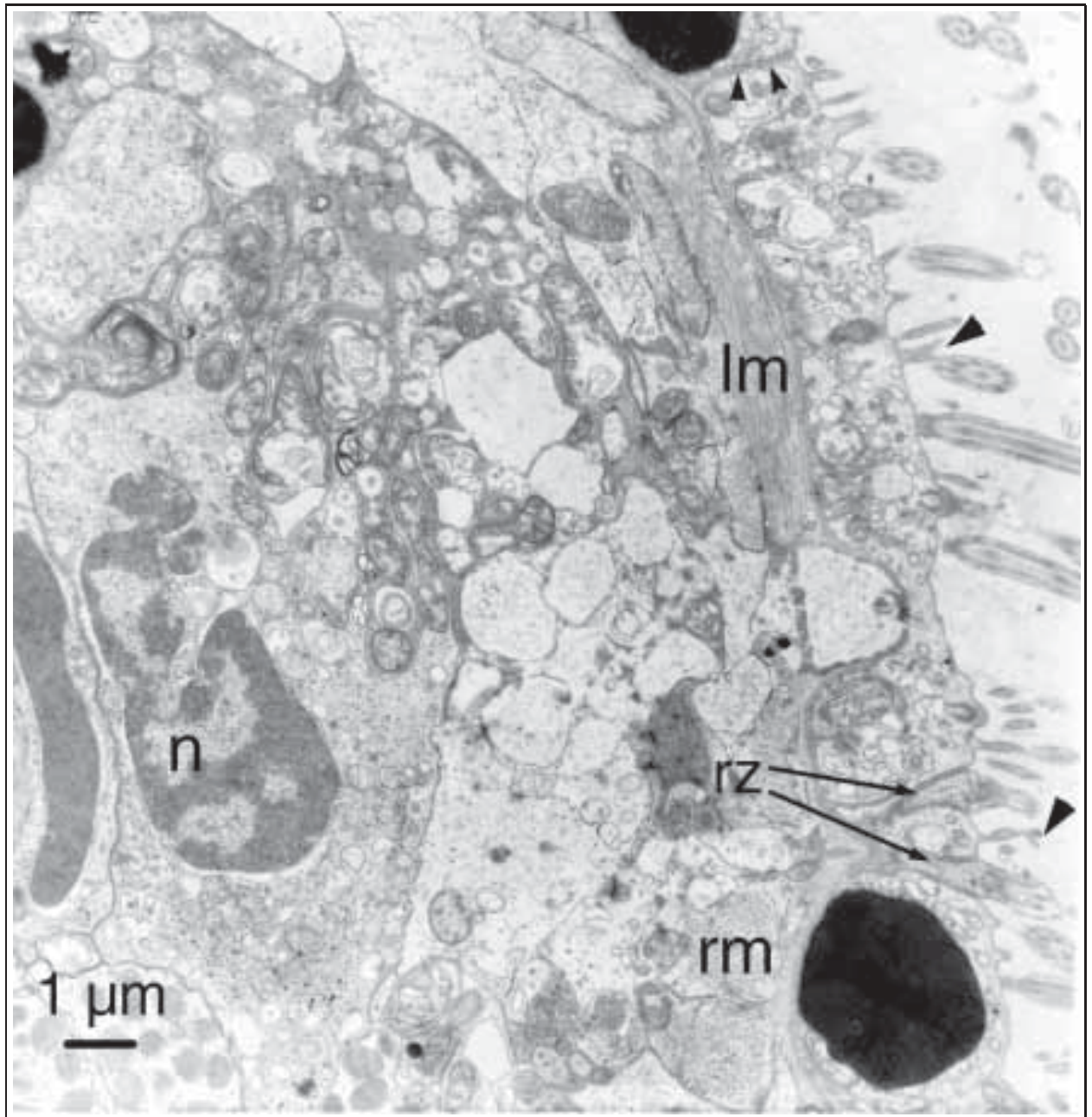


Abb. 25: TEM-Aufnahme eines Längsschnittes durch die Epidermis von *K. isopodica*. Die kleinen Pfeilspitzen zeigen eine laterale Zellgrenze. Große Pfeilspitzen weisen auf an der Spitze gespaltene Mikrovilli. *n* Nukleus; *lm* Längsmuskulatur; *rm* Ringmuskulatur; *rz* Rezeptorzelle

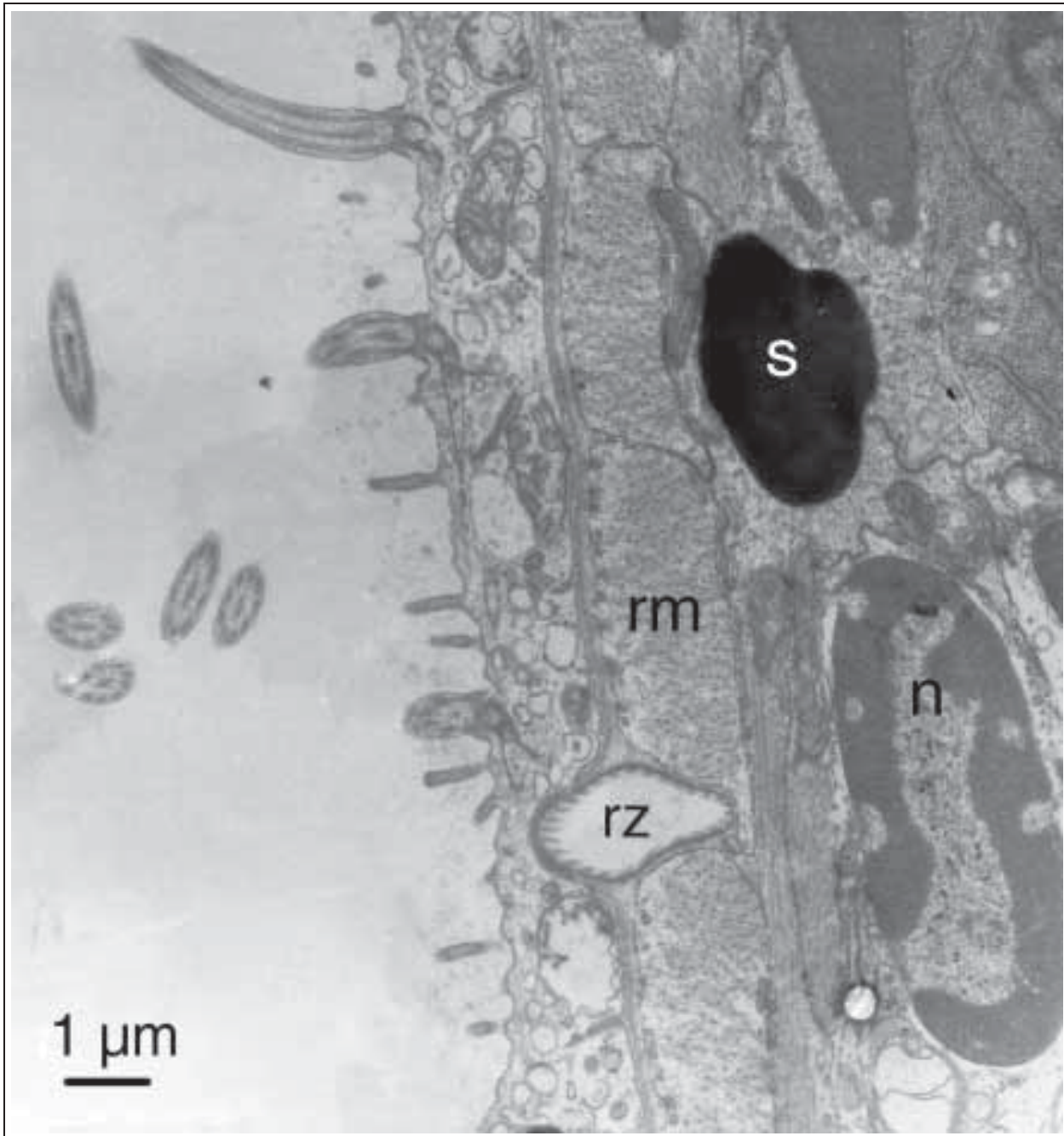


Abb. 26: TEM-Aufnahme eines Längsschnittes durch die Epidermis von *K. isopodicola*. *n* Nucleus; *rm* Ringmuskulatur; *s* Sekretvesikel; *rz* Rezeptorzelle

C.1.7 Typhloplanoida: Trigonostomidae

C.1.7.1 *Proxenetes tenuispinosus* Die vollständig bewimperte und zelluläre Epidermis zeigt Cilien mit einer durchschnittlichen Länge von 6 μm . Dazwischen stehen zahlreiche 0,5 μm lange Mikrovilli. Die Zellen sind 8,7 μm hoch.

Apikal liegt ein „terminal web“ von 1,2 μm Dicke, in dem hauptsächlich Cilienwurzeln, Rhabditen oder elektronendunkle Vesikel unbestimmten Inhalts zu finden sind. Der Kern liegt meist in der unteren Hälfte der Zellen und zeigt eine unregelmäßige Form. Besonders auffallend sind die meist ovoiden Rhabditen, die eine Länge von bis zu 2 μm erreichen können (Abb. 26). An wenigen Stellen ist ein in der Epidermis versenktes Axonem zu finden.

Die Zellen sind lateral teilweise miteinander verzahnt, meist sind die lateralen Membranen, wie die basalen und apikalen ebenfalls, nur leicht gewunden (Abb. 27). Zwischen den Epidermiszellen befinden sich vereinzelt Rezeptorzellen des Types I (sensu REUTER 1975). Am Vorderende liegen viele subepidermale Drüsen, deren Ausführgänge zwischen den Epidermiszellen nach außen führen.

Die Basallamina ist 0,16 μm dünn.

Der Hautmuskelschlauch besteht aus einer distalen Schicht Ringmuskulatur, an die sich proximal eine etwas dickere Schicht Längsmuskulatur anschließt.

Zwei Augen des Types Pigmentbecherocellus liegen anterolateral des kapsellosen Gehirn. Sie bestehen aus einer Pigmentzelle und drei Sinneszellen. Innerhalb der Pigmentzelle sind bis zu 12 sehr große und wenige kleine Pigmentgranula schalenförmig angeordnet. Die Öffnung der Schale weist zur Körperaußenseite. Am Grund der Schale liegt der Kern der Pigmentzelle. In tiefe Einsenkungen, die bis zur Mitte der Zelle gehen, ragen Mikrovilliausläufer der Sinneszellen. Auf der zur Körperaußenseite gewandten Seite der Pigmentzelle liegen zahlreiche modifizierte Mitochondrien. Sie erscheinen durch eingelagerte Proteine in der transmissionselektronenmikroskopischen Darstellung dunkelgrau.

In der posterioren Körperhälfte liegt der wenig muskulöse Pharynx, der als Pharynx rosulatus einzuordnen ist. Zahlreiche Drüsen mit elektronendunklen Sekretensind in

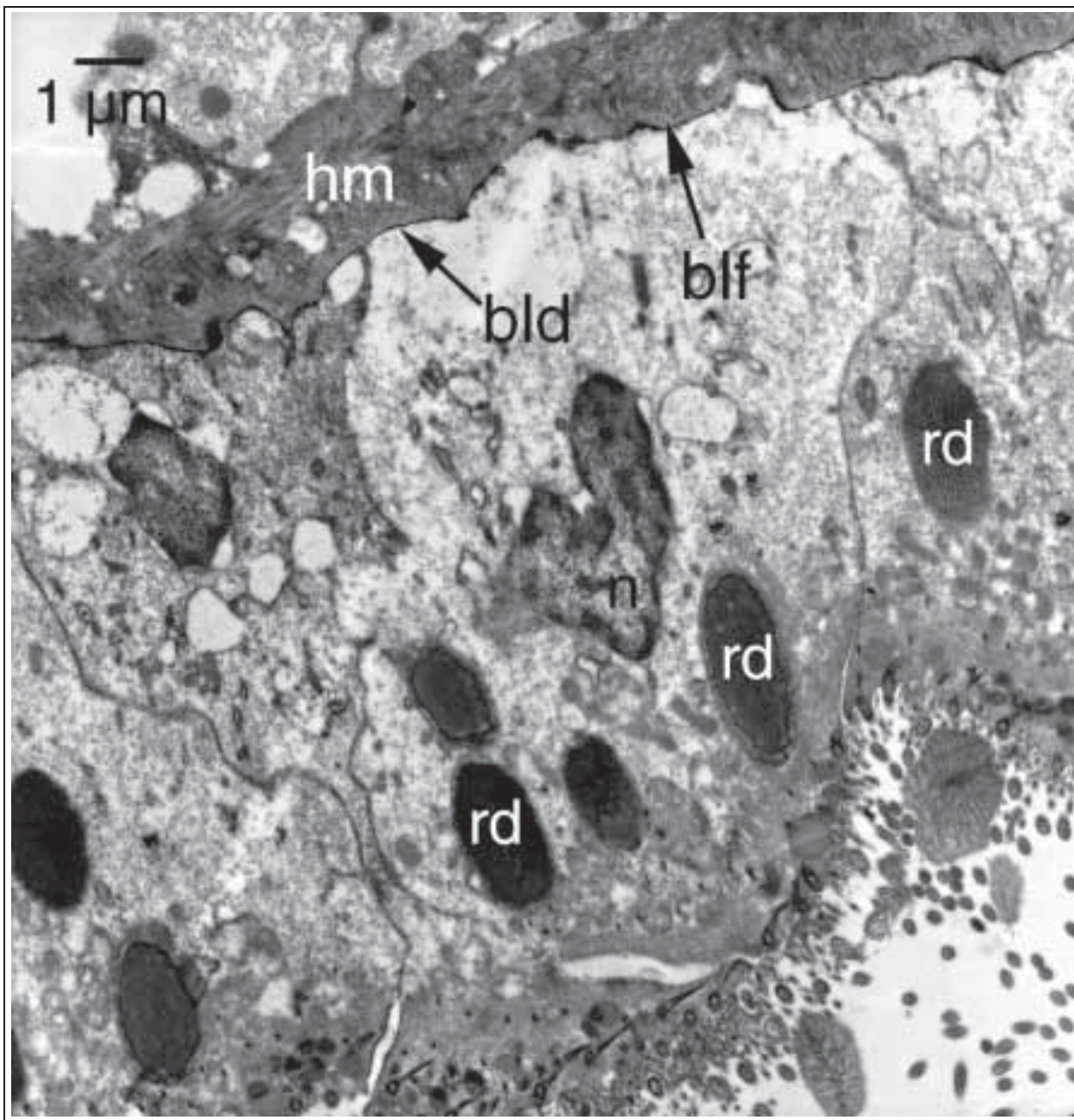


Abb. 27: TEM-Aufnahme eines Querschnittes durch die Epidermis von *P. tenuispinosus*. Rhabditen liegen der oberen Hälfte der Epidermiszelle. *bld* Lamina densa; *blf* Lamina fibroreticularis; *hm* Hautmuskelschlauch; *n* Nucleus; *rd* Rhabditen

ihn eingebettet und münden in das Pharynxlumen. Der Darm ist sackförmig. In der Gastrodermis liegen einige Drüsenzellen, deren Sekret in das Lumen abgegeben wird. Die Protonephridien bestehen aus Terminalzellen mit mehreren Wimpernflammen und Kanalzellen, die das abführende System bilden.

C.1.8 Typhloplanoidae: Promesostomidae

C.1.8.1 *Promesostoma marmoratum* Die Epidermis ist zellulär und vollständig mit $6,6 \mu\text{m}$ langen Cilien bewimpert. Dazwischen stehen zahlreiche kurze und sehr dünne Mikrovilli ($0,4 \mu\text{m}$ Länge). Die Zellen sind $8,6 \mu\text{m}$ hoch.

Der $0,8 \mu\text{m}$ dicke, apikale Bereich der Zellen besteht aus dem „terminal web“ und ist homogener als der Rest der Zellen. Es enthält neben den Cilienwurzeln noch kleine elektronendunkle Einschlüsse, die sogenannten Epitheliosomen. Auffallend sind vielen ovoide Rhabditen von bis zu $2 \mu\text{m}$ Länge (Abb. 28). Zusätzlich finden sich viele elektronenhelle Vakuolen. Der Kern liegt in der basalen Hälfte der Zellen.

Die Zellgrenzen sind nur wenig gewunden, so dass die Zellen quaderförmig sind.

Rezeptorzellen und Drüsen oder ihre Ausführungsgänge sind nicht in der Epidermis beobachtet worden.

Die Basallamina ist mit $0,09 \mu\text{m}$ sehr dünn ausgebildet. Es lassen sich Lamina densa und Lamina fibroreticularis unterscheiden.

Der unter der Basallamina liegende Hautmuskelschlauch mit distaler Ringmuskulatur und proximaler Längsmuskulatur ist gut ausgeprägt. Zwischen den Muskelfaserbündeln liegen die Pigmente, die die Körperfärbung hervorrufen.

Das aus zwei Ganglien bestehende Gehirn bildet ein längliches Band vor anterodorsal des Pharynxes. Lateral liegt ein Paar Pigmentbecherocellen, auf deren Feinstruktur in dieser Arbeit nicht näher eingegangen wird.

Der muskulöse Pharynx ist zum Lumen hin mit einem Band extrazellulären Materials ausgekleidet. Dem sich anschließenden sackförmigen Darm fehlt ein eindeutiges Lumen.

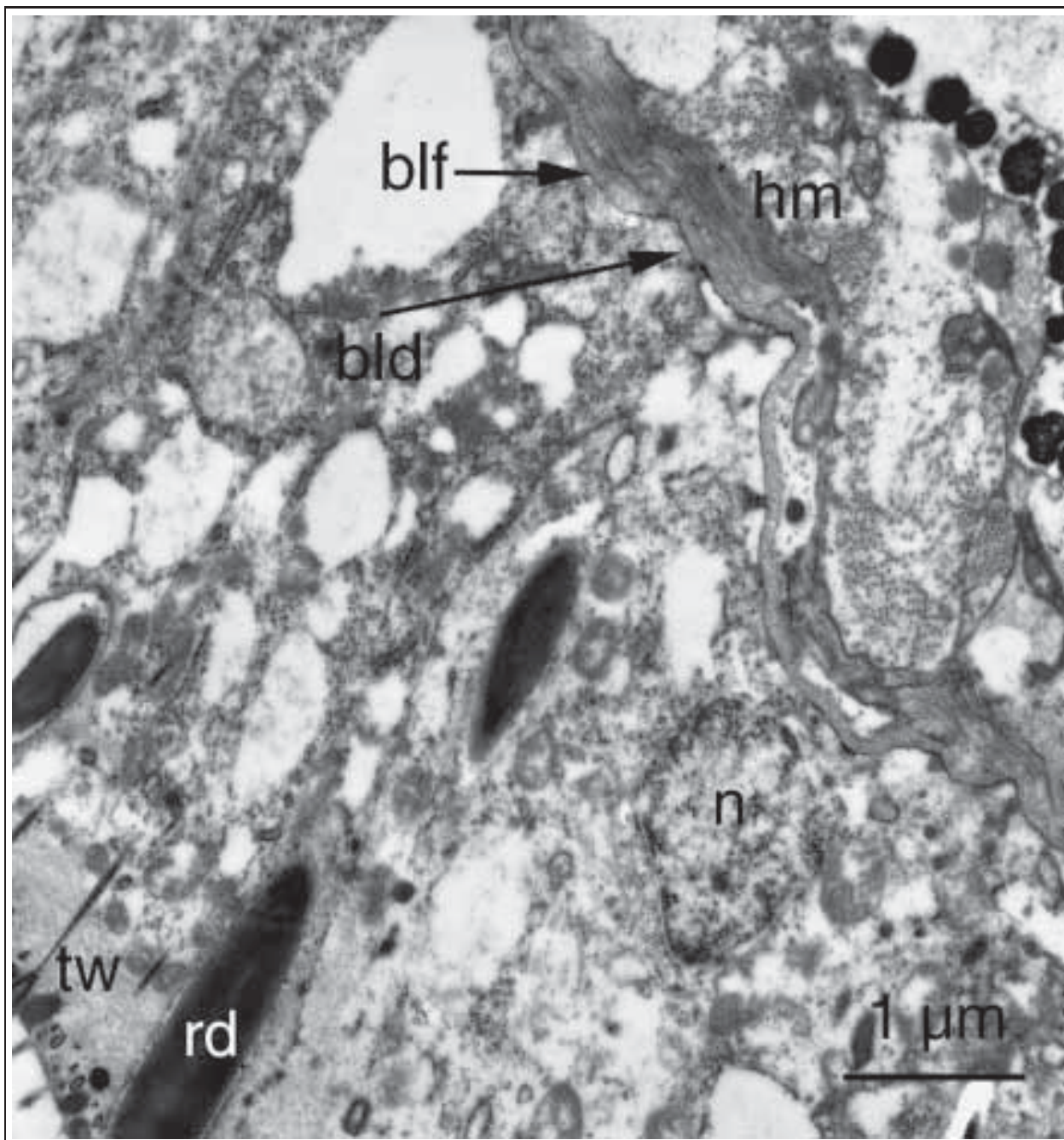


Abb. 28: TEM-Aufnahme eines Querschnittes durch die Epidermis von *P. marmoratum*. Die Epidermis ist durchsetzt von Vesikeln. *bld* Lamina densa; *blf* Lamina fibroreticularis; *hm* Hautmuskelschlauch; *n* Nucleus; *rd* Rhabditen; *tw* „terminal web“

C.2 Literatureergebnisse

Einige der im Folgenden beschriebenen Arten (*Graffilla buccinicola*, *Fecampia* sp. und *Scutariella* sp.) wurden im Rahmen der vorliegenden Dissertation nicht experimentell bearbeitet. Da sie aber in der Diskussion um die Evolution des Parasitismus und um die Schwestergruppe der Neodermata eine wichtige Rolle spielen, wurden sie als Ergebnisse der Literaturlauswertung in den Ergebnisteil mit aufgenommen.

C.2.1 Graffillidae

C.2.1.1 *Bresslauilla relicta* *Bresslauilla relicta* ist gleichmäßig bewimpert. Am anterioren Ende finden sich Tastborsten (Frontalorgan) und Drüsen (REISINGER 1929). Die Art besitzt Augen des Types Pigmentbecherzellen. Aus dem frontal gelegenen Gehirn entspringen – so REISINGER (1929) in seiner Erstbeschreibung – ein unscheinbares dorsales und ein kräftiges ventrales Nervenpaar, die anteriad ziehen.

Hinter dem Pharynx doliiformis liegt ein sackartiger Darm, dessen Lumen gut zu erkennen ist. Das Darmepithel ist syncytial und teilweise stark mit Vakuolen durchsetzt. Über den Bau der Protonephridien gibt es keine Angaben.

Bei geschlechtsreifen Tieren werden die befruchteten Eier mit einer Kapsel umhüllt und sollen in den Darm entlassen werden. Dort findet die weitere Entwicklung statt. Als erste Organe entstehen Gehirn und Pharynx sowie kurz vor dem Schlüpfen auch die Augenflecken. Nach dem Schlüpfen im mütterlichen Darm werden die Jungtiere durch den Pharynx entlassen.

C.2.1.2 *Pseudograffilla arenicola* Die Beschreibung von *Pseudograffilla arenicola* geht auf LUTHER (1948) zurück.

Die Epidermis ist zellulär. Die Zellen enthalten im basalen Bereich teilweise Vakuolen. Die Basallamina ist dick (bis 2,5 μm).

Am Vorderende des Tieres liegen Drüsen.

Besonders auffällig sind die Augen und der große Pharynx, der bis zu zwei Fünftel der Körperlänge einnehmen kann. Der Vorderrand ist mit zahlreichen Papillen besetzt.

Das Lumen hat die Form eines Dreiecks, mit ventrad gelegener Spitze. Der sich an den Pharynx anschließende Darm ist sackförmig.

Zum Bau des Exkretionssystems wurden von LUTHER keine Angaben gemacht. LUMBSCH et al. (1995) haben das Protonephridialsystem ultrastrukturell untersucht. Die Terminalzellen bilden mehrere Terminalbereiche mit Wimperflamme und Reuse aus. Neben der terminalen Wimperflamme gibt es in den proximal anschließenden Kanalzellen lateral verankerte Cilienbündel, sogenannte „Treibwimpernflammen“.

Die Spermien sind biflagellat (CIFRIAN et al. 1988).

C.2.1.3 *Paravortex karlingi* *Paravortex karlingi* wurde erstmals von PIKE AND BURT (1981) beschrieben. Ultrastrukturelle Untersuchungen liegen bislang nur von der Epidermis (NOURY-SRAÏRI et al. 1989b, MACKINNON et al. 1981) und der Spermiogenese (NOURY-SRAÏRI et al. 1989a) vor. Bei der congeneren Art *Paravortex cardii* sind ebenfalls Untersuchungen zur Spermiogenese und zum Bau der reifen Spermatozoa durchgeführt worden (CIFRIAN et al. 1988).

Die Epidermis von *Paravortex karlingi* besteht laut MACKINNON et al. (1981) aus 7-8 μm hohen Zellen, die stark miteinander verzahnt sind. Zum Teil sind Zellen mit elektronendunklerem Cytoplasma vorhanden. Die recht zahlreichen Cilien sind 2-3 μm lang, die dazwischen verteilten Mikrovilli rund 0,25 μm .

In manchen Zellen beobachteten die Autoren zahlreiche Mitochondrien in distaler Lage, Ultrarhabditen, rhabdoide Körper, Golgi-Apparate, Vakuolen und Lipidtröpfchen. Andere hingegen haben ein granuläres Erscheinungsbild und es fehlen ihnen die eben genannten Strukturen bis auf einige Golgi-Apparate und wenige Mitochondrien. Die Kerne aller Zellen liegen im basalen Teil der Zellen.

An manchen Stellen brechen Zellen aus dem Körperinneren durch die Basallamina nach außen. Ebenso ragen einige Zellen über die normale Zelloberfläche hinaus, welche teilweise komplett mit Cilien und Mikrovilli besetzt sind. Sie enthalten viele Vesikel verschiedener Elektronendichte und im distalen Bereich granuläres Cytoplasma.

In der vorderen Körperregion liegt ein Paar pigmentierter Augen.

Bei NOURY-SRAÏRI et al. (1989a) weichen die Daten in manchen Bereichen ab. So besteht die Epidermis in dieser Untersuchung aus durchschnittlich 10 μm hohen Zellen mit ca. 7 μm langen Cilien. Die Mikrovilli erreichen eine Länge von ungefähr 0,7 μm . In allen Zellen existiert eine Schicht mit zahlreichen Mitochondrien. Es werden drei Typen von Rezeptorzellen (Typ I, III und IV, sensu REUTER (1975)) unterschieden. Die von MACKINNON et al. (1981) beschriebenen Ultrarhabditen werden von NOURY-SRAÏRI et al. (1989a) als „Epitheliosomen“ bezeichnet.

Es existiert ein Pharynx doliiformes, an den sich ein kurzer Oesophagus und ein einfacher Darmsack anschließen.

Zum Bau des Exkretionssystems wurden keine Angaben gemacht.

Die Gonaden bestehen aus paarigen Testes und paarigen Germarien mit ebenfalls paarigen Vitellarien. Daneben gibt es Schalendrüsen. Die Organe sind bei graviden Adulten von bis zu 20 Eikapseln zusammengedrückt. Jede Eikapsel enthält zwei Embryonen. Die Spermien von *Paravortex karlingi* gleichen denen von *Paravortex cardii*: Sie sind filiform, aflagellat und besitzen längsgerichtete Mikrotubuli innerhalb der Plasmamembran. Proximal entlang der Mikrotubuli angeordnete liegen Glycogengranula (CIFRIAN et al. 1988, NOURY-SRAÏRI et al. 1989b).

C.2.1.4 *Graffilla buccinicola* Ausführliche Beschreibungen von *Graffilla buccinicola* sind von JAMESON (1897) und von VON GRAFF (1903) vorgenommen worden. Die Art lebt in der Niere der Muscheln *Buccinum undulatum*, *Neptunea sp.* und *Fusus antiquus*. Die Symbionten sind protandrisch, wobei die Hoden weitgehend reduziert werden, Penis und Samenblase aber erhalten bleiben.

Die Epidermis ist vollständig mit kurzen, kräftigen Cilien bedeckt, die an ihrer Basis zu einem Bulbus verdickt sind. Um die terminale Mundöffnung herum scheinen die Cilien länger, aber nicht an der allgemeinen Lokomotion beteiligt zu sein. Vermutlich handelt es sich um taktile Cilien. Mikrovilli wurden bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen nicht gefunden.

Das Cytoplasma der Epidermiszellen gliedert sich in mehrere Schichten, so dass JAME-

SON von einem „cuticular layer“ und VON GRAFF von einer „Randschicht“ sprechen, die sich mit einer Hämatoxylin-Eosin Tinktur stark rot anfärben lässt. In der darunterliegenden Schicht gibt es Interzellularlücken. Pigmente, Rhabditen und Drüsenzellen innerhalb der Epidermis sollen nicht vorhanden sein. Auch finden sich keine Ausführungsgänge von subepidermalen Drüsen.

Es existiert ein Pharynx doliiformis in einem cilienlosen Pharynxsack. Es schließt sich ein kurzer Oesophagus und ein sackförmiger Darm an. Der Darm nimmt in Jungtieren einen großen Raum ein, während der Reifung der weiblichen Genitalstrukturen wird er jedoch – vor allem von den Vitellarien – mehr und mehr zusammengedrückt. Dicht hinter der Mundöffnung liegt der Gonoporus.

Vom Nervensystem wurde in den lichtmikroskopischen Untersuchungen nur das Gehirn erkannt, in das JAMESON (1897) ein Paar pigmentierte Augen mit 3 bis 4 refraktilen Differenzierungen eingebettet sieht, die er als Linsen anspricht.

Zum Bau der Protonephridien wurden keine Angaben gemacht.

Die Spermien sind aflagellat (CIFRIAN et al. 1988).

C.2.2 *Provorticidae*

C.2.2.1 *Provortex tubiferus* Laut LUTHER (1948) wurde diese Art von MEIXNER (1938) entdeckt, aber nicht beschrieben.

Es gibt in der Epidermis keine Rhabditen oder Pseudorhabditen, jedoch liegen unterhalb der Epidermis Pigmente im Hautmuskelschlauch; das Pigment tritt z. T. durch das Epithel nach außen.

Im vorderen Drittel finden sich Pigmentbecherocellen.

Der Pharynx ist groß und tönchenförmig. Am vorderen Rand finden sich Cilien. Am Übergang zum Darm, sind Drüsen, sogenannte Körnerkolben, zu finden.

Zum Bau des Exkretionssystems wurden keine Angaben gemacht.

Das Stilett, eine Hartstruktur des Begattungsorgans, ist von einer komplexen Muskelhülle umgeben.

C.2.2.2 *Baicalellia brevituba* Von LUTHER (1918) erstmals als *Provortex brevituba* erwähnt und später (LUTHER, 1921) aus Lebendmaterial bzw. histologischen Schnitten beschrieben.

Die Epidermis ist 5 - 6 μm dick und zellulär. Sie ist rundherum mit Cilien bedeckt. Dazwischen ragen, über den Körper verteilt, Tastborsten hervor, die ungefähr doppelt so lang sind wie die lokomotorischen die Cilien.

Außer am Vorderende weist die äußerste Schicht der Epidermis am gesamten Körper dicht gedrängt Rhabdoide auf.

Um den tonnenförmigen Pharynx münden Drüsen aus, aber es sind keine Ausführungsgänge in der Epidermis zu sehen.

Es existiert eine dünne, deutlich erkennbare Basallamina.

Das Nervensystem besteht aus einem Gehirn, an dem pigmentierte Augen liegen, einem Pharyngealnervenring, zwei posteriad ziehenden Längsnervenstämmen und diversen anteriad ziehenden Fasern.

Vom Exkretionssystem sind feine Kanäle mit langen Cilien zu sehen. LUTHER schreibt jedoch, die Enden der Kanäle seien schlecht zu erkennen.

C.2.2.3 *Vejdovskya pellucida* Die Erstbeschreibung dieser Art unter dem Namen *Vortex pellucidus* geht auf Schultz (1851) zurück. Die Epidermis ist gleichmäßig mit Cilien bedeckt.

Das Gehirn liegt anterior des Pharynx. Es ziehen je ein Paar Nervenstränge anteriad und posteriad. Augen sind nicht vorhanden.

Die Testes sind kugelförmig und liegen lateral des Pharynx. Das Stilett besteht aus einem langen gebogenen Rohr. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus einem Paar Germovitellarien.

Die Exkretionsorgane wurden von BRÜGGEMANN (1989) ultrastrukturell untersucht: Das Protonephridialsystem besteht aus einem Syncytium mit terminalen Wimpernflammen.

C.2.3 Pterastericolidae

C.2.3.1 *Triloborhynchus astropectinis* Die Erstbeschreibung nahmen BASHIRUDIN & KARLING (1975) vor. Das lebende Tier besitzt einen länglich birnenförmigen Körper und ist an beiden Körperenden sehr beweglich.

Die Epidermis ist zellulär, mit intraepithelialen Kernen. Die Bewimperung ist auf das erste Körperdrittel beschränkt. Es gibt keine Rhabditen.

Das hintere Körperende fungiert als muskulöser Opisthaptor. Am anterioren Ende liegt das sogenannte „Apikalorgan“ bestehend aus drei ausstülpbaren Taschen. An der ventral gelegenen Tasche führen zahlreiche Drüsengänge ins Freie, wohingegen es keine Drüsen am Opisthaptor gibt.

Die Basallamina ist dünn (ohne Angabe von Maßen).

Auch JONDELIUS (1988) hat die Epidermis von *Triloborhynchus astropectinis* untersucht. Seine ultrastrukturelle Analyse ergab, dass die Epidermiszellen des vorderen Drittels Cilien mit zwei gestreiften Wurzeln tragen. Zwischen den Cilien liegen Mikrovilli mit einer Länge zwischen 0,6 und 0,8 μm . Die Oberflächen der Zellen sind mit einer Glycocalyx bedeckt.

Zahlreiche Vesikel sind – vor allem bei Adulten – in einer 0,1 μm dicken apikalen Schicht der Zellen zu finden. Es existiert auch eine Schichtung der Organellen: Unter der apikalen Lage mit Vesikeln liegt eine Schicht mit zahlreichen Mitochondrien. An der Basis der Zellen sind, besonders bei adulten Tieren, immer wieder elektronendichte Einschlüsse zu beobachten. Über die Lage der Kerne der Epidermiszellen wird keine Aussage gemacht. Daneben gibt es noch eine Reihe weiterer Einschlüsse: Runde Einschlüsse, die lamellare Strukturen und elektronenhelle Vesikel enthalten (treten zum Teil mit Zelloberfläche in Kontakt), mehr basal liegende, ebenfalls runde Einschlüsse aus homogenem Material und schließlich längliche cytoplasmatische Einschlüsse direkt unter der Zelloberfläche.

Im apikalen Bereich des „terminal web“ sind die lateralen Zellgrenzen stark gefaltet und durch Zonulae adherentes miteinander verbunden. Die unteren Abschnitte der Zellen sind dagegen durch septate junctions verbunden.

Das Nervensystem besteht laut BASHIRUDDIN AND KARLING (1970) aus einem Gehirn aus zwei Ganglien, von dem ein Paar antero-ventrale, zwei Paar antero-laterale und zwei Paar posteriad ziehenden Nervenstränge abgehen.

Subepidermale Drüsen beschränken sich bei verschiedenen Pterastericolidae (*Pterastericola pellucidus*, *P. fedotovi*, *P. bergensis*, *P. sinensis*) auf den anteroventralen Bereich (JONDELIUS 1992a, b). Die Ausführungsgänge führen durch einzelne Epidermiszellen hindurch. Im apikalen Bereich sind sie durch septate junctions mit der Epidermiszelle verbunden. Die Sekrete bestehen aus granulären elektronengrauen bis -dunklen Granula. Aus ihrer Lage schließt JONDELIUS, dass die Sekrete der Anheftung des Individuums an den Wirt dienen.

Der Pharynx ist doliiformen Types. Alle Pharynxdrüsen münden in das Pharynxlumen. Direkt dahinter liegt der Oesophagus mit hohen Epithelzellen. Der sich anschließende Darm besitzt Zellen, die sehr viele Vakuolen enthalten.

Zum Bau des Exkretionssystems dieser Art wurden keine Angaben gemacht. Bei der congenerischen Art *Pterastericola pellucida* bildet die Terminalzelle mehrere Wimpernflammen und die Reuse aus. Die anschließende Kanalzelle besitzt laterale Cilienbündel, sogenannte „Treibwimpernflammen“. Mehrere Terminalzellen sind an eine einzige Kanalzelle angeschlossen.

Die männlichen Gonaden bestehen aus einer einzelnen Testis, einem Vesiculum seminalis und einem komplexen Cuticularapparat, der sich aus einem Stilett und einem Haken zusammensetzt. Die weiblichen Gonaden bestehen aus einem einzelnen Ovar und zwei Dotterstöcken. Es existiert eine Bursa und eine „Pseudovagina“. Im Uterus, kurz oberhalb des Gonoporus, liegt beim adulten Tier eine einzelne Eikapsel. Die Spermien verschiedener Pterastericolidae wurden von JONDELIUS (1992c) beschrieben. Die Spermien sind filiform. Im Bereich des Kernes sind zwei Cilien mit einem „9+1“-Muster in das Spermium inkorporiert; die distalen Enden liegen frei.

C.2.4 Genostomidae

C.2.4.1 *Genostoma inopinatum* HYRA (1993) beschrieb erstmals *Genostoma inopinatum*. Eine ultrastrukturelle Untersuchung wurde bisher nicht vorgenommen.

Die Bewimperung beschränkt sich auf die Ventralseite. Das vordere Ende des Wimpernfeldes wird von einer Epithelfalte begrenzt.

Über den Bau der Epidermis, die Basallamina, Muskulatur, Drüsen und Sinnesstrukturen werden keine Aussagen gemacht. In der ultrastrukturellen Untersuchung von TYLER & TYLER (1997) wurde bei *Genostoma kozloffii* ebenfalls eine nur ventral bewimperte Epidermis gefunden. In diesem bewimperten Teil ist die Epidermis doppelt so hoch (0,4 - 0,5 μm) wie im unbewimperten (0,2 μm). Die Epitheloberfläche im unbewimperten Teil ist von 0,3 μm langen Mikrovilli bedeckt, zwischen denen eine dicke Glykokalyx liegt. In diesem Bereich gibt es, im Gegensatz zum bewimperten Teil, keine Zellgrenzen. Die Kerne aller Epidermisbereiche liegen unterhalb der Basallamina. Organellen, wie z. B. Mitochondrien, fehlen im gesamten Epithel.

Die Basallamina von *Genostoma kozloffii* ist 0,5 - 0,75 μm dick (TYLER & TYLER), wobei die Lamina fibroreticularis sehr ausgeprägt ist.

Der plikate Pharynx liegt am hinteren Körperende. Er öffnet sich in ein Genitopharyngealatrium, um das zahlreiche Drüsen liegen. An den Pharynx schließt sich ein langer, schmaler Oesophagus an, der in einen Darm mit fünf Schleifen mündet.

Zum Bau des Exkretionssystems werden keine Angaben gemacht.

Die charakteristische Form des Darmes ist durch die Lage der Gonaden gegeben. Das männliche Genitalsystem besteht aus zwei kompakten Testes. Kurz vor Austritt des Samenleiters aus dem Körper liegt das sklerotisierte Stilett. Das weibliche Genitalsystem besitzt ein Paar Germovitellarien. Ein Receptaculum seminis scheint nicht vorhanden zu sein; vielmehr gibt es Ansammlungen von Spermien in verschiedenen Körperregionen, was auf eine hypoderme Besamung schließen lässt. Die Spermien sind filiform und extrem lang ($> 100 \mu\text{m}$).

C.2.5 Umagillidae

C.2.5.1 *Anoplodium stichopi* Die Erstbeschreibung geht auf BOCK (1925) zurück.

Die Epidermiszellen sind scharf voneinander abgegrenzt. Manche Zellen enthalten sehr viele Vakuolen, wobei BOCK (1925) nicht sicher ist, ob dies nicht ein Fixierungsartefakt ist. Die wenigen Cilien sind kurz.

Neben den normalen Epidermiszellen liegen Drüsenzellen, die allerdings ebenfalls bewimpert sind. Dazwischen liegen kleinere, sich nach außen hin verjüngende Zellen, von denen BOCK annimmt, dass es sich um Sinneszellen handle. Vor allem, weil er sie in der Hauptsache am Vorderende und caudal nahe des Genitalporuses fand. Sinnesorgane in Form von Augen, Statocysten, Flimmerrinnen und Riechgruben beobachtete er nicht.

Der runde Pharynx ist von Kolbenzellen (Drüsen) umgeben. Er geht in einen sackförmigen Darm über, der einen Ausläufer über den Pharynx hinweg nach vorne streckt. Über den Bau des Exkretionssystems werden keine Angaben gemacht.

JONDELIUS (1986) und EHLERS AND SOPOTT-EHLERS (1994) haben weitere ultrastrukturelle Untersuchungen über das Tegument von *Anoplodium stichopi* durchgeführt.

Die Epidermis ist zellulär. Der gesamte Körper ist spärlich bewimpert ist, wobei die Cilien nicht gleichmäßig über alle Zellen verteilt sind.

Zwischen den Cilien faltet sich die Epidermis stark ein. In den Falten und der apikalen Epidermisschicht wurden von JONDELIUS (1986) zahlreiche Vesikel beobachtet. Die Vesikel sind laut Autor von einer Glycocalyx umgeben, sodass sie eine dickere Membran haben als die benachbarten Zellen (sogenannte „coated vesicles“). Die typischen fingerförmigen Mikrovilli sind nicht vorhanden.

Die seitlichen Zellmembranen der ciliären Zellen sind ebenso wie die Oberfläche stark gefaltet. Die Zellen ohne Cilien sind birnenförmig und an der Oberfläche und den Seiten weniger gefaltet. Die basalen Membranen sind bei allen Zellen sehr glatt.

Innerhalb der cilienlosen Zellen, von denen BOCK (1925) annahm, dass es sich um

Sinneszellen handele, liegen in der basalen Region Golgi-Komplexe und rauhes Endoplasmatisches Reticulum, das auf eine sekretorische Funktion dieser Zellen hinweist. Daneben haben EHLERS & SOPOTT-EHLERS (1994) die von BOCK (1925) beschriebenen bewimperten Drüsenzellen vor allem auf der Ventralseite des Tieres gefunden. Die Basallamina ist 60 - 80 nm dick.

C.2.5.2 *Paranotothrix* sp. Das Taxon *Paranotothrix* wurde erstmals von CANON (1982) mit der Art *Paranotothrix queenslandensis* aus dem Darm von Holothurien beschrieben. Die Epidermis ist nur dorsal mit 5 μm langen Cilien bedeckt. Auf der ventralen, unbewimperten Seite ist die Epidermis dünner (4 - 8 μm) als auf der dorsalen Seite (12 - 15 μm).

Unter der Basallamina verläuft ein Hautmuskelschlauch mit Ring-, Tangential- und Längsmuskulatur, wobei Letztere ventral sehr deutlich ausgeprägt ist.

Der doliiforme Pharynx ist mit einigen starken Retraktoren ausgestattet, die ihn sehr beweglich machen. Es existieren keine Pharyngeal-Drüsen. Der Darm ist sackförmig mit zahlreichen sehr kurzen Divertikeln. Diese sind von hohen kegelförmigen Epitheliazellen umgeben, die viele Vakuolen enthalten.

Zum Bau des Exkretionssystems wurden keine Angaben gemacht.

Die Gonaden nehmen fast den gesamten Körper ein.

C.2.5.3 *Syndisyrix franciscana* LEHMAN (1946) beschreibt *Syndisyrix franciscana* als erste Art des Taxons *Syndisyrix* aus dem Echinodermen *Strongylocentrotus franciscanus*. Die Epidermis ist ventral und dorsal verschieden bewimpert. Die ventrale Bewimperung (ca. 6,5 μm) ist fast zweimal so lang wie die dorsale (ohne Maßangabe). Dazwischen liegt eine Zone von 4 bis 6 Zellen mit „intermediate nature“, die nicht näher spezifiziert wird. HOLT & METTRICK (1975) erwähnen in ihrer ultrastrukturellen Untersuchung zwar nur die Länge der dorsalen Cilien (5 - 6 μm), weisen jedoch auf unterschiedlich hohe Epidermiszellen hin: dorsal 10 - 12 μm und ventral 6 - 10 μm . Zwischen den Cilien sind 0,45 μm lange Mikrovilli erkennbar. Die Epidermis von *Syndisyrix punicea* gleicht der von *S. franciscana*. Die Mikrovilli besitzen jedoch aufgeblähte

Spitzen mit einer elektronendunklen Kappe (ROHDE & WATSON 1988).

Außerdem beobachteten HOLT & METTRICK in ihrer ultrastrukturellen Untersuchung der Epidermis von *Syndisyrix franciscana* ein „terminal web“, unter dem die Kerne, Mitochondrien und Golgi-Apparate liegen. In der Mundregion ist die Epidermis verändert: Die Zellen sind apikal größer als basal und enthalten zahlreiche granuläre Einschlüsse. Das „terminal web“ und die Anzahl der Cilien sind reduziert (JENNINGS & METTRICK 1968).

Besondere Drüsenzellen innerhalb der Epidermis hat keiner der genannten Autoren gefunden. Auch Pigmente und Rhabditen sind nicht vorhanden.

Die Zellgrenzen sind schwach zu erkennen.

Unter der 0,2 μm dünnen Basallamina liegt eine dünne Schicht Muskulatur.

Das Gehirn ist kapsellos und besteht aus zwei miteinander verbundenen Ganglien. Es ist umgeben von weiteren zahlreichen Ganglienzellen. Vom Gehirn ausgehend ziehen schwach ausgebildete Nervenstränge anteriad, laterad und posteriad. Sinnesrezeptoren oder -organe wurden bei *Syndisyrix franciscana* nicht beobachtet (HOLT & METTRICK 1975).

Die Mundöffnung liegt im vorderen Viertel des Tieres. Sie mündet in eine sehr kleine Buccalhöhle, die den muskulöse Pharynx doliiformis distal umgibt. Um den Pharynx herum verläuft eine dünne Schicht extracellulären Materials, bei dem LEHMAN (1946) ebenfalls von einer Basallamina spricht. Daran sind kurze Protraktoren befestigt, die zur ventralen Basallamina ziehen. Auf der dorsalen Seite liegen einige Pharyngeal-Drüsen. Der Darm hat einige kurze Divertikel. Es ist jedoch kein permanentes Lumen zu erkennen, vielmehr liegt die Nahrung in temporären Hohlräumen, umgeben von großen Zellen, die offensichtlich der Verdauung dienen.

Ein Exkretionssystem ist laut LEHMAN nicht vorhanden. Allerdings beobachteten ROHDE et al. (1992) bei der Art *Syndisyrix punicea* Protonephridien. Es ist also davon auszugehen, dass auch andere *Syndisyrix*-Arten Exkretionsorgane besitzen. Die Terminalzelle von *S. punicea* bildet mehrere Wimpernflammen und Reusen aus. Die proximal anschließende Kanalzelle weist laterale Cilienbündel, sogenannte „Treibwim-

pernflammen“ auf.

Syndisyrinx franciscana besitzt paarige Testes, sowie paarige Germarien und Vitellarien. Spermien wurden bei der Art *S. punicea* ultrastrukturell von ROHDE & WATSON (1988) untersucht: Sie sind biflagellat, wobei die Cilien sehr kurz und nach dem „9+1“-Muster angeordnet sind. Der Spermienkopf enthält eine Reihe Mikrotubuli, die längs entlang der Innenseite der Plasmamembran ausgerichtet sind, Mitochondrien und einen länglichen Kern.

C.2.6 Fecampiidae

C.2.6.1 *Kronborgia amphipodicola* Die Arten des Taxons *Kronborgia* sind getrenntgeschlechtlich. In der Erstbeschreibung von *Kronborgia amphipodicola* von CHRISTENSEN AND KANNEWORFF (1964) werden die Weibchen dieser Art als fünf- bis sechsmal so lang wie die Männchen beschrieben. Die adulten Weibchen sind 20 - 30 mm lang, während die adulten Männchen nur 4 - 5 mm lang sind. Die Geschlechter unterscheiden sich auch in einigen anderen Merkmalen. Die adulten Männchen sind leuchtend orange gefärbt, wobei die Intensität der Farbe an den Körperenden zunimmt. Auf der Ventralseite gibt es nahe des anterioren Endes eine halbmondförmige Stelle, deren Farbe schwächer ist. Es wurden an dieser Stelle weder Sinnesorgane noch spezielle Drüsen gefunden, jedoch scheinen sich die Cilien anders als am restlichen Körper zu bewegen. Die Weibchen sind weißlich gefärbt und haben ebenfalls eine einheitlich Bewimperung. Pigmentierte Augen sind bei beiden Geschlechtern nicht vorhanden. Ebenso fehlen den Adulti Mundöffnung, Pharynx und Darm. Die Körper sind ausgefüllt mit den Gonaden und ihren zugehörigen Drüsen, wobei beim Weibchen die Drüsen zur Bildung des Kokons auffallen. Nur das Männchen besitzt einen Gonoporus.

Die Epidermis ist zellulär mit einer Zellhöhe zwischen 12 - 15 μm . Sie ist einheitlich bewimpert. Die Cilien erreichen ebenfalls ein Länge von 12 - 15 μm , wobei die Weibchen die höhere Epidermis und die längeren Cilien besitzen. Zwischen der Bewimperung sitzen bei beiden Geschlechtern zahlreiche Mikrovilli. An manchen Stellen ist die Epidermisoberfläche aufgewölbt.

Dicht unter der Oberfläche liegen rhabditenähnliche Strukturen. Bei *Kronborgia isopodicola* existieren Oberflächeneinstülpungen zwischen den Mikrovilli und „coated vesicles“ im Cytoplasma der Epidermiszellen (WILLIAMS 1993). Die Kerne an der Basis der Zellen scheinen in den älteren Tieren zu degenerieren, da in der Untersuchung der Epidermis des Weibchens von BRESCIANI AND KØIE (1970) angemerkt wird, dass sich die Zellen nach Bildung des Kokons offensichtlich auflösen. Die Rhabditen sind in diesem Stadium ebenfalls verschwunden.

Die Basallamina ist bei den Männchen deutlich stärker ausgebildet als bei den Weibchen.

Ebenso ist die Muskulatur beim Männchen wesentlich stärker entwickelt, wobei vom Hautmuskelschlauch die innere Längsmuskelschicht stärker ausgebildet ist als die Ringmuskulatur. Daneben gibt es bei beiden Geschlechtern noch Muskeln von den Genitalorganen zur Basallamina.

Beim Männchen sind die einzelligen Drüsen, deren Ausläufer die ventrale Epidermis penetrieren, über die gesamte Körperlänge verteilt. Die meisten finden sich im anterioren Ende frontal des Gehirns. Das Weibchen besitzt keine Frontaldrüsen. Es gibt ebenfalls Drüsen radial im gesamten Körper verteilt, wobei sie hier vermutlich für die Sekretion des Kokons zuständig sind.

Das Nervensystem besteht aus einem kapsellosen Gehirn und mehreren Paaren Nervensträngen, die ventral und lateral caudad ziehen. Über Sinnesrezeptoren von *Kronborgia amphipodocola* wurden keine Angaben gemacht. Die Adulti der congenerischen Art *Kronborgia amphipodicola* besitzen uniciliäre Rezeptoren in der Epidermis (WILLIAMS (1993)) und unpigmentierte Augen (WILLIAMS 1991). Eine nähere Untersuchung wurde bislang nur für die Larve dieser Art angefertigt (siehe unten).

Ein Exkretionssystem der Adulti ist nicht bekannt.

Die Larve Die Larve wurde von KØIE AND BRESCIANI (1973) lichtmikroskopisch und ultrastrukturell untersucht. Es können keine Geschlechter unterschieden werden.

Die Epidermis der Larve ist mit Cilien und Mikrovilli bedeckt. Die Epidermiszellen sind

sehr weitläufig, weswegen nur vereinzelt ovoide Kerne gefunden werden. Ein Nucleolus fehlt. Zwischen den Epidermiszellen gibt es vereinzelt keulenförmige Rezeptorcilien. Eine Verbindung zum Nervensystem wurde jedoch nicht gefunden.

Die Basallamina ist teilweise sehr verschlungen und bildet Ausläufer ins Innere der Larve.

Die Muskulatur besteht aus einem Hautmuskelschlauch. Andere Muskelstränge sind nicht vorhanden.

Augen fehlen bei den Larven der Art *Kronborgia amphipodicola*. In Larven der Art *Kronborgia isopodicola* sind unpigmentierte Augenflecken vorhanden (WILLIAMS (1991)). Der Aufbau entspricht einem Becherocellus mit einer Mantelzelle und drei Sinneszellen, deren Rhabdomere in die Pigmentzelle ragen. Die Pigmentzelle des sich entwickelnden Auges enthält neben dem Kern Golgi-Apparate und Mitochondrien. Um die Golgi-Apparate und an der die Rhabdomere begrenzenden Membran der Pigmentzelle liegen kleine elektronendunkle Vesikel, in denen sich kristallartige Differenzierungen bilden. Im ausdifferenzierte Auge sind diese membranbegrenzten Kristalle als reflektierende Elemente in der Pigmentzelle um die Rhabdomere angeordnet.

Ein Verdauungssystem ist bei *Kronborgia amphipodicola* nicht vorhanden.

Der größte Teil des Körpers der Larve wird von Lipidtröpfchen und verschiedenen Drüsenzellen ausgefüllt, die sich am anterioren Ende der Larven nach außen öffnen.

Die larvalen Protonephridien wurden von WATSON et al. (1992) bei der congenerischen Art *Anoplodium isopodicola* untersucht. Der terminale Bereich besteht aus einer einzelnen Wimpernflamme, die einer Terminalzelle entspringt und in eine Kanalzelle ragt. Die ableitenden Kanäle werden von weiteren Kanalzellen gebildet.

C.2.6.2 *Fecampia* sp. Es gibt vier bisher beschriebene Arten von *Fecampia*: *Fecampia xanthocephala* Caullery & Mesnil, 1903, *Fecampia erythrocephala* Giard, 1903, *Fecampia balanicola* Christensen & Hurley, 1977 und *Fecampia abyssicola* Christensen, 1981. Die beiden Arten *F. xanthocephala* und *F. erythrocephala* unterscheiden sich hauptsächlich in der Farbe ihrer Körper, besiedeln jedoch verschiedene Wirte. Wäh-

rend *F. xanthocephala* vor allem im Abdomen des Isopoden *Idotea neglecta* vorkommt, siedelt *F. erythrocephala* vorzugsweise in den Dekapoden *Carcinus mænas* oder *Cancer pagurus*. *F. balanicola* weist sogar innerartliche Farbvarianzen auf, die jedoch nicht mit der Wirtsart (verschiedene Balanidae) zu korrelieren ist (CHRISTENSEN & HURLEY 1977). Von *F. abyssicola* wurden bislang nur Kokons untersucht (CHRISTENSEN (1981)).

Die zelluläre Epidermis ist bewimpert, wobei die Cilien der Larve länger sind als des Adulten. Rhabditen sind nur bei der Larve vorhanden. Die Epidermiszellen von *F. balanicola* sind 10 - 12 μm hoch, wobei die Zellgrenzen schwierig zu verfolgen sind (CHRISTENSEN & HURLEY 1977).

Die unter der Epidermis und der Basallamina liegende Muskulatur ist beim Adultus nur schwach ausgebildet.

Die Beschreibung des Nervensystems liegt nur von *f. balanicola* vor. Das Gehirn ist eine zweilappige Masse im vorderen Körperbereich. Es gehen mehrere Nervenstränge davon ab, die aber nicht weiter verfolgt werden können (CHRISTENSEN & HURLEY 1977). Weder von GIARD (1903) noch von CAULLERY AND MESNIL (1903) sind Nervenstränge gefunden worden.

Ein Exkretionssystem wird nicht beschrieben.

Die aus Kokons schlüpfenden Jungtiere von besitzen neben Photorezeptoren auch Mundöffnung, Pharynx und Darm. Kurz vor dem Eindringen in den Wirt und der Reifung zum Adultus reduzieren sich diese Strukturen jedoch. Stattdessen entwickeln sich die Genitalorgane und Drüsen, die für die Färbung des adulten Tieres im Wirt verantwortlich sind.

C.2.7 Typhloplanoida: Trigonostomidae

C.2.7.1 *Proxenetes tenuispinosus*

Proxenetes tenuispinosus wurde bislang nur lichtmikroskopisch untersucht. Jensen (1878) benannte das Taxon *Proxenetes* erstmals mit der Beschreibung von *Proxenetes flabellifer*. Die weitere Unterscheidung in die verschiedenen Arten erfolgte dann nur noch anhand der Gonaden, insbesondere des

Kutikularapparates.

Die Arten des gesamten Taxons *Proxenetes* besitzt eine komplett bewimperte Epidermis mit vereinzelt längeren Cilien.

Die Art *Proxenetes tenuispinosus* wurde erstmals von Ehlers (1974) beschrieben. Terminal am anterioren Körperende münden Drüsen aus. Der Pharynx liegt in der posterioren Körperhälfte. Es ist ein Paar Augen des Types Pigmentbecherocellus vorhanden.

C.2.8 Typhloplanoida: Promesostomidae

C.2.8.1 *Promesostoma marmoratum* LUTHER (1948) beschreibt nur grob das Epithel und die Geschlechtsorgane:

Das Epithel enthält sehr viele Rhabditen und mit dem Stilett besamen sich die Tiere wechselseitig.

Daneben beobachtete LUTHER (1948) in seinen Proben, dass *Promesostoma marmoratum* an einer Chironomidenlarve fraß, indem der Plathelminth mit seinem Pharynx in den Körper der Larve eindrang. Er nennt ihn daher einen „fakultativen Ektoparasiten“. Diese Art der Nahrungsaufnahme ist bei Proseriaten- und Tricladida-Arten weit verbreitet.

Die Spermien sind biflagellat (CIFRIAN et al. 1988).

C.2.9 Scutarellidae

C.2.9.1 *Scutarellia* sp. Der Vertreter aus dem Taxon Scutarellida ist die einzige in dieser Untersuchung aufgeführte Süßwasser-Art. Die Arten des Taxons Scutarellida ist mit den auf der Südhalbkugel vorkommenden Temnocephaloidea verwandt. Eine übersichtliche Zusammenfassung der Scutarellidae gibt MATJAŠIČ (1990). Die meisten europäischen Vertreter siedeln auf den Kiemen von Krebsen des Taxons *Natantia* in den Karsthöhlen Sloweniens und Norditaliens, eine einzige Art (*Scutariella didactyla*) lebt auf *Atyaephyra desmaresti* in oberirdischen Gewässern. Hauptnahrung der Scutarellidae ist Hämolymphe.

Das anteriore Vorderende ist in extrem kontraktilem Tentakel ausgezogen, auf denen

Drüsenausführgänge enden. Die europäischen Arten besitzen auf der Außenseite der Basis der Tentakel ein oder zwei Papillen. Ebenso sitzen auf jeder Seite der Mundöffnung zwei kontraktile Papillen. Ihre Funktion ist nicht bekannt. Es sind weder Sinnesorgane noch Drüsen mit ihnen verbunden. Das Haftorgan von *Scutariellia*-Arten liegt terminal am Hinterende und ist typisch herzförmig.

Die Epidermis besteht aus mehreren spezifischen syncytialen Feldern mit sehr wenigen Kernen. Die apikale Epidermisschicht kann ein Sekret absondern, das MATJAŠIČ (1990) als „Kutikula“ bezeichnet. Rhabditen sind nicht bekannt.

Proximal wird die Epidermis von einer dicken Basallamina begrenzt.

Darunter liegt ein Hautmuskelschlauch, bei dem die Ringmuskulatur fast doppelt so stark ausgebildet ist wie die Längsmuskulatur. Zwischen den Muskelzellen finden sich weitere, sehr große Zellen mit verzweigten Fortsätzen. Nach MATJAŠIČ (1990) könnte sich dabei um Myoblasten handeln.

Das Gehirn ist im Vergleich zu den außereuropäischen Arten der Temnocephalida relativ klein. Es besteht aus Ganglien, deren Zellkörper in der Peripherie liegen, während die Fasern in der Mitte verlaufen. Es gibt drei Paar Nervenstränge, die posteriad ziehen. Anteriad liegen zwei gut erkennbare Nervenstränge, die die Tentakel, den Mundbereich und die Sinnesorgane versorgen. Einzig *Scutariella didactyla* entwickelt pigmentierte Augen.

Die Mundöffnung wird durch eine schmale Spalte terminal zwischen den Tentakeln gebildet. Sie führt in einen kleinen Pharynxsack, in dem der muskulöse Pharynx doliformis liegt. Der Pharynx ist umgeben von Pharyngeal-Drüsen und die hinführenden Nerven sind gut ausgebildet. Der kurze Oesophagus geht in einen sackförmigen Darm über, der in geschlechtsreifen Tieren jedoch von den sehr weit nach frontal reichenden Genitalorganen stark zusammengedrückt wird. Auf ungefähr der Hälfte seiner Gesamtlänge wird der Darm leicht zusammengeschnürt. Die Gastrodermis besteht aus hohen, stark vakuolisierten Zellen ohne Cilien.

Das Exkretionssystem besteht aus verschiedenen Kanälen, an deren Anfang Paraneurocyten liegen. Protonephridien sind in Scutarellidae bisher nicht bearbeitet worden.

D Diskussion

Die Plathelminthen ein gut geeignetes Taxon zur Untersuchung der Evolution des Parasitismus. In diesem Taxon gibt es neben freilebenden Arten auch verwandte vergesellschaftete. Der Grad der Vergesellschaftung ist verschieden eng: Es existieren Ektokommensalen (*Temocephala*), Endokommensalen (*Syndisyrix*) bis hin zum eindeutigen obligaten Parasitismus (*Kronborgia*).

In der vorliegenden Dissertation wurden zur Untersuchung ausschließlich Spezies aus dem Taxon der Rhabdocoela gewählt, da es Hypothesen, beruhend auf morphologischen und neuerdings auch molekularen Daten, gibt, dass der Vorfahre der klassischen plathelminthischen Parasiten, der Neodermata, aus diesem Taxon hervorgegangen ist (EHLERS 1985, RIEGER et al. 1991, LOCKYER et al.). Allerdings ist die Phylogenie der Rhabdocoela und auch das Adelphotaxon der Neodermata noch immer in der Diskussion. Bislang sind praktisch alle Taxa der Plathelminthen (Rhabdocoela, Proseriata, Fecampiida, Temnocephalida, u. a.) aufgrund morphologischer Merkmale oder molekularer Daten einmal als Schwestergruppe diskutiert worden (ROHDE 1997, LITTLEWOOD ET AL. 1999a, 1999b, 2001, LOCKYER et al.). Fände man ein Merkmal, das charakteristisch für eine parasitische Lebensweise ist, brächte das mehr Klarheit in die Diskussion. Nahe liegend wäre als ein solches für einen Endoparasiten z. B. das Tegument, für einen Ektoparasiten spezifische Haftorgane. In zahlreichen Untersuchungen wurden solche Merkmale gesucht (u. a. TYLER & TYLER 1997, TROUVÉ ET AL. 1998), aber nie gefunden. In der Morphologie sind Anpassungen an eine Vergesellschaftung oft nicht zu erkennen, da sie meist in der Physiologie oder dem Verhalten einer Art begründet liegen. Jedoch könnten in den stärkeren Anpassungen der Endoparasiten an ihren Wirt gegenüber der von Ektoparasiten einen derartigen Mechanismus vermutet werden. Dies unterstützt auch die Vermutung über die Phylogenie der Plathelminthen im Sinne von EHLERS (1985). Nach seiner Aussage und der Ansicht von LLEWELLYN (1965) und HALTON (1997) entwickelte sich erst der Ektoparasitismus und daraus anschließend der Endoparasitismus. Dagegen sind LITTLEWOOD et al. (1999b) aufgrund molekularer Daten zu dem Schluss gekommen, dass sich der Ektoparasitismus der Monogenea se-

kundär herausgebildet hat. Der letzte gemeinsame Vorfahre aller Neodermata sei somit ein Endoparasit gewesen (siehe Abb. 29).

Eine weitere allgemeine, klassische Annahme über Symbiosen, aber insbesondere den Parasitismus, besagt, dass sich vor allem das Nervensystem vereinfachen würde (HYMAN 1951, LORENZ 1983, DODSON & DODSON 1985). Es gibt dafür Beispiele in verschiedenen Taxa: Die Rhizocephala-Art *Sacculina carcini*, die in Portunidae parasitiert, aber auch Cestoda (Bandwürmer) könnten bei oberflächlicher Betrachtung in dieses Schema passen. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich jedoch, dass es zwar Modifikationen gibt, diese sind aber weder einheitlich, noch sind sie als simple Vereinfachungen oder Reduktionen abzutun (s. a. ROHDE 1987A). Teilweise sind sogar sehr komplizierte Strukturen entstanden, die eine optimale Anpassung an eine Wirtsumgebung erlauben, wie die bereits erwähnten Haftorgane in den Neodermata oder die große Anzahl Sinnesrezeptoren bei der Trematoda-Art *Lobatostoma manteri*. Allerdings kann bei den Rhabdocoela, in deren Subtaxa frei lebende und vergesellschaftete Arten miteinander verwandt vorkommen, keine so einfache Merkmalsfindung stattfinden. Schwierigkeiten bereitet auch die Tatsache, dass sich die vergesellschafteten Rhabdocoela viele verschiedene Lebensräume, wie Kiemen, Darm oder Coelom, erobert haben. Jeder Lebensraum erfordert andere Anpassungen: An den Kiemen herrscht eine hohe Strömungsgeschwindigkeit, der der Symbiont ausgesetzt ist, im Darm wird er von Verdauungsenzymen und im Coelom von Immunagzien des Wirtes attackiert.

D.1 Epidermis

Die Epidermis ist durch ihren unmittelbaren Kontakt zur Umwelt eines der Organe, die erwartungsgemäß eine Veränderung bei der Anpassung an einen besonderen Lebensraum aufzeigen könnten. Die Epidermis der Rhabdocoela ist ursprünglich einschichtig, normalerweise bewimpert und besitzt Mikrovilli zwischen den Cilien. Bei manchen Arten, z. B. *Genostoma* (Genostomida) oder *Monocelis* (Proseriata), liegt das Perikaryon unter der Basallamina. Zwischen den Zellen liegen Ausführgänge von subepidermalen Drüsen, die die Oberfläche mit Schleim überziehen. BEDINI & PAPI (1974) und später

TYLER & TYLER (1997) haben bisherige Forschungsergebnisse zusammengestellt. Alle Autoren mussten feststellen, dass es sehr schwierig ist, ein eindeutiges Bild zu erstellen. Die Epidermis symbiotischer Rhabdocoela gleicht der ihrer frei lebenden Verwandten in vielen Punkten (z. B. Cilienkleid, intraepidermaler Kern), während sie sich in einigen anderen stark unterscheidet (z. B. Erhöhung der Anzahl und Verlängerung der Mikrovilli).

Betrachtet man die Epidermis der hier untersuchten Plathelminthen, kann man feststellen, dass sie bei allen zumindest teilweise bewimpert und zellulär ist. Eine Epidermis mit lockerem Cytoplasma, vielen Vakuolen und Vesikeln, wie sie bei den frei lebenden Arten *Vejdovskya pellucida* und *Provortex tubiferus* in dieser Untersuchung gefunden wurde, wird bei symbiotischen Arten nicht beobachtet. Die beiden genannten Arten sind tief im Substrat zu finden, das selbst wenig Bewegung ausgesetzt ist. Dadurch bestehen so gut wie keine Reibungskräfte. Die Epithelien der vergesellschafteten Vertreter sind in ihren ebenfalls bewegungsarmen Umgebungen verschiedenen Einflüssen ausgesetzt und an bestimmte Bedingungen angepasst, z. B. Oberflächenvergrößerungen.

D.1.1 Oberflächenveränderungen

Neben der Immunantwort des Wirtes spielt z. B. die Absorption von Nährstoffen durch die Epidermis eine wichtige Rolle. Besonders auffallend ist die Epidermis von *Kronborgia amphipodicola*: Die Oberfläche wird durch bis zu 3 μm lange, an der Spitze gespaltene Mikrovilli vergrößert, die der Nährstoffaufnahme dienen. Ebenfalls verlängerte Mikrovilli treten bei *Triloborhynchus astropectinis* auf. Auch die Anzahl der Mikrovilli könnte als Hinweis auf Endocytose zu sehen sein. So zogen MACKINNON ET AL. (1981) eine Nährstoffabsorption über die Epidermis bei *Paravortex cardii* und *P. karlingi* in Erwägung aufgrund der dicht stehenden Mikrovilli. Allerdings kamen die Autoren auch zu dem Schluss, dass die Variationen innerhalb der Plathelminthen zu vielfältig ist, um eine Aussage über einen direkten Zusammenhang mit der Lebensweise zu machen. Das steht im Einklang mit den vorliegenden Ergebnissen. Denn sowohl bei den untersuchten frei lebenden wie auch bei den symbiotischen Vertretern findet sich eine variierende

Anzahl an Mikrovilli. So hat die darmlose Art *Kronborgia amphipodicola* aufgrund der Notwendigkeit Nährstoffe über die Epidermis auszunehmen erwartungsgemäß sehr viele Mikrovilli. Aber auch die im Caecum von *Astropectinis irregularis* lebende Art *Triloborhynchus astropectinis* und *Paravortex karlingi* aus dem Darm von *Cerastoderma edule* besitzen sehr viele Mikrovilli auf der Epidermisoberfläche und ein komplett ausgebildetes Verdauungssystem. Neben Mikrovilli als Oberflächenvergrößerung besitzen einige Arten Aufwölbungen an der Oberfläche, von denen BRESCIANI & KØIE (1970) annehmen, dass sie der Sekretion bzw. Exkretion und/oder Absorption dienen. Neben *Kronborgia amphipodicola* weisen auch *Acholades asteris* und *Anoplodium hymanae* diese Aufwölbungen auf. *Acholades* besitzt wie *Kronborgia* kein Verdauungssystem und absorbiert die Nahrung (lysiertes Gewebe aus dem Fuß eines Seesterns) über die Epidermis. Die phagocytotische Funktion wird hier noch deutlicher durch zahlreiche Vesikel in den Zellen (TYLER & TYLER 1997). Die funktionelle Ähnlichkeit zu bei Cestoden gefundenen Aufwölbungen BRESCIANI & KØIE (1970) ist nahe liegend.

Als anderes Merkmal der Oberflächenvergrößerung weist *Anoplodium* sp. eine zerfurchte Oberfläche auf, die offensichtlich ebenfalls dem Zweck der Exkretion und/ oder Absorption dient. Bei *Anoplodium stichopi* sind zahlreiche Vesikel in der Epidermis vorhanden, die von der Zelloberfläche in den Einfaltungen durch Mikropinocytose eingeschnürt wurden (JONDELIUS 1986, EHLERS & SOPOTT-EHLERS 1994). Da bei dieser Art auch Mundöffnung, Pharynx und Darm vorhanden sind, ist die Nährstoffabsorption eine zusätzliche Funktion der Epidermis. Man könnte also von einem „Zwischenstadium“ zwischen der üblichen Nahrungsaufnahme über die Mundöffnung und der Pinocytose über die Epidermis sprechen. Trotzdem ist die Oberflächenvergrößerung allein kein Merkmal der parasitischen Plathelminthen. Denn auch bei einigen frei lebenden Arten, z. B. der Proseriata kommt sie vor, dient dort aber offensichtlich nicht der Nahrungsaufnahme. Auch bei Ektoparasiten ist die Nahrungsaufnahme über die Epidermis von geringerer Bedeutung.

D.1.2 Bewimperung

Eine Besonderheit, die VON GRAFF (1903) mit der Ektosymbiose in Zusammenhang bringt, ist die Reduzierung der dorsalen Bewimperung, wie sie bei den *Genostoma*-Arten und auch bei *Didymorchis* sp. vorkommt. Ein direkter Zusammenhang mit der Ektosymbiose besteht allerdings nicht.

Im Allgemeinen wird der Verlust der Cilien jedoch mit dem Endoparasitismus in Verbindung gebracht, da die Neodermata keine Cilien in der Körperbedeckung aufweisen (TYLER & TYLER 1997). Dies trifft, wie bereits erwähnt nur auf einige Arten der Plathelminthen außerhalb des Taxons Neodermata zu. Die meisten Temnocephalida besitzen kein Cilienkleid (JENNINGS et al. 1992, TXYLER & TYLER 1997). *Triloborhynchus astropectinis* weist eine Begrenzung der Bewimperung auf das vordere Körperdrittel auf (JONDELIUS (1988)). Allerdings ist die Bewimperung vor allem bei frei lebenden Otoplanidae (Proseriata) ebenfalls auf die Ventralseite oder sogar nur auf einzelne Bereiche beschränkt, bei anderen Symbionten ist sie dagegen gar nicht begrenzt (z. B. *Urastoma cyprinae*, *Syndisyrinx* sp.). Die meisten besitzen eine komplett bewimperte Epidermis, mit mehr oder weniger dicht stehenden Cilien.

D.1.3 „terminal web“

Viele der untersuchten Arten weisen ein sogenanntes „terminal web“ auf. In dieser meist zwischen 0,5 und 1 μm dicken Schicht aus Aktinfilamenten liegen neben den Cilienwurzeln nur verschiedene Sekretvesikel. Da sich die Filamente mit denen aus den Mikrovilli überkreuzen, liegt die Vermutung nahe, dass diese Struktur zur Stabilisierung der Zelloberfläche dient. Daneben sind Aktinfilamente in der Regel ein Hinweis auf kontraktile Fähigkeiten. Die Oberfläche ist also auch leicht kontraktile. Die genaue Funktion des „terminal web“ ist allerdings nicht geklärt. Bei der in dieser Arbeit betrachteten Art *Syndisyrinx* sp. ist das „terminal web“ mit 1,9 μm sehr dick. Wahrscheinlich dient es einzig der Verankerung der Cilien und die Dicke entspricht der Länge der Cilien. Dafür spricht auch das Fehlen des „terminal web“ im unbewimperten Epidermisbereich von *Triloborhynchus astropectinis* und bei der Larve von *Kronbrogia amphipodicola*, die nur

wenige Cilien auf der Epidermis besitzt.

D.1.4 Vesikel

Die Vesikel in der obersten Epithelschicht kommen bei den meisten Rhabdocoela vor, wobei es große Unterschiede in Größe und Erscheinungsbild gibt. In der Epidermis von *Vejdovskya pellucida* und *Provortex tubiferus* nehmen elektronengraue Vesikel die apikalen 1 μm der gesamte Zelloberfläche ein. Bei *Bresslauilla relictata* und *Baicalia brevityba* wird dieser Bereich von der elektronendunkel erscheinenden sogenannten „Pseudocuticula“ eingenommen. Die von BEDINI & PAPI (1974) bei *Notocaryoturbella bigermaria* (Proseriata) gefundenen Strukturen sind dagegen sehr viel kleiner. Die Autoren bezeichneten sie als „Ultrarhabditen“. Ähnliche elektronendunkle Einschlüsse finden sich auch bei *Promesostoma arenicola*. REISINGER & KELBETZ (1964) nannten die von ihnen gefundenen ähnlichen Vesikel bei *Megalorhabdites inermis* (Typhloplanida, nur bei REISINGER & KELBETZ 1964 erwähnt) „Pseudorhabditen“. Bei diesen „Pseudorhabditen“ soll allerdings eine hellere Mitte zu sehen sein. Auch *Paravortex karlingi* besitzt kleine, elektronenschwarz erscheinende Vesikel in der apikalen Epidermisschicht. Alle genannten Strukturen sind intraepitheliale Bildungen, deren Funktion vermutlich in der Feindabwehr und dem Beutefang liegt (MEIXNER 1938). Ähnliche Aufgaben erfüllt wahrscheinlich auch die oben genannte „Pseudocuticula“ der frei lebenden Arten. Die genaue Funktion der kleineren, elektronenschwarzen Vesikel von *Paravortex karlingi* ist dagegen unbekannt. Da die Tiere endosymbiotisch im Darm von *Cerastoderma edule* leben, ist die Funktion des Beutefangs hinfällig. Auch muss die Reizschwelle für die Entladung recht hoch liegen, denn die Tiere bewegen sich permanent zwischen der Nahrungswurst und der Darmwand, wo die Reibung vermutlich sehr hoch ist. Allerdings kann die permanente Schleimbedeckung der Epidermis durch Entladung der Vesikel auch ein Schutz gegen eben diese Reibung sein. Eine Funktion ist der Schutz gegen die Verdauungsenzyme des Wirtes. Im Schleim aus basischem Protein (TYLER (1984)) können diese neutralisiert werden.

Auch das Weibchen von *Kronborgia amphipodicola* besitzt Rhabditen, die nach der

Eiablage nicht mehr in der Epidermis zu sehen sind. Sie sind größer als die Ultrarhabditen der eben genannten Arten, sind aber auch Bildungen der Epidermis. TYLER (1984) erklärt, dass Ultrarhabditen vom Golgi-Apparat hervorgebracht werden und ein basisches Protein enthalten. Sie liegen normalerweise über dem „terminal web“ und kommen in fast allen Plathelminthen vor. Bei manchen Arten treten jedoch auch andere Vesikel in der gleichen Position auf, die dann als „multigranular bodies“, „mucous droplets“ oder „filamentous secretory bodies“ bezeichnet werden. Um alle im apikalen Bereich angesiedelten Sekretvesikel zusammenzufassen, führte TYLER (1984) dann den Begriff „Epitheliosomen“ ein, den NOURY-SRAÏRI ET AL. (1989a) und RIEGER ET AL. (1991) übernehmen. Subepidermal gebildete Rhabditen gibt es, wie schon MEIXNER (1938) bemerkte, bei den endosymbiotischen Taxa nicht. Allerdings gibt es andere subepidermale Drüsen, die offensichtlich für die Einschleimung des Tieres zuständig sind. Im Vergleich zu den frei lebenden Rhabdocoela ist die Funktion der Rhabditen zur Feindabwehr oder Beutefang bei den vergesellschafteten Arten auch hinfällig. Vielmehr sind spezifische Haftstrukturen bzw. andere Abwehrmechanismen gegen die Wirtsreaktionen zu erwarten.

D.1.5 Glycocalyx

Es ist bemerkenswert, dass von den untersuchten symbiotischen Arten nur *Triloborhynchus astropectinis* eine ausgeprägte Glycocalyx aufweist, die sich auch nur auf das bewimperte vordere Drittel beschränkt. Dagegen zeigt der Ektosymbiont *Genostoma kozloffii* besonders auf der unbewimperten Epidermis eine solch ausgeprägte Glycocalyx (TYLER & TYLER 1997). Manche Parasiten, vor allem die einzelligen, z. B. *Plasmodium falciparum*, aber auch z. B. *Schistosoma mansoni*, nutzen die Glycocalyx und die darin eingebetteten Oligosaccharidketten zur Tarnung mit wirtseigenen Antigenen oder Abwehr der Immunantwort durch häufigen Wechsel der Oberfläche. So wäre zumindest bei den Symbionten aus der Leibeshöhle zu erwarten, eine Glycocalyx zu finden. Doch gerade Arten aus dem Coelom, wie *Kronborgia amphipodicola*, *Anplodium stichopi* oder *Fecampia* sp., besitzen eine kaum ausgeprägte Glycocalyx. *Triloborhynchus*

chus astropectinis lebt im Caecum von *Astropecten irregularis* und die ausgeprägte Glycocalyx beschränkt sich auf den bewimperten Bereich der Epidermis. Sie dient in diesem Fall also weder zur Tarnung noch zur Immunabwehr. Es stellt sich somit die Frage, wozu sie dient oder ob sie ein Relikt von einem frei lebenden Vorfahr ist und mit der Bewimperung des hinteren Körperteils verloren ging. Auch die genaue Funktion der bei *Genostoma kozloffii* gefundene Glykokalyx ist nicht bekannt. Eine „Kutikula“, wie sie MATJAŠIČ (1990) von Scutarellidae beschreibt, ist bei Plathelminthen nicht nachgewiesen. Allerdings wiesen JENNINGS et al. (1992) nach dass, die auf der Epidermis liegenden Schuppen bei *Notodactylus handschini* (Temnocephalida) aus Collagen bestehen. Die von MATJAŠIČ (1990) bezeichnete „Kutikula“ kann also auch aus Collagen bestehen.

D.1.6 Cilien und epidermale Mitochondrien

Unter der apikalen Vesikelschicht existiert bei einigen der untersuchten Arten eine Schicht, in der auffallend viele Mitochondrien zu finden sind. In den meisten hier untersuchten symbiotischen Vertretern (so *Paravortex karlingi*, *Triloborhynchus astropectinis*, *Syndisyrix* sp.) waren deutlich mehr Mitochondrien im Epithel zu finden als bei den untersuchten frei lebenden Arten. Einzig *Baicalellia brevituba* zeigt ebenfalls diese Schicht von Mitochondrien im Epithel. Die Mitochondrien stehen mit der Energieversorgung bei der Lokomotion in Zusammenhang. Ein Beleg hierfür ist bei *Triloborhynchus astropectinis* zu finden: Die Mitochondrienschicht ist auf den bewimperten Teil der Epidermis beschränkt.

Von den hier untersuchten frei lebenden Arten weist nur eine diese Lage auf. Damit stellt sich auch die Frage, warum ausgerechnet die untersuchten symbiotischen Vertreter eine erhöhte Cilientätigkeit haben, vor allem bei Arten, die in sehr bewegungsarmen Umgebungen leben wie im Coelom (*Syndisyrix* sp.) oder Caecum (*Triloborhynchus astropectinis*). Dagegen haben Arten wie *Pseudograffilla arenicola* oder *Bresslawilla relictata* aus dem Sandwatt und den Salzwiesengräben, die auch in mittellotischen Flächen vorkommen (EHLERS (1974)) und somit mehr dem Tidenstrom ausgesetzt sind,

offensichtlich keine derartige Cilientätigkeit. Zumindest fehlt die beschriebene Schicht Mitochondrien. Die nachfolgende Tabelle zeigt die in dieser Dissertation ermittelten Daten über das Vorhandensein der Mikrovillischicht, sowie über die Längen der Cilien und Mikrovilli.

Auch die langen Cilien von *Syndisyrinx* sp. sind in diesem Zusammenhang erstaunlich. Dagegen erscheinen die Cilien von *Paravortex karlingi*, eine Art, die permanent gegen die Peristaltik des Darmes von *Cerastoderma edule* anschwimmt, ähnlich denen der frei lebenden Taxa. Im Coelom lebende Arten wie z. B. *Anoplodium stichopi* haben relativ kurze Cilien und nicht die oben beschriebene Schicht mit der großen Anzahl von Mitochondrien. Nach der Beschreibung von BASHIRUDDIN & KARLING (1970) ist *Triloborhynchus astropectinis* ein schneller Schwimmer. Das erklärt das Vorhandensein der zahlreichen Mitochondrien im bewimperten Bereich.

Art	Mitochondrien	Cilien (μm)	Mikrovilli (μm)
<i>B. relicta</i>	nein	2,3	0,5
<i>P. arenicola</i>	nein	14	0,5
<i>P. karlingi</i>	ja	4,3	0,4
<i>P. tubiferus</i>	nein	2,5	0,5
<i>B. brevituba</i>	ja	2,5	0,37
<i>V. pellucida</i>	nein	9,1	0,5
<i>T. astropectinis</i>	ja	13,4	1,1
<i>A. stichopi</i>	ja	3,5	0,5
<i>Paranotothrix</i> sp.	ja	3,5	0,3
<i>Syndisyrix</i> sp.	ja	19,7	0,6
<i>K. amphipodicola</i> (Larve)	nein	12	1
<i>P. tenuispinosus</i>	nein	6	0,5
<i>P. marmoratum</i>	nein	6,6	0,4

Tab. 1: Auflistung der experimentell ermittelten Daten über das Vorhandensein der Mitochondrienschicht unter dem „terminal web“ und die Länge der Cilien und Mikrovilli. Berücksichtigt wurden nur die auch experimentell bearbeiteten Arten. Alle Maßangaben in μm .

Art	Cilien (μm)	Mikrovilli (μm)
<i>B. relictata</i>	o. A.	o. A.
<i>P. arenicola</i>	o. A.	o. A.
<i>P. karlingi</i>	2 - 7	0,25 - 0,7
<i>G. buccinicola</i>	o. A.	o. A.
<i>P. tubiferus</i>	o. A.	o. A.
<i>B. brevituba</i>	o. A.	o. A.
<i>V. pellucida</i>	o. A.	o. A.
<i>T. astropectinis</i>	o. A.	0,6 - 0,8
<i>G. kozloffii</i>	o. A.	0,3
<i>A. stichopi</i>	o. A.	o. A.
<i>Paranotothrix</i> sp.	5	o. A.
<i>Syndisyrix</i> sp.	ca. 3-6,5/5-6	0,45
<i>K. amphipodicola</i> (Larve)	12 - 15	o. A.
<i>F. balanicola</i>	10 - 12	o. A.
<i>P. tenuispinosus</i>	o. A.	o. A.
<i>P. marmoratum</i>	o. A.	o. A.
<i>Scutariella</i> sp.	o. A.	o. A.

Tab.2: Aus der Literatur ermittelte Daten über die Länge der Cilien und Mikrovilli. Alle Maßangaben in μm . o. A. ohne Angabe

D.1.7 Epidermale Kerne

Bei den postlarvalen Neodermata liegen die Kerne des Syncytiums unterhalb der Basallamina und sind durch Cytoplasmastränge mit dem Soma oberhalb der Basallamina verbunden. Von den hier betrachteten Arten weist einzig *Genostoma* Perikaryen proximal der Basallamina auf. Bei den übrigen liegen die Kerne der Epidermiszellen distal der Basallamina. Auch die Temnocephalida-Art *Didymorchis* (ROHDE 1987A) und diverse frei lebende Arten der Tricladida, Proseriata und Macrostomida sollen dieses Merkmal besitzen (TYLER & TYLER 1997). Der Vorteil liegt in der räumlichen Trennung der einzelnen Kerne vom Rest der Zelle. Die Kerne sind bei Symbionten damit

außerhalb des Einflusses von Angriffen des Wirtes auf die Epidermis. TYLER (1984) sieht dieses Merkmal bei den frei lebenden Plathelminthen als Relikt der aus subepidermalen Bereichen nachrückenden Epidermiszellen an (siehe unten). Bei den in dieser Arbeit betrachteten Symbionten liegen die Kerne im basalen Teil der Zellen. Diese Verlagerung kann ebenfalls als Schutz vor äußeren Einflüssen gewertet werden.

D.1.8 Zellgrenzen

Betrachtet man die Zellgrenzen der in dieser Arbeit berücksichtigten Plathelminthen, so zeigen sich charakteristische Zellformen. Vor allem symbiotische Taxa haben mehr oder minder stark verzahnte Epidermiszellen. Die primär cuboide Form ist dadurch aufgehoben. MACKINNON ET AL. (1981) sehen einen Zusammenhang dieser Verzahnung mit dem Nährstofftransport und der Kommunikation zwischen den Zellen. Eine größere Kontaktfläche zwischen den Zellen bietet, genauso wie bei der Oberfläche, mehr Möglichkeiten für den Transport von Substanzen. Doch auch frei lebende Arten zeigen das Merkmal der Verzahnung, wie LUTHER (1904) bereits bemerkte. Eine weitere Evolutionstufe in Bezug auf verbesserten Nährstofftransport innerhalb des Epithels ist das Syncytium. Bei symbiotischen Taxa kommen bei einigen Arten der Genostomidae und Temnocephalidae teilweise syncytiale Epithelien vor (TYLER & TYLER 1997, WILLIAMS (1986)). Besonders auffallend ist die Epidermis der *Kronborgia*-Larve, die riesige Zellen besitzt. Diese sind durch einzelne Ausstülpungen der Basallamina in Kompartimente geteilt. Dadurch sind lokale Differenzierungen, wie z. B. Mikrofibrillen zur Festigung gestattet (EHLERS 1985). Bei den Neodermata liegt ausschließlich ein Syncytium vor (EHLERS 1985). Auch HALTON (1997) verweist auf die Vorteile einer syncytialen Epidermis bei Endosymbionten: Das Epithel ist weniger anfällig für Attacken durch Wirtsagenzien, denn es können keine einzelnen Zellen aus dem Epithelverband herausgelöst oder verletzt werden, die dann als Angriffspunkt für Galle, Verdauungsenzyme oder Immunagenzien des Wirtes dienen. Das syncytiale Epithel kann Verletzungen durch die verbesserten Transportmöglichkeiten schneller ausbessern als ein zelluläres Tegument, das eine gesamte Zelle ersetzen muss.

D.1.9 Besondere epidermale Zelltypen

Neben den Epithelzellen fallen bei einigen der hier betrachteten Arten andere Zellen in der Epidermis auf: *Anoplodium stichopi* besitzt unbewimperte birnenförmige Zellen und kleinere, an der Basis der Epidermis liegende Zellen, die in der transmissi-
onselektronischen Betrachtung dunkler erscheinen. Zusätzlich liegen vor allem auf der
Ventralseite ciliäre Sekretzellen. EHLERS & SOPOTT-EHLERS (1994) gehen davon aus,
dass die Sekretzellen eine dünne Schleimschicht auf der Ventralseite absondern, auf
der sich das Tier fortbewegt. Wie JONDELIUS (1986) bemerkte, schwimmt *Anoplodium*
stichopi nicht, sondern gleitet auf der Innenseite der Körperwand bzw. zwischen den
Gonaden des Wirtes. Diese Art Zellen ist von keiner anderen *Anoplodium*-Art bekannt.
Auch bei keiner der hier untersuchten symbiotischen Arten fielen solche Sekretzellen
auf. Die genaue Funktion der kleineren unbewimperten Zellen ist unbekannt. BOCK
(1925) nimmt eine sensorische Tätigkeit an und JONDELIUS (1986) eine sekretorische.
Nach EHLERS & SOPOTT-EHLERS (1994) handelt es sich bei diesen und den kleineren
basal liegenden Zellen um Entwicklungsstadien nachwachsender Epidermiszellen. Die
Autoren vertreten damit die gleiche Ansicht wie LUTHER (1904), der in seiner Unter-
suchung ebenfalls epidermale „Ersatzzellen“ gefunden hat. EHLERS (1985) bevorzugt
allerdings den Ausdruck „Ergänzungs“-Zellen, denn sie verstärken die Epidermis meist.
Als Ersatz dienen sie nur in mechanisch beschädigten Bereichen oder nach Absterben
und Phagocytose einer Epidermiszelle.

Nach den Daten der vorliegenden Arbeit handelt es sich bei den in der Epidermis von
Anoplodium stichopi gefundenen kleineren, elektronendunkleren Zellen um „Ergänzung“-
Zellen, da sie den bereits vorhandenen Epidermiszellen entsprechen. Vergleichbare Zel-
len finden sich auch bei *Paravortex karlingi*. Allerdings migrieren die Zellen in dieser
Art aus dem Körper durch die Basallamina in das Epithel wie auch schon MACKINNON
et al. (1981) feststellten. Die Untersuchung von TYLER (1984) deutet darauf hin, dass
sich Stammzellen (vom Autor „Parenchym“-zellen genannt), die in die Epidermis einwan-
dern, erst dort differenzieren. Dieser Vorgang ist vor allem bei einigen Arten der Acoela,
Macrostomida und Triclidida beobachtet worden (TYLER 1984, EHLERS 1985). Diese

Aussagen können auch für *Paravortex karlingi* bestätigt werden. Die in der Epidermis gefundenen Zellen besitzen eine vermehrte Vesikelanzahl und elektronendunkle Sekreteinschlüsse; jedoch fehlen die Cilien einer ausgebildeten Epidermiszelle. Es ist also davon auszugehen, dass es sich um solch epidermale „Ersatzzellen“ handelt, die aus einer subepidermalen Position in das Epithel einwandern und sich dort komplett ausdifferenzieren. Der Beginn der Differenzierung muss bereits während des Einwanderns stattfinden, denn es sind bislang keine völlig undifferenzierten Zellen in der Epidermis gefunden worden. Gerade für Endosymbionten ist diese teilweise „Vor“differenzierung auch wichtig, um einen Angriff mit Wirtsagenzien abwehren zu können. Bei anderen in dieser Untersuchung berücksichtigten Arten sind solcherlei Vorgänge nicht beobachtet worden.

D.1.10 Basallamina

Die Basallamina ist bei Taxa der Neophora unterschiedlich definiert (ROHDE 1987a). HORI (1979) unterscheidet drei Schichten: eine sehr elektronenhell erscheinende, distal liegende Lamina lucida, eine mittlere elektronendunkel erscheinende Lamina densa und schließlich die proximal liegende, oft umfangreiche, fibrillär erscheinende Lamina fibroreticularis. Dagegen beschränken RIEGER (1981) und TYLER (1984) den Begriff „Basallamina“ auf die Lamina densa und die Lamina fibroreticularis. In dieser Arbeit wird letztere Terminologie verwendet. Die Basallamina der hier betrachteten Vertreter lässt kein einheitliches Bild bei Symbionten oder frei lebenden erkennen: Während bei *Pseudograffilla arenicola* aus dem Schlickwatt und den Salzwiesengräben eine sehr dicke Basallamina (bis zu 1,5 μm) vorhanden ist, haben andere, wie die Salzwiesenarten *Promesostoma marmoratum* und *Provortex tubiferus* nur eine sehr dünne Basallamina (ca. 0,1 μm). Alle genannten Arten leben zumindest teilweise im Brackwasser. Durch den erhöhten osmotischen Druck wäre eher eine Verdickung der Basallamina zu erwarten. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei den symbiotischen Vertretern: *Syndisyrix* sp. und *Paranotothrix* sp. leben beide im Verdauungstrakt von Echinodermen. Während in dieser Untersuchung bei *Syndisyrix* sp. eine stark ausgeprägte Basalmembran

mit 1,2 μm gefunden wurde, hat *Paranotothrix* sp. mit 0,1 μm eine sehr dünne. Auch *Anoplodium stichopi* zeigt diesbezüglich keine Besonderheiten. JONDELIUS (1986) hat bei *Anoplodium stichopi* sogar eine wesentlich dünnere Basallamina gefunden.

Die Aufgabe der Basallamina besteht in der Stabilisierung der Epidermis, deren Verbindung mit dem darunterliegenden Gewebe und in der Aufhängung der Körpermuskulatur. Außerdem verhindert sie das unkontrollierte Eindringen von körperfremden Substanzen in den Körper. Insbesondere von der Kontrollfunktion ausgehend kann die Schlussfolgerung gezogen werden, dass die Dicke der Basallamina bei *Anoplodium stichopi* eine Antwort auf die stärkere Immunabwehr in der Hämolymphe gegenüber dem Milieu im Darm, dem *Syndisyrix* sp. ausgesetzt ist, sein müsste. Andererseits sind die Angriffe durch lytische Substanzen und die mechanische Beanspruchung durch die Peristaltik im Darm ebenfalls nicht unerheblich, so dass die geringe Dicke bei *Paravortex karlingi* hiermit wiederum nicht zu erklären ist. Gleichfalls ist die mechanische Beanspruchung der Epidermis bei frei lebenden Arten in den Sedimentlücken im Tidenbereich hoch. Trotzdem erscheint die Basallamina der dort lebenden Arten (z. B. *Baicalellia brevituba*) nicht deutlich dicker als bei den tief im Sediment sitzenden Arten, wie z. B. *Vejdovskya pellucida*. So ist im Hinblick auf die Basallamina keine eindeutige Korrelation zwischen Dicke und dem Habitat der Art zu erkennen. Dies gilt sowohl für die einzelnen frei lebenden und symbiotischen Lebensräume wie auch für den Vergleich zwischen beiden.

Allgemein wird davon ausgegangen, dass eine Zunahme der Körpergröße eine Verdickung der Basallamina bedingt (s. a. EHLERS 1985). Allerdings ist *Pranotothrix* sp. eine sehr große Art (bis 2,5 mm), die jedoch vergleichsweise eine dünne Basallamina aufweist. ebenso scheint es keine Relation zwischen der Höhe der Epidermiszellen und der Dicke der Basallamina zu geben, denn auch bei den Arten mit verschiedenen hohen Zellen auf Dorsal- und Ventralseite ist die Basallamina im gesamten Tier gleich dick.

Art	ventral	dorsal	Basallamina
<i>B. relictæ</i>	4,31	4,31	0,25
<i>P. arenicola</i>	21,7	21,7	1,5
<i>P. karlingi</i>	3 - 6,5	3 - 6,5	0,2
<i>P. tubiferus</i>	6,5	6,5	0,1
<i>B. brevituba</i>	5	5	0,27
<i>V. pellucida</i>	3,5	3,5	0,1
<i>T. astropectinis</i>	4,8 - 5,9	4,8 - 5,9	0,2
<i>A. stichopi</i>	21,5	21,5	0,2
<i>Paranotothrix</i> sp.	6,5	6,5	0,1
<i>Syndisyrix</i> sp.	24	24	1,2
<i>K. amphipodicola</i>			
(Larve)	1,9 - 4,3	1,9 - 4,3	0,3
<i>P. tenuispinosus</i>	8,7	8,7	0,16
<i>P. marmoratum</i>	8,6	8,6	0,09

Tab.3: Überblick über die experimentell ermittelte Höhe der Epidermiszellen und Dicke der Basallamina. Alle Maßangaben in μm

Art	ventral	dorsal	Basallamina
<i>B. relictta</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>P. arenicola</i>	o. A.	o. A.	2,5
<i>P. karlingi</i>	7-8/10	7-8/10	o. A.
<i>G. buccinicola</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>P. tubiferus</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>B. brevituba</i>	5 - 6	5 - 6	o. A.
<i>V. pellucida</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>T. astropectinis</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>G. kozloffii</i>	0,4 - 0,5	0,2	0,5 - 0,75
<i>A. stichopi</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>Paranotothrix</i> sp.	4 - 8	12 - 15	o. A.
<i>Syndisyrix</i> sp.	6 - 10	10 - 12	0,2
<i>K. amphipodicola</i>	12 - 15	12 - 15	o. A.
<i>F. balanicola</i>	10 - 12	10 - 12	o. A.
<i>P. tenuispinosus</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>P. marmoratum</i>	o. A.	o. A.	o. A.
<i>Scutariella</i> sp.	o. A.	o. A.	o. A.

Tab.4: Überblick über die in der Literatur angegebene Höhe der Epidermiszellen und die Dicke der Basallamina. Alle Maßangaben in μm .

In ihrer Funktion als Aufhängung der Muskulatur gibt es eine Korrelation zwischen Muskulaturausprägung und Dicke der Basallamina. Die Umagillida-Art *Syndisyrix* sp. und die frei lebende Art *Pseudograffilla arenicola* zeigen beide eine ausgeprägte Muskulatur, die an einer dickeren Basallamina aufgehängt ist. Die schwach ausgeprägte Muskulatur des Umagilliden *Paranotothrix* sp. ist an einer sehr dünnen Basallamina aufgehängt. Allerdings ist die deutlich ausgeprägtere Muskulatur von *Promesostoma marmoratum* an einer dünneren Basallamina befestigt. Trotzdem ist die Korrelation zwischen Ausprägung der Muskulatur und Dicke der Basallamina nicht von der Hand zu weisen.

D.2 Muskulatur

Bei einigen endoparasitischen Arten ist die deutliche Reduktion von Körpermuskulatur im Vergleich zu frei lebenden Arten auffallend. Besonders zeigt sich dies bei Vertretern des Taxons *Paranotothrix* aus dem Taxon Umagillidae. Dagegen hat *Syndisyrix* sp. aus dem gleichen Taxon eine sehr ausgeprägte Muskulatur. Beide Taxa leben im Verdauungstrakt ihrer Wirte (Holothurien). Der Verdauungstrakt ist ein sehr bewegungsreicher Lebensraum. Es wäre also zu erwarten, dass die dort lebenden Arten über eine ausgeprägte Körpermuskulatur verfügen, um gegen die Peristaltik anschwimmen zu können. Doch ähnlich wie *Paranotothrix* sp. zeigt auch *Paravortex karlingi* aus dem Darm der Herzmuschel keine Vermehrung der Muskulatur.

BASHIRUDDIN & KARLING (1970) *Triloborhynchus astropectinis* aus dem bewegungsärmeren Caecum von *Astropecten* sp. als guten Schwimmer. Trotzdem haben die untersuchten Vertreter weniger Muskulatur als manche frei lebenden Plathelminthen, wie z. B. *Pseudograffilla arenicola*.

Die im Coelom ihrer Wirte lebenden Arten *Fecampia erythrocephala*, *Fecampia abyssicola* und *Anoplodium stichopi* besitzen eine gut ausgeprägte Muskulatur. Bei *Anoplodium stichopi* fand BOCK (1925) zwischen der Ring- und der Längsmuskulatur eine Schicht Diagonalmuskelfasern. Das Coelom von Crustacea und Echinodermata ist ein bewegungsarmer Lebensraum. Die dort lebenden Vertreter bewegen sich gegen keine Strömung und sind keiner Peristaltik ausgesetzt wie die im Verdauungstrakt lebenden Arten. Deshalb kann eine Reduktion der Muskulatur erwartet werden. Das trifft aber nicht zu. Eine mögliche Erklärung liegt in den frei lebenden Stadien der *Fecampia*-Arten. Die Larven suchen sich nach dem Schlüpfen einen neuen Wirt, neben der Lokomotion mittels der Cilien, könnten sie sich auch, ähnlich wie manche Monogenea-Arten (KEARN 1997) mittels der Körpermuskulatur fortbewegen. *Anoplodium* sp. wird dagegen mit Eiern auf einen neuen Wirt übertragen (s. a. SHINN 1985, DOIGNON ET AL. 2003). Die Muskulatur dient also allenfalls dazu, aus dem Darm des Wirtes in das Coelom vorzudringen. Trotzdem ist keine Reduktion der Muskulatur zu beobachten.

Die *Genostoma*-Arten lebt auf dem Carapax von verschiedenen Crustacea. Sie besitzen

meist nur ein ventrales Cilienfeld und ist überaus beweglich. Deshalb davon auszugehen, dass sie sich nicht vor allem mittels der Körpermuskulatur forsbewegen und somit über eine ausgeprägte Muskulatur verfügen. Die Daten von TYLER & TYLER (1997) bestätigen dies für die Art *Genostoma kozloffi*. Auch andere Ektosymbionten, wie z. B. *Urastoma cyprinae*, haben eine starke Körpermuskulatur (HOOGE & TYLER (1999)). Die genannten Endosymbionten zeigen keinerlei Anzeichen einer durch den Lebensraum bedingten Reduktion oder anderweitigen Anpassung der Muskulatur.

D.3 Nervensystem

Das Nervensystem wird oft als klassisches Beispiel der Reduktion von Organen bei symbiotischen Tieren gegenüber frei lebenden Arten genommen. Wobei früher oftmals davon ausgegangen wurde, dass es sich mit der zunehmenden Anpassung an die Endosymbiose vereinfachen bzw. reduziert würde (HYMAN 1951, LORENZ 1983).

D.3.1 Rezeptorzellen

Die untersuchten Vertreter zeigen ein anderes Bild und auch ROHDE (1989) belegt, dass schon bei den dendritischen Endigungen die Vielfalt und Komplexität in den parasitischen Gruppen größer sein kann als bei den frei lebenden Plathelminthen. In allen in dieser Arbeit berücksichtigten symbiotischen Arten wurde ein Gehirn und, mit Ausnahme von *Syndisyrinx*, mindestens ein Typ Sinnesrezeptoren gefunden. (Über das Nervensystem bei *Genostoma inopinatum* kann derzeit keine Aussage gemacht werden.) Rezeptortyp I, sensu REUTER (1975), konnte in dieser Untersuchung bei *Paravortex karlingi*, *Anoplodium stichopi* und *Kronborgia amphipodicola* beobachtet werden, Typ III einzig bei *Paravortex karlingi*. Typ IV wurde bei *Triloborhynchus astropectinis* und *Paranothrix* sp. gefunden. NOURY-SRAÏRI et al. (1989b) haben bei *Paravortex tapetis* noch Rezeptorzellen des Types IV, sensu REUTER (1975), gefunden, die allerdings in dieser Untersuchung bei *Paravortex karlingi* nicht nachgewiesen werden konnten. Die meisten Rezeptoren befinden sich an den terminalen Vorderenden oder im vorderen Bereich der Tiere. Typ I wurde bei *Paravortex karlingi* und *Kronborgia*

amphipodicola jedoch auch lateral weiter caudal gefunden, wie es auch allgemein bei REUTER (1975) und RIEGER et al. (1991) beschrieben wird. Die beiden anderen Typen kommen nur am Vorderende bzw. am Pharynx vor. RIEGER (1981) und RIEGER et al. (1991) fassen alle diese Typen zu den monociliären Rezeptorzellen ohne Microvillikragen zusammen.

Über die Funktion der unterschiedlichen Ausprägungen kann nur spekuliert werden. Allerdings nehmen KØIE & BRESCIANI (1973) an, dass es sich bei dem einzigen gefundenen Rezeptor bei *Kronborgia amphipodicola* um einen Chemorezeptor handelt, da er vor allem am Vorderende vorkommt, das auch den ersten Kontakt mit dem Wirt aufnimmt. ROHDE (1989) geht davon aus, dass alle cilienlosen Rezeptoren Mechanorezeptoren sind.

Bei den frei lebenden Arten wurden einzig bei *Vejdovskya pellucida* Rezeptoren gefunden, die einen Microvilli-Kragen tragen. Sie entsprechen Typ II (sensu REUTER 1975). Von diesen Rezeptoren wird angenommen, dass es sich um Mechanorezeptoren handelt. Der Mikrovillikragen dient zur Stützung des ausschlagenden Ciliums. Diese Art von Rezeptor existiert bei frei lebenden Arten (EHLERS 1985) und Temnocephalidae (PONCE DE LEON & VOLONTERIO 2003).

Die bei *Triloborhynchus astropectinis* auftretenden Cluster entsprechen denen von PONCE DE LEON & VOLONTERIO (2003) bei verschiedenen Temnocephalidae gefundenen Clustern. Auch hier kann über eine Funktion nur spekuliert werden. Allerdings spricht die Ansammlung mehrerer Rezeptoren auf einem kleinen Bereich weniger für eine mechanotaktische Reiznahme, sondern vielmehr für eine chemotaktische.

D.3.2 Sinnesorgane

In vielen der untersuchten Spezies (z. B. *Triloborhynchus astropectinis*, *Kronborgia amphipodicola*, *Syndisyrix* sp.) sind mehrere Paare von Nervensträngen mehr oder minder gut ausgebildet. *Triloborhynchus astropectinis* verfügt im anterioren Bereich über ein sogenanntes Apikalorgan, das sensorische Funktion haben könnte. Es entspricht in Lage und Aufbau den Ciliengruben einiger frei lebender Plathelminthen.

Erstaunlich sind die Photorezeptoren von *Paravortex karlingi* und *Graffilla buccinicola*. Offenbar scheinen alle bislang gefundenen *Paravortex*-Arten Photorezeptoren zu besitzen (HALLEZ 1909, PIKE & BURT 1981, LINTON 1910). Das Vorhandensein dieser Sinnesorgane deutet auf eine evolutionär kürzlich erfolgte Umstellung auf den endosymbiotischen Lebensstil. Die meisten Endosymbionten besitzen keine Photorezeptoren. Wenn davon ausgegangen wird, dass die Arten von frei lebenden bzw. ektosymbiotischen Vorfahren mit Photorezeptoren abstammen, wird eine Reduktion der Sinnesorgane angenommen. Dieser Prozess kann an *Fecampia*-Arten beobachtet werden. Die Larven besitzen pigmentierte Augen, während sie bei den Adulten reduziert sind. Diese Reduktion ist jedoch bei *Paravortex* und *Graffilla* offensichtlich nicht erfolgt.

Neben den Graffillida-Arten besitzen einige andere Endosymbionten Augen. Zum Beispiel die bislang einzige eindeutig bestimmte bei fischartigen Vertebraten endoparasitisch lebende Art *Ichthyophaga stichopi*. Stimmt die oben genannte Theorie, so müssten auch diese Beziehungen evolutionär jung sein.

PIKE & BURT (1981) weisen auf die Ähnlichkeit der Anforderungen und Fähigkeiten bei der Wirtsfindung von *Paravortex spp.*, dem Miracidium der Digenea und dem Oncomiracidium der Monogenea hin. Da diese beiden Larvalformen auf phototaktische Reizgebung reagieren und offensichtlich diesen Reizen bei der Wirtsfindung folgen, ist es nahe liegend, dass das frei lebende Jugendstadium von *Paravortex* ebenfalls phototaktischen Reizen folgt. Die Wirte von *Paravortex* (verschiedene Bivalvia) sind meist tief im Sediment eingegraben. Es ist also von einer photonegativen Reaktion auszugehen. CANNON & LESTER (1988) und NOGA (1996) berichten von nicht näher bestimmten *Paravortex*-Arten, die an den Kiemen von Fischen parasitieren und sich zum Teil auch unter die Haut bohren. Bei der von NOGA angesprochenen Art kann eine definitive Bestimmung als Graffillidae mangels aussagekräftiger Daten nicht nachvollzogen werden. Die von CANNON & LESTER beschriebene Art scheint jedoch zumindest zu diesem Taxon gehören. Um eine Einordnung zu den *Paravortex*-Arten zu bestätigen, benötigt es weitere Untersuchungen. Beide Arten besitzen ebenfalls Photorezeptoren und sind vivipar. Es wurden allerdings noch nie frei lebende Stadien von *Paravortex*-Arten im

Meer gefunden. HALLEZ (1909), der ausgiebige Untersuchungen mit diesem Taxon gemacht hat, konnte keine finden. Jedoch stellte er fest, dass juvenile Stadien länger im Freien überleben als adulte. Dies sah er als Beweis für ein frei lebendes Stadium an, das allerdings sehr kurz sein muss. Als weiteres Argument für das frei lebende Stadium sah er die begrenzte Zahl an Tieren im Verdauungstrakt eines Wirtes an. Auch in den hier gemachten Untersuchungen wurden maximal 10 - 12 Tiere pro Darm gefunden. Allerdings waren alle bearbeiteten Muscheln mit *Paravortex* befallen. Die Photorezeptoren der Adulten sind kaum oder nicht degeneriert. Wenn, wie HALLEZ (1909) beschreibt und wie auch in eigenen Beobachtungen festgestellt wurde, die adulten Tiere den Darm des Wirtes nicht verlassen, stellt sich die Frage, wozu die Augen noch in dieser Form vorhanden sind. Eine Erklärung wäre, dass die Generationsfolge sehr kurz ist, ähnlich wie bei nahe verwandten frei lebenden Arten. Dafür spräche auch die Viviparie. In jedem Tier wurden bis zu 20 Jungtiere in Kapseln zu je zwei Tieren gezählt. Trotzdem ist die Anzahl der gefundenen Tiere im Darm des Wirtes begrenzt. Es werden keine Dauerstadien gebildet. Daher erscheint es plausibel, dass das Lebensalter der Tiere nur kurz (wenige Tage oder Wochen) ist und frei lebende Stadien vorkommen.

Der Bau der Photorezeptoren entspricht dem allgemeinen Bauplan der Augen innerhalb der Rhabdocoela (für *Paravortex karlingi* siehe GRIESBACH & EHLERS 2004): Pigmentbecherocellen mit einer Pigmentzelle, die sich schalenförmig um die Sinnesrezeptor-Ausläufer von einer bis drei Sinneszellen wölbt. Auch das ist ein Hinweis darauf, dass *Paravortex* und *Graffilla* von frei lebenden Vorfahren abstammt und die endosymbiotische Lebensweise dieser Arten evolutionär noch recht jung ist.

Die Annahme, dass sich Sinnesrezeptoren bei allen Endosymbionten reduzieren ist also nicht zu halten. Mindestens für Arten mit frei lebenden Stadien ist es wichtig, ausgeprägte Sinnesorgane zu haben. Wie ROHDE (1989) schreibt, ist die Anzahl der Rezeptorarten nicht eingeschränkt. Im Gegenteil, bei einer ausgedehnteren Körpergröße seien auch mehr Rezeptoren notwendig, um den Wirt nicht zu verletzen. Dies ist jedoch nur auf das von ihm untersuchte Beispiel *Lobatostoma manteri* (Trematoda) anzuwenden, bei dem es andere Größenverhältnisse zwischen Wirt und Symbiont gibt

als bei den meisten Endosymbionten.

Auch Ektosymbionten sind mit Sinnesorganen ausgestattet. Nach VON GRAFF (1903) sind bei *Genostoma* sp. statt Augen ein „kompensierender Tastapparat“ vorhanden sei, denn die Tiere könnten „bei der raschen Beweglichkeit ihrer Wirte leicht abgeworfen werden“. Neben der phototaktischen Wirtsfindung wird bei den meisten Arten der Wirt mittels chemotaktischen Reizen gefunden, was HALLEZ (1909) bereits bei *Paravortex cardii* vermutete und durch gezieltes Einsetzen der untersuchten Tiere auf verschiedene Stellen des Wirtes erprobte. Dabei stellte er fest, dass die Symbionten nur durch die Mundöffnung in den Wirt gelangen.

D.4 Verdauungstrakt

D.4.1 Struktur und Physiologie

Die Vergesellschaftungen der Plathelminthen beruhen weitgehend auf einer Nahrungsgrundlage (JENNINGS 1997). Die Symbionten nutzen ihre Wirte vor allem als Futterlieferanten. So ist es zu erwarten, dass vor allem bei Endosymbionten die Morphologie der Verdauungsorgane, die Physiologie und das Verhalten entsprechend der Lebensweise modifiziert ist.

Ektosymbiotische Rhabdocoela nutzen ihren Wirt als Futterlieferanten, so dass hier meist von Kommensalismus gesprochen werden kann. In der Struktur ihres Verdauungstraktes, ihrer Physiologie und ihrem Verhalten gleichen die symbiotischen Arten, wie die Genostomidae, Temnocephalidae oder auch *Urastoma* sp., sehr den frei lebenden Plathelminthen, was auch mit der Art des Nahrungserwerbes zu tun hat: Die Wirte sind in der Mehrzahl Crustacea, Xiphosura und Cheloniidae, die ihre Nahrung vor der Verdauung zerkleinern. Partikel driften von der Mundregion zu Bereichen, die von den ektosymbiotischen Plathelminthen als Siedlungsräume bevorzugt werden, wie z. B. die Atemorgane. Auch die als echte Parasiten einzuordnenden Scutarellidae, die Kiemengewebe oder Hämolymphe ihrer Wirte fressen (MATJAŠIČ 1990), entsprechen diesem Schema.

Bei den endosymbiotischen Arten ist der Modus des Nahrungserwerbs vielfältiger, aber

es wird auch die Nahrungsabhängigkeit vom Wirt deutlicher: Die Nahrung von *Syndisyrinx franciscana* besteht hauptsächlich aus Protozoa, die im Darm des Wirtes vorkommen, und den abgebauten Darmzellen des Wirtes (JENNINGS & METTRICK 1968). Die Verdauung des Symbionten läuft ausschließlich intracellulär ab, wird also mit endogenen Enzymen vorgenommen. Allerdings beobachtete SHINN (1981) auch, dass von manchen Populationen von *S. franciscana* und von *S. dendratorum* intakte Darmepithelzellen des Wirtes verschluckt werden, ähnlich wie bei anderen Umagillidae (JENNINGS 1997). Die *Paravortex*-Arten nutzen nicht nur die vorverdaute Nahrung ihres Wirtes, sondern auch seine Verdauungsenzyme. Der Darm dieser Plathelminthen besitzt keine eigenen Drüsenzellen. Entsprechend wurden selbst bei hungernden Arten keine eigenen Enzyme gefunden (JENNINGS & PHILLIPS 1978). Die Symbionten sind ohne ihrem Wirt nicht in der Lage, Nahrung aufzunehmen und zu verdauen. Bei *Graffilla buccinicola* ist die Tendenz zum Endoparasitismus deutlicher: Neben dem vorverdauten Darminhalt und den Verdauungsenzymen des Wirtes werden aktiv auch intakte Darmzellen aus der Gastrodermis des Wirtes aufgenommen. Die Umagillida-Art *Anoplodium stichopi* scheint ausschließlich von Coelomocyten zu leben (SHINN 1983). Zusätzlich kommt es zu einer Nährstoffaufnahme über die Epidermis, wie es auch bei einigen Digenea-Arten der Fall ist (SMYTH & HALTON 1983). Bei der darmlosen Larve von *Kronborgia amphipodicola* existiert keinen Hinweis auf Endocytose über die Epidermis (KØIE & BRESCIANI 1973). Sie ist angefüllt mit diversen Sekreten und Lipidtropfen, die vermutlich als Nahrung dienen. Adulte Tiere absorbieren hingegen Nahrung durch die Epidermis (CHRISTENSEN & KANNEWORFF 1964, 1965). *Acholades asteris* sekretiert sogar Proteasen durch die Epidermis, um das umgebende Gewebe des Wirtes zu lysieren und anschließend durch das Körperepithel zu pinocytieren (JENNINGS (1989). Die Enzyme entsprechen denen der normalen Verdauung bei frei lebenden und ektosymbiotischen Rhabdocoela. Diese aktive extraintestinale Verdauung kommt nur bei dieser Art vor. Wenn man die Cestoda als „Endpunkt“ dieses Trends sähe, so könnte man auch bei den Rhabdocoela erwarten, dass es zu einer Reduktion des Verdauungstraktes und einer Umstellung der Ernährungsphysiologie auf

die Lebensweise kommt.

Mit Ausnahme der Fecampiidae, besitzen alle in dieser Untersuchung betrachteten symbiotischen Arten eine Mundöffnung, einen Pharynx und einen sackartigen, mehr oder minder verzweigten Darm. Sie gleichen somit ihren frei lebenden Verwandten. Die strukturellen Anpassungen sind, wenn überhaupt, nur minimal vorhanden. Modifikationen sind vielmehr im Verhalten und in der Physiologie begründet (s. a. JENNINGS 1974, 1997, JENNINGS & METTRICK 1978).

D.4.2 Nahrungsreserven

Ein großer Unterschied zwischen endosymbiotischen und ektosymbiotischen Rhabdo-coela herrscht in der Art der Nahrungsreserven. Die Ektosymbionten lagern wie die meisten frei lebenden Plathelminthen Lipidtropfen in ihr Gewebe ein. Dagegen nutzen die endosymbiotischen Arten Glycogen als Speicherstoff. Zum Teil erreichen die Mengen bis 17 - 18% des Trockengewichtes (JENNINGS & METTRICK 1968, JENNINGS 1974). Bei den Neodermata kann Glycogen 30 - 40% des Trockengewichtes einnehmen (HALTON 1967, SMYTH & HALTON 1983). Glycogen als Speicherstoff wird im Allgemeinen mit einem anaeroben Stoffwechsel in Verbindung gebracht. Es ist zwar energetisch ungünstiger, aber schneller verfügbar als das im aeroben Stoffwechsel gespeicherte Lipid.

Es leben jedoch nicht alle Endoparasiten in einer anaeroben Umgebung. Der Darm der invertebraten Wirte ist kein anaerober Lebensraum und auch manche Digenea aus der Lunge von Vertebraten zeigen einen hohen Glykogenanteil (HALTON 1967). Es muss also ein anderer Faktor für diesen Stoffwechselweg verantwortlich sein. JENNINGS (1974, 1977) und JENNINGS & CALOW (1975) sehen einen Zusammenhang mit der erhöhten Fruchtbarkeit der Endoparasiten (siehe unten). Diese wird wiederum mit der gesicherten Nahrungsgrundlage der Endosymbionten erklärt (CALOW 1983). Da immer genügend Nahrung vorhanden ist, kann mehr Energie in die Produktion von Nachkommen investiert werden.

D.5 Exkretionssystem

Der Bau des Exkretionssystems kann als phylogenetisches Merkmal gewertet werden. (s. a. EHLERS 1985, ROHDE et al. 1992, 1995, ROHDE 2001) Der Autor unterscheidet drei Typen von Terminalbereichen. a) Bei den Neodermata bestehen die Terminalbereiche aus zwei Zellen, die die Reuse bilden: einer Terminalzelle, deren Somata mit Kern unmittelbar an der Spitze der Zelle liegt und einer Kanalzelle. Dagegen sieht der Aufbau innerhalb der übrigen Plathelminthen sehr unterschiedlich aus. b) Bei den Catenulida finden sich in der Terminalzelle zwei Cilien, deren Wurzeln sich bis in Höhe der Reuse erstrecken. c) Bei den Rhabdocoela wird die Reuse von der Terminalzelle allein gebildet. Diese Zelle kann auch mehrere bis viele Reusenenden bilden, die dann in einen einzigen Ausführungsgang münden.

Des Weiteren sieht ROHDE (2001) die Verbindung der Terminalzelle zur Kanalzelle als phylogenetisches Merkmal. Entscheidend ist, ob die Zellen ineinandergeschoben sind oder ob sie (eventuell zusätzlich) mittels septate junctions verbunden sind. In den hier betrachteten Arten entspricht der Aufbau der Protonephridien dem innerhalb der rhabdocoela weit verbreiteten Bauplan. Bei *Triloborhynchus asropectinis* werden zahlreiche Wimpernflammen von einer Terminalzelle gebildet. Dies ist laut ROHDE (2001) auch bei *Syndisyrinx* sp. der Fall. Wie in dieser Untersuchung außerdem festgestellt wurde, sind bei *Vejdovskya pellucida* und *Baicalellia brevituba* außerdem noch größere Hohlräume in der Epidermis vorhanden, die Verbindung mit dem Exkretionssystem haben. Die Ausführungsgänge der Kanäle scheinen sich an ihrem distalen Ende zu weiten. Innerhalb dieser „Harnblasen“ befinden sich mehrere Cilien. Diese Struktur findet sich auch bei *Pterastericola pellucida* (ROHDE ET AL. 1992). Allerdings kann über dieses Merkmal in dieser Arbeit nicht bewertet werden, da es keine Informationen über ähnlich Strukturen bei anderen Arten gibt.

Ein von BRÜGGEMANN (1989) vermutetes Syncytium des Kanalsystems mit mehreren daran angeschlossenen Terminalzellen in *Vejdovskya pellucida* konnte nicht bestätigt werden. Der Aufbau des Exkretionssystems in dieser Art entspricht vielmehr dem normalen Bauplan der Rhabdocoela.

Bei den Kalyptorhynchia finden WATSON & SCHOCKAERT (1997) drei verschiedene Typen von Terminalbereichen. Der erste Typ kommt bei Schizorhynchidae und zwei Arten der Eukalyptorhynchidae vor und besitzt einen Kern terminal der Wimpernflamme (s.a. WATSON & ROHDE 1994). Bei zwei weiteren Arten der Eukalyptorhynchidae finden sich jedoch keine Kerne in den Terminalbereichen. Hier wird nochmals unterschieden, ob die Wimpernflammen durch septate junctions mit der Kanalzelle verbunden sind oder ob die Terminalzelle sowohl Wimpernflammen wie auch den ersten Abschnitt des Kanals bildet. Dies ist, wie bereits erwähnt, der Zustand, der bei den meisten Rhabdocoela vorgefunden wird. Aus diesen verschiedenen Bauweisen schließen WATSON & SCHOCKAERT (1997) und ROHDE (2001), dass der kernlose Zustand der Terminalzelle aus dem kernhaltigen hervorgegangen ist. Dies wird gestützt durch eine Untersuchung von WATSON (1999), bei der bei zwei Kalyptorhynchidae degenerierende Kerne in der Terminalzelle gefunden wurden. Der kernhaltige Zustand ist offenbar der ursprüngliche Zustand. Die verschiedenen Ausbildungen der terminalbereiche in den Kalyptorhynchia können Übergänge zu einem syncytialen Zustand darstellen. Es kann auch in den Rhabdocoela zur Verschmelzung mehrerer Terminalzellen mit Kernen und anschließender Degeneration der Kerne gekommen sein, so dass ein Perikaryon schließlich mit mehreren Wimperflammen verbunden ist. Es liegen hierzu jedoch keine geeigneten Daten vor.

Bei Fecampiidae sind im Adultstadium bisher keine Exkretionsorgane nachgewiesen. Von den Protonephridien der Larven von *Kronborgia* behaupten WATSON ET AL. (1992), dass sie nicht dem Typ der Rhabdocoela entsprechen. Die Autoren betrachten die fecampiidae deshalb auch nicht dem Taxon der Rhabdocoela zugehörend. Vielmehr ordnen sie die Fecampiidae in eine Reihe mit den Neodermata und sehen dies als Hinweis für das Schwestergruppenverhältnis der Fecampiidae und der Neodermata. Der abweichende Aufbau der Terminalbereiche der *Kronborgia*-Larve wird in dieser Untersuchung angezweifelt. Derzeit noch unpublizierte Daten von EHLERS weisen darauf hin, dass diese Exkretionsorgane ebenfalls denen der übrigen Rhabdocoela entsprechen. Gleichfalls behaupten CANNON & JOFFE (2001), gestützt durch Daten von JOFFE

(1981), *Pseudograffilla arenicola* wäre näher mit den Temnocephalida verwandt. Auch diese Ansicht kann in der vorliegenden Arbeit nicht bestätigt werden. Die vorliegenden Daten zeigen ebenfalls eine Zugehörigkeit zu den Rhabdocoela.

D.6 Respiration

JENNINGS (lit. in 1997) untersuchte neben der Verdauungsphysiologie auch die Respiration von symbiotischen Strudelwürmern. Ektosymbionten besitzen keine besonderen Anpassungen. Sie leben in gut belüfteten Umgebungen und können über die Körperoberfläche ausreichend Gasaustausch betreiben. Endosymbionten leben zwar nicht in völlig anaerober Umgebung, haben aber doch weit weniger Sauerstoff zur Verfügung. Zusätzlich müssen sie oft mit dem umgebenden Wirtsgewebe um den vorhandenen Sauerstoff konkurrieren. Einige endosymbiotische Arten nutzen lokal in eigenen Organen eingelagertes Hämoglobin, um die Versorgung dieser Organe zu verbessern. Insbesondere in der Nähe von Gehirn, Pharynx, manchmal Muskulatur und Gonaden existiert Hämoglobin. Die lokale Begrenzung auf diese Organe deutet auf eine Zusatzversorgung. Die Menge des Hämoglobins wäre nicht ausreichend, den gesamten Körper zu versorgen. Interessanterweise ist die Anwesenheit von Hämoglobin offensichtlich stark an die Physiologie des Wirtes und den jeweils befallenen Bereich im Wirt gebunden. So stellten JENNINGS & CANNON (1987) fest, dass in verschiedenen Umagillidae aus Holothurien je nach ihrer Lage zu den Respirationsorganen des Wirtes unterschiedliche Hämoglobinmengen auftraten. *Cleistogamia*-Arten vom vorderen und mittleren Darmbereich besaßen mehr Hämoglobin als *Paranotothrix queenslandia* aus dem hinteren Bereich, also aus der Nähe der Respirationsorgane des Wirtes. Diese Befunde korrelieren mit der Annahme von KEARN (1997), dass es sich um eine Konkurrenzsituation um Sauerstoff mit den Schlundzellen des Wirtes handelt. Es finden sich auch bei einigen frei lebenden Plathelminthen (z. B. *Phaenocora* sp. aus dem Schlamm von Süßwasserseen) Vorläufer des Hämoglobins, Protoporphyrine, ebenfalls um bestimmte Organe wie den Pharynx gesammelt (CROMPTON & SMITH 1963, YOUNG & HARRIS 1973). Es scheint also, als haben die symbiotischen Arten das Vorkommen von Hämoglobin nur weiterentwickelt,

aber nicht vollkommen neu erworben.

D.7 Drüsen

Neben den intraepidermal gebildeten Vesikeln, die die Epidermisoberfläche mit Schleim unterschiedlicher Funktion versorgen, gibt es bei vielen Arten subepidermale Drüsen. Diese Drüsen sind weitverbreitet innerhalb der Plathelminthen. LUTHER (1904) unterscheidet drei Arten von Hautdrüsen: sogenannte Stäbchendrüsen, cyanophile Schleimdrüsen und erythrophile „Kopfdrüsen“. Mit Stäbchendrüsen meint er die rhabditenbildenden Drüsen. Besonders auffallend sind die zum Vorderende führenden Drüsengänge („Stäbchenstraßen“) in vielen Arten. EHLERS (1985) spricht hier von einem Frontalorgan, dessen Funktion eventuell in der Einschleimung der Bewegungspur liegt.

Genauere Untersuchungen der subepidermalen Drüsen mit Ausführgängen durch die Epidermis wurde bei der frei schwimmenden Larve von *Kronborgia amphipodicola* (KØIE & BRESCIANI 1973) und *Urastoma cyprinae* durchgeführt (f. Ref. BATALLER ET AL. 2003). Auch bei diesen beiden Arten findet sich vor allem im Vorderende eine Ansammlung von diversen Drüsen. Zusätzlich ist das Epithel über den gesamten Körper stark von Drüsengängen durchsetzt. Die häufigsten Drüsen dienen der Schleimbildung, wobei der Schleim als Schutzfilm dienen könnte. Bei *U. cyprinae* kommen fünf weitere Typen Sekret vor. Neben den rhabditenbildenden Drüsen finden sich vier weitere Sekrete unterschiedlicher Elektronendichte. Es ist jedoch nicht geklärt, ob es sich dabei um verschiedene Stufen eines Sekrets handelt oder tatsächlich um verschiedene Sekrete. Auch bei *K. amphipodicola* sind drei weitere Sekrete unterschieden worden (KØIE & BRESCIANI 1973), die nur zum Teil während des kurzen frei lebenden Stadiums nach außen abgegeben werden. Die übrigen scheinen im Tier zu verbleiben.

Außer *Kronborgia amphipodicola* wiesen von den hier betrachteten Arten auch *Paravortex karlingi*, *Triloborhynchus astropectinis* und *Baicalellia brevituba* subepidermale Drüsen auf, die Ausführgänge durch die Epidermis besitzen. Bei *Paravortex karlingi* konnten wie bei *Urastoma cyprinae* verschiedene Sekrete erkannt werden. Es existieren zwei verschiedene elektronendichte Vesikel-Typen in den Drüsen. Auch hier ist schwer

zu erkennen, ob es sich tatsächlich um unterschiedliche Sekrete handelt. Allerdings fällt auf, dass sich in den Ausführgängen durch die Epidermis ausschließlich helle bzw. dunkle Vesikel finden. In den subepidermalen Teilen liegen jedoch beide Vesikel sehr dicht beieinander. Es ist auch nicht festzustellen, ob sie in unterschiedlichen Drüsen gebildet werden. Über die Funktion dieser Sekrete kann in dieser Untersuchung keine Aussage gemacht werden.

Verschiedene Arten der Pterastericolidae besitzt auf der Ventralseite subepidermale Drüsen, die einen Schleim absondern, der zur Anhaftung auf den Wirtsorganen dient (JONDELIUS (1992A)). Es existiert nur ein Sekrettyp, d. h. ein 2-Drüsen-Kleorgan wie bei anderen Neophora (EHLERS (1985)) ist nicht vorhanden.

Neben diesen subepidermalen Drüsen besitzt *Anoplodium stichopi* in der Epidermis Zellen, denen eine sekretorische Funktion zugesprochen wird (EHLERS & SOPOTT-EHLERS 1994). Bislang konnten derartige Zellen nur bei dieser Art nachgewiesen werden.

Außer subepidermalen Schleimdrüsen können vor allem die Drüsen des Verdauungstraktes einen Hinweis auf die Anpassung an ein Leben in einem anderen Organismus geben. Wie schon auf Seite 96 erwähnt, gibt es vor allem bei den symbiotischen Graffillidae starke Tendenzen zur Reduktion der Verdauungsdrüsen. Die frei lebenden Plathelminthen besitzen im Pharynx Speicheldrüsen und am Eingang des Darmes oft sogenannte Körnerkolben. Es finden sich auch zwischen den Darmzellen Drüsen, deren Sekret in das Lumen abgegeben wird. So besitzt z. B. *Pseudograffilla arenicola* entlang des gesamten Darmes Drüsen (LUTHER 1948). Bei den betrachteten symbiotischen Arten *Paravortex karlingi* und *Graffilla buccinicola* fehlen diese Drüsen jedoch. Bei dem Umagillidae *Anoplodium stichopi* sind sie trotz Nahrungsaufnahme über die Epidermis vorhanden. Diese Art produziert ihre Verdauungsssekrete selbst, wohingegen die davor genannten Arten sie mit der Nahrung aufnehmen müssen (JENNINGS & PHILIPS 1978). Obwohl die Reduktion der Verdauungsdrüsen und damit der Enzymproduktion eine nachvollziehbare Anpassung an die permanente Vergesellschaftung innerhalb eines anderen Organismus ist, scheint es keine zwingende Folge zu sein. Gleiches gilt im

Fall der Nährstoffaufnahme über die Epidermis, die bei *Anoplodium stichopi* vorhanden ist, jedoch bei den genannten Graffillidae fehlt.

D.8 Gonaden

Die Gonaden wurden in dieser Untersuchung nicht elektronenmikroskopisch betrachtet. Auch soll nicht detailliert auf den Aufbau und einzelne Teile eingegangen werden. Die diesbezüglichen Daten aus der Literatur sind umfangreich und können deshalb genutzt werden.

D.8.1 Fertilität

JENNINGS & METTRICK (1968) und JENNINGS & CALOW (1975) sehen einen Zusammenhang zwischen hoher Fertilität und der Entwicklung des Endoparasitismus. Dies geht auf die „Inseltheorie“ von MACARTHUR & WILSON (1967) zurück. Die beiden Autoren haben eine Skala über Selektionsdruck und Energiehaushalt entwickelt. An einem Ende befinden sich die r-Strategen, die keinerlei Selektionsdruck wie z. B. Populationsdichte und dadurch resultierender Nahrungsmangel ausgesetzt sind; am anderen Ende befinden sich die K-Strategen mit besonders hohem Selektionsdruck. Während r-Strategen ihre Energie nicht zum eigenen Überleben speichern müssen, legen die K-Strategen große Energiereserven an. Laut JENNINGS & CALOW (1975) und JENNINGS (1997) sind Endosymbionten (bzw. -parasiten) eher bei den r-Strategen einzuordnen, wohingegen Ektosymbionten eher K-Strategen sind. Endosymbionten haben einen gesicherten Lebensraum mit guter Nahrungsversorgung. Aufgrund dessen wird auch, wie bereits erwähnt, der Stoffwechsel mit dem energetisch eigentlich ungünstigeren Glycogen bestritten. Alle Ressourcen der r-Strategen werden in die Produktion von Nachkommen investiert. Nahrungsreserven werden nicht angelegt. Dies steht in Einklang mit den vergrößerten Geschlechtsorganen der Neodermata. Allerdings zeigen die obligatorischen Endoparasiten innerhalb der Rhabdocoela nur selten eine solche Vergrößerung. Von den hier betrachteten endosymbiotischen Arten besitzen vor allem *Kronborgia amphipodicola* und *Syndisyrix* sp. auffallend vergrößerte weibliche Gonaden gegenüber

den frei lebenden Verwandten. Die Nachkommenszahl ist nur bei *Kronborgia amphipodocola* nachweislich höher.

Laut JENNINGS & CALOW (1975) befinden sich die Endosymbionten in gewisser Weise auch in einem Konflikt zwischen größerer Fertilität und eigenen Überlebenschancen bzw. denen der Nachkommen. Große Eiproduktion bedeutet auch Auszehrung des Körpers. *Kronborgia amphipodocola* zeigt dies eindrucksvoll, denn nach Bau des Eikokons ist der Körper völlig zusammengefallen und die Epidermis befindet sich in einem Zustand der Histolyse (BRESCIANI & KOIE 1970). Bei den meisten Symbionten verbleiben jedoch die Adulti im Wirt, womit die Infektion bestehen bleibt. Damit ist auch weitere Nachkommenschaft gesichert, solange Wirt und Symbiont leben.

Laut der Inseltheorie sind von r-Strategen viele Eier mit wenig Dotter zu erwarten und von den K-Strategen wenige Eier mit viel Dotter. Hier zeigt sich ein weiterer Konflikt bei Anwendung der Inseltheorie auf die Endosymbionten. Bei Endosymbionten werden auch viele Eier mit viel Dotter produziert (z. B. bei Cestoda, CALOW & JENNINGS 1974). JENNINGS & CALOW (1975) ziehen daraus den Schluß, dass es für Endosymbionten notwendig ist, viele Eier mit viel Dotter zu erzeugen, um die Überlebenschance der Nachkommen zu verbessern und damit die Infektion eines neuen Wirtes. Gerade bei Arten, deren Nachwuchs neue Wirte besiedeln muss, ist dies unerlässlich. Dagegen zeigen TROUVÉ ET AL. (1998), dass es, wie die klassische Theorie besagt, eine negative Korrelation zwischen Nachkommensmenge und Fertilität gibt. Zusätzlich weisen die Autoren auf einen Zusammenhang zwischen Körpergröße und Fertilität hin. In ihren Untersuchungen über parasitische Plathelminthen konnten sie die von DARWIN (1874) aufgestellte Hypothese über diesen Zusammenhang bestätigen. In einigen anderen Untersuchungen wurde ebenfalls bestätigt, dass sich große Invertebraten auch durch eine größere Nachkommensrate auszeichnen (s. a. HONÉK 1993 für Insekten, POULIN 1995 für Isopoda, 1996 für Isopoda).

Die Weibchen von *Kronborgia amphipodocola* sind mit bis 45 mm Körperlänge deutlich größer als die übrigen hier betrachteten endosymbiotischen Vertreter und zeigen eine erhöhte Eiproduktion. Also kann man auch mit der vorliegenden Untersuchung diese

Korrelation als bestätigt ansehen.

D.8.2 Getrenntgeschlechtlichkeit

Interessant ist die Getrenntgeschlechtlichkeit der *Kronborgia*-Arten, wobei das Männchen ein sogenanntes Zwergmännchen ist. In keinem anderen symbiotischen Taxon der Plathelminthen ist Getrenntgeschlechtlichkeit bekannt. Die Verzweigung des Männchens ist eine weitere Anpassung an den Parasitismus (CHRISTENSEN & KANNEWORFF 1964, CAULLERY 1952). Allerdings ist damit oft ein sogenannter „Reproduktionsparasitismus“ gemeint, wie er auch bei Rotatoria oder Nematoda vorkommt. In diesen Taxa besiedelt das sehr viel kleinere Männchen das Weibchen und befruchtet es. Diese Form des „Parasitismus“ ist von Plathelminthen nicht bekannt.

D.8.3 Spermiogenese

Vielfach wird auch die Spermiogenese und der Bau des Spermiums als phylogenetisches Merkmal herangezogen (s. JUSTINE 2001). Bei den meisten vergesellschafteten Rhabdocoela unterscheiden sich die Spermien jedoch nicht wesentlich von denen der frei lebenden Arten. Ausnahmen sind die Fecampiidae, *Urastoma* sp., *Ichthyophaga* sp. und *Notentera* sp. Sie gleichen in Spermiogenese und Spermien den Neodermata (LITTLEWOOD et al. 1999a). Aufgrund dessen schlagen KORNOKOVA & JOFFE (1999) „Revertospermata“ als neues Taxon vor, in das die Taxa Fecampiida, Urastomidae + Genostomidae und die Neodermata zusammengefasst werden. Nach neueren Untersuchungen der Spermiogenese und Spermatozoa bei *Genostoma kozloffii* sind jedoch mindestens die Genostomidae nicht in dieses Taxon einzuordnen (PFISTERMÜLLER ET AL. 2002). Die Revertospermata werden auch von molekularen Daten nicht unterstützt (LOCKYER et al. 2003).

D.9 Phylogenetische Betrachtungen

Über die Phylogenie der Plathelminthen besteht Unklarheit. Neben den morphologischen Daten werden in den letzten Jahren mehr und mehr molekulare Analysen ver-

wendet. Leider haben diese „neuen“ Methoden nicht zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse beigetragen. Nur bei den Neodermata hat sich die Monophylie bestätigt. Einige molekulare Daten unterstützten eine Paraphylie der Monogenea (LITTLEWOOD et al. 2001), neuere dagegen eine Monophylie (LOCKYER et al. 2003). Die Analyse von LOCKYER (2003) ergibt eine gemeinsame Stammlinie von Trematoda und Cestoda. Frühere Untersuchungen gehen von einer getrennten Evolution einer Monogenea-Cestoda-Linie (Cercomeromorpha) und einer Digenea-Linie aus (KEARN 1997). Daneben wird über die Schwestergruppe der Neodermata spekuliert. LITTLEWOOD et al. (2001) versucht eine Zusammenfassung der bis dato entwickelten Stammbäume. EHLERS (1985) nimmt als Schwestergruppe die Rhabdocoela an, genauer die „Dalyellioida“, wobei die Fecampiidae in diese Gruppe gerechnet werden.

BROOKS (1988) und BROOKS & MCLENNAN (1993) sehen dagegen die Temnocephalidae als Schwestergruppe. Dieses Schwestergruppenverhältnis wird von EHLERS & SOPOTT-EHLERS (1993) abgelehnt und ist auch aufgrund neuerer Daten (ROHDE 1994, LITTLEWOOD ET AL. 1999b) umstritten. ROHDE kommt nach Untersuchung der Protonephridien von verschiedenen Temnocephalidae (ROHDE 1986, 1987, ROHDE et al. 1988) und *Urastoma cyprinae* (ROHDE et al. 1990) zu dem Schluss, die Neodermata stammten von einem „primitiveren“ Taxon als den Rhabdocoela ab. Der Autor hat einen Stammbaum auf morphologischen Daten erstellt, der kein definiertes Taxon, sondern ein Büschel verschiedener Taxa als Schwestergruppe sieht. Nach Berücksichtigung der von KORNOKOVA & JOFFE (1999) erstellten Gruppierung der Revertospermata ergab sich eine Schwestergruppe aus Urastomidae + Fecampiidae (LITTLEWOOD ET AL. 1999B), die auch von ZAMPARO et al. (2001) nach einer molekularen Analyse vertreten wird. Die molekularen Daten aus der Untersuchung von LITTLEWOOD et al. (2001) deuten ebenfalls auf dieses Schwestergruppenverhältnis. Die Existenz eines Taxon „Revertospermata“ wird in dieser Dissertation, wie auch von LOCKYER et al. 2003, angezweifelt. Dieses Taxon stützt sich auf das Merkmal der proximodistalen Fusion der Flagellen während der Spermiogenese. Allerdings ist der spiralige Bau der Spermien konvergent in mehreren Taxa (Cestoda, Monogenea, *Urastoma*, Temnocephalida, Ka-

den eingeordneten Taxa sehr unterschiedlich ist. Zusätzlich ist zu bedenken, dass die beiden Taxa Urastomidae + Fecampiidae endosymbiotisch leben und dies somit als plesiomorpher Zustand für die Neodermata anzunehmen wäre. Damit hieße das auch, der Ektoparasitismus der Monogenea wäre sekundär neu entstanden. In dieser Arbeit

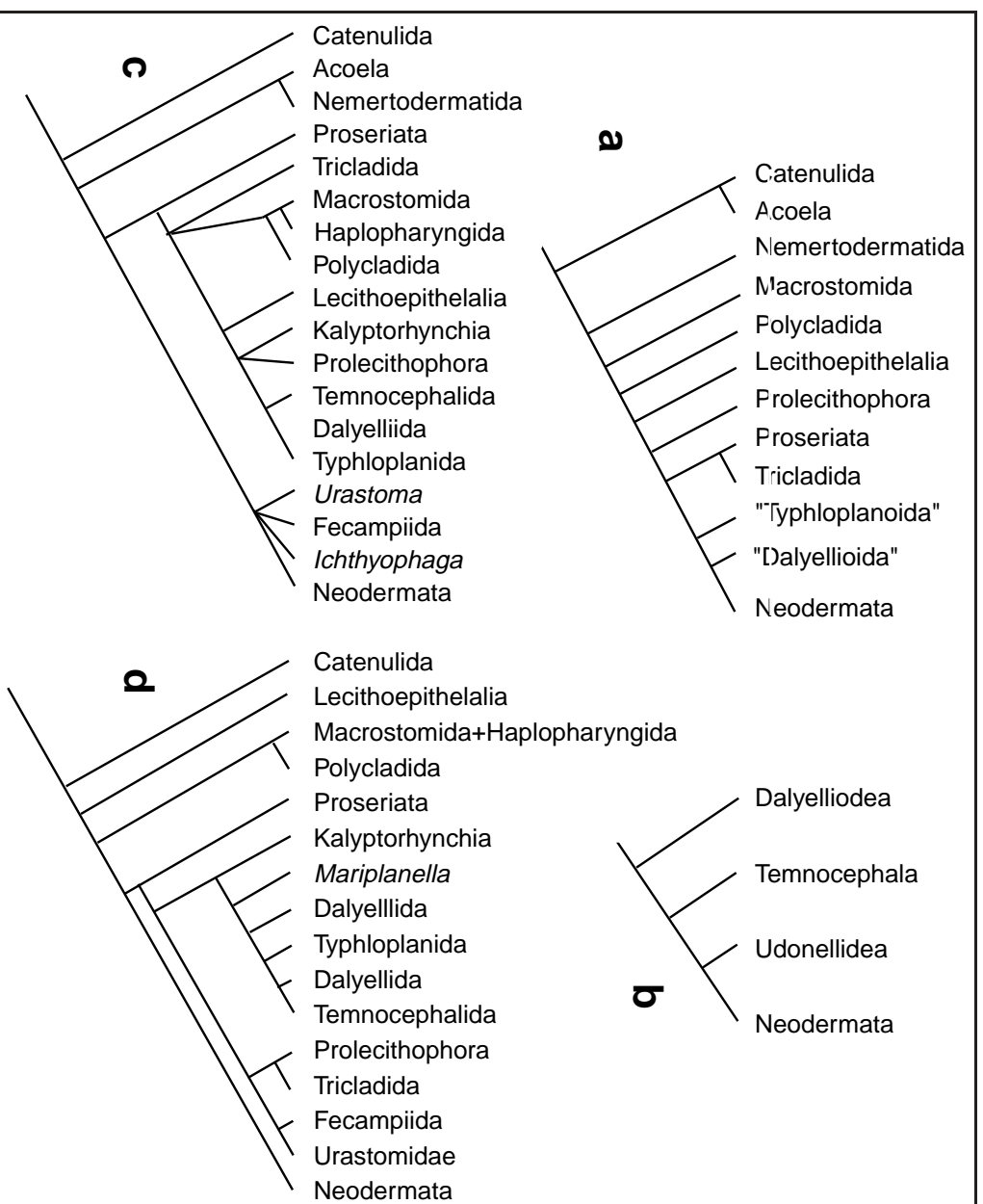


Abb. 29: Hypothetische Stammbäume der Plathelminthes (nach LITTLEWOOD ET AL. (2001)). **a**

EHLERS (1985), basierend auf morphologischen Untersuchungen; **b** BROOKS AND MCLENNAN (1993),

basierend auf morphologischen Untersuchungen; **c** ROHDE in LITTLEWOOD ET AL. (1998), basierend

an molekularen Untersuchungen, mit Berücksichtigung der Revertospermata; **d** LITTLEWOOD ET AL.

(2001), basierend auf molekularen Untersuchungen, wobei die Acoelomorpha nicht berücksichtigt

wird jedoch weitgehend die Meinung von EHLERS (1985) vertreten, dass die Stammart der Neodermata innerhalb der Rhabdocoela bzw. der „Dalyellioida“ zu suchen ist.

Wie auch die molekularen Daten von LITTLEWOOD ET AL. (2001) andeuten, sind Vergesellschaftungen offensichtlich mehrmals unabhängig voneinander entwickelt worden. Dabei ist es, wie HALTON (1997) statuiert, durch eine Einwanderung des Ektosymbionten in Kiemen und Blasenraum und vereinzelt auch in den Darm (im Falle von Monogenea) zu einem eindeutigen Schritt in Richtung Endosymbiose gekommen. Dieses Prinzip kann allgemein auf die Rhabdocoela übertragen werden. Es ist nachvollziehbar, dass sich ein frei schwimmender Räuber erst als opportunistischer Mitesser an größere Organismen, wie im Falle der Rhabdocoela vor allem Mollusca, Annelida und Arthropoda, anheftet. Die meisten der untersuchten Arten scheinen auch vollständig oder zumindest hauptsächlich kommensalistisch in ihrem Wirt zu leben. Offensichtlich sind Arten wie *Graffilla buccinicola*, die sich ebenfalls von Wirtsgewebe ernähren, evolutionär auf dem Weg zum Parasitismus. Diese Lebensform ist, wie LITTLEWOOD ET AL. (2001) sich ausdrücken, eine Einbahnstraße. Es ist bei keiner Art bislang nachzuweisen gewesen, dass sie sekundär wieder zum frei lebenden Habitus zurückgekehrt ist.

Allerdings ist durch die geringen Modifikationen der Morphologie der Rhabdocoela und die mehrfache Entstehung von Symbiosen eine Erstellung der Phylogenie schwierig. Ein Hinweis auf taxainterne Verwandtschaftsverhältnisse scheint die augenscheinliche Wirtsspezifität in bestimmten Taxa zu sein (JENNINGS 1971). So finden sich alle Umagillidae mit Echinodermen vergesellschaftet und die meisten Graffillidae mit Bivalvia. Doch hier zeigt sich offensichtlich eine Ausnahme: die oben erwähnte, von CANNON & LESTER (1988) beschriebene Art, die bei Fischen gefunden wurde. Über die Schwestergruppe der Neodermata kann daraus also kein Schluss gezogen werden. Von den vorliegenden Daten ausgehend, scheint es jedoch sicher, dass die Temnocephalida nicht als Schwestergruppe der Neodermata in Frage kommen. Trotz der Untersuchung von WATSON ET AL. (1992) über die Protonephridien von *Kronborgia*, wird hier die Meinung vertreten, dass die Fecampiidae zu den Rhabdocoela gehören. Daneben deuten die Daten dieser Untersuchung darauf hin, dass sie in näherer Verwandtschaft zu den

Neodermata stehen. Nach Einbezug der bislang erhaltenen molekularen Daten scheint ein Schwestergruppen„baum“ wie ihn LITTLEWOOD ET AL. (2001) errechnet haben, sehr plausibel.

BROOKS & BANDONI (1988) und BROOKS & MCLENNAN (1993) haben eine Betrachtung der möglichen Koevolution von Parasiten und Wirten gemacht. Sie sehen einen Unterschied in der Mikro- (innerartlichen) und der Makro- (zwischenartlichen) Evolution. BROOKS (1985) führte einen „ökologischen“ und einen „systematischen“ Ansatz ein. Der Ökologische Ansatz beschreibt, wie zwei Arten eine Beziehung zueinander aufrechterhalten. Der Systematische Ansatz beschreibt, wie es überhaupt zu einer engen ökologischen Beziehung zweier Arten kam. Es wird davon ausgegangen, dass diese Beziehung durch Koevolution beider Partner entstand, also schon bei den Vorfahren existierte oder aber durch neue Kolonisierung. Wenn es eine Koevolution in diesem Sinne gibt, so müssten sich die Stammbäume von Wirten und ihren Symbionten gleichen. Die Voraussetzung dafür liegt in der Evolution der potenziellen Wirte. Da jede Verbindung zwischen zwei Organismen auf Nahrungsversorgung beruht, ist es für die Koevolution des Symbionten entscheidend, dass der neue Wirt eine gesicherte Nahrungsquelle bietet. Doch hier zeigt sich eine Schwierigkeit der Theorie. Nimmt man die Rhabdocoela als Beispiel, zeigt sich in deren Kommensalismus, dass auf eine Nahrungsquelle zurückgegriffen wird, die von vielen potenziellen Wirtsarten genutzt wird, wie z. B. Protozoa. Trotzdem sind nur einige Wirtsarten von Plathelminthen besiedelt und andere nicht. Das viel zitierte „Wettrüsten“ beruht ebenfalls auf dem Kospeziationsmodell. Da sich allerdings die Evolution von Verteidigungsmechanismen des Wirtes und Überwindungsstrategie des Symbionten bzw. Parasiten alternierend zueinander verhalten, muss es Zeiten geben, in denen der Symbiont bei einigen Individuen der Wirtsart nicht zu finden ist (s. BROOKS & MCLENNAN 1993). Die verschiedenen Modelle der Koevolution bringen also keine Klarheit in die phylogenetischen Überlegungen.

Die Koevolution hängt auch mit der Biogeographie der Wirte und Parasiten zusammen. Die in der Einleitung erwähnten „südlichen“ Temnocephalida haben eine Verbreitung

genau in den Grenzen des mesozoischen Gondwana. Entweder hat sich in den letzten 150 Millionen nichts daran geändert oder diese Tatsache ist purer Zufall. Die auf der Nordhalbkugel vorkommenden ebenfalls zu den Temnocephalida geordneten Scutarellida sind teilweise parasitisch. Sie fressen Hämolymphe oder Kiemengewebe ihrer Wirte. JOFFE ET AL. (1998) schlagen aufgrund der vorliegenden morphologischen Daten ein Cladogramm mit den Scutarellidae als Schwestergruppe zu allen anderen Temnocephalida vor. Die Verbreitung und das Verhalten dieser beiden Gruppen wirft jedoch die Frage auf, ob sie tatsächlich in ein Taxon gehören oder ob sie nicht konvergent entstanden sind. In den geographischen Breiten zwischen den Vorkommensgebieten der Scutarellidae und der Temnocephalidae sind zwar die Wirte beider Taxa vertreten, aber die Symbionten kommen nicht vor (s. a. GELDER (1999)). Auch das ist ein Hinweis auf eine konvergente Entwicklung der Taxa.

Nimmt man das evolutionär als jung einzustufende Beispiel der *Paravortex*-Arten, zeigt sich, dass es auch immer wieder zur Besiedelung neuer Wirtsarten und vermutlich auch dem Verlust alter Wirtsarten kommen kann. Eine Phylogenie mittels Biogeographie von Wirt und Symbiont durchzuführen ist also ebenfalls schwierig.

Betrachtet man die Vergesellschaftungen in den Plathelminthen in Bezug auf die oben erwähnten Evolutionstheorien, so ergibt sich wiederum kein eindeutiges Bild. Die angesprochenen Temnocephalida haben seit mindestens 150 Millionen Jahren eine Symbiose mit ihren Wirten, die offensichtlich als Kommensalismus eingestuft werden kann. Dies spricht für eine Stabilisierung im Sinne von MARGULIS (1991). Trotz dieser langen Entwicklungszeit scheint die Verbindung aber keine weitere Evolution in Richtung einer Symbiose im engeren Sinne gemacht zu haben. Dagegen kann der Abbau der Verdauungsenzyme und die aktive Aufnahme von Gastrodermiszellen bei *Graffilla buccinicola* als Entwicklungsschritt hin zum Parasitismus im engeren Sinne gewertet werden. Wie sich in dieser Untersuchung gezeigt hat, kann keine der beiden genannten Theorien ohne Ausnahmen auf Symbiosen angewandt werden. Keine der untersuchten Symbiosen lässt sich als allgemeines Beispiel anwenden. Bestenfalls können für einzelne Taxa Tendenzen zum Parasitismus aufgezeigt werden. Eine allgemeingültige Theorie zur Evolution des

Parasitismus ist somit nicht existent und aufgrund der Einzigartigkeit jeder Symbiose auch hinfällig. In den Plathelminthen sind Vergesellschaftungen in mehreren Taxa, mindestens in den Taxa der Fecampiidae, Graffillidae und Neodermata, unabhängig voneinander entstanden. Es gibt also keinen „typischen“ Parasiten.

E Zusammenfassung

Mittels eigens erlangter morphologischer und aus der Literatur entnommener morphologischer und molekularer Daten wurde eine Analyse über Modifikationen an eine symbiotische Lebensweise durchgeführt. Dafür wurden einzelne Strukturen, wie die Epidermis, das Verdauungs- und Nervensystem, die Exkretionsorgane und Gonaden besonders betrachtet. Wie TYLER & TYLER (1997) für die Epidermis feststellten, zeigen die vergesellschafteten Rhabdocoela wenige bis keine strukturellen Anpassungen an ihre besondere Lebensweise. So ist nur bei einigen eine phagocytotische Nahrungsaufnahme über die Epidermis zu erkennen. Auch zu erwartende Haftstrukturen von ekto-symbiotischen Strudelwürmern sind nicht nachzuweisen. In der Physiologie vor allem des Verdauungsapparates zeigen sich bei manchen Arten Tendenzen einer Anpassung an ihren Lebensraum. Ein besonderes Merkmal, das einen Symbionten oder gar Parasiten auszeichnet, existiert jedoch nicht. Die vergesellschafteten Strudelwürmer gleichen in vielen Aspekten ihren frei lebenden Verwandten. Der Vergleich zu den Neodermata legt nahe, dass es Modifikationen in den Protonephridien und dem Bau der Spermien gibt. Die Daten scheinen bei den verschiedenen Taxa der Turbellaria nicht widerspruchsfrei zu sein. Dieser Umstand bereitet auch bei der Suche nach der Schwestergruppe der Neodermata Schwierigkeiten. Es ist wahrscheinlich, dass ein Vertreter aus dem Taxon der Rhabdocoela die Stammart bzw. Schwestergruppe der Neodermata bildet.

F Abkürzungsverzeichnis

<i>bl</i>	Basallamina
<i>bld</i>	Lamina densa
<i>blf</i>	Lamina fibroreticularis
<i>ci</i>	Cilium
<i>dr</i>	Drüsenausführgänge
<i>e</i>	Epitheliosomen
<i>ee</i>	epidermale Einstülpung
<i>eh</i>	epidermale „Harnblase“
<i>ep</i>	Epidermis
<i>ez</i>	Epidermale „Ergänzungs“zelle
<i>hm</i>	Hautmuskelschlauch
<i>j</i>	Jungtier
<i>lm</i>	Längsmuskulatur
<i>mk</i>	Mikrovillikragen
<i>ml</i>	Mitochondriale Linsen
<i>mt</i>	Mitochondrium
<i>mu</i>	Muskulatur
<i>mv</i>	Mikrovilli
<i>n</i>	Nucleus
<i>p</i>	Pigmentgranulum
<i>pa</i>	Cytoplasma-Ausläufer der Pigmentzelle
<i>pc</i>	Pseudocuticula
<i>pr</i>	Protonephridium
<i>rd</i>	Rhabditen
<i>rh</i>	Rhabdomer
<i>rm</i>	Ringmuskulatur

<i>rz</i>	Rezeptorzelle
<i>s</i>	Sekret
<i>sz</i>	Sinneszelle
<i>tj</i>	tight junctions
<i>tw</i>	„terminal web“
<i>tz</i>	Terminalzelle
<i>v</i>	Virus
<i>w</i>	Wurzel

Literatur

- DE BARY A., 1879: Die Erscheinungen der Symbiose. In: Vers. Deut. Naturforscher und Aerzte zu Cassel 1878. Strassburg.
- BASHIRUDDIN M., KARLING T.G., 1970: A New Entocommensal Turbellarian (Fam. Pterastericola) from the Sea Star *Astropecten irregularis*. Z. Morph. Tiere **67**: 16 – 28.
- BATALLER E.E., BOGHEN A.D., BURT M.D.B., 2003: Electron and light microscopic study of various glands and the secretion released into the environment by the turbellarian *Urastoma cyprinae*. J. Morphol. **258**: 307 – 316.
- BEDINI C., PAPI F., 1974: Fine structure of the Turbellarian Epidermis. In: Biology of the Turbellaria (Eds. N.W. RISER, M.P. MORSE), chap. 6. McGraw-Hill Book Company, New York, 108 – 147.
- BELL G., 1982: The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality. University of California Press, Berkeley, CA.
- BOCK S., 1925: *Anoplodium stichopi*, ein neuer Parasit von der Westküste Skandinaviens. Zoologisk Bidrag från Uppsala (Zoologische Beiträge aus Uppsala) **10**: 1 – 30.
- BRESCIANI J., KØIE M., 1970: On the ultrastructure of the epidermis of the adult female of *Kronborgia amphipodicola* Christensen & Kannevorff, 1964 (Turbellaria Neorhabdocoela). Ophelia **8**: 209 – 230.
- BRÜGGEMANN J., 1989: Ultrastruktur des Exkretionssystem von *Vejdovskya pellucida* (Plathleminthes, Rhabdocoela). Microfauna marina **5**: 227 – 242.
- BROOKS D.R., 1985: Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. Ann. Mo. Bot Gard. **74**: 660 – 680.

- BROOKS D.R., 1988: A summary of the database pertaining to the phylogeny of the major groups of parasitic Platyhelminths, with a revised classification. *Can. J. Zool.* **67**: 714 – 720.
- BROOKS D.R., BANDONI S.M., 1988: Coevolution and Relicts. *Syst. Zool.* **37(1)**: 19 – 33.
- BROOKS D.R., MCLENNAN D.A., 1993: *Parascript: Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, London.
- BUSH A.O., FERNÁNDEZ J.C., ESCH G.W., SEED J.R., 2001: *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CALOW P., 1983: Patterns and paradox in parasite reproduction. *Parasitology* **86**: 197 – 207.
- CALOW P., JENNINGS J.B., 1974: Calorific values in the phylum Platyhelminthes: the relationship between potential energy, mode of life and the evolution of entoparasitism. *Biol. Bull.* **147**: 81 – 94.
- CANNON L.R.G., 1982: Endosymbiotic Umagillids (Turbellaria) from Holothurians of the Great Barrier Reef. *zool. Scr.* **11(3)**: 173 – 188.
- CANNON L.R.G., JOFFE B.I., 2001: The Temnocephalida. In: *Interrelationships of the Platyhelminthes* (Eds. D.T.J. LITTLEWOOD, R.A. BRAY), vol. 60 of *Syst. Ass. Vol. Ser.*. Taylor and Francis, London, NY, 83 – 91.
- CANNON L.R.G., LESTER R.J.G., 1988: Two turbellarians parasitic in fish. *Dis. aquat. org.* **5**: 15 – 22.
- CARROLL L., 1982: The complete illustrated works of Lewis Carroll, chap. Through the looking glass. Chancellor Press, London, 121 – 233. Nachdruck des Originals von 1872.
- CAULLERY M., 1950: Le Parasitisme et la Symbiose. *Encyclopédie Scientifique, Bibliothèque de biologie général*. Doin, Paris.

- CAULLERY M., MESNIL F., 1903: Recherche sur les „Fecampia“ Giard, Turbellariés Rhabdocèle, Parasites internes des Crustacés. Ann. Fac. Sci. Marseille **13**: 131 – 168.
- CHENG T.C., 1986: General parasitology. Wiley, NY.
- CHRISTENSEN A.M., 1977: *Fecampia balanicola* sp. nov. (Turbellaria rhabdocoela), a parasite of californian barnacles. Acta Zool. Fenn. **154**: 119 – 128.
- CHRISTENSEN A.M., 1981: *Fecampia abyssicola* n. sp. (Turbellaria: Rhabdocoela). Galathea Rep. **19**.
- CHRISTENSEN A.M., KANNEWORFF B., 1964: *Kronborgia amphipodicola* gen. et sp. nov., a dioecious turbellarian parasitizing ampeliscid amphipods. Ophelia **1(1)**: 147 – 166.
- CHRISTENSEN A.M., KANNEWORFF B., 1965: Life history and biology of *Kronborgia amphipodicola* Christensen & Kanneworff (Turbellaria, Neorhabdocoela). Ophelia **2(2)**: 237 – 251.
- CIFRIAN B., GARCIA-CORRALES P., ALÓS S.M., 1988: Ultrastructural Study of Spermatogenesis and Mature Spermatozoa of *Paravortex cardii* (Platyhelminthes, Dalyellioida). Acta Zoologica **69(4)**: 195 – 204.
- CROMPTON D.W.T., SMITH M., 1963: Hemoglobin in a flatworm. Nature **197**: 1118 – 1119.
- DARWIN C.R., 1874: On the descent of man and selection in relation to sex. 2nd ed. Appleton, NY.
- DODSON E.O., DODSON P., 1985: Evolution: Process and Product. Prindle, Weber and Schmidt, Boston.
- DOIGNON G., JANGOUX M., FÉRAL A., EECKHAUT I., 2003: Seasonal release of the egg capsules of *Anoplodium parasita* Schneider, 1858, intracoelomic turbellarian

- (Platyhelminthes, Rhabdocoela) symbiotic of the sea cucumber *Holothuria tubulosa* Gmelin, 1788 (Echinodermata, Holothuroidea). In: Echinoderm Research 2001: Proceedings of the 6th European Conference on Echinoderm research, Banyuls-sur-mer, 3 - 7 September 2001 (Eds. J.P. FÉRAL, ET AL.). 261 - 264.
- DYBDAHL M.F., LIVELY C.M., 1998: Host-parasite coevolution: evidence for rare advantage and time-lagged selection in a natural population. *Evolution* **52**(4): 1057 – 1066.
- EHLERS U., 1974: Interstitielle Typhloplanoida (Turbellaria) aus dem Litoral der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna des Meeresbodens* **49**: 427 – 526.
- EHLERS U., 1985: Das phylogenetische System der Plathelminthes. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- EHLERS U., SOPOTT-EHLERS B., 1993: The caudal duo-gland adhesive system of *Jensenia angulata* (Plathelminthes, Dalyelliidae): ultrastructure and phylogenetic significance (with comments on the phylogenetic position of the Temnocephalida and the polyphyly of the Cercomeria). *Mikrofauna Marina* **8**: 65 – 76.
- EHLERS U., SOPOTT-EHLERS B., 1994: The specialized epidermis of *Anoplodium stichopi* (Plathelminthes, Rhabdocoela): additional ultrastructural characteristics. *Mikrofauna Marina* **9**: 261 – 284.
- ENZENSBERGER U., 2001: Parasiten. Ein Sachbuch. Die Andere Bibliothek. Eichborn Verlag, Frankfurt a. M.
- FAHRENHOLZ H., 1913: Ectoparasiten und Abstammungslehre. *Zool. Anz.* **41**: 371 – 374.
- FAMINTSYN A., 1907: Die Symbiose als Mittel der Synthesis von Organismen. *Biologisches Centralblatt* **27**: 253 – 264.

- GELDER S., 1999: Zoogeography of branchiobdellidans (annelida) and temnocephalidans (Platyhelminthes) ectosymbiotic on freshwater crustaceans, and their reactions to one another *in vitro*. *Hydrobiologia* **406**: 21 – 31.
- GIARD M.A., 1903: Sur un Rhabdocèle nouveau, parasit et nidulant (*Fecampia erythrocephala*). *C. R. Acad. Sci. Paris* **103**: 499 – 501.
- VON GRAFF L., 1903: Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Leuschner & Lubensky's Universitätsbuchhandlung, Graz.
- GRIESBACH N., EHLERS U., 2004: Ultrastructure of the eye of *Paravortex karlingi*. Zoomorphology : in print.
- HALLEZ P., 1909: Organisation, Histologie et Embryologie d'un Rhabdocèle Parasite du *Cardium edule* L. *Paravortex Cardii* n. sp. *Arch. de Zool. Exp. et Gen.* **4(9)**: 429 – 544.
- HALTON D.W., 1967: Studies on glycogen deposition in Trematoda. *Comp. Biochem. Physiol.* **23**: 113 – 120.
- HALTON D.W., 1997: Nutritional Adaptions to Parasitism within the Platyhelminthes. *Int. J. Parasitol.* **27(6)**: 693 – 704.
- HOFFMAN A., 1991: Testing the Red Queen Hypothesis. *J. evol. Biol.* **4**: 1 – 7.
- HOLT P.A., METTRICK D.F., 1975: Ultrastructural studies of the epidermis and gastrodermis of *Syndesmis franciscana* (Turbellaria: Rhabdocoela). *Can. J. Zool.* **53**: 536 – 549.
- HONÉK A., 1993: Intraspecific variation in body size and fecundity: a general relationship. *Oikos* **66**: 483 – 492.
- HOOGHE M.D., TYLER S., 1999: Musculature of the facultative parasite *Uratoma cypriinae* (Platyhelminthes). *J. Morph.* **241**: 207 – 216.

- HORI I., 1979: Structure and regeneration of the planarian basal lamina: an ultrastructural study. *Tissue Cell* **11**: 611 – 621.
- HYMAN L.H., 1951: Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate Bilateria, vol. II of *The Invertebrates*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- HYRA G.S., 1993: *Genostoma kozloffii* sp. and *G. inopinatum* sp. nov. (Turbellaria: Neorhabdocoela: Genostomidae) from leptostracan crustaceans of the genus *Nebalia*. *Cah. Biol. Mar.* **34**: 111 – 116.
- VON IHERING H., 1902: Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung. *Zool. Anz.* **26**: 42 – 51.
- JAHN I. (Ed.), 1998: *Geschichte der Biologie*. 3d ed. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- JAMESON H.L., 1897: Additional Notes on the Turbellaria of the L. M. B. C. District. In: *Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society*, vol. XI.
- JENNINGS J.B., 1971: Parasitism and commensalism in the Turbellaria. *Adv. Parasitol.* **9**: 1 – 32.
- JENNINGS J.B., 1974: Symbiosis in the Turbellaria and their implications in studies on the evolution of parasitism. In: *Symbiosis in the sea* (Ed. W. B. VERNBERG). University of South Carolina Press, Columbia, 127 – 160.
- JENNINGS J.B., 1977: Patterns of nutritional physiology in free-living and symbiotic Turbellaria and their implications for the evolution of entoparasitism in the phylum Platyhelminthes. *Acta Zool. Fenn.* **154**: 63 – 79.
- JENNINGS J.B., 1989: Epidermal uptake of nutrients in an unusual Turbellarian parasitic in the Starfish *Coscinasterias calamaria* in Tasmanian waters. *Biol. Bull.* **176**: 327 – 336.
- JENNINGS J.B., 1997: Nutritional and respiratory pathways to parasitism exemplified in the Turbellaria. *Int. J. Parasitol.* **27(6)**: 679 – 691.

- JENNINGS J.B., CALOW P., 1975: The relationship between high fecundity and the evolution of Entoparasitism. *Oecologia* **21**: 109 – 115.
- JENNINGS J.B., CANNON L.R.G., 1987: The occurrence, spectral properties and probable role of haemoglobins in four species of entosymbiotic turbellarians (Rhabdocoela: Umagillida). *Ophelia* **27(3)**: 143 – 154.
- JENNINGS J.B., CANNON L.R.G., HICK A.J., 1992: Nature and origin of the epidermal scales of *Notodaactylus handschini* – an unusual temnocephalid turbellarian ectosymbiotic on crayfish from northern Queensland. *Biol. Bull.* **182(1)**: 117 – 128.
- JENNINGS J.B., METTRICK D.F., 1968: Observations on the ecology, morphology and nutrition of the rhabdocoel turbellarian *Syndesmia franciscana* (Lehman 1946) in Jamaica. *Carib. J. Sci.* **8**: 57 – 69.
- JENNINGS J.B., PHILLIPS J.I., 1978: Feeding and digestion in three entosymbiotic graffiid rhabdocoels from bivalve and gastropod molluscs. *Biol. Bull.* **155**: 542 – 562.
- JENSEN O.S., 1878: *Turbellaria ad litora norvegiae occidentalia* (Turbellarier ved Norges vestkyst). Bergen. Pp 1 - 97; pl 1 - 8.
- JOFFE B.I., 1981: Morphology and phylogenetic relations of the Temnocephalida (Turbellaria). *Zoologicheskii Zhurnal* **60**: 661 – 672.
- JOFFE B.I., CANNON L.R.G., SCHOECKAERT E.R., 1998: On the phylogeny of families and genera within the Temnocephalida. *Hydrobiologia* **383**: 263 – 268.
- JONDELIUS U., 1986: Epidermal ultrastructure of *Anoplodium stichopi* (Plathelminthes, Dalyellioida), a flatworm endosymbiotic in *Stichopus trmulus* (Holothurioida). *Zoomorphology* **106**: 254 – 259.
- JONDELIUS U., 1988: Epidermal ultrastructure of adults and juveniles of *Triloborhynchus astropectinis* (Dalyellioida, Platyhelminthes). In: *Free-living and Symbiotic Plathelminthes* (Eds. P. AX, U. EHLERS, B. SOPOTT-EHLERS), vol. 36.

- JONDELIUS U., 1992a: Adhesive glands in the Pterastericolidae (Platyhelminthes, Rhabdocoela). *Zoomorphology* **111**: 229 – 238.
- JONDELIUS U., 1992b: A new species of *Pterastericola* (Platyhelminthes, Dalyellioida) from *Astropecten polyacanthus*, with observations on the epidermis and gland cells. In: Proceedings of the fourth international marine biological workshop: the marine flora and fauna of Hong Kong and southern China (Ed. B. MORTON). Hong Kong University Press, Hong Kong.
- JONDELIUS U., 1992c: Sperm morphology in the Pterastericolidae (Platyhelminthes, Rhabdocoela): phylogenetic implications. *Zool. Scr.* **21(3)**: 223 – 230.
- JUSTINE J., 2001: Spermatozoa as phylogenetic characters for the Platyhelminthes. In: Interrelationships of the Platyhelminthes (Eds. D.T.J. LITTLEWOOD, R.A. BRAY), vol. 60 of *Syst. Ass. Vol. Series*. Taylor and Francis, London, NY, 231 – 238.
- KAWECKI T.J., 1998: Red Queen meets Santa Rosalia: arms race and the evolution of host speciation in organisms with parasitic lifecycles. *Amer. Nat.* **152(4)**: 635 – 651.
- KEARN G.C., 1997: Parasitism and the Platyhelminths. Chapman & Hall, London.
- KELLOGG V.L., 1913: Distribution and species-forming of ectoparasites. *Am. Nat.* **47**: 129 – 158.
- KØIE M., BRESCIANI J., 1973: On the ultrastructure of the larva of *Kronborgia amphipodicola* Christensen and Kannevorff, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela). *Ophelia* **12**: 171 – 203.
- KORNAKOVA E.E., JOFFE B.I., 1999: A new variant of the neodermatan-type spermiogenesis in a parasitic „trubellarian“, *Notentera ivanovi* (Platyhelminthes) and the origin of the Neodermata. *Acta Zoologica* **80**: 135 – 151.

- LEHMAN H.E., 1946: A histological study of *Syndisyrinx franciscanus*, gen. et sp. nov., an endoparasitic rhabdocoel of the sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. Biol. Bull. **91**: 295 – 311.
- LINTON E., 1910: On a new rhabdociele commensal with *Modolus plicatulus*. J. Exp. Zool. **9**: 371 – 386.
- LITTLEWOOD D.T.J., CRIBB T.H., OLSON P.D., BRAY R.A., 2001: Platyhelminth phylogenetics – a key to understanding parasitism? Belg. J. Zool. **131**: 35 – 46. Suppl.
- LITTLEWOOD D.T.J., ROHDE K., BRAY R.A., HERNIOU E.A., 1999a: Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism. Biol. J. Linn. Soc. **68**: 257 – 287.
- LITTLEWOOD D.T.J., ROHDE K., CLOUGH K.A., 1998: The phylogenetic position of *Udonella* (Platyhelminthes). Int. J. Parasitol. **28**: 1241 – 1250.
- LITTLEWOOD D.T.J., ROHDE K., CLOUGH K.A., 1999b: The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules. Biol. J. Linn. Soc. **66**: 75 – 111.
- LIVELY C.M., DYBDAHL M.F., 2000: Parasite adaption to locally common host genotype. Nature **405**: 679 – 681.
- LLEWELLYN J., 1965: The evolution of parasitic Platyhelminths. In: Evolution of Parasites (Ed. A.E.R. TAYLOR). Blackwell, Oxford, 47 – 78.
- LOCKYER A.E., OLSON P.D., LITTLEWOOD D.T.J., 2003: Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory. Biol. J. Linn. Soc. **78**: 155 – 171.
- LORENZ K., 1983: Der Abbau des Menschlichen. Piper, München.

- LUMBSCH M., EHLERS U., SOPOTT-EHLERS B., 1995: Proximal regions of the protonephridial system in *Pseudograffilla arenicola* (Plathelminthes, Rhabdocoela): ultrastructural observations. *Mikrofauna Marina* **10**: 67 – 78.
- LUTHER A., 1904: Die Eumesostominen. *Z. wiss. Zool.* **77(1)**: 1 – 273.
- LUTHER A., 1918: Vorläufiges Verzeichnis der rhabdocölen und alloecölen Turbellarien Finnlands. *Medd. Soc. Fauna Flora Fenn.* **44**: 47 – 52.
- LUTHER A., 1921: Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* **48**: 38 – 59.
- LUTHER A., 1948: Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. VII Über einige marine Dalyellioida. *Acta Zool. Fenn.* : 4 – 34.
- MACARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967: The theory of island Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- MACKINNON B., BURT M.D.B., PIKE A.W., 1981: Ultrastructure of the epidermis of adult and embryonic Paravortex species (Turbellaria, Eulecithophora). *Hydrobiologia* **84**: 241 – 252.
- MARGULIS L., 1970: Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press, New Haven and London.
- MARGULIS L., 1981: Symbiosis in Cell Evolution. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- MARGULIS L., 1991: Symbiogenesis and Symbiogenesis. In: Symbiosis as a source of evolutionary innovation. Speciation and Morphogenesis (Eds. L. MARGULIS, R. FESTER). The MIT Press, Cambridge, London, 1 – 14.
- MATJAŠIČ J., 1990: Monography of the Family Scutariellidae (Turbellaria, Temnocephalidea). Slovenska akademija znanosti in umetnosti, Ljubljana.

- MAY R.M., ANDERSON R.M., 1983: Epidemiology and genetics on the coevolution of parasites and hosts. *Proceedings of the Royal Society of London* **219**: 281 – 313.
- MEIXNER J., 1938: Turbellarien (Strudelwürmer). I. allgemeiner Teil. In: *Tierwelt der Nord- und Ostsee* (Eds. G. GRIMPE, E. WAGLER), vol. 4 b. Leipziger Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1 – 146.
- MEREZHKOVSIIJ K., 1920: La plante considérée comme un complexe symbiotique. *Bull. Soc. Nat.* **6**: 17 – 98.
- NOGA E.J., 1996: *Fish disease. Diagnose and treatment.* Mosby, St. Louis.
- NOURY-SRAÏRI N., JUSTINE J.L., EUZET L., 1989a: Ultrastructure comparée de la spermiogénèse et du spermatozoïde de trois espèces de *Paravortex karlingi* (Rhabdocoela, „Dalyellioida“, Graffillidae), Turbellariés parasites intestinaux de Mollusques. *Zool. Scr.* **18(3)**: 161 – 174.
- NOURY-SRAÏRI N., JUSTINE J.L., EUZET L., 1989b: Ultrastructure du tégument de trois espèces de *Paravortex* (Rhabdocoela, „Dalyellioida“, Graffillidae), Turbellariés parasites intestinaux de Mollusques. *Annales des Science Naturelles Zoologie* **10**: 155 – 170.
- PFISTERMÜLLER R., TYLER S., HYRA G.S., 2002: Spermatozoa and spermatogenesis in *Genostoma kozloffi* (Plathelminthes, Rhabdocoela). *Zoomorphology* **121**: 149 – 158.
- PIKE A.W., BURT M.D.B., 1981: *Paravortex karlingi* sp. nov. *Hydrobiologia* **84**: 13 – 30.
- PONCE DE LEÓN R., VOLONTERIO O., 2003: First description of collar receptors in Temnocephalidae (Platyhelminthes). *Acta Zoologica* **84**: 155 – 160.
- POULIN R., 1995: Evolution of parasite life history traits: myths and reality. *Parasitology today* **11**: 342 – 345.

- POULIN R., 1996: The evolution of life history strategies in parasitic animals. *Adv. Parasitol.* **37**: 107 – 134.
- READ C.P., 1970: *Parasitism and Symbiology. An introductory text.* The Ronals Press Company, NY.
- REISINGER E., 1929: Zum Ductus Genito-Intestinalis-Problem. I. Über Primäre Geschlechtstrakt-Darmverbindungen bei rhabdocoelen Turbellarien. *Zeitschrift Morphol. Ökol.* **16**.
- REISINGER E., KELBETZ S., 1964: Feinbau und Entladungsmechanismen der Rhabditen. *Z. wiss. Mikr.* **65(8)**: 472 – 508.
- REUTER M., 1975: Ultrastructure of the Epithelium and the Sensory Receptors in the body wall, the Proboscis and the Pharynx of *Gyratrix hermaphroditus* (Turbellaria, Rhabdocoela). *Zool. Scr.* **4**: 191 – 204.
- RIEGER R.M., 1981: Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level. *Hydrobiologia* **84**: 219 – 229.
- RIEGER R.M., TYLER S., SMITH III J.P.S., RIEGER G.E., 1991: Platyhelminthes: Turbellaria. *Microscopic anatomy of Invertebrates* **3**: 7 – 140.
- ROHDE K., 1986: Ultrastructure of the flame cells and protonephridial capillaries of *Temnocephala*; Implications for the phylogeny of parasitic Platyhelminthes. *Zool. Anz.* **216(1/2)**: 39 – 47.
- ROHDE K., 1987a: Ultrastructural studies of epidermis, sense receptors and sperm of *Craspedella* sp. and *Didymorchis* sp. (Platyhelminthes, Rhabdocoela). *Zool. Scr.* **16(4)**: 289 – 295.
- ROHDE K., 1987b: Ultrastructure of flame cells and protonephridial capillaries of *Craspedella* and *Didymorchis* (Plathelminthes, Rhabdocoela). *Zoomorphology* **106**: 346 – 351.

- ROHDE K., 1989: At least eight types of sense receptors in an endoparasitic flatworm: a counter-trend to sacculinization. *Naturwissenschaften* **76**: 383 – 385.
- ROHDE K., 1994: The origine of parasitism in the Platyhelminthes. *Int. J. Parasitol.* **24(8)**: 1099 – 1115.
- ROHDE K., 1997: The origins of parsitism in the Platyhelminthes: a summary interpreted of the basis of recent literature. *Int. J. Parasitol.* **27(6)**: 739 – 746.
- ROHDE K., 2001: Protonephridia as phylogenetic characters. In: Interrelationships of the Platyhelminthes (Eds. D.T.J. LITTLEWOOD, R.A. BRAY), vol. 60 of *Syst. Ass. Vol. Series*. Taylor and Francis, London, NY, 203 – 216.
- ROHDE K., CANNON L.R.G., WATSON N., 1988: Ultrastructure of the flame bulbs ans protonephridial capillaries of *Giesztoria* sp. (Rhabdocoela Dalyelliida), *Rhinolasius* sp. (Rhabdocoela Kalopthorhynchia) and *jActinodactylella blanchardi* (Rhabdocoela Temnocephalida). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* **20(3)**: 605 – 612.
- ROHDE K., JOHNSON A.M., BAVERSTOCK P.R., WATSON N.A., 1995: Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure. *Hydrobiologia* **305**: 27 – 35.
- ROHDE K., NOURY-SRAÏRI N., WATSON N., JUSTINE J.L., EUZET L., 1990: Ultrastructure of the flame bulbs of *Urastoma cyprinae* (Platyhelminthes, 'Prolecithophora', Urastomidae). *Acta Zool.* **71(4)**: 211 – 216.
- ROHDE K., WATSON N.A., 1988: Ultrastructure of epidermis and sperm of the Turbellariand *Syndisyrix punicea* (Hickman, 1956) (Rhabdocoela: Umagillidae). *Aust. J. Zool.* **36**: 131 – 139.
- ROHDE K., WATSON N.A., JONDELIUS U., 1992: Ultrastructure of the Protonephridia of *Syndisyrix punicea* (Hickman, 1956) (Rhabdocoela: Umagillidae) and *Pterastericola pellucida* Jondelius, 1989 (Rhabdocoela: Pterastericolidae). *Aust. J. Zool.* **40**: 385 – 399.

- SAPP J., 1994: Evolution by association. Oxford university Press, Oxford.
- SCHULTZ M.S., 1851: Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Erste Abtheilung. C. A. Koch's verlagshandlung.
- SHINN G.L., 1981: The diet of three species of umagillid neorhabdoceol turbellarians inhabiting the intestine of echinoids. *Hydrobiologia* **84**: 155 – 162.
- SHINN G.L., 1983: *Anoplodium hymanae* sp. n., an umagillid turbellarian from the coelom of *Stichopus californicus*, a Northeast Pacific Holothurian. *Can. J. Zool.* **61**: 750 – 760.
- SHINN G.L., 1985: Infection of new hosts by *Anoplodium hymanae*, a turbellarian flatworm (Neorhabdoceola, Umagillidae) inhabiting the coelom of the sea cucumber *Stichopus californicus*. *Biol. Bull.* **169(1)**: 199 – 214.
- SMYTH J.D., HALTON D.W., 1983: The Physiology of Trematodes. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- TOFT C.A., AESCHLIMANN A., 1991: Introduction: coexistence or conflict. In: Parasite-Host Associations, coexistence or conflict? Oxford University Press, Oxford, NY, Toronto, 1 – 12.
- TROUVÉ S., SASAL P., JOURDANE J., RENAUD F., MORAND S., 1998: The evolution of life-history traits in parasitic and free-living platyhelminthes: a new perspective. *Oecologia* **115**: 170 – 178.
- TYLER S., 1984: Turbellarian Platyhelminths. In: Biology of the Integument (Eds. J. BEREITER-HAHN, A.G. MATOLTSY, K.S. RICHARDS), vol. 1, Invertebrates, chap. 10. Springer Verlag, Berlin, 112 – 191.
- TYLER S., TYLER M.S., 1997: Origin of the Epidermis in Parasitic Platyhelminths. *Int. J. Parasitol.* **27(6)**: 715 – 738.
- VAN VALEN L., 1973: A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* **1**: 1 – 30.

- WATSON N.A., 1997: Proximo-distal fusion of flagella uring spermiogenesis in the turbellarian platyhelminth *Urastoma cyprinae*, and phylogenetic implications. *Inv. Repr. Dev.* **32**: 107 – 117.
- WATSON N.A., 1999: Clue to the origin of anucleate flame bulbs in some flatworms. *Invertebrate Biology* **118**: 18 – 23.
- WATSON N.A., ROHDE K., 1994: Ultrastructure of the terminal parts of the protonephridial system of *Baltoplana magna* (Platyhelminthes, Kalytorhynchia, Schizorhynchia, Karkinorhynchidae. *Malay. J. Sci.* **15A**: 13 – 18.
- WATSON N.A., ROHDE K., WILLIAMS J.B., 1992: Ultrastructure of the protonephridial system of larval *Kronborgia isopodicola* (Platyhelminthes). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* **24(1)**: 43 – 49.
- WATSON N.A., SCHOCKAERT E.R., 1997: Divergent protonephridial architecture within the kalytorhynchia (Platyhelminthes) and implications for the phylogeny of the Rhabdozoa. *Belg. J. Zool.* **127**: 139 – 158.
- WILLIAMS J.B., 1986: Phylogenetic relationships of the Temnocephalidea (Platyhelminthes). *Hydrobiologia* **132**: 59 – 67.
- WILLIAMS J.B., 1991: Ultrastructural studies on *Kronborgia* (Platyhelminthes: Fesampiidae): observations on the encapsulated larva of *K. isopodicola*. *New Zeal. J. Zool.* **18**: 251 – 265.
- WILLIAMS J.B., 1993: Epidermal ultrastructure of the adult parasitic phase female and encapsulated larva of *Kronborgia isopodicola* (Platyhelminthes, Fesampiidae): phylogenetic implications. *Int. J. Parasitol.* **23(8)**: 1027 – 1037.
- YOUNG J.O., HARRIS J.H., 1973: Another instance of hemoglobin in a flatworm *Phaenocora typhlops* (Vejdovsky, 1880). *Freshwater Biology* **3**: 85 – 88.

ZAMPARO D., BROOKS D.R., HOBERG E.P., MCLENNAN D.A., 2001: Phylogenetic analysis of the Rhabdocoela (Platyhelminthes) with emphasis on the Neodermata and relatives. *Zool. Scr.* **30**: 59 – 77.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. Ulrich Ehlers für die Anregung zu dieser Arbeit, das stete Interesse, wertvolle Diskussionen und die immerwährende Hilfsbereitschaft. Herrn Prof. Dr. Matthias Schaefer danke ich für die Übernahme des Korreferats.

Besonderer Dank gilt auch Frau Petra Freynhagen-Leopold und Frau Alexandra Zeise, die mir tatkräftig zur Seite standen und dafür sorgten, dass in den Laboren immer alles vorhanden war. Sven-Erik Engmann, Dr. Thomas Hörnschemeyer und Dr. Gert Tröster danke ich für die Lösung diverser Computerprobleme.

Für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes an der Wattenmeerstation List/Sylt der Biologischen Anstalt Helgoland möchte ich mich bei Dr. Werner Armonies, an der Forschungsstation Senckenberg am Meer (Abteilung für Meeresforschung/Meeresbiologie) bei Dr. Ingrid Kröncke und den Mitarbeitern und den Angestellten der Station Biologique de Roscoff herzlich bedanken. Dr. Ulf Jondelius (Universität Uppsala) danke ich für die Hilfe bei der Materialbeschaffung.

Sven-Erik Engmann, Jan Freese und Esther Lorenz-Bottke waren als Korrekturleser eine große Hilfe, vielen Dank dafür. Auch den anderen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des zoologischen Institutes sei auf diesem Wege für viele Kleinigkeiten, die das Arbeiten angenehmer machten, gedankt.

Nicht zuletzt möchte ich ein besonders großes Dankeschön an meine Familie, insbesondere meinen Mann Dr. Ulrich Griesbach und meine Tochter Anna Marieke richten. Beide haben viel ertragen und viel dazu beigetragen, dass diese Arbeit einen erfolgreichen Abschluss gefunden hat. Ebenso gilt Dr. Ute Fischer Dank, dass sie mir stundenweises kindfreies Arbeiten ermöglichte und den vielen Freunden, die immer ein ermunterndes Wort und Hilfe bereithielten.

Abschließend danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit.

Lebenslauf

- 28.03.1974 Geburt in Villingen-Schwenningen
- 1980 - 1984 Besuch der Grundschule im Ortsteil Pfaffenweiler
- 1984 - 1986 Besuch des Gymnasiums am Romäusring in Villingen
- 1986 - 1993 Besuch des Gymnasiums am Hopbühl in Villingen
- 14.05.1993 Abitur
- 01.06.1993 -
- 14.07.1994 Au-Pair-Aufenthalt in East Retford/Großbritannien
- 01.10.1994 Aufnahme des Studiums der Biologie an der
Georg-August-Universität zu Göttingen
- 17.10.1996 Diplomvorprüfung in Biologie
- 1998 - 2000 Tätigkeit als studentische Hilfskraft am Institut für
Wissenschaftsgeschichte (Projekt „David Hilbert“)
- 1999 - 2001 Tätigkeit als studentische Hilfskraft am Institut für
Zoologie und Anthropologie
- 23.05.2000 Diplomhauptprüfung in Biologie, Entwicklungsbiologie und
Wissenschaftsgeschichte, Diplomarbeit mit dem Thema:
'Ultrastrukturelle Untersuchung des Entwicklungsstadiums
„Acanthella“ von *Paratenuisentis ambiguus*
(Acanthocephala)'
- 01.06.2000 Beginn der Dissertation am Institut für Zoologie und Anthro-
pologie
- 16.07.2001 Einstellung als wissenschaftliche Mitarbeiterin der
Georg-August-Universität zu Göttingen, gefördert durch die
Deutsche Forschungsgemeinschaft
- 05.10.2001 Heirat mit Ulrich Griesbach
- 24.06.2003 Geburt der Tochter Anna Marieke
- April 2004 Abschluss der Dissertation
- 29.04.2004 Tag der mündlichen Prüfung