

Protokoll Deuterostomia

Tentaculata, Echinodermata, Hemichordata

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

14. Januar 2000

Einführung

Wollte man allen drei im folgenden zur Diskussion stehenden Taxa gerecht werden, dürfte der Titel des Protokolls eigentlich nicht 'Deuterostomia', sondern müßte vielmehr 'Archicoelomata', 'Archimera' oder ähnlich lauten¹, denn zu den Deuterostomia werden allgemein von den hier genannten Gruppen nur die Echinodermata und Hemichordata gezählt. Andererseits umfaßt das von JEFFERIES (1986) eingeführte Taxon Radialia [1] neben den Tentaculata, Echinodermata und Hemichordata außerdem noch die Chordata. Damit befinden wir uns schon mitten in der Problematik, die die Phylogenetische Systematik bezüglich dieser Tiergruppen zu bieten hat.

Doch zunächst möchte ich erst einmal bei dem Begriff **Deuterostomia** bleiben. Von GROBBEN (1908) eingeführt diente er ursprünglich zusammen mit seinem Gegenpart, den Protostomia, der Gliederung der als Bilateria anzusprechenden triploblastischen Metazoa. Wörtlich übersetzt Zweitmünder², aber auch als Neumünder, Rückenmarktierre oder Noto neuralia angesprochen, fassen die Deuterostomia als Taxon alle Triploblasten, also Metazoa mit drei Keimblättern, deren Blastoporus (Urmund) in Beziehung zum definitiven After steht, zusammen [7]. Konkret bedeutet dies, daß sich bei diesen Tieren — es handelt sich hierbei um die fünf Taxa Echinodermata, Hemichordata, Chordata, Chaetognatha und Pogonophora [7] — der Blastoporus zum definitiven After entwickelt, während der Mund aus einer sekundären Ektodermeinstülpung hervorgeht [11].

Probleme, die dieser strikte Untergliederung aufgrund eines einzigen Merkmales teilweise zu widersprechen scheinen, sind mit [7] zum einen die Erkenntnis, daß das "Schicksal" des Urmundes nicht so eindeutig wie ursprünglich von GROBBEN vermutet ist, aber auch die nach wie vor unsichere Stellung von Chaetognatha und Pogonophora sowie Gruppen von Protostomia, die ontogenetisch ein den Deuterostomia sehr ähnliches Verhalten zeigen. Besonders deutlich wird diese Schwierigkeit der eindeutigen Zuordnung anhand der Tentaculata: Wie [11] ausführt, werden die Tentaculata allein aufgrund der Tatsache, daß sich ihr Mund ontogenetisch aus dem Blastoporus entwickelt, ein Befund, der "freilich nur für die 18 arten umfassenden Phoroniden sicher nachgewiesen" [11] sei, zu den Protostomia gezählt, während andere Merkmale, hier sei nur auf die Bildung des Mesoderms und die Gliederung des Coeloms verwiesen, sie eindeutig in große Nähe zu den Deuterostomia rücken.

Vor der Behandlung der eigentlichen Fragen möchte ich hier noch kurz auf die drei oben genannten Gruppen eingehen, insbesondere da die Hemichordata sonst gar nicht richtig zur Sprache kämen und immer nur im Zusammenhang systematischer Fragen erwähnt würden.

¹auf die diesen Begriffen zugrundeliegende Archicoelomaten-Hypothese wird bei der Behandlung der ersten und dritten Frage eingegangen

²δεύτερος, zweiter; στόμα, Mund

Wie schon angesprochen, werden die **Tentaculata**³, auch Lophophorata, Tentakelträger, Armfühler oder Kranzföhler genannt, zu den Protostomia gezählt. Es handelt sich bei ihnen um trimere, wirbellose Tiere, die mit ihrem Lophophor⁴, eine gewöhnlich hufeisenförmige Krone von Flimmertentakeln, Plankton filtern und nur sessil aquatisch auftreten. In ihrer Ontogenese durchlaufen sie eine typische oder leicht abgewandelte Radiärfurchung sowie ein mehr oder weniger der Trochophora der Trochozoa ähnelndes Larvenstadium. Aufgrund dieser Merkmale sowie der archimeren Körper- und Coelomgliederung werden sie verschiedentlich als unmittelbare Abkömmlinge der Archicoelomata angesehen, die systematisch nahe an der Gabelung der Entwicklungslinien zu den Spiralia einerseits und letztendlich den Chordata andererseits stehen. Wie das Kladogramm (Abb. 2) zeigt, sind die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der drei Tentaculata-Taxa weitestgehend unklar, die Phoronida werden allgemein als ursprünglichste Gruppe, die Brachiopoda als am stärksten abgeleitet angesehen. [7]

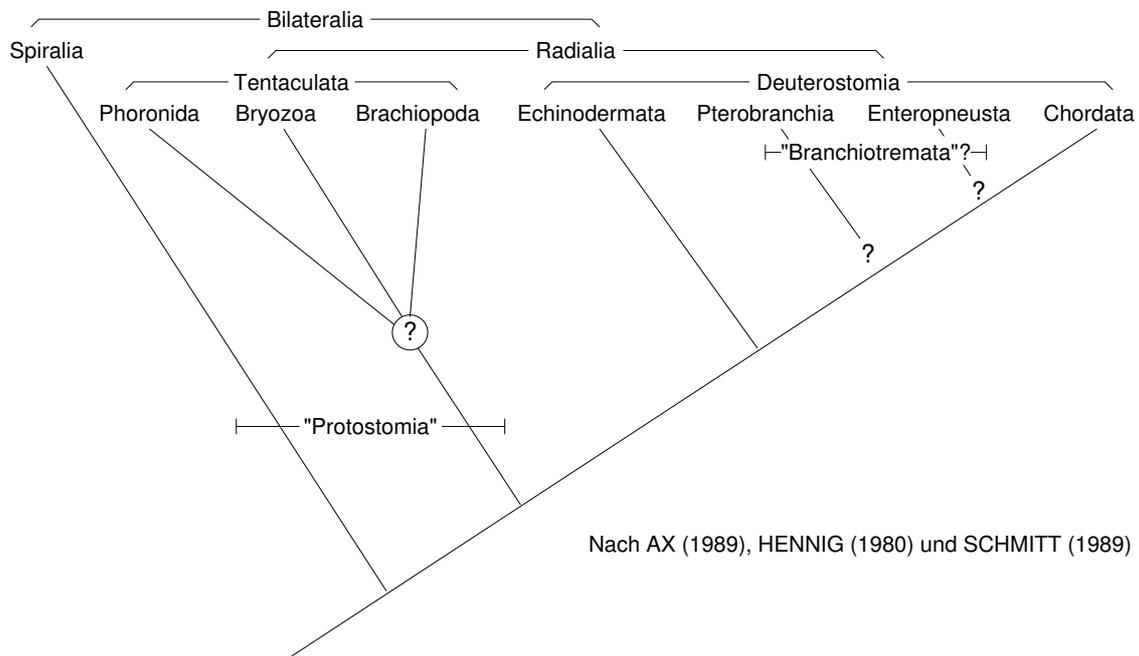


Abbildung 1: Hypothetisches Kladogramm der Bilateria (Bilateria), aus [8], verändert

Zu den **Echinodermata**⁵ möchte ich an dieser Stelle nicht viele Worte verlieren, da sie noch ausführlich dargestellt werden, interessant dagegen sind hier noch die **Hemichordata**⁶. Diese auch Branchiotremata oder deutsch Kragentiere genannte Gruppe läßt sich kurz als “any of a group of wormlike marine invertebrates closely related to the chordates and sometimes considered to constitute a phylum” [4] charakterisieren. Aufgrund ihres scheinbaren Mosaiks aus typischen Merkmalen der Echinodermata und Chordata werden sie als Bindeglied zwischen diesen beiden Taxa angesehen, wobei an typischen Merkmalen für erstere das trimere Coelom, ein intraepithelialer Nervenplexus sowie die Larvenform, für die Chordata dagegen der sich im Vorderdarm befindende innere Kiemenapparat und das dorsale Nervenrohr im Halsbereich nebst dem an eine Chorda dorsalis erinnernde Kopfskelett sowie die Deuterostomie zu nennen sind. Wie ebenfalls aus dem schon erwähnten Kladogramm (Abb. 1) hervorgeht, ist ihre Stellung im System ungewiß, ihre Monophylie gilt als sehr zweifelhaft.

³lat. *tentacula*, Föhler

⁴gr. *λόφος*, Büschel; *φορεῖν*, tragen

⁵gr. *εχῖνος*, Igel, Stachel; *δέρμα*, Haut, Fell

⁶lat. *chorda*, Saite, Strang; gr. *ἡμισυς*, halb, einseitig

Aufgaben

1. Beschreiben Sie die ontogenetische Entwicklung des trimeren Coeloms bei Seeigeln!
2. Mit welchen Argumenten läßt sich die Zugehörigkeit der Echinodermata zu den Bilateria begründen?
3. Beschreiben Sie Bau und Lebensweise von Bryozoa (Tentaculata), insbesondere Aspekte der Koloniebildung!

1 Ontogenetische Entwicklung des trimeren Coeloms bei Seeigeln

Eine trimere Coelomorganisation, also die Dreigliederung des Coeloms in Pro-, Meso- und Metacoel, tritt heute noch bei Tentaculata, Branchiotremata und Echinodermata auf, weshalb diese drei von manchen Autoren auch unter dem Begriff Archicoelomata oder Trimera zusammengefaßt werden [11]. Unter **Trimerie**⁷ versteht man dabei die Körpergliederung in die drei Abschnitte Pro-, Meso- und Metasoma, die auf genau dieser trimeren Coelomorganisation beruht [7].

Ein wenig zum Eckstein für die Behandlung der Frage wird die eindeutige Definition des Begriffes **Coelom**, der immer wieder in leicht unterschiedlichen Kontexten verwendet wurde und zu Verwechslungen führen kann. Nach AX läßt es sich kurz und knapp als “zellulär ausgekleideter Hohlraum zwischen Ektoderm und Entoderm” [1] definieren. Als erster verwendete E. HAECKEL (1873) diese Bezeichnung für die sekundäre (echte) Leibeshöhle, auch Deuterocoel genannt, die als epithelumkleideter, zwischen Körperdecke und Darm gelegener Hohlraum in Erscheinung tritt. Das Coelom verdrängt während der Ontogenese die aus dem Blastocoel hervorgehende oder aber mit dieser identische primäre Leibeshöhle, das Protoceol, weitgehend oder vollständig. [7]

Schon im neunzehnten Jahrhundert war das Coelom und insbesondere seine ontogenetische Entstehung Gegenstand vielfältiger Hypothesen und Theoriebildungen, die teilweise großen Einfluß auf die Systematik hatten. Nach einer Maximalcharakteristik von R. SIEWING (1980) kann es als Komplexsystem gekennzeichnet werden, eine Aussage mit weitreichenden Folgen für manche Theorie, wird doch dadurch eine konvergente Evolution des Coeloms eher unwahrscheinlich [7].

Die einzige Coelomtheorie, die für den gegebenen Kontext von einer gewissen Wichtigkeit ist, ist die sogenannte **Archicoelomaten-Hypothese**. Hinter diesem Begriff versteckt sich eine ganze Reihe verschiedener Hypothesen und Theorien⁸, deren gemeinsame Grundlage das Postulat eines bewimperten, bilateralen Organismus mit paariger, trimerer Coelomgliederung als Stammart der Bilateria ist. Sie alle versuchen, ein gemeinsames Konzept zur Erklärung des Ursprunges der Bilateria, der Differenzierung des Coeloms und der Entstehung der Metamerie vorzulegen. Den Ausgangspunkt bildeten dabei die als Archicoelomata zusammengefaßten Taxa der Tentaculata, Echinodermata und Hemichordata. [7]

Nicht zuletzt wegen ihrer weitreichenden Konsequenzen für das Verständnis phylogenetischer Zusammenhänge innerhalb der Bilateria wurde an der Archicoelomaten-Hypothese von manchen Autoren Kritik geübt. So verneint AX die Frage nach einer allgemeinen Homologie der bei den Bilateria als Coelom bezeichneten Hohlräume, die von dieser Hypothese impliziert wird, und führt weiter aus: “Leider wird ein traditionsreicher Begriff der Morphologie für verschiedene, nicht-homologe Organisationszüge der Bilateria verwendet.” [1, S. 117] Ein

⁷[gr. τρία, drei; μέρος, Teil], Oligomerie, Archimetamerie, heute meist durch Archimerie ersetzt [7]

⁸Die Begriffe Hypothese und Theorie werden in diesem Zusammenhang etwas kontrovers verwendet. Allgemein gilt, daß eine Hypothese eine “zunächst unbewiesene Annahme von Gesetzmäßigkeiten oder Tatsachen” ist, eine Theorie dagegen ein “System wissenschaftlich begründeter Aussagen” [zitiert nach DUDEN Fremdwörterbuch, Mannheim 1990].

weiterer in [11] formulierter Kritikpunkt ist die Schwierigkeit, die geforderte Rückbildung von Pro- und Mesocoel bei Annelida, Mollusca und Arthropoda einerseits sowie Chordata andererseits embryologisch zu belegen. Diese Überprüfung der Hypothese ist aber notwendig, da sich die Phylogenese des Coeloms vor dem Kambrium vollzogen haben soll, was eine Rekonstruktion aus fossilem Material unmöglich macht [7]. “Das Coelom hat sich evolutiv aber nicht als Verwandtschaftskriterium für Phylogenetiker, sondern als Teil eines Hydroskeletts im Funktionskreis der Fortbewegung entwickelt.” [11, S. 631]

Nach dieser Darstellung des Kontextes, in dem das trimere Coelom in der Diskussion des Phylogenetischen Systems steht, sei auf die ontogenetische Entwicklung desselben eingegangen. Hierbei lassen sich grob drei Abschnitte unterscheiden, die auch im Folgenden zur Gliederung Verwendung finden sollen: (1) die Entstehung des trimeren Coeloms, (2) die Vorgänge während der Metamorphose und (3) die Bildungen der drei Coelomhöhlen.

1.1 Entstehung des trimeren Coeloms

Das trimere Coelom der Echinodermata entsteht durch Enterocoelie⁹ [12], also als Abfaltung seitlicher Urdarmausstülpungen [7]. Am Beginn der Differenzierung steht dabei ein epitheliales Bläschen, das sich nach der Gastrulation vom Urdarmdach abschnürt. Anschließend teilt sich dieses Bläschen in ein linkes und ein rechtes, die beide caudad¹⁰ in der bilateralen Larve auswachsen und beginnen, sich in drei Abschnitte — Proto-coel (Axocoel), Mesocoel (Hydrocoel) und Metacoel (Somatocoel) — zu gliedern. Das Somatocoel entsteht dabei beiderseits des larvalen Mitteldarmes durch Abtrennung der caudalen Teile der epithelialen Bläschen, ist also als linkes, später hypogastrisches, und rechtes (epigastrisches) Somatocoel ausgebildet. Alle diese Vorgänge erfahren im wesentlichen eine Konzentration auf die linke Körperhälfte, wodurch der Übergang von der Bilateral- zur pentameren Radialsymmetrie gefördert wird. [12]

1.2 Metamorphose

Wie schon angesprochen, laufen in den beiden Körperhälften unterschiedliche Differenzierungsvorgänge ab, die im wesentlichen für die Gestalt- und Symmetrieveränderungen verantwortlich sind.

In der **linken Körperhälfte** beginnt sich das rostral¹¹ auf der linken Seite des larvalen Pharynx gelegene linke Axocoel zu differenzieren und mündet alsbald über einen Kanal an der Dorsalseite den mit der Madreporenplatte verbundenen Hydroporus, nach außen. Das hinter ihm gelegene linke Hydrocoel vergrößert rasch sein Volumen, bleibt jedoch mit dem Axocoel über einen Kanal, den späteren Steinkanal, der in einem Interradius von der aboralen zur oralen Seite zieht und seinen Namen den in ihm enthaltenen Skleriteinlagerungen verdankt, verbunden. Das linke Hydrocoel schließlich wächst halbmondförmig um den Mund herum aus und schließt sich im Ergebnis zu einem Rungkanal, von dem aus je ein Radiärkanal in die späteren Radien auszuwachsen beginnt. Mit diesem Stand der Entwicklung sind somit alle Voraussetzungen für die pentamere Radiärsymmetrie gegeben. [12]

Die Vorgänge der **rechten Körperhälfte** sind dagegen vergleichsweise spärlich und daher schnell aufgezählt. Zunächst tritt auch hier, allerdings nur für kurze Zeit, ein Axo-Hydrocoelbläschen auf, das sich teilt. Das entstehende rechte Hydrocoelbläschen wird reduziert, die durch Abgliederung vom caudalen Ende des Axocoels entstandene Dorsalblase, auch Dorsalsack genannt, lagert sich dagegen an den Kanal des Hydroporus an. [12]

⁹gr. *έντερον*, Darm, Eingeweide; *κοιλῶμα*, Höhlung, Vertiefung

¹⁰[lat. *cauda*, Schwanz], schwanzwärts

¹¹[lat. *rostralis*, zum Vorderteil, Schnabel gehörend], zum vorderen Körperende hin gelegen

1.3 Bildungen der drei Coelomhöhlen

Als Modell für die Beschreibung der sich aus den drei Coelomhöhlen entwickelnden Strukturen sei hier ein Vertreter der “Regularia”, also mit ausgeprägter pentamerer Radialsymmetrie, nicht mit tertiär überformter Bilateralsymmetrie, gewählt.

1.3.1 Somatocoel

Im Vergleich zu den beiden anderen Coelomhöhlen gibt es zum Somatocoel relativ wenig zu sagen: Es schließt mit seinen beiden Teilen den Darmtrakt ein und bildet dadurch gut entwickelte Mesenterien¹². Hierbei ist der orale (periviscerale) Anteil, auch als **hypogastrisches System**¹³ bezeichnet, stets voluminöser und bei Echinoida besonders stark ausgeprägt: Er füllt etwa drei Viertel des Innenraumes der Corona¹⁴ aus. [12]

Der weite orale Somatocoelring ist in mehrere Teilräume gegliedert, die den Kieferapparat enthalten. Gleichzeitig dient er als Ausgangspunkt für fünf zwischen den Radiärnerven und den Radiärkanälen des Hydrocoels liegende sogenannte **Hyponeuralkanäle**. Durch Auswachsen aus dem aboralen Ende des linken Somatocoels entsteht der dem oralen Ring gegenüberliegende aborale Somatocoelring, der den Enddarm umringt, mit fünf **Gonadsäcken** ausgestattet ist und von dem in Verbindung mit dem Häimalsystem des Axialorgans stehenden zentralen Hämalring des Hämal- oder Blutgefäßsystems begleitet wird. [12]

1.3.2 Hydrocoel

Stets einen oralen, etwas proximal zum somatocoelen Hyponeuralsystem liegenden Ringkanal bildet das Hydrocoel der Echinodermata, das durch den Steinkanal und über den aboralen Hydroporus des Axocoels mit der Außenwelt in Verbindung steht. Eine besondere Bedeutung kommt in diesem Zusammenhang der Madreporenplatte¹⁵, einer siebförmig durchbrochenen Platte am aboralen Körperpol, als Ort der von Bindegewebe eingeschlossenen Ausmündungen des Hydroporuskanales zu. Zwei Sonderbildungen dieses Coelomsystems sind zum einen die unpaaren und kurz gestielten **Tiedemannschen Körperchen**, kurze, verzweigte Kanäle des Hydrocoels, die möglicherweise eine Funktion als Sammel- und Umsetzungsort für wandernde Coelomocyten¹⁶ übernehmen, zum anderen das Ambulacralsystem, dem vielfältige Funktionen zukommen. [12]

Als von den Radiärkanälen des Hydrocoels entspringender Tentakel- und Füßchenapparat dient das **Ambulacralsystem** sowohl dem Nahrungserwerb und der Fortbewegung als auch dem Gasaustausch, der Exkretion und Osmoregulation und mittels Rezeptorzellen sogar der Informationsaufnahme aus der Umwelt. Die große Beweglichkeit verdankt es seiner Dünnwandigkeit. Tentakeln oder Füßchen nennt man die paarig rechts oder links vom Radiärkanal des Hydrocoels angeordneten und mit diesem durch einen Zuleitungskanal verbundenen Anhänge des Ambulacralsystems, deren Außenwand nur aus einer Epidermis, gefolgt von einer Bindegewebsschicht mit vorwiegend zirkulären Kollagenfaserbündeln und einer finalen Längsmuskelschicht der Hydrocoelwand gebildet wird. [12]

Grundsätzlich entspricht das Hydrocoel der Echinoida dem soeben geschilderten Eleutherozoa-Plan: Der Steinkanal beginnt aboral im Axocoel der Madreporenblase und steigt bis zum Ringkanal ab, die dreieckig lappenförmig ausgebildeten Tiedemannschen Körper liegen

¹²[*μέσος*, mitten, zwischen; *έντερον*, Darm] Falten der Coelomwand; dient bei coelomaten Tieren der Aufhängung des Darmes

¹³[*ύπο*, unter, unterhalb; *γαστήρ*, Bauch, Magen] hier: im unteren Bauchbereich (oral) liegendes Somatocoel

¹⁴[lat. *corona*, Kranz, Krone], das kugelige Skelett der Echinoida [12]

¹⁵it. *madre*, Mutter; *poro*, Pore

¹⁶[*κοιλώμα*, Höhlung, Vertiefung; *κύτος*, Höhlung, Zelle], oft amöboid bewegliche, phagocytäre Zellen im Coelom mit unterschiedlichen Aufgaben (zelluläre Abwehrreaktionen, Wundverschlüsse, Regeneration und Resorption); können Pigmente enthalten [12]

in Fünffzahl interradiar. Vom Ringkanal abgehende Radiärkanäle gehen bis zum Peristom¹⁷, ziehen von hier auf der Innenseite der Corona unter den Ambulacralplatten bis zum als Periproct bezeichneten Analfeld der Aftermündung und treten dort durch Endtentakeln nach außen. [12]

Als Sonderbildung des versenkten Ambulacralsystems (Wassergefäßsystems [9]), die nicht bei allen Echinodermata auftritt, finden wir bei Echinoida **Epineuralkanäle**, die durch das Schließen der Epineuralfalte über dem Epineuralnerv in der Ontogenese entstehen und versenkten Ambulacralrinnen [9] entsprechen. Wir finden demzufolge auf der Innenseite der Corona drei übereinanderliegende Kanalsysteme — ein Fakt, der nicht gerade zur Übersichtlichkeit der Beschreibung beiträgt. Zuerst liegt der soeben beschriebene Epineuralkanal, in dessen Innenwand der ektoneurale Radiärnerv entlangzieht, darüber der somatocoele Hyponeuralkanal, ganz oben schließlich der Radiärkanal des Hydrocoels. Beiderseits dieser Kanalsysteme liegen dreieckige, stark abgeplattete **Ampullen**, die jeweils über einen kurzen Kanal mit dem hydrocoelen Radiärkanal in Verbindung stehen. Gleich zwei Kanälchen zu einer Ampulle bilden die **Füßchen** der Echinoida aus, eine sie gegenüber allen anderen Gruppen der Eleutherozoa auszeichnende anatomische Besonderheit, die je zwei einem Fuß zugeordnete Poren auf der Außenseite der Ambulacralplatte zur Folge hat. Neben ihrer Kiemenfunktion und der damit verbundenen Rolle im Gasaustausch liegt ihre hauptsächliche Aufgabe in der Fortbewegung sowie der Anhaftung am Substrat, durch Rezeptoren in der Epidermis ist eine Funktion als Sinnestentakeln möglich. Aufgrund dieser großen Vielfalt und Variabilität ihrer Ausgestaltung nehmen die Füßchen der Echinoida im Vergleich mit denen aller anderen Echinodermata eine Sonderstellung ein. [12]

1.3.3 Axocoel

Ontogenetisch aus der linken larvalen Anlage entstehend, ist das Axocoel über einen Hydroporus, der zur vielporigen Madreporenplatte umgebaut ist, mit der Außenwelt verbunden. Unterhalb dieses Hydroporus liegt als Erweiterung die in den Steinkanal mündende Ampulle, seitlich unter dieser wiederum die Dorsalblase, ein abgegrenzter Raum, in deren Boden ein Fortsatz des Axialorgans eingesenkt ist. Diese folgerichtig als **“Fortsatzsinus”** bezeichnete Struktur entsteht aus der rechten Axocoelanlage, möglicherweise auch aus der Hydrocoelanlage. Sie ist mit Epithelmuskelzellen ausgestattet, kann sich daher rhythmisch kontrahieren und pulsiert langsam in wechselnder Richtung, woraus ein langsamer Transport zu Gonaden und eine Bewegung des Inhaltes der Madreporenplatte resultiert. Wegen dieser pulsierenden Bewegungen und verstärkt durch den Versuch, die Dorsalblase über die Embryogenese mit dem Perikardialbläschen der Hemichordata zu homologisieren, wird dieser Fortsatzsinus von manchem Autor als Herz bezeichnet. Als Gegenargumente gegen diese Bezeichnung können zum einen die im Verhältnis zur Gesamtgröße des Organismus winzige Ausdehnung, zum anderen die blinden Endungen der oralen und aboralen Gefäße des Hämalsystems, die eine Zirkulation unmöglich machen, herangezogen werden. [12]

Entlang des sogenannten dorsalen Mesenteriums setzt sich das Axocoel, begleitet vom Steinkanal, fort. In seinem Inneren entwickelt sich, außen von der Somatocoelwand begrenzt, das **Axialorgan**¹⁸, das im Anschluß an die Ampulle als Protocoelampulle [9] mächtig entwickelt ist und auch einen Fortsatz in die Dorsalblase, den schon angesprochenen Fortsatzsinus, abgibt. Außer im Axialorgan ist das Hämäl- oder Blutgefäßsystem auch im den Darm und im aboralen Ringsystem mit den Gonaden gut entwickelt, einerseits in Form von Radiärlakunen zwischen den Hyponeuralkanälen und den Radiärkanälen des Hydrocoels, andererseits als den hydrocoelen Radiärkanal begleitende Ringlakune, die mit dem Hämalsystem

¹⁷[περί, in der Umgebung von; στόμα, Mund], das Mundfeld der Echinoida

¹⁸zentrales Organ des Blutgefäßsystems, in der Wand des Axocoels gelegen und als kontraktile, von anastomosierenden Blutgefäßen durchzogener bindegewebiger Strang bräunlicher bis braunroter Färbung ausgebildet [9]

des Axialorgans und den großen Darmlakunen in Verbindung steht und Ausgangspunkt der Radiärlakunen ist. [12]

Da die Darstellung der Coelomräume und ihrer Differenzierungen zugegeben nicht gerade übersichtlich war, sei abschließend noch einmal eine kurze Übersicht über die Strukturen, gegliedert nach Körperregionen, gegeben. Oral liegt der Ringkanal des Hydrocoels mit seinen fünf abgehenden Radiärkanälen und ebenfalls in Fünzfahl vorliegenden Tiedemannschen Körperchen sowie der unterhalb des hydrocoelen Ringkanals gelegene somatocoele Ringkanal mit den fünf von ihm ausgehenden Hyponeuralkanälen. Unterhalb dieser beiden Strukturen befindet sich schließlich der nicht bei allen Eleutherozoa auftretende Epineuralkanal. Als aborale Strukturen sind der Somatocoelring mit fünf Gonadensäcken und der in Verbindung mit dem Hämalorgan des Axialorgans stehende Hämalring zu nennen. Zwischen diesen auf die beiden Körperpole konzentrierten Strukturen liegen noch der Steinkanal und in diesem das in seinem Inneren das Axialorgan differenzierende Axocoel. [12]

2 Argumente für die Zugehörigkeit der Echinodermata zu den Bilateria

Die Eingliederung der Echinodermata in das System der Tiere blickt auf eine bewegte Geschichte in den letzten zwei Jahrhunderten zurück: “In the early part of the 19th century, Echinodermata was recognized as a distinct group of animals and was occasionally associated with the cnidarians and selected other phyla in a division of the animal kingdom known as the Radiata” [4]. Heute werden sie meist zu den Deuterostomia gerechnet, doch scheint ihre genaue Stellung im System nach wie vor sehr vage zu sein. Das liegt wohl in erster Linie an der Körpergestalt der adulten Tiere, die sich durch ihre fünfstrahlige Radiärsymmetrie, auch als Pentamerie bezeichnet, grundlegend von allen übrigen Taxa unterscheiden [9]. Diese Pentamerie ist es auch, die sie als “wohl eigenartigsten und am strengsten umrissenen Stamm¹⁹ der Invertebraten” [11, S. 710] erscheinen läßt.

Eine erste, relativ grobe Übersicht der Stellung der Echinodermata zeigt Abb. 2, etwas detaillierter beleuchtet Abb. 1 das System der Bilateria (Bilateralia), geht insbesondere auf die noch in der dritten Aufgabe näher zu betrachtenden Bryozoa ein, gibt aber gleichzeitig durch die angedeuteten Unsicherheiten einen deutlichen Hinweis auf die Vorläufigkeit all dieser Systematisierungsversuche.

Eine Zugehörigkeit der Echinodermata zu den Bilateria wird heute, zumindest in der allgemeineren Literatur, nicht mehr in Frage gestellt, ihre exakte Begründung erfordert jedoch ein etwas tieferes Eindringen in Grundmuster und Autapomorphien der beteiligten ranghohen Taxa. Ein wenig erschwert wird diese Betrachtung dadurch, daß rund 95% aller Tiere zu den Bilateria zählen [7], eine Tatsache, die später noch kurz begründet werden soll.

Um dieses umfassende Thema etwas zu untergliedern, möchte ich in einem ersten Teil die Echinodermata als Gruppe kurz charakterisieren und daran anschließend das Grundmuster der Bilateria sowie seine Umsetzung bei den Echinodermata vorstellen und beschreiben. In einem abschließenden dritten Teil wird dann die Pentamerie und deren Verhältnis zur Bilateralsymmetrie im Mittelpunkt der Betrachtungen stehen.

2.1 Kurze Vorstellung der Echinodermata

Wie schon wiederholt angesprochen, zählen die Echinodermata zu den am strengsten umrissenen Taxa des Tierreiches [11], was schon äußerlich durch ihre auffallend andere Symmetrie zum Vorschein kommt, sich aber auch in anderen, auf den ersten Blick eher verborgenen Strukturen fortsetzt.

¹⁹Die Tatsache, daß die Phylogenetische Systematik keine Unterteilung in Klassen, Stämme und dergleichen kennt, tut dieser Aussage keinen Abbruch, begründet sie doch die Monophylie der Echinodermata.

Da für eine Einordnung im phylogenetischen System in erster Linie Autapomorphien relevant sind, diese allerdings meist kein umfassendes Bild einer Tiergruppe repräsentieren — was ja auch gar nicht ihr Sinn ist —, dieses hier jedoch von Wert ist, um die Echinodermata sowohl in übereinstimmenden als auch abweichenden Merkmalen mit anderen Taxa der Bilateria vergleichen zu können, werde ich die Besprechung der Merkmale dieses Taxons auf eben diese Art in Autapomorphien einerseits und weitere Merkmale von Bedeutung andererseits untergliedern.

2.1.1 Herausragende Autapomorphien

Als erste Apomorphie muß an dieser Stelle die schon mehrfach zitierte **Pentamerie**²⁰ genannt werden. Diese radiäre “Fünfteiligkeit”, so die Wortbedeutung, entsteht als Konsequenz einer den Körper völlig umgestaltenden Metamorphose, die den Übergang von der bilateralsymmetrischen Larve zum adulten, pentameren Tier markiert. Hierin liegt auch die Betrachtung der Pentamerie als sekundäres Phänomen begründet: Gemäß des HAECKELschen biogenetischen Grundgesetzes, die Ontogenese eines Organismus bedeute die Rekapitulation seiner Phylogenese²¹, wird die Entstehung der Pentamerie auch in der Phylogenese aus einer ursprünglich bilateralsymmetrischen Urform postuliert, die dann nach und nach sessil wurde und sich tiefgreifend umgestaltete. Doch dazu später mehr. Mit der Charakterisierung als sekundär ausgeprägtes Merkmal geht auch eine deutliche Abgrenzung gegenüber der primären Pentamerie der Cnidaria einher [9], die im vorigen Jahrhundert, wie schon angesprochen, neben anderen Charakteristika zur Zusammenfassung dieser beiden zu einem gemeinsamen Taxon führte.

Als zweites wichtiges, allerdings nur in [12] angesprochenes autapomorphes Merkmal sei das **mutabel connective tissue**, kurz MCT, zu deutsch veränderliches Bindegewebe, erwähnt. Es handelt sich hier um eine erst seit kurzem bekannte, im gesamten Tierreich ihresgleichen suchende Fähigkeit des Bindegewebes: Es kann gesteuert rasch versteifen oder genauso schnell extrem erschlaffen. Diese Veränderungen werden nervös gesteuert und bewirken Verlagerungsprozesse von Na^+ - und Ca^{2+} -Ionen an den die Kollagenfasern miteinander vernetzenden Glykoproteinen der Bindegewebsmatrix. Eine besondere Bedeutung kommt bei diesen Prozessen scheinbar den zwischen den Kollagenfasern und den steuernden Nerven liegenden juxtaligamentalen Zellen zu.

Welche Funktion und Bedeutung kommt diesem zunächst seltsam anmutenden und abstrakten MTC zu? Nun, durch die Versteifung von Gewebeteilen kann mit einem Minimal-einsatz von Energie sehr effektiv die Muskeltätigkeit unterstützt werden, da die Strukturen einfach in ihrer Stellung fixiert werden. Zudem erhalten Stacheln, Füßchen oder auch ganze Arme durch die Aussteifung von Sehnen, Bändern und Bindegewebsstrukturen eine lange andauernde Festigkeit. Besondere Bedeutung hat dies für die Aufrechterhaltung von Filterstellungen des gesamten Körpers einerseits und die Kompensation der Wasserbewegung andererseits.

Wegen dieses anscheinend grundlegenden Einflusses auf die Lebensweise vermutet [12] auch eine herausragende Bedeutung dieses Merkmals für die Evolution der Echinodermata.

2.1.2 Weitere für die Systematik wichtige Merkmale

Neben den genannten Autapomorphien kommt einem ganzen Merkmalskomplex besondere Bedeutung bezüglich der Systematik der Echinodermata zu: der biphasische Lebenszyklus. Eines der hier vereinigten Charakteristika ist die **Getrenntgeschlechtlichkeit**. Sie ist, bis auf wenige, nur von Asterida, Ophiurida und Holothurida bekannte Ausnahmen sehr konsequent ausgeprägt. Die deutliche Ausprägung eines Sexualdimorphismusses fehlt. Weitere mit

²⁰gr. πέντε, fünf; μέρος, Teil

²¹zitiert nach [11]; in dieser Form zwar einprägsam, aber nach [11] zu einseitig

diesem Lebenszyklus in Zusammenhang zu bringende Merkmale sind die typische **Radialfurchung** mit deutlicher Invaginationsgastrula — auch hier gibt es in Gestalt dotterreicher Eier eine Ausnahme, sowie die **planktotrophe Larve** mit ihrer schon angesprochenen Metamorphose.

2.1.3 Historische Einordnung: Fossilmaterial

Geht man einmal nur von der Theorie aus, so müßte eine Abstammung der Echinodermata sich ja eigentlich auch über Fossilfunde erhellen lassen, denn wenn sie schon in sehr alten Schichten, also sehr frühzeitig, aufträten, ließe das auf eine basale Stellung im System schließen.

Soweit die Theorie, doch in der Praxis gestaltet sich dieser Ansatz als weit schwieriger: Als sicher gilt lediglich, daß Fossilien von Echinodermata in Schichten aus dem Kambrium auftreten. Inwieweit sie schon in der sogenannten Ediacara-Fauna²² vertreten waren, scheint ungewiß, und daran wird sich wohl auch auf längere Sicht nicht allzu viel ändern: “Higher taxonomic assignments are controversial, however, because critical diagnostic features are not evident.” [4] Wir stehen also vor dem Problem, daß erste fossile Echinodermata, wenn nicht zeitgleich, dann doch zumindest in geologischen Zeiträumen betrachtet unwesentlich später als die ersten bekannten Metazoa “vor 700 Millionen Jahren am Ende der letzten präkambrischen Vereisungsphase der Erde” [11] auftreten. Zudem steht diese Tatsache im Kontext einer Radiation der Metazoa im Unteren Kambrium: Ab dieser Zeit, etwa 530 Millionen Jahre vor heute, sind uns über zehntausend fossile Arten bekannt, darunter auch Echinodermata.

Trotz dieses Unvermögens, die Entstehung der Echinodermata in einem evolutiven Kontext zeitlich einzugrenzen, ermöglichen die ältesten fossilen Funde von diesem Taxon zuzurechnenden Species die Entwicklung eines Grundmusters, das recht erstaunliches zutage fördert: “Many of the earliest echinoderms either lacked symmetry or were bilaterally symmetrical.” [4] Allerdings waren auch diese Formen wohl schon sessil [9], und die schon früh einsetzende Tendenz zur Radiärsymmetrie wurde wahrscheinlich zum beherrschenden, die ursprünglich bilaterale Anatomie überdeckenden, Faktor.

2.2 Das Grundmuster der Bilateria und seine Umsetzung bei den Echinodermata

Nach einer groben Skizzierung der spezifischen Merkmale der Echinodermata erscheint es mir am überzeugendsten, die Zugehörigkeit dieses Taxons zu den Bilateria durch einen schrittweisen Vergleich mit dem Grundmuster der Bilateria, Radialia und Deuterostomia zu begründen. Ein wenig vereinfacht wird dieses Unterfangen dadurch, daß unter dieser Maßgabe einer Einordnung der Echinodermata in die Deuterostomia der grobe Fahrplan abgesteckt ist und solche Merkmale im Grundmuster der anderen ranghohen Taxa, die für die Deuterostomia nicht zutreffen, keiner längeren Erläuterungen bedürfen.

2.2.1 Das Grundmuster der Bilateria

Als grober Fahrplan für den Vergleich des Grundmusters der Bilateria mit den Echinodermata soll die Darstellung der Grundmuster-Merkmale nach AX in [1] dienen. Wie schon bei der Vorstellung der Echinodermata werde ich dabei eine Gliederung in Autapomorphien und Plesiomorphien vornehmen.

²²Die Ediacara-Fauna, nach dem Ort ihrer ersten Entdeckung in Südaustralien benannt, ist eine “spätpräkambrische Faunen-Assoziation weichkörperiger Wirbelloser” [7]. Die in ihr enthaltenen Fossilien sind etwa 650 Millionen Jahre alt und meist von einfachem Bau [4].

Autapomorphien der Bilateria Die sicher herausragende Autapomorphie der Bilateria ist das Auftreten eines polar organisierten Körpers mit einer daraus sich ergebenden **Bilateralsymmetrie**: Eine Sagittalebene teilt den Körper in der Längsachse in eine rechte und linke Hälfte. Vorder- und Hinterende laufen konisch zusammen. Bei den Echinodermata findet sich eine solche Symmetrie, wie schon mehrfach angesprochen, nur bei den Larven.

Auch ein subepidermaler **Hautmuskelschlauch** aus äußeren Ring- und inneren Längsmuskeln ist innerhalb der Echinodermata zu finden: “Internal to the dermis are circular and longitudinal muscle layers.” [4] Dagegen gibt es bezüglich der paarigen **Protonephridien** ektodermaler Herkunft, wie sie das Grundmuster der Bilateria aufweist, Schwierigkeiten im Vergleich mit den Echinodermata. Laut [12] weisen sie keine echten Exkretionsorgane auf, [9] diagnostiziert für die Kanäle der Madreporenplatte einen Ursprung aus Metanephridien. Trotz dieser offensichtlichen Uneinigkeit scheint es bei Echinodermata keine Protonephridien in typischer Ausprägung zu geben, nicht zuletzt, weil sie offensichtlich über dünne Wände von Organen wie Füßchen, Kiemen oder auch der Körperwand Stoffwechsellendprodukte ausscheiden [12].

Ein mit der gerichteten Fortbewegungsweise der Bilateria, die vermutlich auch die Entwicklung der Bilateralsymmetrie gefördert hat, in Zusammenhang stehendes Merkmal ist das **Zentralnervensystem mit Gehirn** im Vorderende. Wahrscheinlich aufgrund der Radialsymmetrie und dem damit verbundenen Fehlen eines Körpervorderpols besitzen die Echinodermata kein echtes Nervenzentrum [11]. Dennoch ist “das Nervensystem der Echinodermata... überraschend komplex.” [9]. Es erinnert im Aufbau an das der Cnidaria und Hemichordata [12] und läßt sich in drei Systeme, das ekto- oder epineurale, das hyponeurale und das aborale Nervensystem, unterscheiden [12].

Plesiomorphe Merkmale im Grundmuster der Bilateria Auch bei den plesiomorphen Grundmuster-Merkmalen der Bilateria finden sich gute Übereinstimmungen mit den Echinodermata. So stimmt die **Körpergröße** im Millimeterbereich, zumindest für die Larven der Echinodermata, überein: Während die normale Größe dieser Larven nicht selten unter einem Millimeter liegt, finden sich bei Holothuriota bis fünfzehn, bei Bipinnaria-Larven der Asteroida sogar eventuell fünfundzwanzig Millimeter lange Individuen [4].

Ebenso wie die ursprünglichen Bilateria sind auch die Echinodermata **Benthalbewohner**²³ — mit Ausnahme weniger bathypelagischer Seegurkenarten [12], und auch die Epidermiszellen besitzen je nur ein Cilium [12]. Unterschiedlich sind dagegen die Verhältnisse bezüglich des **Afters**. Herrscht im Grundmuster der Bilateria noch ein afterloser Darm mit im Vorderkörper gelegener Mundöffnung vor, besitzen Echinodermata einen aus dem Blastoporus entstandenen After und einen in der Embryogenese neu angelegten Mund, was sie als Deuterostomia ausweist. [4]

Seit jeher in der Systematik mit Schwierigkeiten verbunden war die Frage nach den **Körperhöhlräumen**, seien sie nun primär oder sekundär, als Coelom anzusprechen, homologisierbar. Wohl nicht zuletzt durch diese Unsicherheiten geleitet postuliert AX in [1] eine kompakte acoelomate Organisation im Grundmuster der Bilateria, auf deren Basis sich dann verschiedentlich in den einzelnen Gruppen der Spiralia, Radialia und Nemathelminthes Hohlräume als konvergente Strukturen herausgebildet haben sollen. Den Echinodermata kommt hier der trimere Körperbau als Plesiomorphie aus dem Radialia-Grundmuster [12] zu, es handelt sich dabei um sekundäre Leibeshöhlen, hier auch als Coelom bezeichnet, mit myoepithelialer Auskleidung.

Was die **monciliären Sinneszellen** der Bilateria betrifft, so gibt es hier für die Echinodermata lediglich anzumerken, daß hier neben eben solchen monociliären Rezeptorzellen auch Zellen ohne Cilium bekannt sind [12], die aber im Rahmen der Systematik mit Leichtigkeit als sekundäre Rückbildung deutbar sein dürften.

²³[gr. *βευθος*, Tiefe], Bodenbereich der Gewässer

Ebenso wenige Unterschiede gibt es in der Frage der **Getrenntgeschlechtlichkeit**, auch wenn bei einigen Echinodermenarten Parthenogenese auftritt, so beispielsweise bei *Asterias rubens* [12]. Zwitter sind hingegen nur von sehr wenigen Arten bekannt — zahlenmäßig weniger als zehn —, und zwar ausschließlich von Ophiuroida (Schlangensterne), Asterozoa (Seesterne) und Holothurozoa (Seegurken). Auch die **freie Ausschüttung der Gameten** und die **äußere Befruchtung** im Wasser ist dazu angetan, die große Übereinstimmung der Merkmale der Echinodermata mit dem Grundmuster der Bilateria zu demonstrieren. Lediglich das Ablaichen wird bei Echinodermata in dicht lebenden Populationen synchronisiert [12]. Als letztes gemeinsames Merkmal sei hier noch auf die Radiärfurchung der Zygote während der Embryogenese hingewiesen.

Abschließend noch als Unterschied genannt sei der biphasische **Lebenszyklus** der Echinodermata, der im Gegensatz zur direkten Entwicklung ohne Larvenstadien steht, wie im Grundmuster der Bilateria verankert. Allerdings läßt sich dieser biphasische Lebenszyklus mit dem Grundmuster der Deuterostomia begründen und stellt damit ein weiteres Argument für die Eingliederung der Echinodermata in dieses Taxon dar.

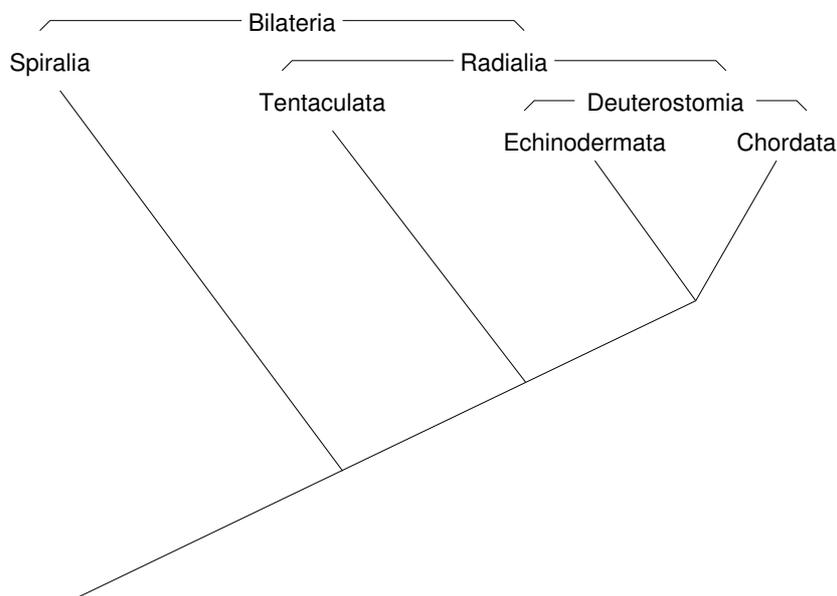


Abbildung 2: Die phylogenetische Verwandtschaft innerhalb der Bilateria unter Betonung der Eingliederung der Echinodermata, kombiniert nach [1] und HEJNOL in [2]

2.2.2 Abwandlungen innerhalb der Radialia

Als Adelphotaxon der Spiralia vereinen die Radialia das Paraphylum “Tentaculata”, die Phoronida, Brachiopoda und Bryozoa, mit den Deuterostomia (vgl. Abb. 2). Der Begriff Radialia wurde erst 1986 von JEFFERIES eingeführt und ist aufgrund der Plesiomorphie der Radialfurchung etwas unglücklich [1]. Als Gründe für die Zusammenfassung der beiden Taxa zu den Radialia werden die ursprünglich basiepitheliale Organisation des Nervensystems und der trimere Körperbau angenommen [12], ein “getrennter Ursprung von Deuterostomia und Tentaculata aus dem diploblastischen Organisationsniveau” [12] ist jedoch nach wie vor in Diskussion.

Autapomorphien der Radialia “In der Stammlinie der Radialia vollzog sich der Übergang von einem vagilen Oberflächenbewohner zu einem sedentären Organismus, wahrscheinlich zu einer röhrenbildenden Art — vergleichbar etwa den Phoronida oder den Pterobran-

chia.” [1, S. 130] Diese **sedentäre Lebensweise** finden wir auch bei den primär sessilen [7] Echinodermata — die Sessilität wird zur Erklärung der Pentamerie herangezogen —, deren ursprüngliche Technik des Nahrungserwerbs in passivem Filtrieren bestanden haben könnte, eine Form der Ernährung, wie sie sich rezent bei Crinoida findet [12]. In Korrelation mit dieser Lebensweise sieht AX das Auftreten von **Tentakeln** im Grundmuster der Radialia [1], und auch in einigen Gruppen der Echinodermata sind solche vornehmlich dem Nahrungserwerb dienenden Strukturen ausgebildet, so etwa als Tentakeltriaden an den Pinnulae der Arme der Crinoida oder als schildförmige Tentakeln der Holothuroida [12].

Auch das konvergent zum Coelom der Annelida in der Stammart der Radialia evolvierte **Hydroskelett**, das als sekundäre Leibeshöhle mit myoepithelialer Auskleidung auftritt, wobei unklar bleibt, ob im Grundmuster zwei oder drei Coelomsackgarnituren anzusetzen sind, findet sich als trimeres Coelom, dessen Entstehung in Aufgabe 1 explizit erläutert wurde, bei Echinodermata. Ein wenig größer sind dagegen die Differenzen bezüglich des **After**s, der als zu den innerhalb der Spiralia entstandenen Strukturen Proctodaeum und After konvergente Autapomorphie der Radialia gesehen wird [1]. Grundsätzlich finden wir eine solche Struktur innerhalb der Echinodermata, eine Ausnahme stellen hier allerdings die Ophiurida und einige urtümliche Asteroida dar [12].

Dagegen kann die oben genannte ursprünglich **basiepitheliale Organisation des Nervensystems** durchaus als eine aus dem Grundmuster der Radialia übernommene Plesiomorphie der Echinodermata betrachtet werden, dominiert doch bei Eleutherozoa²⁴ dieser ekto-neurale Teil des recht komplex aufgebauten Nervensystems gegenüber den beiden anderen Komponenten [12].

2.2.3 Abwandlungen der Deuterostomia

Die Deuterostomia, wörtlich “Zweitmünder”, lassen sich aufgrund ihrer namengebenden Autapomorphie, der ontogenetischen Entstehung des Mundes während der Gastrulation als dem als Blastoporus bezeichneten, zum After werdenden Urmund gegenüberliegender Durchbruch des Urdarmes [11], relativ gut als Monophylum begründen. Da aufgrund von Untersuchungen der Embryogenese für die Echinodermata dieser Gastrulations-Modus nachgewiesen werden konnte — Echinoida-Eier sind eines der Paradeobjekte der Untersuchung der Ei-Entwicklung: sie ermöglichten es, insbesondere wegen ihrer Transparenz, HERTWIG schon 1875, die Befruchtung direkt zu beobachten [11] —, steht eine Zugehörigkeit des Taxons zu den Deuterostomia außer Zweifel und dürfte neben der Bilateralsymmetrie der Larven das zweite starke Argument für eine Eingliederung in die Bilateria darstellen.

Eine **Versenkung des ursprünglich basiepithelialen Nervensystems**, wie sie in [12] zum Grundmuster der Deuterostomia gezählt wird, tritt auch bei Echinodermata auf [12]. Auch die Tendenz zur Entwicklung von **Binnenskeletten** spiegelt sich deutlich bei den Echinodermata wieder, am offensichtlichsten wohl bei den Echinoida mit ihrem festen, stachelbewehrten Skelett, das sich wie bei den übrigen Echinoderen-Taxa als mesodermales Kalkskelett als Bildung des Mesoderms zu erkennen gibt [12]. Keiner weiteren Erläuterung bedarf die in der Mehrzahl der Gruppen **sessile oder wenig bewegliche Lebensweise**, sie wurde schon verschiedentlich für die Echinodermata diskutiert.

Auch die beiden verbleibenden für Deuterostomia typischen Merkmalskomplexe, das Auftreten von Wimpernlarven und der biphasische Lebenszyklus, dokumentieren die großen Übereinstimmungen mit dem Grundmuster der Echinodermata. Nicht nur die (hypothetische [9]) Dipleurula als Grundform aller Echinodermen-Larven ist mit einem **Wimpernkranz** ausgestattet [12] [4] [9], sondern auch alle sich von ihr ableitenden Larvenformen wie etwa die Doliolaria mit vier annähernd ringförmigen Wimpernbändern, die Bipinnaria mit einem besonders komplizierten Verlauf desselben entlang lappenförmiger Fortsätze, die Auricularia mit einem mit ihrem relativ ursprünglichen Erscheinungsbild korrelierten einen Band und die

²⁴Eleutherozoa, freilebende Formen

bei Echinoida mit kürzeren und breiteren Wimpernstreifen ausgestatteten Pluteus-Larven [9]. In diesem Kontext bedarf der im Zusammenhang mit den Larven stehende **biphasische Lebenszyklus** keiner weiteren Erläuterung mehr.

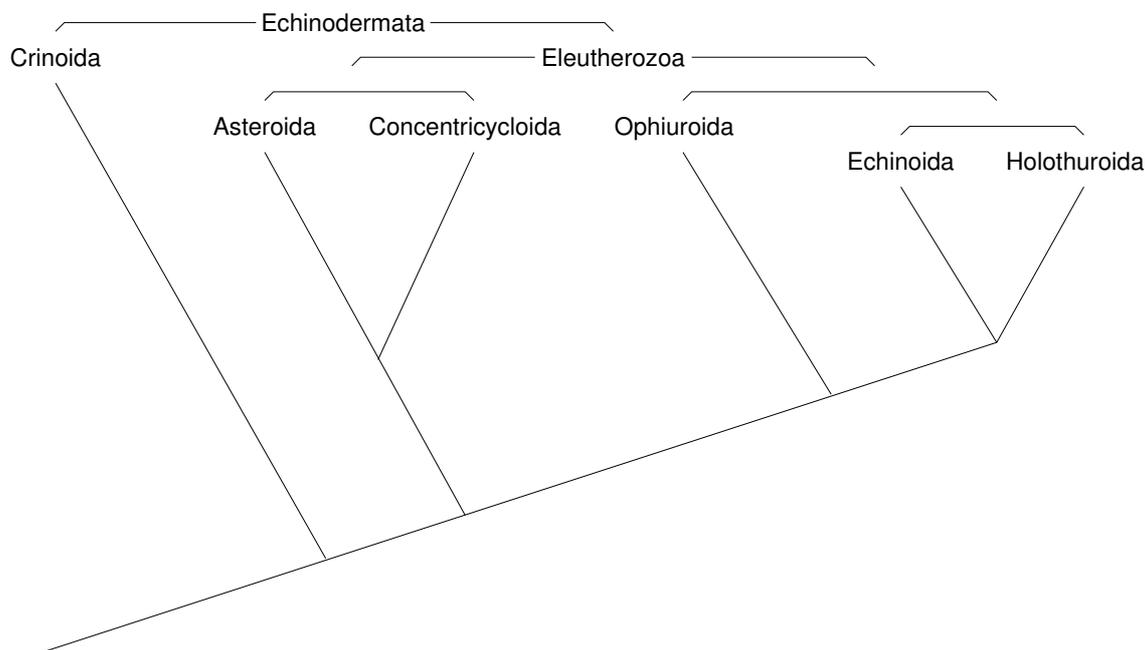


Abbildung 3: Hypothetisches Kladogramm der Echinodermata, aus [12], verändert

2.3 Die Pentamerie — Widerspruch zur Bilateralsymmetrie?

Nachdem die bisherige Betrachtung aus dem Vergleich der Grundmuster von Bilateria, Radialia und Deuterostomia überwiegend Argumente für eine Einordnung der Echinodermata in die Bilateria erbracht hat, steht nur noch die Frage nach der Pentamerie und ihre Beziehung zur Bilateralsymmetrie, der sie auf den ersten Blick entgegengustehen scheint, zur Diskussion.

Auch hier möchte ich eine Unterteilung der Fragestellung in ontogenetische und phylogenetische Entstehung sowie eine funktionelle Begründung der Pentamerie vornehmen, die durch eine kontrastierende Darstellung der Bilateralsymmetrie abgeschlossen werden soll.

2.3.1 Ontogenetische Entstehung der Pentamerie

Die Pentamerie “leitet sich..., wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, von einer Bilateralsymmetrie ab und tritt erst nach der Metamorphose einer bilateralsymmetrischen Larve hervor.” [10, S. 426] Induziert wird diese Metamorphose der zunächst freischwimmenden Larve durch die Festheftung mit ihrem präoralen Kopflappen auf dem Substrat. Der Mund wird dabei aus dem Bereich der Anheftungsstelle heraus verschoben, und zwar stets nach links. Während die linke Seite ein starkes Wachstum verzeichnet, wird die rechte Körperhälfte der ursprünglich bilateralsymmetrischen Larve mitsamt ihrer Tentakeln reduziert. Die so entstehende Oralebene des Adulttieres entspricht damit der vormalig linken Körperseite der Larve. Bezüglich der Ausbildung des Afters gibt es Unterschiede innerhalb der Echinodermata. So verbleibt er bei den Crinoida auf der gleichen Körperseite wie der Mund, wandert aber bei allen anderen rezenten Gruppen auf die entgegengesetzte Seite und führt so zur Entstehung einer oralen und einer aboralen Körperseite, die nicht dem dorsalen und ventralen Pol, wie er im Grundplan der Coelomaten verankert ist, entspricht. [11]

Gleichzeitig mit dieser Metamorphose induziert das auch Mesocoel genannte Hydrocoel durch die Ausbildung eines um den Vorderdarm gelegenen Ringes, von dem später fünf

Radiärkanäle auswachsen, die Pentamerie. Diesem Prozeß folgt wenig später das Somatocoel (Metacoel) und bildet Ringe und radiär verlaufende Kanäle [12]. Aus ihm entwickeln sich später unter anderem die Leibeshöhle und die Gonaden [10].

Die so entstandene radiäre Symmetrie ist also, aufgrund ihres Entstehungsmodus, sekundär, und daher scharf von der primären Radiärsymmetrie der Cnidaria zu trennen, die dadurch entsteht, daß die Hauptachse der Gastrula zeitlebens beibehalten wird und keine zweite Darmöffnung ausgebildet wird [9]. Vielleicht mag eine Verwechslung dieser beiden völlig verschieden entstehenden Strukturen auf den ersten Blick unwahrscheinlich erscheinen, zumal bei Betrachtung der ausgeprägten Pentamerie (also Fünfstrahligkeit) der Asteroidea, innerhalb der Echinodermata finden sich jedoch vielfache Abänderungen oder Verwischungen dieser strengen Pentamerie, sei es durch die besonders bei Asteroidea ausgeprägte interradiale Entstehung neuer Arme, etwa bei Vertretern der Gattung *Solaster*, eine nach der Regeneration, an sich schon ein Charakteristikum der Echinodermata, eintretende Vermehrung ihrer Zahl, wie sie regelmäßig bei den bei Gattungen der Ophiurida auftritt, oder das weitgehende Fehlen einer pentameren Radiärsymmetrie bei Holothuroidea, bei denen im Regelfall die Hauptachse des adulten Tieres mit der Hauptachse der ursprünglichen Larve übereinstimmt und strenge Pentamerie nur bei Apodida und Molpadiida vorkommt. [12] Bei der Bilateral-symmetrie der letzteren Gruppe handelt es sich jedoch nach [3] um eine der Radiärsymmetrie tertiär aufgeprägte und diese überlagernde Struktur.

2.3.2 Phylogenetische Herkunft der Pentamerie

Prinzipiell gibt es über die phylogenetische Herkunft der Pentamerie ähnliche Vorstellungen wie über ihre ontogenetische Herausbildung, was im wesentlichen darin begründet liegt, daß mehr oder weniger der einzige Zugang zur Phylogenese hier in der Beobachtung der Metamorphose der rezenten Larven liegt.

Die abstrahierend *Dipleurula*²⁵ setzte sich vermutlich, ganz analog den bei rezenten Vertretern beobachteten Vorgängen, mit ihrem Kopfbereich auf einer Unterlage fest, nachdem sich in der Gastrulation die drei Coelomhöhlen paarig herausgebildet hatten, und wurde sessil. Als Modell für den Festsetzungsvorgang könnten die auf dem Kopflappen kriechenden Pterobranchia herangezogen werden. Durch die Anheftung wurde es zur Notwendigkeit, den Mund seitlich aus der Anhaftungsstelle auszulagern. Demgemäß verlagert er sich bei rezenten Echinodermata auf linke Körperseite, buchtet das linke Hydrocoel ein und umgibt den Mund schließlich ringförmig.

Diese Festheftung leitet die Umwandlungen zur Pentamerie ein, die im wesentlichen, wie schon beschrieben, durch die Metamorphose der Coelomräume gesteuert werden und mit der völligen Rückbildung des rechten Hydrocoels sowie einer schwachen Ausprägung des rechten Axocoels einhergehen. “Möglicherweise spiegeln diese eigentümlichen Vorgänge einen Prozeß wider, der sich am Anfang der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Echinodermen abspielte” [10, S. 429].

2.3.3 Gründe für die Pentamerie

Worin liegt der Vorteil einer pentameren Radiärsymmetrie? Eine Frage, die mancher Systematiker sicherlich gerne überginge. Und doch: Wenn wir schon den Versuch unternehmen, ein in sich schlüssiges System zu schaffen, dann darf auch eine solche Frage nach dem Vorteil einer solchen Struktur, im evolutiven Kontext im Zusammenhang mit Selektion und Fitneß, nicht unbeantwortet bleiben.

Allgemein wird die Pentamerie mit der Anpassung an die sessile Lebensweise begründet [11] [7]. Sie sei dann “bei sekundär wieder freier Beweglichkeit beibehalten” [11, S. 630] worden. Ein etwas anderer Ansatz mit sehr interessanten Argumenten verfolgt [4]: “Although the reasons for the success of radial symmetry are not yet completely understood, it has

²⁵ $\delta\acute{\iota}\varsigma$, zweimal, doppelt; $\pi\lambda\epsilon\nu\rho\acute{\alpha}$, Seite des Körpers; (*Dipleurula* ist die zugehörige Verkleinerungsform)

been suggested that a pentamerous arrangement of skeletal parts strengthens an animal's skeleton more than would, for example, a three-rayed symmetry." Zur Untermauerung der These eines funktionellen Zusammenhangs der Radiärsymmetrie mit der Sessilität verweist [7] auf Abweichungen von der Bilateralsymmetrie, wie sie auch bei anderen sessilen Bilateria, so etwa den Bryozoa, Kamptozoa und Ascidia, gefunden werden.

2.3.4 Zum Vergleich: die Bilateralsymmetrie

Im Gegenzug zur Begründung der Radiärsymmetrie respektive Pentamerie muß es auch Faktoren geben, die allgemein als treibende Kraft einer evolutiven Herausbildung der Bilateralsymmetrie diskutiert werden, schließlich sind etwa 95% aller Tiere Bilateria [7]. Somit gehört diese Gliederung des Körpers in ein funktionelles "vorne" und "hinten" zu einem grundlegenden Prinzip im Tierreich. In aller Regel gilt die gerichtete Fortbewegung als Hauptursache, habe sich doch durch sie aus Gründen der Effektivität ein sensorisches Zentrum am Vorderende mit Fernsinnesorganen sowie nervösem Integrationszentrum und damit fast zwangsläufig eine bilaterale Symmetrie mit definiertem "links" und "rechts" herausgebildet [11].

2.4 Fazit

Auch wenn die Aufgabenstellung eine solch ausführliche Darstellung vielleicht weder gefordert noch gerechtfertigt hat, so trägt doch eine intensive Beschäftigung mit dieser integralen, alle wichtigen Merkmale nicht nur der Echinodermata, sondern auch der Bilateria, Radialia und Deuterostomia berührenden Frage zu Verständnis der großen Linien innerhalb des Systems bei.

Jedenfalls sollte deutlich geworden sein, *warum* die Echinodermata mittlerweile relativ unumstritten zu den Deuterostomia und damit auch zu den Bilateria gestellt werden, auch wenn die Pentamerie diesem Befund auf den ersten Blick grob widerspricht. Begründen ließe sich diese Zuordnung letztendlich auch mit dem Hinweis auf die bilateralsymmetrische Larve, aber dabei wäre außen vor geblieben, was sich en détail dahinter verbirgt, daß die Larven durch ihre Symmetrie die Echinodermata als Bilateria und Deuterostomia ausweisen [7], wie oftmals lakonisch zu dieser Thematik festgestellt wird.

3 Bau und Lebensweise von Bryozoa

Bryozoa, in der Literatur auch Ectoprocta, Bryozoa ectoprocta, Polyzoa oder Moostierchen genannt, sind sessile Metazoa, die als Strudler sowohl im Süßwasser als auch marin weite Verbreitung finden. Obwohl das Einzelindividuum bezüglich seiner Größe eher wenig auffällig ist, es mißt in aller Regel weniger als ein Millimeter, das größte bekannte Individuum war stolze 4,6 Millimeter lang [5], gehören sie zu den auffälligeren Vertretern der aquatischen Fauna. Das erreichen sie durch Bildung von Kolonien (Zoarien), die meist aus mehreren tausend [7] Einzeltieren (Zooiden) bestehen. Diese Zoarien sind bei den meisten Arten fest an ihr Substrat gebunden, das in der Regel auch die Koloniegröße begrenzt, ihre Morphologie ist vielgestaltig: Sie reicht von einfachen Überzügen auf Steinen, Molluskenschalen, Seegrass, Algen, Krebspanzern und anderen festen Substraten bis hin zu sich vom Substrat erhebenden, algen- oder korallenartigen Wuchsformen, die sich immerhin, wie etwa bei *Alcyonidium gelatinosum*, das das Aussehen einer typischen Alge aufweist, bis zu neunzig Zentimeter über ihr Substrat erheben können. Als Sonderanpassung bildet eine arktische Art gelatinöse Kolonien auf Eisschollen. [12]

Marine Formen, die zum Teil eine kräftige Färbung von weißlich gelb über orangerot bis bräunlich oder bläulich aufweisen, könnten von außen betrachtet aufgrund ihrer Wuchsform mit Hydrozoen-Kolonien verwechselt werden, eine sichere Unterscheidung ermöglicht jedoch die Bewimperung der Tentakeln, die nur bei Bryozoa, nicht aber bei Hydrozoa ausgebildet ist. [5]

Selten ist die Fähigkeit zur Bewegung der ganzen Kolonie ausgeprägt, sie wird durch kontraktile Elemente am Hinterende der Einzeltiere vermittelt, die das Zoarium auf einem Schleimfilm gleiten lassen, typischerweise etwa einen Zentimeter pro Tag (*Cristatella mucedo*). Ohne Vergleich innerhalb der Bryozoa ist die Lebensweise der im Sandlückensystem vorkommenden *Monobryozoon*-Arten, die, wie ihr Name schon sagt, keine Kolonien bilden, sondern nur ein Zooid voll ausdifferenzieren. [12]

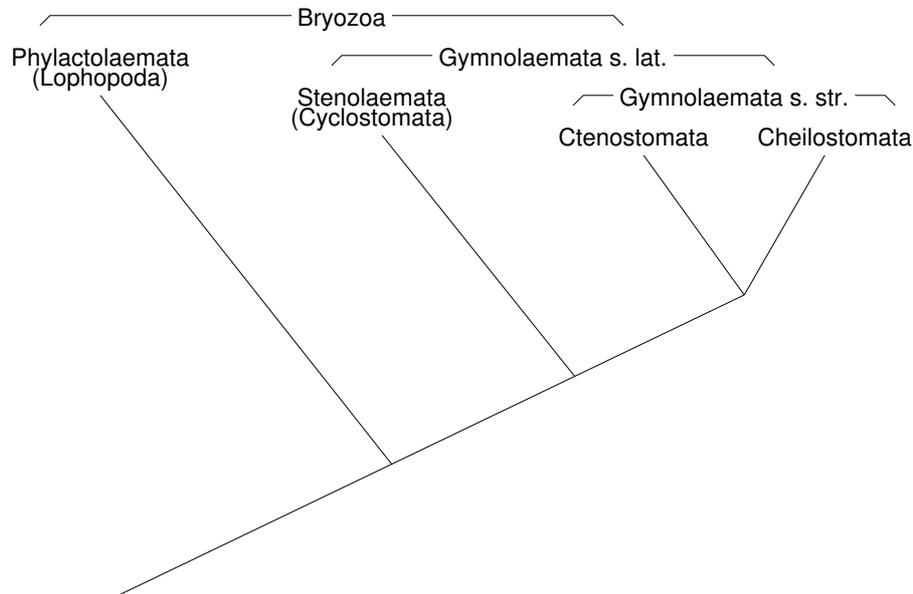


Abbildung 4: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Bryozoa, kombiniert nach [7] und [12]

3.1 Körperbau

Der Körper der Bryozoa ist funktionell und auch äußerlich deutlich sichtbar in zwei Teile gegliedert, das **Polypid**, den aus dem Gehäuse herausstreckbaren Vorderkörper [12], und das **Cystid**, das als hinterer Körperteil [12] mehr oder weniger breit dem Substrat oder benachbarten Cystiden aufsitzt [7], durch ein Gehäuse geschützt ist und der Fortpflanzung dient [12]. Dieser äußeren Zweiteilung steht die innere trimere Gliederung in Pro-, Meso- und Metasoma [12] entgegen, die durch die Ausdeutung des Coeloms als trimeres Coelom, in Anlehnung an das der Phoronida²⁶, bedingt ist — einer der zentralen Punkte der Entero-coeltheorie [7].

Zwar kann an dieser Stelle die **Entero-coeltheorie** nicht in der ihr zustehenden Ausführlichkeit diskutiert werden, zumal ihre Postulate relativ komplex sind, aber es sei wenigstens angemerkt, daß die **Archicoelomaten-Hypothese**, wie sie schon im Rahmen der Entstehung des trimeren Coeloms bei Echinoida in der ersten Aufgabe angesprochen wurde, eine Weiterentwicklung dieser von R. LEUKART (1848) begründeten und seitdem stark weiterentwickelten und vielfach veränderten Theorie darstellt. Grundsätzlich wurde mit ihr “der Versuch unternommen, die sekundären Leibeshöhlen der Bilateria auf Gastraltaschen der Cnidaria (Coelenterata) zurückzuführen” [1], woher ihr deutscher Name “Gastraltaschentheorie” [7] stammt. In einem ersten Schritt seien von diesen Gastraltaschen drei Coelomräume abgeschnürt worden, wobei der erste, das sogenannte Proto-coel, unpaarig, die anderen beiden, Mesocoel und Metacoel, paarig ausgebildet waren. Diese als Archimerie bezeichnete heteronome Körpergliederung entspricht einem embryogenetischen Stadium der Coelomentwicklung bei Tentaculata, Hemichordata und Echinodermata (vgl. Abb. 1), die demzufolge nach

²⁶Subtaxon der Tentaculata, vgl. Abb. 1

REMANE als Archimetamera, heute meist als Archimera oder Archicoelomata bezeichnet werden. [7]

Nach diesem kurzen Abriß der wichtigsten Aussagen der Enterocoeltheorie möchte ich die Darstellung der Coelomhöhlen und ihrer Ausprägung einschieben, um anschließend mit der Besprechung von Polypid und Cystid fortzufahren. Das **Prosoma** als erster Abschnitt konnte nur bei einigen Phylactolaemata als Epistom (Oberlippe) nachgewiesen werden, als Beispiel sei hier *Plumatella* genannt [12], wohl mit ein Grund, dieses Taxon an die Basis des Bryozoa-Stammbaumes zu stellen. Sein Coelomraum, das Protoeol, ist winzig und nicht vom Mesoeol getrennt [7]. Durch den Lophophor sehr auffallend ist dagegen das außerdem noch durch einen Nervenplexus gekennzeichnete **Mesosoma**, die Form des kleinen, an der Basis der Tentakelkrone liegenden Mesoeols, das bis in den Lophophor und von hier in die Tentakelspitzen zieht [7], korreliert mit der Ausformung des Lophophors, der nur bei Phylactolaemata hufeisenförmig, bei den anderen Bryozoa durch die Reduktion beider Lophophorarme als die Mundöffnung umgebender Tentakelkranz ausgebildet ist [12]. Die bei weitem umfangreichste Struktur stellt das **Metasoma** dar, das in zwei Teile zerfällt: Ein vorderer halsartiger Abschnitt kann aus dem Gehäuse herausgestreckt werden, ist demnach also dem Polypid zuzuordnen, der wesentlich umfangreichere hintere Teil scheidet das cuticuläre Exoskelett ab [12]. Entsprechend seiner Ausdehnung dominiert auch das Metaeol unter den Coelomräumen, es erfüllt das übrige Polypid und das gesamte Cystid. Auch Meso- und Metaeol stehen miteinander in Verbindung, auch wenn hier die Wand nicht wie die des Protoeols aufgelöst, sondern lediglich durchbrochen ist. Als Besonderheit sei in diesem Zusammenhang noch der Supraneuralporus, eine vom Mesoeol nach außen führende Verbindung, genannt, die ähnlich den Verhältnissen bei Echinodermata einen Kontakt zwischen der Coelomflüssigkeit und dem Meerwasser herstellt [7].

Als auffallende Struktur des **Polypids** kann der schon angesprochene **Lophophor**²⁷, dessen Tentakeln mit Cilien besetzt sind. Diese Cilien sind es auch, die einen Sog in den Trichter der Tentakelkrone hinein erzeugen und Nahrungspartikel herausfiltern, die dann durch ping-pong-artiges Hin- und Herstoßen zwischen Lateral- und Frontalcilien an die Basis der Tentakeln transportiert und von dort, ebenfalls durch Cilien, zum zentral gelegenen Mund geführt werden. Die Größe der Nahrungspartikel ist zum Teil beträchtlich, auch Zooplankton zählt zu den Beuteorganismen [12].

Eine weitere bedeutende Struktur ist der U-förmig gebogene **Darm**, der wiederum in drei Abschnitte unterteilt werden kann. Beginnend mit einem **Pharynx** aus epithelialen Muskelzellen, setzt er sich in einem als Blindsack ausgebildeten **Magen** fort, der bei einigen Formen, etwa *Bowerbankia*, als mit Cuticularplatten ausgestatteter Kaumagen auftritt. Als dritte und finale Struktur stellt der **Enddarm** den aufsteigenden Teil der Darmtraktschlinge dar, er mündet außerhalb des Lophophors als After nach außen. Von dieser außerhalb des Mundfeldes gelegenen Aftermündung rührt auch die Bezeichnung Ectoprocta²⁸ für die Bryozoa her [12], der sie in eine Gegensatzbeziehung zu den als Entoprocta²⁹ bezeichneten, zu den Lacunifera zu rechnenden Kamptozoa³⁰ stellt.

Das **Cystid** ist im wesentlichen durch seine Skelettbildung charakterisierbar, die zu zweierlei verschiedenen Ausprägungsformen des Exoskeletts führen kann: entweder eine gelatinöse Umhüllung oder aber ein festes Gehäuse, das **Zoecium**, das zumeist aus Chitin besteht [12]. Letzteres entsteht durch Kalk-Einlagerungen in die chitinige, von der Cystid-Epidermis abgeschiedene Cuticula [7] und kann entweder dünn und teilweise elastisch, so etwa bei *Bowerbankia*, oder aber durch Calciumcarbonat-Einlagerungen in Form von Calcit oder Aragonit panzerartig verfestigt sein, wie es bei Stenolaemata und Cheilostomata der Fall ist [12]. Als Sonderbildungen des Gehäuses seien zum einen das **Operculum** der Cheilostoma, ein analog zur gleichnamigen Struktur der Vorderkiemer entstandener besonderer

²⁷λόφος, Büschel; φορεῖν, tragen

²⁸ἐκτός, außerhalb, außen; πρωκτός, After, Steiß

²⁹ἐντός, innen

³⁰es handelt sich hierbei nach [1] um das Adelphotaxon der Mollusca

Abschnitt der Cystid-Wand mit Deckelfunktion [7], zum anderen zusätzliche Verdickungen durch Strontium- oder Magnesiumeinlagerungen, artspezifische Stachelbildungen sowie die als Cryptocysten bezeichnete Kalksepten genannt [12].

Von immenser Bedeutung für das Verständnis der Lebensweise der Bryozoa ist das Wissen über Existenz und Funktion des **Retraktormuskels**, der das ganze Polypid, das sich am kürzesten als Lophophor und vorderer Metasomabereich beschreiben läßt [12], in das schützende Cystid zurückziehen kann. Als Antagonist für die an der Tentakelkrone beziehungsweise am Darm befestigten [12] Muskeln dient die gesamte Körperwandmuskulatur [7]. Während dieses Vorganges legt sich der halsartige Teil des Polypids unter Bildung eines Atriums als Scheide schützend um die Tentakeln [12]. Wesentlich variabler in den einzelnen Taxa gestaltet sich das folgende Ausstrecken des Polypids: Bei Formen ohne festem Gehäuse wird der Binnendruck und damit der Druck auf das Polypid durch Kontraktion der Körpermuskulatur erhöht, mit Gehäusen ausgestattete Bryozoa nutzen dagegen verschiedene andere Mechanismen, deren kompliziertester bei den Ascophora vorliegt, die indirekt über das von den ihn umgebenden Muskeln vermittelte Füllen des Ascus einen Binnendruck erzeugen, der wiederum zum Austreiben des Polypides führt. [7]

Von der äußeren Gestalt soll der Schwerpunkt nun etwas mehr auf die inneren Organe gelegt werden. Der **Gasaustausch** vollzieht sich bei Individuen ohne festes Gehäuse über das gesamte Körperepithel, Formen mit festem Gehäuse haben im wesentlichen zwei Sonderformen entwickelt, so die Cyclostomata und Cheilostomata eine Atmung über Pseudoporen, nicht cuticularisierte Körperpartien, einige Cheilostoma dagegen über den Ascus³¹ oder Wassersack. Ein **Blutgefäßsystem** fehlt im allgemeinen, die Transportfunktion wird in der Regel von der Coelomflüssigkeit übernommen, eventuell ist jedoch der aus Coelothelien gebildete, im Metacoel liegende Funiculus, ein vom Magenblindsack zur Cystidbasis führender Strang als Rest eines Mesenteriums [7], als dessen Rest anzusehen. Ebenso fehlen **Nephridien**, die Exkretion geht vermutlich über Epithelien, insbesondere im Magen-Darm-Bereich, vonstatten. [12] Gewissermaßen eine Sonderform der Exkretion stellt die Verdrängung des "**Braunen Körpers**", eines als Exkretionsspeichergewebe dienenden, sich mit zunehmendem Alter braun verfärbenden [12], degenerierten Polypids, durch ein aus einer Knospe neu gebildetes Polypid dar [7]. Das **Nervensystem** gliedert sich in ein Zentrum ("Ganglion") zwischen Mund und After, einen Nervenring um den Mund mit von hier abzweigenden motorischen und sensorischen Nerven sowie ein unter der Epidermis gelegenes Nervennetz. Sinnesorgane fehlen bei adulten Tieren, es sind jedoch bei einigen Larven Augenflecken ausgebildet. [7]

3.2 Fortpflanzung und Entwicklung

Mit Ausnahme weniger Gruppen, hierzu zählt beispielsweise *Crisia*, sind Bryozoa zwittrig, innerhalb einer Kolonie kann es jedoch eventuell zur Ausbildung eingeschlechtlicher Zooide kommen. Während sich die ♀ Keimzellen am Coelothel der inneren Körperwand des Metasomas entwickeln, entstehen ihre ♂ Pendanten am basalen, metasomalen Coelothel oder am Funiculus. Zeitlich betrachtet kommt es zwar zur gleichzeitigen Ausbildung beider Geschlechter, es ist jedoch eine allgemeine Tendenz zu Protandrie³² zu verzeichnen.

Oftmals fehlen eigentliche Hoden, die frühen Spermatogonien lösen sich nach gewisser Zeit vom Funiculus und durchlaufen ihre weitere Entwicklung frei in der Coelomflüssigkeit und gelangen in reifem Zustand in das Mesocoel und hier bis in die Tentakelspitzen, wo sie durch feine Poren nach außen dringen, ein freilich bisher erst bei *Electra* und wenigen anderen Gattungen untersuchter Vorgang, dessen Verallgemeinerung auf die gesamten Bryozoa daher nur unter Vorbehalt vollzogen werden kann. Über einen modifizierten Supraneuralporus gelangen die Spermatozoen schließlich in ein anderes Individuum, wir haben es gewissermaßen

³¹ ασκός, Schlauch

³² πρωτός, erster; ανδρός, Mann; "Vormännlichkeit"

mit innerer Besamung ohne Kopulation [7] zu tun. Andere Gattungen beschreiten verschiedene Wege, so etwa die Aussetzung eines noch verformbaren Eies durch den Supraneuralporus in das freie Meerwasser oder aber den Transport in die als Ovicelle oder Ooecium bezeichnete Aussackung des Cystids, wo im weiteren Verlauf Brutpflege betrieben wird. [7]

Mit Ausnahme weniger Gruppen, etwa der oben genannten *Electra* oder auch der *Membranipora*, die ihre kleinen, dotterarmen Eier nach den oben geschilderten Mechanismen direkt in das freie Wasser entlassen, ist **Brutpflege** bei den Bryozoa weit verbreitet. Hier lassen sich grundsätzlich drei Typen unterscheiden, (1) die Entwicklung der Eier im Metacoel sogenannter Gonozoiden, weniger Zooiden einer Kolonie, bei denen Verdauungstrakt und Tentakel reduziert sind, (2) die bei vielen Cyclostomata verbreitete, helmförmige äußere Brutkammer, das Ooecium beziehungsweise die Ovicelle, sowie (3) die Versorgung des Embryos durch den Mutterleib mittels placentaähnlicher Verbindungen, wie wir sie bei *Bugula* oder *Plumatella* finden. [12] Polyembryonie, also das Zerfallen des Embryos in frühen Entwicklungsstadien in Sekundär- und Tertiärembryonen [12], kommt im Zusammenhang mit Gonozoiden bei Stenostomata vor [7].

Die **Ontogenese**, wenn auch stark unterschiedlich, beginnt immer mit einer totalen, meist äqualen Furchung [12]. Während Süßwasserformen schon mit zwei Polypiden schlüpfen und somit eine Kleinst-Kolonie bilden [7], sind bei marinen Arten bewimperte, sich aus einer zweischichtigen Coeloblastula entwickelnde Larven obligat. Als planktotrophe Larve tritt die an die Trochophora-Larve erinnernde Cyphonautes auf, deren flacher Körper zwischen zwei dreieckigen Schalen zusammengedrückt wird und die aufgrund ihrer Ernährungsweise Monate lang im freien Wasser leben kann. Wesentlich weiter verbreitet ist dagegen eine andere Larvenform: Es sind dies die halbkugeligen bis walzenförmigen lecitotrophen Larven der brutpflegenden Arten, deren Darm zurückgebildet ist und die nur einige bis höchstens vierundzwanzig Stunden in den Küstengewässern umherschwimmen [5]. Gemeinsames Merkmal all dieser Larven ist, wie schon erwähnt, der als Corona bezeichnete Wimperring, der die Episphäre mit der apikalen Scheitelplatte von der hinteren unscheinbaren, mit dem Haftorgan ausgestatteten Hyposphäre trennt.

Neben dieser soeben in groben Zügen beschriebenen sexuellen Fortpflanzung hat die **Knospung** bei Bryozoa eine besondere Bedeutung in Zusammenhang mit der Koloniebildung und ist dementsprechend besonders stark ausgeprägt, entweder allgemein am Cystid oder an besonderen, Stolonen genannten Ausläufern [7]. Die Ancestrula bildet als erstes Zooid durch eben diese Knospung, an der hier nur Ekto- und Mesoderm beteiligt sind, weitere Zooide, die sich nicht voneinander ablösen und so eine zusammenhängende Kolonie bilden. Eine individuelle Darmanlage wird von der jeweiligen Körperwand neu gebildet, im Gegensatz zu den Cnidaria-Kolonien besitzen Bryozoa also kein gemeinsames Gastrovaskularsystem. Sie sind jedoch untereinander über meso- und ektodermale Gewebsstränge, die durch Porenöffnungen in der Wand der Rosettenplatten verlaufen und ein Transportsystem bilden, miteinander verbunden. Eine Sonderstellung nehmen hier die Phylactolaemata ein, da die Körperwände zwischen den Individuen oft so stark reduziert sind, daß auch eine Kommunikation zwischen den Coelomhöhlen möglich wird. [12].

In jeder Hinsicht eine Sonderform stellen die **Statoblasten** der Süßwasser-Formen der Bryozoa dar: Diese bohnen- oder linsenförmige Gebilde entstehen durch sich am Funiculus sammelndes ekto- und mesodermales Gewebe, das mit einer Hartsubstanz und teilweise auch noch Schwimmeinrichtungen und Widerhaken umgeben wird. sie werden erst nach dem Absterben der Kolonie frei und dienen der Überdauerung und passiven Ausbreitung während ungünstiger Umweltbedingungen. Nach Ablauf des Winters oder der Trockenperiode keimt aus ihnen wieder ein neues Individuum, das dann seinerseits eine neue Kolonie bildet. [12] Die Form dieser asexuellen Dauerstadien ist von taxonomischer Bedeutung [7]. In ihrer Funktion ähneln die **Hibernacula** der marinen Ctenostomata den Statoblasten, sie werden als Dauerknospen bei ungünstigen Bedingungen gebildet [12].

3.3 Polymorphismus

Auch wenn, wie schon angesprochen, bei Bryozoen-Kolonien kein durchgehendes Gastrovaskulärsystem existiert, ist der Stoffaustausch zwischen benachbarten Individuen hoch genug, um die Ausbildung heterotropher sogenannter **Heterozooide** neben den “normal” gebauten Autozoiden zu ermöglichen [7]. Sie kommen insbesondere bei Cheilostomata vor, sind polymorph und auf bestimmte Funktionen spezialisiert [12]. Eine erste Form sind die schon erwähnten Gonozooide, die der Brutpflege dienen. **Kenozooide und Rhizozooide** bestehen nur aus einem Cystid-Anteil und verankern die Kolonie am Boden, Avicularien und Vibracularien haben gemeinsam die Aufgabe, andere sessile Tiere und Algen am Festsetzen zu hindern und die Kolonien von Partikeln zu säubern.

Eine besondere stellen die als “Vogelköpfchen” bezeichneten zweiklappigen **Avicularien**³³ dar. “In ihrer kennzeichnenden, an einen entfleischten Vogelkopf gemahnenden Form sitzen sie an einem beweglichen Stielchen der Bauchseite gewöhnlicher Einzeltierchen an.” [6] Die aus einem dem Operculum homologen beweglichen Arm und einem als Auswuchs des übrigen Gehäuses sich differenzierenden unbeweglichen Arm bestehenden Zange stellt eine konvergente Bildung zu den der gleichen Funktion dienenden Pedicellarien der Asterozoa und Echinozoa dar. [7]

Bei den **Vibracularien**³⁴ ist das Operculum noch stärker als bei Avicularien abgewandelt: Es bildet einen beweglich eingelenkten Stab aus, der bis zu zehnmals länger als das Gehäuse des Einzelindividuums ist. Er kann einen vollen Kreis, nach [6] maximal einen Winkel von 270°, über die Kolonie-Oberfläche “fegen” und unterstützt durch seine rhythmischen Bewegungen sowohl die Nahrungszufuhr als auch die Reinigung der Kolonie [12]. Das Polypid hingegen ist winzig und fungiert nur noch als Sinnesborste. [7]

Literatur

- [1] AX, PETER: *Das System der Metazoa I. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik* (Gustav Fischer, 1995).
- [2] COLEMAN, HEJNOL, LANGE, LUNDBERG, OHL, RICHTER und SCHOLTZ: *VL Morphologie, Phylogenie und Systematik der Tiere, WS 1999/2000* (1999/2000).
- [3] CZIHAK, G., H. LANGER und H. ZIEGLER (Hg.): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, 1996), sechste Aufl.
- [4] ENCYCLOPÆDIA BRITANNICA INC. (Hg.): *Encyclopædia Britannica* (Britannica.com, 1999). Online-Version.
- [5] FÜLLER, GRUNER, HARTWICH, KILIAS und MORITZ: *Urania Tierreich*, Bd. Wirbellose Tiere 2 (Urania Verlag, 1991).
- [6] GRZIMEK, BERNHARD und WERNER LADIGES (Hg.): *Grzimeks Tierleben*, Bd. Weichtiere, Stachelhäuter (dtv, 1993).
- [7] HERDER VERLAG (Hg.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., 1983-92 und 1994/95).
- [8] SCHMITT, M.: *Systematik der Organismen: Tiere*, in: HERDER VERLAG (Hg.), *Lexikon der Biologie*, Bd. 10 (Herder Verl., 1992).
- [9] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 23. Aufl.
- [10] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Systematische Zoologie* (Gustav Fischer, 1997).
- [11] WEHNER, R. und W. GEHRING: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.
- [12] WESTHEIDE, W. und R. RIEGER (Hg.): *Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose* (Gustav Fischer, 1996).

³³lat. *avicula*, Vöglein

³⁴lat. *vibrāre*, schwingen, schwenken