

Protokoll Mollusca

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

26. November 1999

Einführung

Die Mollusca (lat. *mollis*, weich) sind übereinstimmend nach [4], [5] und [6] die nach den Arthropoda zweitgrößte Tiergruppe. Sie sind besonders arten- un formenreich, die Zahl der hier vereinigten Arten schwankt zwischen 50.000 [7] und 130.000 [4]. Es handelt sich um primär marine Tiere [7], die Lungenschnecken (Pulmonata) haben aber auch das Land erobert [6]. Erste Vertreter sind aus dem Präkambrium bekannt [7], ab dem Kambrium treten sie fossil verstärkt auf [5].

Die Cephalopoda heben sich von den übrigen Mollusca dadurch ab, daß sie eine besondere Organisationshöhe erreicht haben [4], deren Merkmale an Wirbeltiere erinnern [5].

Aufgaben

1. Erläutern Sie die Vorgänge der Torsion und der Chiastoneurie bei den Gastropoda.
2. Beschreiben Sie Aufbau und Entwicklung des Linsenauges der Cephalopoda.
3. An welcher Stelle sind die Mollusca in den Spiralia-Stammbaum einzuordnen? (Begründung)
4. Nennen Sie die Apomorphien der Mollusca.
5. Beschreiben Sie anhand der als Tischvorlage gegebenen Skizze Kreislauf, Atmung und Exkretion bei Tintenfischen (farbig markieren).

1 Torsion und Chiastoneurie bei Gastropoda

1.1 Torsion

Die Torsion, also die Drehung des Eingeweidesackes um annähernd 180°, „erscheint als der zentrale Prozeß in der Evolution der Gastropoda“ [1, S. 42]. Sie ist nicht notwendigerweise mit Spiralisierung der Schale verbunden [1]: Das **Grundmuster der Gastropoda** wird nach HASZPRUNAR (1988) durch eine kleine, napfförmige Schale ohne Spur einer asymmetrischen Aufrollung bei Larve und Adultus gekennzeichnet. Dabei war die Spitze der Schale möglicherweise nach vorne gerichtet. Die Spiralisierung der Schale trat also erst innerhalb der Gastropoda auf.

Nach [6] zeichnet die Torsion als ontogenetische Drehung des Eingeweidesackes eine phylogenetische Entwicklung nach. Diese Aussage entspricht einer Interpretation im Sinne des HAECKELschen “Biogenetischen Grundgesetzes”¹, dessen Gültigkeit nicht zweifelsfrei gegeben ist und dem wohl eher der Rang eines Postulates denn eines Naturgesetzes [2] zukommt.

¹von E. HAECKEL 1866 postuliertes Naturgesetz: “Die Entwicklung des Einzelwesens (Ontogenie) ist die kurze Wiederholung (Rekapitulation) seiner Stammesgeschichte (Phylogenie)” [2]

Als Folge der Torsion entstehen die charakteristischen anatomischen Eigenheiten [4] der Gastropoda: Die Mantelhöhle wird mitsamt den Kiemen und den übrigen Teilen des pallialen² Organkomplexes mehr oder weniger weit nach rechts verlagert. Je nach Ausprägung der Torsion kann man zwei anatomische Grundtypen bei den Gastropoda unterscheiden [4]: Vorderkiemer, deren Kiemen und Herzkammern vor dem Herzen liegen, was durch eine extreme Torsion um reale 180° hervorgerufen wird, und Hinterkiemer, bei denen die alleinig erhaltene Kieme — bei höheren Formen werden zeitgleich mit der Torsion Kiemen, Exkretionsorgane und Herzvorhöfe jeweils vom paarigen auf alleiniges Vorkommen reduziert [6] — und die dazugehörige Vorkammer hinter dem Herzen bleiben. Diese Situation entsteht durch die (häufige) Torsion um weniger als 180°.

1.1.1 Ablauf der Torsion

Bei einer näheren Betrachtung des Ablaufes der Torsion nach [3] wird deutlich, warum [1] vom zentralen Prozeß in der Evolution der Gastropoda spricht und damit den besonderen anatomischen Stellenwert dieses Vorganges herausstellt. Zunächst sei angemerkt, daß die Torsion nicht etwa in der ehemaligen Rumpflängsachse erfolgt, bei Larven gekennzeichnet durch Mundöffnung und After, sondern in der Dorsoventralachse. Das führt zwangsläufig zur Asymmetrie. Das ursprüngliche Körperende findet sich weder in der Spitze des Eingeweidesackes wieder, das die Spitze des Rückens darstellt, noch im Ende der Fußsohle. Erschwerend kommt hier noch die sekundäre Verlängerung des Fußes im Zuge der Gleitsohlenverlängerung hinzu.

Als Folge der Verdrehung der Rückenpartie stellt [3] eine “starke Unübersichtlichkeit der anatomischen Verhältnisse” fest, die äußerlich im Wesentlichen durch die Verlagerung der Mantelhöhle mit Atmungsorganen, Nephroden und After nach vorne oder rechts begründet ist.

Dafür ist die **Entstehung** dieser Verhältnisse **während der Ontogenese** gut verfolgbar und bei allen Gastropoda mit Wimperlarve sowie bei manchen Lungenschnecken im Hinblick auf die Körperform in ihrem Verlauf ähnlich. Betrachten wir zunächst die **Larve**, so können wir sie durch die Lage von Mund und After an gegenüberliegenden Polen der Körperlängsachse und einen praeoral ausgebildeten, die Kopffregion umsäumenden Wimpernkranz charakterisieren. Maßgeblich für die Kopffregion ist die Entstehung von Augen, Fühlern und Cerebralganglien, wobei letztere als Einwucherungen entstehen.

Als nächstes Stadium ist ein **positives allometrisches Wachstum des Rückens** über seine gesamte Ausdehnung zu verzeichnen. Es beginnt nach dem Auftreten der Schale. In seiner Folge bildet der Rücken einen umfangreichen, die Wirkung einer Blase zeigenden Eingeweidesack, der den hinteren Körperpol bis auf die Unterseite der Larve und deren Flanken mitsamt der auf ihm sitzenden Schalenkalotte umgreift. Dieses Wachstum führt dazu, daß die Ventralfläche der Larve oral zusammengeschoben wird und der After sich dem Kopf annähert. Das Ectoderm wölbt sich unter Ausbildung einer wulstigen Duplikatur, dem späteren Mantelrand, um die Peripherie der Schale, schiebt sich ventral weit über den After und bildet dabei die Mantelhöhle.

Abschließend kommt es zur eigentlichen **Torsion des Eingeweidesackes** um seine Längsachse, bei Vorderkiemern (Prosobranchia) gegenüber dem Kopf um 180°, bei Hinterkiemern (Opisthobranchia) um einen geringeren Betrag. Er ist als Folge der Wanderung der Mantelhöhle und des Afters, (meist) über die rechte Körperseite, auf die einstige Dorsalseite der Larve zu sehen. Die Wanderung hält erst inne, wenn Mantelhöhle und After hinter dem Kopf, also vorne, zu liegen kommen.

Die Dauer des ganzen Vorganges ist innerhalb der Gastropoda unterschiedlich [3], bei *Trochus* dauert sie beispielsweise 6–8 Stunden, bei *Haliothis* oder *Patella* erfolgt zunächst

²[lat. *pallium*, Mantel] Kiemen, Chemoreceptororgane (Osphradien), Drüsen (Hypobranchialdrüse), After, Genital- und Exkretionsöffnungen [5]

eine Drehung um 90° innerhalb von 6–15 Stunden, die restliche Drehung nimmt dann noch einmal ein bis mehrere Tage in Anspruch.

1.1.2 Folgen der Torsion

Eine sehr schöne Übersicht über die Folgen der Torsion findet sich bei [7], die die Torsion sehr knapp als Drehung des Visceropalliums im Gegenuhrzeigersinn gegen die Längsachse des Kopf–Fuß–Bereiches beschreiben.

Die Respirationsorgane liegen vor dem Herzen. Dieser nur bei Prosobranchia und Pulmonata auftretende Befund ergibt sich aus der Drehung der Mantelhöhle nach vorn. Eine sekundäre Rückdrehung der Mantelhöhle verlagert bei den Opisthobranchia die Kiemen wieder hinter das Herz.

Chiastoneurie, Streptoneurie. Dieser im weiteren noch ausführlich zu behandelnde Merkmalskomplex findet sich nur bei Prosobranchia. Bei Opisthobranchia wird diese Überkreuzung der Konnektive zwischen Pleural– und Intestinalganglien durch die Rückdrehung der Mantelhöhle oder durch Verkürzung der Konnektive aufgehoben.

Räumliche Einengung der ursprünglich linken der paarigen Organe. Während die hiervon betroffenen Organe bei den Archaeogastropoda, einer Gruppe altertümlicher Schnecken, meist kleiner ausgebildet sind, werden infolge der Torsion bei den anderen Gruppen einige Organe vollständig reduziert. Das sind im einzelnen die posttorsional rechte Kieme mit der dazugehörenden Herzkammer, das Osphradium sowie die Hypobranchialdrüse.

Als Folgen des Verlustes der rechten Kieme kommt es zu einem veränderten Wasserstrom durch die Mantelhöhle: Die Bewimperung der linken, zunächst noch doppelfiedrigen (bipectinaten) Kieme erzeugt einen links in die Mantelhöhle ein– und rechts aus dieser wieder austretenden Wasserstrom, der Faeces, Exkrete und oft auch die Keimzellen mit sich nimmt. Eine weitere Konsequenz führt [6] auf, und zwar die Tatsache, daß die Körperlängsachse adulter Gastropoden und Cephalopoden nicht mehr mit der primären Vorn–Hinten–Achse der Protostomie übereinstimmt.

1.1.3 Biologische Bedeutung der Torsion

Die biologische Bedeutung der Torsion ist nach [6] möglicherweise in der Verlagerung der Kiemenhöhlenöffnung an den Vorderpol des Tieres zu sehen, die strömungstechnisch begründet eine bessere Ventilationsmöglichkeit zur Folge hat. Als mögliche Argumente für diese Hypothese führt [6] (1) die bei Opisthobranchiern zumindest teilweise Rückdrehung des Eingeweidesackes mit gleichzeitig starker bis vollständiger Reduktion der Schale über der Kiemenhöhle an, die zur Entstehung sekundärer Respirationsorgane an der dadurch freiwerdenden dorsalen Körperoberfläche führt, sowie (2) das Fehlen der Nervenüberkreuzung bei Pulmonaten aufgrund der Lage der Ganglien: Sie sind so weit nach vorn zusammengedrückt, daß sie von der Torsion nicht mehr erfaßt werden können.

1.2 Chiastoneurie

Unter der Chiastoneurie [gr. *χίασμα*, Kreuzung; gr. *νεῦρον*, Nerv], auch *Streptoneurie* [gr. *στρεπτός*, gewunden, geflochten, gedreht], zu deutsch “Gekreuztnervigkeit” [2] versteht man die Überkreuzung der Pleurovisceralnerven [1], auch Pleurovisceral-konnektive [4], also der langen paarigen Konnektive zwischen Pleural– und Parietalganglien [6]. Sie wird durch den Einfluß der Torsion auf das Nervensystem hervorgerufen [4] und verdeutlicht so nochmals die weitreichenden Folgen der Torsion auf die gesamte Organisation des Körpers.

Ihre charakteristische Ausprägung erhält sie bei den Vorderkiemerschnecken (Prosobranchia), aber auch in den basalen Gruppen der Hinterkiemer, so zum Beispiel bei *Acteon*, und der Lungenschnecken, unter anderem bei *Chilina* [2]. Außerdem erlaubt sie nach [2] Rückschlüsse auf stammesgeschichtliche Zusammenhänge zwischen den Schneckengruppen.

Im einzelnen hervorgerufen wird sie dadurch, daß das Parietalganglion der rechten Seite nach links über den Darm hinweg rückt sowie dasjenige der linken Seite nach rechts unter dem Darm hindurchwandert.

Wie schon angesprochen, ist die Chiastoneurie kein irreversibler Vorgang. Wird sie jedoch ganz umgangen, spricht man von Euthyneurie³, hervorgerufen durch die Vorverlagerung der hinteren Ganglien.

2 Aufbau und Entwicklung des Linsenauges der Cephalopoda

Das Linsenauge der Dibranchiata⁴ gehört zu den schon in der Einführung angesprochenen besonderen Merkmalen, die die Cephalopoda vor allen anderen Mollusca-Taxa auszeichnen und an die Wirbeltiere erinnern. [1] sieht die Transformation des Grubenauges in ein Linsenauge als Apomorphie der Dibranchiata an, die zwischen den Abspaltungen der Stammlinien der Ammonoidea und Belemnoidea entstanden sei.

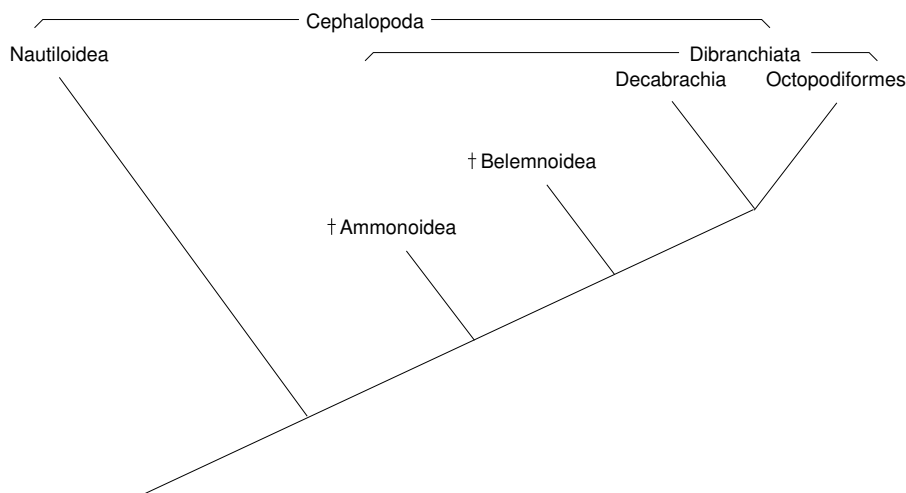


Abbildung 1: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft der Cephalopoda unter Einordnung der †Ammonoidea und †Belemnoidea, aus [1]

Mit einer Größe von bis zu 40 cm [7][3] erreichen sie nicht nur eine beachtliche Größe [7], sondern stellen sogar die größten bekannten Sehorgane des Tierreiches dar [3]. Kenntnis von diesen Ausmaßen erhielt man durch Analyse des Mageninhaltes von Pottwalen [3]. Zudem sind sie neben den Linsenaugen der Wirbeltiere die höchstentwickelten optischen Sinnesorgane im Tierreich [7].

Ihre Entstehung vollzieht sich im Gegensatz zu den Augen der Wirbeltiere, die aus Gehirnausstülpungen entwickelt werden [3], evers⁵ [7], also aus Hauteinstülpungen. Daher sind die Stäbchen ihrer Retinazellen auch linsenwärts gerichtet [3] und es kommt nicht zu den Problemen des Wirbeltierauges, bei dem die Nerven vor den optischen Rezeptoren im Strahlengang liegen.

Die Hell-Dunkel-Adaptation dieser Augen kann auf zweierlei Wegen erfolgen, entweder durch Pigmentverschiebung oder durch Verlängerung (im Dunkeln) oder Verkürzen der

³griech. *ευθύς*, gerade, *νεῦρον*, Nerv

⁴zur Systematik vgl. Abb. 1

⁵lat. *evértere*, *eversum*, herauswenden

Rhabdome⁶. Des weiteren gilt als gesichert, daß Vertreter der Dibranchiata mit ihren Linsenaugen Größe und Entfernung der Beute abschätzen können. Dies gilt dagegen nicht für das Farbsehen [7].

2.1 Aufbau

Der grundsätzliche Aufbau des Linsenauges der Dibranchiata läßt sich wie folgt beschreiben: Sie besitzen alle eine geschlossene Augenkammer mit einer Pupille und einer sich in letzterer befindenden Linse sowie einer vorderen Augenkammer [7], dem Raum vor der Linse, der durch eine ringartige Hautfalte entsteht. Aus der unterschiedlichen Ausgestaltung dieser vorderen Augenkammer lassen sich **drei Augentypen** [7] ableiten. Als erster, da einfachster Typ wäre das **oegopside Auge** zu nennen, dessen vordere Augenkammer offen ist. Ein Vertreter mit einem solchen Auge ist *Illex*. Die zweite Variante ist das **myopside Auge ohne Sekundärlid**, dessen vordere Augenkammer bis auf einen Porus oder sogar gänzlich geschlossen ist. Als Beispiel bietet sich der auch im Praktikum präparierte *Loligo* an. Der dritte Typus schließlich ist das **myopside Auge mit Sekundärlid**, das sich von dem zuvor beschriebenen durch eine weitere Hautfalte unterscheidet, die als “Sekundärlid” bezeichnet wird. Als Beispiele wären hier *Sepia* und *Octopus* zu nennen.

Eine weitere Unterscheidung auf morphologischer Ebene kann nach der **Form der Pupille** erfolgen [7], die bei pelagischen (im Freiwasser lebenden) Arten wie *Loligo* oder *Argonauta* rund, bei *Sepia* W-förmig und bei *Octopus* und *Ozaena* rechteckig ausgebildet ist.

2.2 Ontogenetische Entwicklung

Embryonal rekapitulieren die Coleoidea (Dibranchiata) ein einfaches **Blasenaugenstadium** [7], das dem Lochkamera-Auge [7] von *Nautilus* entspricht [3]. Dieses Blasenauge stellt die spätere Augenkammer dar. Im Detail geht dieser Vorgang wie folgt vor sich: Die Augengrube schließt sich und die Retina-Anlage bildet eine unter der Haut liegende Blase. Außerdem schiebt sich von der Seite ein mesodermaler Ring zwischen Haut und Blase, der die spätere **Iris**, die aus dem Ectoderm durch Bildung einer ringförmigen Falte hervorgeht, mit Muskeln versieht.

Als zweite Ringfalte erhebt sich peripher des Irisringes das **Primärlid**, das bei Architeuthoidea nur die Peripherie, bei Loliginoidea dagegen das gesamte Auge und überwächst und bei letzteren zudem noch eine mit einem Porus versehene Cornea bildet. Der Raum zwischen Auge und Primärlid, dessen Peripherie sich als Orbitalhöhle tief in den Kopf einsenkt, ist mit Seewasser gefüllt.

Die **Linse** als für den Augentypus namensgebende Struktur bildet sich inmitten des Irisringes im Zentrum der Pupille [7]. Sie entwickelt sich aus dem Gebiet der einstigen Epidermis, dem *Corpus epitheliale exterior* (dem Körperepithel) und der distalen Retina-Kalotte, dem *Corpus epitheliale interior* (äußere Wand der Augenblase) und kann vor- und zurückgeschoben werden [3].

Außerdem kommt bei manchen Gruppen noch ein **Sekundärlid** vor, das sich als dritte Ringfalte von den Armblasen her über das Auge hinwegwachsend ausbildet [3].

3 Einordnung der Mollusca in den Spiralia-Stammbaum

Ganz im Gegensatz zu manchen anderen Fragen wie der nach der Monophylie der Annelida sind die Mollusca “sehr gut als ein Monophylum der Spiralia begründbar” [1, S. 25]. Das liegt insbesondere an dem gut abgegrenzten, einzigartigen Merkmalskomplex der Mollusca, der noch darzustellen sein wird. Allerdings gibt es “erhebliche Unsicherheiten über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Mollusca und Articulata” [1, S. 20]. Zu dieser Problematik vergleiche auch die zweite Frage des Protokolls “Annelida”.

⁶griech. *ράβδος*, Stab

Innerhalb des Spiralia-Stammbaumes (Abb. 2) sind sie in die Trochozoa einzuordnen, das jüngste (und damit auch progressivste?) Taxon innerhalb der Adelphotaxa Plathelminthomorpha — Euspiralia. Dagegen stellen die Lacunifera als Mollusca und Kamptozoa zusammenfassendes Taxon innerhalb der Trochozoa (Abb. 3) die basale, also eine phylogenetisch eher alte Gruppe dar.

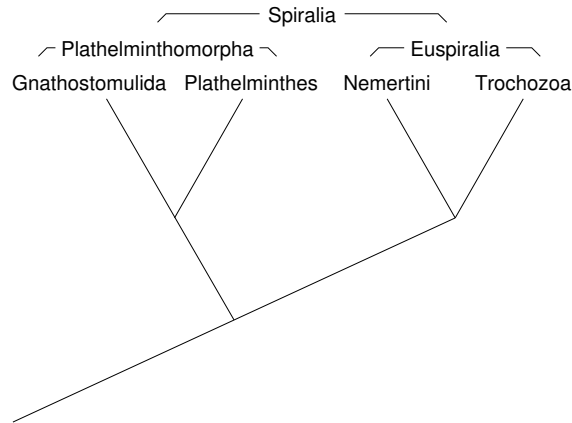


Abbildung 2: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Spiralia, aus [1]

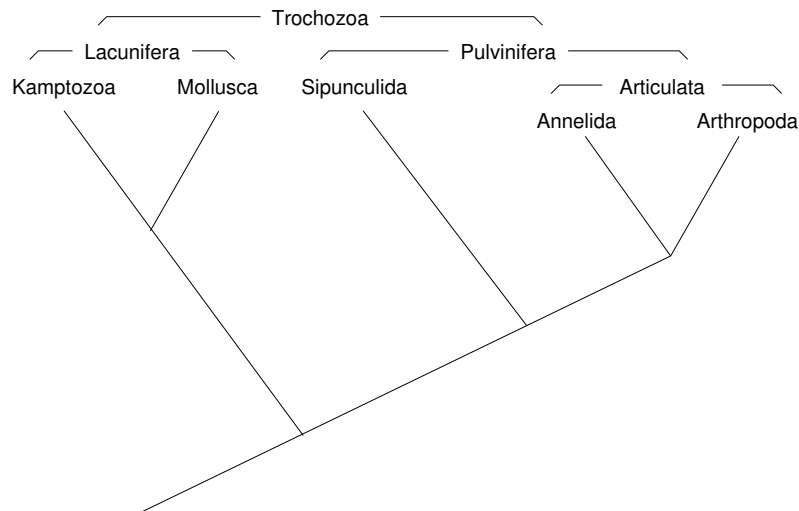


Abbildung 3: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der Trochozoa, aus [1]

Als **Argumente für ein Schwesterngruppenverhältnis zwischen Kamptozoa und Mollusca** führt [1] mit BARTOLOMAEUS (1993, 1997), SALVINI-PLAWEN & BARTOLOMAEUS (1995) und HASZPRUNAR (1996) eine Übereinstimmung in vier Punkten an, die “konfliktfrei vereinbar als Synapomorphien der Kamptozoa und Mollusca” deutbar seien, also Autapomorphien der Lacunifera (tax. nov., umfaßt Kamptozoa und Mollusca) darstellen.

Zu nennen ist hier (1) die **dorsale Chitin-Kutikula**, die sich von der Kollagen-Kutikula der Sipunculida und Annelida unterscheidet, (2) anatomisch die **flache Ventralseite mit Cilien** — bei den Lacunifera ist die Bewimperung im Gegensatz zum Grundmuster der Spiralia mit rundem, vollständig bewimpertem Körper infolge der Evolution der dorsalen Kutikula auf die Ventralseite eingeschränkt und tritt als Differenzierung eines flachen Feldes mit Cilien in Erscheinung. Hierin eingebettet liegen Mund- und Afteröffnung, wobei der After aus seiner mutmaßlich primär dorsalen Position bei den Euspiralia nach unten verlagert

wurde. (3) Der bei den Mollusca jedem gegenwärtige **Fuß mit Kriechsohle** tritt im Grundmuster der Kamptozoa als Transformation der Hyposphäre der Trochophora-Larve auf. Die Übereinstimmung mit dem Fuß der Mollusca könnte eventuell Ausdruck einer Homologie zwischen den beiden Taxa sein. (4) Schließlich ist noch die **Leibeshöhle mit Lakunensystem** zu nennen. Während die kompakte, aceolomate Organisation mit Mesenchymzellen zwischen Epithelien und Organen den plesiomorphen Zustand der Leibeshöhle der Bilateria repräsentiert, besitzen die Lacunifera, wie der Name schon sagt, ein Lakunensystem, das dem Transport von Hämolymphe dient. Es wird durch eine Extrazelluläre Matrix (ECM) begrenzt. Die sparsamste Erklärung dieser Autapomorphie der Lacunifera ist das Postulat einer einmaligen Evolution innerhalb einer gemeinsamen Stammlinie Kamptozoa—Mollusca.

4 Apomorphien der Mollusca

Das auffälligste Merkmal im Grundbauplan der Mollusca ist ohne Zweifel die Differenzierung des Körpers in zwei funktionell verschiedene Teile [7], das Cephalopodium und das Visceropallium. Beim Cephalopodium, zu deutsch Kopffuß, handelt es sich um das für Lokomotion und Kontakt zur Umwelt zuständige Zentrum, das sich in der Längsachse des Körpers entwickelt. Beim Visceropallium⁷ handelt es sich um den Eingeweidesack und den Mantel. Der Eingeweidesack übernimmt die inneren Aufgaben, der Mantel (das Pallium) den Schutz des Körpers, insbesondere der Dorsalseite.

Weiteres grundlegendes Merkmale der Mollusca ist nach [7] der Trend zur Spiralisierung des Körpers oder einzelner Teile. Allgemein handelt es sich bei den Mollusca um bilateral-symmetrische Organismen mit starker Tendenz zur Asymmetrie.

Eine Darstellung von als Apomorphien s. str. der Mollusca ausgewiesenen Merkmalen findet sich in [1]. Als erste Apomorphie sei die **dorsale Chitin-Protein-Kutikula mit Kalkstacheln** genannt. Hierzu ist zu bemerken, daß die Gliederung in dorsale Chitin-Protein-Kutikula und ventralen Fuß mit bewimperter Kriechsohle eventuell aus dem Grundmuster der Lacunifera stammt. Als eigentliche Autapomorphie der Mollusca ist daher die Ausstattung der Kutikula mit Kalkstacheln anzusprechen. Des weiteren ist auch die **ventrale Differenzierung in Kopf und Fuß** apomorphes Merkmal der Mollusca. Ein perioraler⁸ Wulst gliedert durch eine ventrale Querfurche den Kopf vom Fuß ab. Auch der **Mantel mit Mantelrinne** mit seinem äußeren und inneren Epithel gehört zu dem hier zu behandelnden charakteristischen Merkmalskomplex. Die zwischen dem inneren Epithel und dem Fuß sich befindende Mantelrinne, die dadurch entsteht, daß das dorsale Epithel den Kopffuß mit Kutikula überragt und sich rundherum zur Ventralseite absenkt, umläuft den Körper ringförmig. Dagegen ist die Mantelhöhle nicht für das Grundmuster postulierbar, fehlt sie doch bei den Polyplacophora und Neopilinida, was zu der Hypothese einer unabhängigen Evolution in den Stammlinien der Aplacophora und Rhacopoda zwingt. Der **Radula-Apparat**, aus Radula und Radula-Träger (Odontophor) bestehend, stellt eine "einzigartige, apomorphe Konstruktion der Mollusca ohne Entsprechungen bei anderen Tieren" [1, S. 25] dar, deren Aufgabe primär in der Abraspelung von Nahrungsobjekten und der Aufnahme von Detritus liegt, die aber auch bei microcarnivorer Ernährung eingesetzt werden kann.

Herz und Gonopericardialsystem stellen jeweils sekundäre Leibeshöhlen mit epithelialer Umkleidung dar. Bestandteile sind paarige Gonocoelen für die Gonaden sowie das Pericard, das das Herz (Ventrikel), die beiden zuführenden Atria (Aurikel) sowie die nach vorne gerichtete, sich in das Lakunensystem öffnende Aorta (Dorsalsinus) umschließt. Als Aufgaben sind die Zirkulation der Hämolymphe, die Exkretion sowie die Fortpflanzung zu nennen. Folgen wir [1], so hat sich dieses Merkmal offenbar unabhängig von sekundären Leibeshöhlen in anderen Spiralia-Einheiten in der Stammlinie der Mollusca evolviert. Weitere,

⁷lat. *viscera* n pl, Eingeweide; lat. *pallium*, Mantel

⁸griech. *περί*, in der Umgebung von

in den Bereich des pallialen Organkomplexes gehörende Autapomorphien sind **1 Paar Kiemen**, als zweizeilig gefiederte Ctenidien (Kammkiemen) ausgebildet, deren primäre Funktion eventuell die Ventilation der Mantelhöhle und nicht respiratorische Aufgaben sind, und **1 Paar Osphradien** in der Mantelrinne. Das **tetraneurales Nervensystem** zeichnet sich durch vier Markstränge, eine Cerebralkommissur sowie eine regelmäßige Verbindung der lateralen Pleurovisceral- und ventralen Pedalstränge aus. Das letzte in diesem Zuge genannte Merkmal ist das **eine Paar Einrollmuskeln**, paarige Längsmuskeln in den Seitenteilen der Kriechsohle, die als Schutzsystem bei Aplacophora und Polyplacophora ausgebildet sind, sich bei Neopilinida erhalten haben, bei Ganglioneura allerdings nicht auftreten. Um dennoch von einer Autapomorphie ausgehen zu können, muß folgerichtig eine Reduktion dieser Einrollmuskeln im Zuge der Evolution der Ganglioneura postuliert werden.

5 Kreislauf, Atmung und Exkretion bei Tintenfischen

Auch der fast gänzlich geschlossene Kreislauf der Cephalopoda läßt, wie auch schon der Bau des Linsenauges und die erstaunlichen Verhaltens-Leistungen, eher an Wirbeltiere denn an Mollusca denken. Genauer sei im folgenden, sich im wesentlichen an [3] anlehnend, ausgeführt.

5.1 Kreislauf

Wie schon angesprochen, haben wir es bei den Cephalopoda mit einem fast in seiner Gänze geschlossenen Blutgefäßsystem zu tun. Ausnahmen bilden hier nur die Lakunen um das Gehirn und die Mitteldarmdrüse, bei Octopoda auch noch diejenigen um Herz und Magen. Der Transport der Hämolymphe vollzieht sich vorwiegend in Gefäßen mit eigener Wandung. Das schlauchförmige, muskulöse Herz ist von Pericard umhüllt und treibt bei Kontraktion die Hämolymphe, und zwar einerseits in die dicke, kopfwärts ziehende *Aorta cephalica* [4] und die nach dorsal führende, dünne *Aorta abdominalis* [4]. Diese Aorten verzweigen sich zu einem reichem Arteriennetz, dessen feinere Äste, besonders in der Haut, teils durch echte Kapillaren in Venen mit Eigenwandung übergehen, teils sich in wandlose Lakunen öffnen. Die die Hämolymphe aus den Lakunen und Kapillaren der verschiedenen Körperteile aufnehmenden Venen ergießen sich größtenteils in die große Hohlvene, die *Vena cephalica* [4], die den Kiemen zustrebt, sich vor diesen jedoch in zwei (bei *Nautilus* vier [4]) Venenschenkel gabelt. Jeder dieser Venenschenkel tritt nun in eine Kieme ein, bildet vorher jedoch bei den Dibranchiata ein schwammig muskulöses Kiemenherz, das mit seiner Kontraktion den Kapillarwiderstand der Kiemen überwinden hilft und an das je eine Pericardialdrüse angehängt ist, die eine Verbindung zum Pericard herstellt und offenbar exkretorische Funktionen erfüllt. Die in den Kiemen mit Sauerstoff angereicherte Hämolymphe wird durch die Kiemenvenen dem Herzen zugeführt, die, wenn auch geschwollen, so doch nicht muskulös sind. Diese Zuführung erfolgt bei den Dibranchiata über zwei, bei den Tetrabranchiata über vier Vorhöfe. Neben Blutzellen, die in einer augennahen Drüse, dem sogenannten "Weißen Körper", gebildet werden, enthält die Hämolymphe zusätzlich als Sauerstoffträger Haemocyanin.

5.2 Atmung

Als Atemorgane dienen bei allen Cephalopoda federförmige Kiemen, die der Vorderwand des Mantelraumes ansitzen und in diesen hineinragen. Nach der Zahl der Kiemen kann man die Cephalopoda in Tetrabranchiata, Vertreter mit zwei Paar Kiemen, und Dibranchiata mit nur einem Paar Kiemen unterteilen. Aber diese beiden Typen unterscheiden sich nicht nur in der Anzahl ihrer Kiemen, sondern auch in der Art und Weise der Erzeugung des Atemwasserstromes. Erstere erzeugen ihn durch pulsierende Bewegungen des Trichters, der dabei als Ein- und Ausströmöffnung dient, Dibranchiata dagegen durch Bewegungen der dicken, muskulösen hinteren (ventralen) Mantelwand.

5.3 Exkretion

Mit [7] weist das Exkretionssystem der Cephalopoden zahlreiche Besonderheiten auf, zu denen unter anderem rechnen ist, daß mehrere Organe an der Speicherung und Abgabe der Exkrete beteiligt sind, die gleichzeitig der Osmoregulation dienen. Des weiteren sind alle Cephalopoda ammonotelisch, bei ihnen ist also im Gegensatz zu den ureotelischen Tieren nicht Harnstoff, sondern Ammoniak das stickstoffhaltige Ausscheidungsprodukt aus dem Proteinabbau. Die Körperflüssigkeiten der Cephalopoda sind annähernd isoosmotisch zum Seewasser, enthalten allerdings gegenüber diesem mehr Ca^{2+} und K^+ , dafür aber weniger Mg^{2+} und SO_4^{2-} , haben also eine leicht abweichende Ionenausstattung.

Wie auch schon bei der Atmung, so unterscheiden sich Tetrabranchiata und Dibranchiata auch in ihren Exkretionssystemen, in der Hauptsache ebenfalls durch die Zahl der Kiemen bedingt. Erstere besitzen entsprechend der Vierzahl (griech. τετράς, vier) der zu den Kiemen ziehenden Venenschenkel zwei Paar Nierensäcke [3], die von verzweigten Venen durchzogen werden [7]. Die Nierensäcke stehen nicht mit dem Pericard in Verbindung und münden an der Basis der Kiemen nach außen [3]. Die von den Venen herantransportierten Exkretstoffe werden einer Verdichtung unterworfen und in den Nierensäcken als Konkremente⁹ gespeichert. Dort dienen sie teilweise als Reserve für die Bildung neuer Kammerwände der Schale, ein anderer Teil wird durch die Nephridioporen in die Mantelhöhle entleert [7].

Ein etwas anderes Bild stellt sich uns bei den Dibranchata dar. Analog zu der Zahl der Kiemen finden wir hier auch nur ein Paar Nieren beziehungsweise Nierensäcke. Die Verbindung derselben mit dem Herzbeutel erfolgt durch bewimperte Renoperikardialgänge¹⁰ [7], seitlichen Aussackungen des Pericards mit je einem Wimperntrichter [3].

Die Nieren führen zur Mantelhöhle und münden neben dem After. Sie entsenden je einen dorsalen, die Venenschenkel begleitenden Sack und eine vordere Aussackung, die bei den Decapoda zu einem unpaarigem Raum verschmilzt. Venenschenkel und andere benachbarte Venen bilden an der Berührungsfläche mit den Nieren viele kleine Aussackungen, die in die Wandung des Nierensackes hineinbuchten und der Oberflächenvergrößerung dienen [3].

Das Nierenepithel entnimmt an den betreffenden Stellen der Haemolymphe die Exkrete, die es in das flüssigkeitsgefüllte Lumen abscheidet. Die sich im Lumen befindende Flüssigkeit kommt aus den benachbarten Blutgefäßen als Filtrat in das Pericard und gelangt von dort weiter in die Niere. Wahrscheinlich kommt es auch aus den Pericardialdrüsen zur Exkretabgabe ins Pericard [3].

Der Primärharn stammt ohne Zweifel aus dem Pericard, was sich dadurch nachweisen läßt, daß eine Unterbrechung der Verbindung vom Pericard in den Nierensack das Aussetzen der Harnbildung zur Folge hat. Als Ort der Filtration im Pericard dient offenbar die Wandung des Kiemenherzens bzw. des Pericardialraumes. Der im Nierensack befindliche Harn ist gegenüber der Hämolymphe verändert, was auf der Resorption (von Ca), der Sekretion von NH_3 -Salzen, K, SO_4 , Zn und Cu sowie der Abwandlung der Konzentration vieler weiterer Ionen beruht. Wasser wird allerdings nicht rückresorbiert, weshalb die Menge der gebildeten Pericardialflüssigkeit proportional der Differenz zwischen dem hydrostatischem Blutdruck im Kiemenherzen und dem kolloidosmotischen Druck der Haemolymphe ist. Nach [7] sind an der Bildung des Harnes die Anhänge der Kiemenherzen beteiligt, jedoch spielen auch die Epithelien der Nierensäcke, der Kiemen, Renoperikardialgänge und weiterer Coelomräume bei der Exkretion und Osmoregulation eine große Rolle.

Zur Darstellung von Kreislauf, Atmung und Exkretion vergleiche auch die angefügte Tischvorlage.

⁹lat. *concrementum*, Mischung, Verdichtung

¹⁰lat. *ren*, Niere; griech. *περί*, in der Umgebung von; *καρδία*, Herz; *Perikard*, Herzbeutel

Literatur

- [1] AX, PETER: *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.: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie* (Gustav Fischer, 1996).
- [4] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 23. Aufl.
- [5] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Systematische Zoologie* (Gustav Fischer, 1997).
- [6] WEHNER, R. und W. GEHRING: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.
- [7] WESTHEIDE, W. und R. RIEGER (Hg.): *Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose* (Gustav Fischer, 1996).