

# Protokoll Articulata — Annelida

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

03. Dezember 1999

## Einführung

Die Bezeichnung Articulata ist relativ alt, GEORGES CUVIER führte sie 1817 in seinem Hauptwerk *“Le règne animal distribué d’après son organisation”* [2] ein. Damals wie heute war und ist das maßgebliche Kriterium dafür die auffällige Gemeinsamkeit der segmentalen Körpergliederung bei Annelida und Arthropoda [6]. Mit [3] sind die Articulata definiert als die Gesamtheit der Tiere, deren Körper aus einer Reihe von Segmenten (Metameren) zusammengesetzt ist. Einzige Ausnahme bei der Segmentierung sind jeweils nur der vorderste und hinterste Abschnitt, das Prostomium und Pygidium. Die Metamere entstehen dabei in aller Regel teloblastisch, das heißt aus Teloblasten, Zellen, die Tochterzellen abschnüren, selbst aber an ihrer Stelle verbleiben und so Gewebe bilden [2].

## Aufgaben

1. Beschreiben Sie die Merkmale des Komplexes der Segmentierung bei den Articulata!
2. Welche Konsequenzen für das Verständnis der Evolution der Segmentierung hätte es, wenn Mollusca und Annelida zusammen eine monophyletische Gruppe bildeten?
3. Beschreiben Sie die Vorgänge bei der Kopulation der Regenwürmer, insbesondere die Rolle des Clitellums!
4. Beschreiben Sie den Blutkreislauf des Regenwurms!

## 1 Merkmale des Komplexes der Segmentierung

Unter der Segmentierung oder Metamerie versteht man die Gliederung des Körpers in aufeinanderfolgende, gleichförmige Abschnitte, als Segmente oder Metamere bezeichnet. Eine direkte Folge dieser Segmentierung ist nach [1] die Wiederholung bestimmter paariger Organe in der Längsachse.

Innerhalb der Articulata differiert sowohl die Zahl der Segmente, zwischen 10 und 700 [6], als auch ihre Gestalt und Ausstattung. Als Grundmuster der Articulata nehmen [3] und [5] übereinstimmend eine homonome (gleichförmige) Segmentierung an, wie sie häufig bei Annelida, meist jedoch nicht bei Arthropoda ausgeprägt ist. Daraus wird allgemein eine gegenüber den Annelida spätere Entstehung der Arthropoda — aus Anneliden-ähnlichen Vorfahren [3] — sowie bei letzteren eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion der inneren Segmentierung abgeleitet. [1] beruft sich auf das “Prinzip der sparsamsten Erklärung”, wenn er feststellt, die Segmentierung sei einmalig in der den Annelida und Arthropoda gemeinsamen Stammlinie evolviert worden.

## 1.1 Allgemeine Merkmale

Der metamer gegliederte Körper besitzt eine typische, langgestreckte Wurmgestalt [3]. Dabei ist der erste und letzte Körperabschnitt, der Kopflappen — bei Annelida Prostomium, bei Arthropoda Acron [1] genannt — und der Anallappen — das Pygidium (Annelida) beziehungsweise Telson (Arthropoda) —, kein Segment, sondern ein nur leicht metamorphosierter Abschnitt der Larve [3], der auch keine Coelomsäcke enthält [6].

Die Neubildung der Segmente, die sogenannte **Teloblastie** [1] erfolgt aus einer Sprossungszone vor dem Pygidium heraus [5].

Mit [6] liegt der äußeren Segmentierung, die durch an den Segmentgrenzen verlaufende Furchen kenntlich ist und dem Taxon Annelida seinen Namen verliehen hat<sup>1</sup>, eine ebensolche metamere Gliederung des Coeloms (der sekundäre Leibeshöhle) zugrunde. Jedes dieser Segmente ist vollständig von paarigen Coelomkammern ausgefüllt.

Begrenzt werden alle Coelomabschnitte durch ein einschichtiges Coelomepithel, das sogenannte **Coelothel** [6], das an den Kontaktstellen der Coelomsäcke Mesenterien in den Körpermedianen beziehungsweise transversale Dissepimente an den Segmentgrenzen ausbildet.

Die in jedem Segment, zumindest beim Embryo, vorhandenen Organe sind nach [3] je ein Paar Ganglienknotten und die beiden Coelomsäcke. [1] nennt hier noch Nephridien und die Ganglien des ventralen Strickleiternervensystems sowie das geschlossene Blutgefäßsystem mit lateralen Kanälen zwischen den Dissepimenten, [6] unter Einschränkung auf homonom gegliederte Arten Ganglien, Nephridien und Gonaden.

Die als Exkretionsorgane dienenden **Metanephridien** beginnen in jedem Coelomabschnitt mit einem Wimperntrichter (Nephrostom), durchstoßen in ihrem weiteren Verlauf das hintere Dissepiment und münden schließlich in einem großen Bogen im nächstfolgenden Segment nach außen. Normalerweise gelangen auch die Gameten durch die Nephridialkanäle nach außen, weshalb letztere in diesem Fall auch als Nephromixien angesprochen werden und ein Urogenitalsystem darstellen. In seltenen Fällen wie zum Beispiel bei bei *Nereis* werden die Geschlechtsprodukte aber auch durch das Aufreißen der Körperwand aus dem Coelom direkt freigesetzt [6].

Der Fortbewegung dienen die **Parapodien** der Polychaeta, zweilappige, mit ihrer Muskulatur und den Borsten ebenfalls segmental angeordnete Strukturen, die paddelnde Schwimmbewegungen ausführen können. Nach [1] gibt es keinen Zusammenhang dieser Borsten der Annelida mit den homonymen Bildungen der Arthropoda, ein wesentliches Argument für das dort vertretene Postulat der “Evolution von Borsten in der Stammlinie einer Einheit Annelida”.

Wie schon oben angesprochen, handelt es sich beim vordersten und hintersten Körperabschnitt nicht um Segmente. Das vor dem den Mund beinhaltenden 1. Segment (Metastomium) liegende **Prostomium**, der sogenannte *Kopflappen*, ist gänzlich abweichend gebaut [5]: Es fehlen stets Nephridien und Coelomhöhlen, außerdem ist das Prostomium der Träger des Gehirns (Cerebralganglions) und wichtiger Sinnesorgane. Als letzter Körperteil enthält das **Pygidium** den After. Es ist ebenfalls coelomfrei.

Durch die spezielle Differenzierungen einzelner Segmentgruppen, der im Gegensatz zur Homonomie, der völligen Gleichartigkeit aller Segmente, die nur bei ursprünglichen Formen auftritt, sogenannten Heteronomie [6], die den Regelfall darstellt, kommt es zur Ausbildung von **Tagmata**. Das sind funktionsmorphologisch verschiedene Regionen des Wurmkörpers. Bei Oligochaeta beispielsweise ist der Besitz von Gonaden auf wenige Segmente beschränkt. Die Gameten werden durch spezialisierte Nephridien nach außen geleitet. Ein weiteres Beispiel ist das Clitellum, das bei der Besprechung der Kopulation des Regenwurmes *Lumbricus terrestris* in Aufgabe 3 noch genauer besprochen wird.

Als zwei weitere Beispiele seien hier aus [5] zum einen noch röhrenbauende Arten angesprochen, bei denen manche Organe wie Kiemen und Nephridien auf die vorderen Körperbe-

---

<sup>1</sup>von [lat. *anellus*, kleiner Ring]

reich beschränkt bleiben, sowie die Entstehung innerlicher Hohlräume durch Auflösung der Septen, die so weit führen kann, daß bei manchen Hirudinea die Metamerie des Körpers erst bei eingehendem Studium erkennbar wird.

Trotz all dieser regionalen Differenzierungen des Annelidenkörpers ist in allen Tagmata der Annelida die Segmentierung noch deutlich erkennbar. Ganz im Gegensatz dazu die Arthropoda, bei denen die “volle Gleichartigkeit der Segmente kaum je entwickelt” ist [5, S. 207].

Selbst bei durchgehenden Organismen mit reduzierten Dissepimenten finden wir noch eine metamere Gliederung, die sich in den paarigen Ganglien des Zentralen Nervensystems und den Ringgefäßen des Blutgefäßsystems widerspiegeln [6].

## 1.2 Besondere Merkmale der Arthropoda [6]

Auch wenn die Arthropoda das Adelphotaxon der Annelida darstellen und mit diesen aufgrund des gemeinsamen Merkmals der Metamerie zu den Articulata vereinigt werden, gibt es doch einige Punkte, in denen sich die Arthropoda deutlich von den Annelida unterscheiden. Das wird auch deutlich, wenn man bedenkt, daß die Arthropoda solche auf den ersten Blick sehr verschiedene Taxa wie die Chelicerata, Crustacea und Trachea umfaßt, die in ihrer Mehrheit wahrscheinlich nicht als wurmartig gestaltet angesprochen werden können.

**Verlust der gleichförmigen, homonomen Körpergliederung** Der Prozeß der Ausbildung von Tagmata, also der gruppenweisen Zusammenfassung der Segmente zu funktionellen Einheiten, der auch schon bei den Annelida zu beobachten ist, verstärkt bei den Arthropoda seinen Trend so sehr, daß die Tagmata die metamere Gliederung oft nur noch anhand der Körperanhänge erkennen lassen.

**Gegliederte Extremitäten** Während die Parapodien der Annelida ungegliederte Lappen waren, entstehen bei den Arthropoden teilweise hochspezialisierte Strukturen wie etwa die Scheren der Crustacea oder gar die Vielfalt der Beinformen der Insecta.

**Cuticularskelett** Ein letztes wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Arthropoda ist das Cuticularskelett, ein Sekretionsprodukt der Epidermis, das den Arthropoden den Übergang zum Landleben ermöglichte und damit eine wesentliche Rolle im Rahmen der Evolutionsvorstellungen einnimmt.

## 1.3 Zusammenfassung

Abschließend an die Besprechung der Merkmale des Komplexes Segmentierung seien noch einmal die Gemeinsamkeiten im Bau von Annelida und Arthropoda zusammengetragen, wie sie von [4] genannt werden, um nicht den Eindruck zu erwecken, die beiden Taxa, die von [1] als ranghöchste Adelphotaxa innerhalb der Articulata gewertet werden, seien gänglich unterschiedlich: Zweifellos die offensichtlichste Gemeinsamkeit ist die **Metamerie**, jene Wiederholung unterschiedlicher, ursprünglich gleichförmiger Segmente im Körperbau. Damit in Zusammenhang stehen das dorsale, **kontraktile Längsgefäß** und das ventral gelegene **Strickleiternnervensystem**. Die Metamerie der Arthropoden ist dabei im Vergleich zu den Anneliden innerlich stark verwischt, die während der Entwicklung auftretenden Hohlräume verschmelzen frühzeitig mit den Resten der primären Leibeshöhle zu Mixocoel und bilden einen einheitlichen Hohlraum.

## 2 Konsequenzen für das Verständnis der Evolution der Segmentierung

Strenggenommen ist die Fragestellung irreführend, denn wir können nicht eigentlich wissen, ob die Mollusca und Annelida wirklich so entstanden, wie wir sie heute gliedern. Insofern hat weniger die reale Tatsache einer Abstammung als vielmehr die Eingliederung in ein System, die natürlich auf Argumenten basiert, denen letztlich anatomische Merkmale der Organismen zugrundeliegen, Bedeutung. Die Frage zielt trotzdem genau auf diesen Tatbestand: Welche Folgen hat es innerhalb des Gedankengebäudes der Phylogenetischen Systematik, wenn wir eine Monophylie der Mollusca und Annelida postulieren?

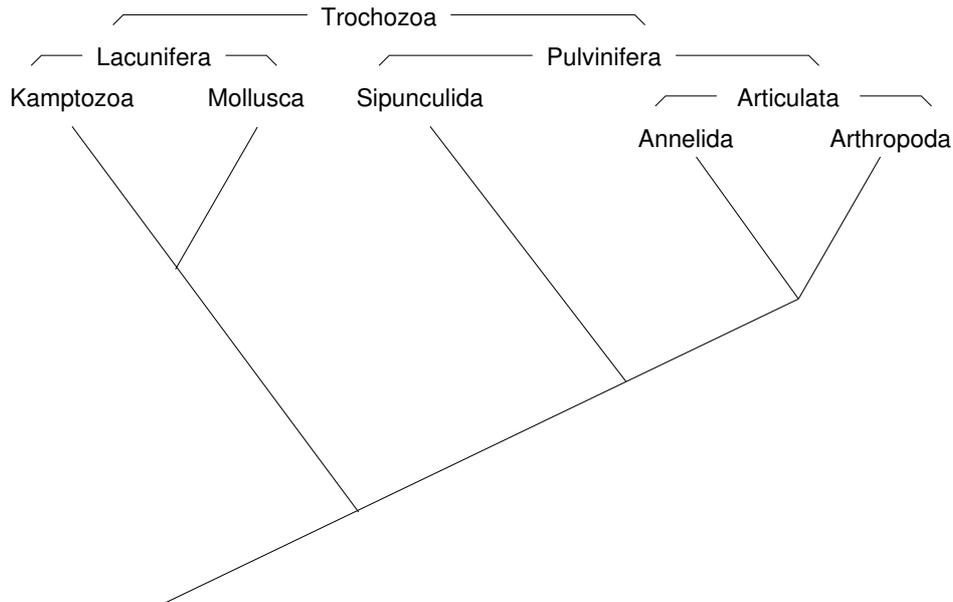


Abbildung 1: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Trochozoa, aus [1]

### 2.1 Autapomorphien der Mollusca und Annelida

Zunächst müssen wir uns einen Überblick über die Autapomorphien der Mollusca und Annelida machen und auch die Argumente für eine Zusammenfassung der Mollusca mit den Kamptozoa zu einem Monophylum Lacunifera und der Annelida mit den Arthropoda zu den Articulata, wie es unter anderem von [1] vorgeschlagen wird (vgl. Abb. 1), zusammentragen, um eine Basis für die weiteren Überlegungen, insbesondere die Einschätzung einer Begründbarkeit eines Monophylums aus Mollusca und Annelida, wie es immer wieder hypothetisiert wird, zu schaffen.

Die im Folgenden genannten Apomorphien sind, soweit nicht explizit angegeben, alle aus [1] entnommen.

**Mollusca** Die Mollusca zeichnen sich durch einen ganzen Merkmalskomplex aus, im einzelnen eine dorsale Chitin-Protein-Kutikula mit Kalkstacheln, die ventrale Differenzierung in Kopf und Fuß, einen Mantel mit Mantelrinne, den Radula-Apparat, ein Herz und Gonopericardialsystem, je ein Paar Kiemen und Osphradien, einem Tetraneuralen Nervensystem sowie einem Paar Einrollmuskeln, und sind "sehr gut als ein Monophylum der Spiralia begründbar" [1, S. 25]. Im Hinblick auf eine hypothetische Monophylie mit den Annelida und eine ursprünglich metamere Körpergliederung fällt auf, daß die Kiemen und Osphradien je

nur als ein Paar vorliegen sowie das Nervensystem aus vier durchgehenden Nerven besteht, die keinerlei Anzeichen von Segmentierung aufweisen.

**Annelida** “Die Frage nach einer Monophylie der Einheit Annelida gehört zu den umstrittensten Problemfeldern der phylogenetischen Systematik.” [1, S. 59] Helfen kann daher das Prinzip der sparsamsten Erklärung, das ausschließlich Merkmale betrachtet, die in der jeweils zu beurteilenden Artengruppe vorkommen. Danach ergeben sich als abgeleitete Eigenmerkmale (Autapomorphien) der Annelida nur (1) die Kapillaborsten mit  $\beta$ -Chitin und (2) die Anordnung der Borsten in Gruppen. Die Segmentierung wird als schon in der den Annelida und Arthropoda gemeinsamen Stammlinie evolviert angenommen.

**Argumente für ein Schwesterngruppenverhältnis zwischen Kamptozoa und Mollusca** Als Argumente für dieses Schwesterngruppenverhältnis gibt [1] nach BARTOLOMAEUS (1993, 1997), SALVINI-PLAWEN & BARTOLOMAEUS (1995) und HASZPRUNAR (1996) eine Übereinstimmung in vier Punkten zwischen Kamptozoa und Mollusca an, die “konfliktfrei vereinbar als Synapomorphien der Kamptozoa und Mollusca” [1, S. 21] deutbar seien und demnach als Autapomorphien der Lacunifera (vgl. Abb. 1) anzusprechen seien.

Im Einzelnen ist das die **dorsale Chitin-Kutikula**, die sich chemisch deutlich von der Kollagen-Kutikula der Sipunculida und Annelida unterscheidet, anatomisch der Besitz einer **flachen Ventralseite mit Cilien** — die Bewimperung ist infolge der Evolution der dorsalen Kutikula auf die Ventralseite eingeschränkt; innerhalb des Cilienfeldes kommt es zur Differenzierung einer eingebetteten Mund- und Afteröffnung, wobei der After aus seiner mutmaßlich primär dorsaler Position bei den Euspiralia nach unten verlagert wurde — einem gegenüber dem Grundmuster der Spiralia, dem runden, vollständig bewimperten Körper, abgeleitetes Merkmal. Der **Fuß mit Kriechsole**, bei den Mollusca offensichtlich, findet sich im Grundmuster der Kamptozoa bei der Trochophora-Larve, deren Hyposphäre in einen bewimperten Kriechfuß transformiert ist. Diese Übereinstimmung mit dem Fuß der Mollusca könnte Ausdruck der Homologie zwischen beiden Taxa sein. Als letztes gemeinsames Merkmal wird die **Leibeshöhle mit Lakunensystem** genannt. Als Organismen mit kompakter, acoelomater Organisation verfügen beide Gruppen sowie die Bilateria über Mesenchymzellen zwischen Epithelien und Organen. Während beim letztgenannten Taxon, also den Bilateria, dies den (plesiomorphen) Zustand der Leibeshöhle darstellt, besitzen Mollusca und Kamptozoa ein Lakunensystem, das durch eine Extrazelluläre Matrix (ECM) begrenzt wird und für den Transport von Hämolymphe zuständig ist. Auch hier greift [1] wieder auf die sparsamste Erklärung zurück und postuliert eine einmalige Evolution dieses Merkmals innerhalb einer gemeinsamen Stammlinie der Taxa Kamptozoa und Mollusca, die er als Lacunifera (tax. nov.) systematisiert.

**Begründung der Monophylie von Annelida und Arthropoda** Als Begründung der Monophylie dieser beiden Taxa zitiert [1] nach NIELSEN (1997) einen einzigartigen Merkmalskomplex der Articulata (bei NIELSEN Euarticulata genannt), der sich aus der **Segmentierung des Körpers** und der **teloblastischen Genese der Metamere** zusammensetzt. Diese Kombination von Merkmalen ist innerhalb der Spiralia nur bei Annelida und Arthropoda ausgebildet und führt auch hier nach [1] gemäß des Prinzips der sparsamsten Erklärung zu dem Postulat einer einmaligen Evolution des Phänomens in der Stammlinie der Articulata. Dieses Postulat wird allerdings von molekularen Analysen, mit [1] seien hier GHISELIN (1988), EERNISSE et al. (1992) und EERNISSE (1997) genannt, nicht unterstützt.

Eine detailliertere Darstellung des Merkmalskomplexes erfolgte schon im Rahmen der Besprechung der Segmentierung in der ersten Aufgabe, kann also an dieser Stelle unterbleiben.

**Die Neopilinida — ein Mollusca-Taxon mit metamerer Körpergliederung?** Als “rezente Vertreter der palaeozoischen ‘Monoplacophora’” [1] erregten die Neopilinida bei ihrer relativ späten Entdeckung, sie wurden erstmals in den fünfziger Jahren von LEMCHE (1957) und LEMCHE & WINGSTRAND (1959) beschrieben, großes Aufsehen, nicht zuletzt, weil bei diesen in Wassertiefen von meist mehreren tausend Metern lebenden, streng bilateralsymmetrischen, nur wenige Millimeter langen Organismen eine **seriale Wiederholung mehrerer Organe** beschrieben wurde. Allerdings konnte keine numerische Übereinstimmung, weder im Vergleich der Organe einer Art noch im Vergleich einzelner Organe zwischen den vier detailliert beschriebenen Arten, festgestellt werden, die nach [1] “wohl zu fordern [wäre], wenn man den Sachverhalt bei den Neopilinida als Ausdruck einer mit den Articulata homologen Metamerie hypothetisieren will.” Allerdings sei hier angemerkt, daß [1] nur die Ergebnisse von vier der bisher zwanzig bekannt gewordenen Arten vorlagen, wir also keinesfalls von einer statistischen Sicherheit sprechen können.

Eine weitere Einschränkung sieht [1] allerdings in der Begründung der regelmäßigen Abfolge von Kommissuren zwischen dem Pleurovisceral- und Pedalstrang des Nervensystems: Seiner Meinung nach ist diese durch die Anordnung der acht aus dem Grundmuster der Conchifera stammenden Retraktorpaare bedingt.

## 2.2 Konsequenzen eines Monophylums aus Mollusca und Annelida

Da ich in der Literatur kein Beispiel für ein System mit einem Monophylum aus Mollusca und Annelida fand, sondern immer nur Hinweise darauf, daß es Bemühungen zur Einführung eines solchen von verschiedener Seite gäbe, habe ich die folgenden Schlüsse selbst aus dem vorher zusammengetragenen und dargestellten Faktenmaterial gezogen.

Als Folge ergibt sich ganz direkt (1) der **Verlust des Taxons Articulata** als Monophylum von Annelida und Arthropoda. Das mag auf den ersten Blick banal klingen, damit einher geht aber zwangsläufig, daß die Metamerie der Arthropoda unabhängig von der der Annelida entstanden sein muß und somit nicht als homolog betrachtet werden kann. Genauso ergibt sich (2) der **Verlust des Taxons Lacunifera** als Monophylum von Kamptozoa und Mollusca, das nach neueren Erkenntnissen (BARTOLOMAEUS 1993, 1997; SALVINI-PLAWEN & BARTOLOMAEUS 1995; HASZPRUNAR 1996; siehe oben) relativ gut begründbar zu sein scheint. Weiterhin folgt (3) die Notwendigkeit einer **komplizierten Erklärung der Reduktion der Metamerie bei den Mollusca**, die wie auch schon die erste hier gelistete Konsequenz dem von [1] propagierten “Prinzip der sparsamsten Erklärung” diametral entgegensteht. Abschließend sei noch (4) auf die Notwendigkeit einer **Erklärung der dann als Konvergenzen** zu betrachtenden Ähnlichkeiten zwischen Mollusca und Kamptozoa einerseits und Annelida und Arthropoda andererseits hingewiesen.

Zusammenfassend und abschließend möchte ich hier noch einmal betonen, daß ein Monophylum aus Mollusca und Annelida, auch wenn es dafür Hinweise gibt, für das Verständnis der Evolution der Segmentierung eine nicht triviale Verkomplizierung der Erklärung derselben bedeutete. Wie schon in der Einleitung angesprochen ist die Zusammenfassung der Annelida und Arthropoda aufgrund der übereinstimmenden Metamerie der Anatomie mittlerweile mehr als einhundertachtzig Jahre alt und hat sich, auch wenn die Beständigkeit einer Ansicht mitnichten ein Kriterium für ihre Wahrhaftigkeit darstellt, als bisher recht resistent gegen wirkliche alternative Aufteilungen der fraglichen Taxa gezeigt. Im Gegensatz zu evolutionären Argumenten haben wir es beim Auftreten des Merkmals der Segmentierung in den betreffenden Taxa zudem mit jederzeit anatomisch überprüfbaren Fakten zu tun, gegen die, zumindest teilweise, nur die hypothetischen Stammarten der zu begründenden Monophyla betreffende Gegenargumente bestehen.

### 3 Vorgänge bei der Kopulation der Regenwürmer

Das sicherlich auffälligste und auch namensgebende Merkmal der Clitellata ist das Clitellum, ein Drüsengürtel, der eine Differenzierung mehrerer Körpersegmente darstellt [6]. Als Sonderbildung des Integuments entwickelt es sich zur Zeit der Geschlechtsreife, und zwar bei aquatische Formen in unmittelbarer Nähe der Segmente mit den männlichen Genitalporen und einiger folgender Segmente, bei terrestrischen Arten dagegen vor oder hinter den männlichen Öffnungen [3].

Es ist ein ringförmiger, mehr oder weniger breiter, selten sattelförmiger Gürtel, in dessen Epidermis schleimproduzierende Drüsen gehäuft auftreten, die eine Sekrethülle abscheiden, die die zwittrigen Geschlechtspartner bei der Kopulation verbindet und gleichzeitig die spätere Kokonschale für die befruchteten Eier bildet [6].

Die eigentliche Kopulation läßt sich nach [4] in vier Abschnitte gliedern, die zeitlich aufeinanderfolgen:

1. Zwei Würmer legen sich mit der Bauchfläche aneinander.
2. Die Drüsen des Clitellums scheiden schleimige Sekrete ab, die die Genitalregion “wie mit einer Manschette” umhüllen.
3. Sperma tritt aus der männlichen Öffnung aus, wird zu den Receptacula seminis des Partners geleitet und dort gespeichert.
4. Die beiden Würmer trennen sich.

Welche Vorgänge sich bei der Kopulation im Detail abspielen, sei im Folgenden nach [3] erläutert.

Da die Öffnungen der Receptacula seminis und der männlichen Ausführungsgänge bei den einzelnen Individuen nicht immer in Zahl und Lage übereinstimmen, legen sich die Partner so aneinander, daß das Clitellum des einen Tiers der Region der Receptacula seminis des anderen gegenüberliegt. Dabei umfaßt die ventrale Fläche des Clitellums die dünnere Spermatheca-Region fast vollständig.

Liegen die beiden Tiere nun in der richtigen Stellung zueinander, wird jedes der beiden von einem schnell erhärtenden Schleim, dem Clitellumsekret umgeben, das so eine besondere Begattungs-Schleimhülle bildet, die jedoch nur in der Spermatheca-Poren-Region beide Partner umhüllt. Eine besondere Ausprägung erfährt sie an den Enden des Clitellums, wodurch sie die Individuen hier eng aneinander schmiegt, während in der mittleren Region zwischen den beiden stärker eingeschnürten Teilen, wo die männlichen Poren und die Samenrinnen, die hier zwischen den männlichen Poren zum Clitellum hinziehen, lokalisiert sind, jedes Tier durch eine nur es selbst umgebende Schleimhülle vom Partner getrennt ist.

Das Sperma fließt innerhalb jeder der beiden Hüllen — es handelt sich bei *Lumbricus terrestris* um Zwitter — durch peristaltische Bewegung der Samenrinnen-Muskeln aus den männlichen Poren zu den Öffnungen der Receptacula seminis. Dort wird es bis zur Eiablage gespeichert, während der erst die Befruchtung des Eies vollzogen wird.

Insgesamt dauert eine solche Copula etwa zwei bis drei Stunden, wobei für den Weg des Spermas eine halbe und für die Füllung der Spermatheca<sup>2</sup> eine ganze Stunde benötigt wird.

## 4 Blutkreislauf des Regenwurms (*Lumbricus*)

### 4.1 Allgemeine Charakterisierung

Im Gegensatz zu den meisten Arthropoda besitzen Annelida und damit auch der Regenwurm (*Lumbricus*) ein geschlossenes Blutgefäßsystem, dessen Wandungen außen von Coelomepithel

---

<sup>2</sup>das Receptaculum seminis

bedeckt sind. Mit [5] können wir bei Annelida vier große Abschnitte des Blutgefäßsystems unterscheiden: Erstens ein **dorsales Längsgefäß**, das im dorsalen Mesenterium verläuft und oft nur im Vorderkörper vom Darmblutsinus getrennt ist. In diesem Gefäß fließt das Blut von hinten nach vorne. Als zweite große Struktur zieht das **Ventralgefäß** im ventralen Mesenterium entlang. In ihm ist der Blutfluß demjenigen des Dorsalgefäßes entgegengesetzt. Die in den Hohlräumen der doppelwandigen Dissepimente verlaufenden [3] **segmentalen Seitenschlingen (Ringgefäße)** verbinden die Dorsal- und Ventralgefäße miteinander. Ihre Zahl ist variabel [3]. Abschließend ist noch der **Darmblutsinus**<sup>3</sup> zu nennen, der den Mitteldarm in wechselndem Umfang umgibt.

Als **kontraktile Elemente** fungieren Ausschnitte des Rückengefäßes und der ringförmigen Gefäßschlingen, die als “Herz” arbeiten [3]. Das **Lumen der Blutgefäße** kann als Teil der primären Leibeshöhle angesprochen werden, die in diesen Abschnitten erhalten bleibt, da sich die Coelothelien<sup>4</sup> an diesen Stellen nicht in ganzer Ausdehnung fest aneinander legen, sondern eine Lücke, das spätere Blutgefäß, freilassen. Die Wand der Blutgefäße besteht also aus dem Coelothel, hier auch Peritoneum genannt, einer dem Lumen zugewandten, zellenlosen, dicken, collagenen Membran sowie dem zelligen Endothel, dessen Herkunft ungeklärt ist und dessen Existenz von einigen Zoologen gänzlich bestritten wird.

Die **Richtung des Blutflusses** ist in den einzelnen Strukturen unterschiedlich, aber für ein bestimmtes Gefäß auch bei verschiedenen Arten gleich. Im Dorsalgefäß fließt das Blut von hinten nach vorne, dem entgegengesetzt im Ventralgefäß, also von vorne nach hinten, und in den diese beiden Gefäße verbindenden Seitenschlingen schließlich von ventral nach dorsal [3].

Das **Blut** selbst stellt nach [3] einen Teil der Gewebsflüssigkeit dar und kann im Serum oder den bei manchen Arten auftretenden Blutkörperchen Sauerstoffträgermoleküle mitführen. Diese Sauerstoff transportierenden Moleküle sind in aller Regel entweder Haemoglobin oder Chlorocruorin, das Blut von *Lumbricus* ist durch Erythrocrucorin rot gefärbt. Dieser respiratorisch wirksamer Blutfarbstoff [3] besitzt gegenüber Hämoglobin ein viel höheres Molekulargewicht, das es ihm ermöglicht, trotz hoher Konzentration im Blut den osmotischen Druck desselbigen nicht bemerkenswert zu beeinflussen.

## 4.2 Blutkreislauf von *Lumbricus terrestris*

Eine sehr ausführliche Charakterisierung der funktionellen Anatomie des Blutgefäßsystems von *Lumbricus terrestris*, auf der die folgenden Ausführungen im wesentlichen basieren, findet sich in [4].

Anatomisch haben wir es zunächst mit einem **kontraktilen Rückengefäß** zu tun, das dem Darm aufliegt und bis in die Region des Pharynx zu verfolgen ist. Es treibt das Blut nach vorne, wobei ein Nach–hinten–Fließen bei der Diastole<sup>5</sup> durch Ventilkappen verhindert wird. Die **Lateralherzen** sind im siebten bis elften Segment liegende, beiderseitig aus dem Rückengefäß entspringende Gefäßschlingen, die den Oesophagus<sup>6</sup> umfassen und in das ventral vom Darm verlaufende Bauchgefäß münden. Wie das kontraktile Rückengefäß sind sie in ihrem Inneren ebenfalls mit Ventilkappen ausgerüstet. Ihre Wandung ist besonders muskelzellreich, da auch diese Gefäße zu peristaltischen Kontraktionen befähigt sind. Sie treiben das Blut vom Rücken– in das Bauchgefäß. Als **Oesophagusgefäße** werden die von vorn kommenden Längsgefäße angesprochen, die im 12. Segment in das Rückengefäß münden. Sie liegen dem Oesophagus rechts und links an. Im Bereich des Darmes münden in jedem Segment drei Gefäße. Das **Dorsoparietalgefäß**, eine sehr zarte Struktur, die, weil sie dicht am das

<sup>3</sup>lat. *sinus*, Bucht

<sup>4</sup>Coelomepithelien, [gr. *κοιλῶμα*, Höhlung, Vertiefung; *θηλειν*, üppig gedeihen, wachsen], das Coelom umgebende, aus Myoepithelzellen mit einer dem Hohlraum abgewandten Basalmembran bestehende Epithelien [2]

<sup>5</sup>Erweiterung von Gefäßabschnitten

<sup>6</sup>[griech. *οισοφαγος*, Speiseröhre], Teil des Vorderdarms ektodermaler Herkunft; wird bei Gliedertieren gehäutet [2]

Segment vorn abschließenden Dissepiment verläuft, kaum zu sehen ist, kommt vom unterhalb des Bauchgefäßes liegenden Subneuralgefäß her, wo es Seitenzweige aus der Körperwand und den Nephridien aufnimmt. Die **Dorsointestinalgefäße**, je zwei pro Segment, sind dagegen deutlich sichtbar. Sie leiten Blut aus dem vom ventral gelegenen **Bauchgefäß (Subintestinalgefäß)** gespeisten Capillarnetz der Darmwand ab. Die **Ventroparietalgefäße** schließlich ziehen vom Bauchgefäß zur Körperwand.

Nach diesen anatomischen Betrachtungen können wir mit einem **Gesamtschema des Gefäßsystems** abschließen, das alle vorher angesprochenen Details noch einmal funktionell vereinigt. Dem dorsalen Hauptgefäß, in dem das Blut von hinten nach vorne gepumpt wird, stehen zwei ventrale Gefäße gegenüber, das subintestinale Gefäß (Bauchgefäß) und das subneurale Gefäß, in denen das Blut von vorne nach hinten fließt. Als Verbindungen zwischen dem Rücken- und Bauchgefäß existieren pro Segment zwei Gefäßbögen. Der erste dieser Gefäßbögen, der sogenannte **splanchnische Bogen**, entspringt mit mehreren Wurzeln, den Ventrointestinalgefäßen, aus dem subintestinalen Gefäß und teilt sich zum Capillarnetz der Darmwand auf, das letztendlich durch die Dorsointestinalgefäße ins Rückengefäß mündet. Als zweite Struktur breitet sich der **somatische Bogen** mit capillaren Verzweigungen vor allem in der Körperwand aus. Er steht unter anderem im Dienst der Hautatmung. Sein zuführendes Gefäß ist das im Bauchgefäß entspringende Ventroparietalgefäß, als abführende Gefäße dienen die vom subneuralen zum Rückengefäß ziehenden Dorsoparietalgefäße und aus der Haut zu den Lateroneuralgefäßen ziehende Adern.

Deutlich abweichend von diesem Schema ist die vordere Kopfregion organisiert. Bedingt wird das zum einen durch die Ausbildung der seitlichen Oesophagusgefäße, besonders jedoch durch die Einschaltung der Lateralherzen, die eine direkte Verbindung zwischen Rücken- und Bauchgefäß herstellen.

## Literatur

- [1] AX, P.: *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik* (Gustav Fischer, 1999).
- [2] HERDER VERLAG (Hg.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., 1983-92 und 1994/95).
- [3] KAESTNER, A. (Hg.): *Lehrbuch der speziellen Zoologie* (Gustav Fischer, 1996). 5. Aufl. Bd. 1: Wirbellose Tiere.
- [4] STORCH, V. und WELSCH, U. (Hg.): *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 22. Aufl.
- [5] STORCH, V. und WELSCH, U.: *Systematische Zoologie* (Gustav Fischer, 1997), 5. Aufl.
- [6] WEHNER, R. und GEHRING, W.: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.