

Protokoll Plathelminthes

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

19. November 1999

Einführung

Die Plathelminthes (*Plattwürmer*) sind bilateralsymmetrische, ungegliederte Spiralia [2]. Das wichtigste Merkmal des Taxons ist die **Triblastie** [5], die Existenz eines mesodermalen Parenchyms zwischen der ektodermalen Epidermis und dem entodermalen Verdauungsepithel, ein Merkmal, das sich bei den Coelenteraten noch nicht findet. Zudem ist das Parenchym reich differenziert in eine Vielzahl verschiedener **Organe**. Als Organe werden hierbei mit [5] Gebilde angesprochen, die jeweils auf eine eigene Organanlage zurückgehen und eine spezifische Organogenese durchlaufen. Das letzte wichtige Merkmal ist der **bilateralsymmetrische Körperbau** mit einem cranialen Körperpol, dessen Ausbildung mit Cephalisation verbunden ist. Diese Form des Körperbaus befähigt die Plathelminthes zu gerichteter Fortbewegung.

Dieser Merkmalskomplex befähigt die Plathelminthes, einen größeren Bereich ökologischer Nischen zu besetzen als die Coelenterata. Einige Formen leben sogar auf dem Land, wie etwa die *Geoplana* [5].

Aufgaben

1. Skizzieren Sie die wesentlichen Merkmale der Spiralfurchung!
2. Sind die Turbellaria eine monophyletische Gruppe? (Begründung)
3. War die Stammart der Trematoda und Cestoda bereits ein Parasit? (Diskussion Pro — Contra)
4. Beschreiben Sie den Lebenszyklus je eines Vertreters der Digenea und der Eucestoda!

1 Merkmale der Spiralfurchung

Bei der Spiralfurchung handelt es sich um den ursprünglichen Furchungstyp der Spiralia [2], was auch schon durch die Namensgebung des Taxons auffällt. Die nun folgende Beschreibung stützt sich im wesentlichen auf [3].

Bedingt durch die ungleiche, schwach telolecithale¹ Dotterverteilung kann man bei den Eiern mit Spiralfurchung einen animalen und einen vegetativen Pol unterscheiden. Der **animale Pol** ist durch die Tatsache charakterisiert, daß ihm noch die Polkörperchen der Reifeteilung aufsitzen, der **vegetative Pol** umschließt den Dottervorrat. Das Dottermaterial teilt sich langsamer als das umgebende Protoplasma, und so kommt es bereits nach der ersten Teilung zur Ausbildung zweier **Blastomeren** (Tochterzellen), die von unterschiedlicher Größe sein können. Nach der zweiten Teilung liegen vier Blastomeren vor, Macromeren, die

¹“Bei *telolecithalen* Eiern liegt der Dotter dem einen Eipol (vegetativer Eipol) angenähert, so daß das Cytoplasma am anderen Pol angereichert wird, der auch den Eikern enthält (animaler Pol) [...]” [2]

mit den Buchstaben A, B, C und D bezeichnet werden. Diese Macromeren stoßen zentral nicht in einem Punkt zusammen (wie es bei der Radialfurchung der Fall wäre), liegen damit also nicht alle in einer Ebene. Vielmehr ist B und D gegenüber A und C etwas zum animalen Pol hin verschoben.

Als Ergebnis der dritten Teilung erhalten wir ein Quartett von vier Macromeren 1A bis 1D und ein Quartett von vier Micromeren 1a bis 1d. Die jetzt folgenden Zellteilungen sind streng synchron, und zwar in jedem Fall bis zum 64-Zellen-Stadium, meist jedoch darüber hinaus bis zum 128-Zellen-Stadium. Bei diesen Teilungen werden aus Micromeren immer neue Micromeren, aus den vier Macromeren dagegen jeweils wieder vier Macro- und vier Micromeren gebildet. So haben wir also immer nur vier Macromeren, währenddessen die Zahl der Micromeren stark anwächst. Es kommt zu einer “Anhäufung von gesetzmäßig zusammenhängenden Micromeren” über den Macromeren [3, S. 282]

Die **Teilungsspindel** steht niemals parallel zur langen Eiachse, sondern ist abwechselnd nach rechts (dextrotrop) und links (leiotrop²) schräg, weshalb die Micromere vom animalen Pol aus betrachtet als Spirale (→ Name des Furchungstyps!) erscheinen. Durch diesen Wechsel dextroter und leiotroper Teilungen kommt es bei jedem Schritt zur Abgabe neuer Blastomeren nach oben, einem weiteren Gegensatz zur Radialfurchung, bei der nur bei jedem zweiten Furchungsschritt eine Blastomeren-schicht zum animalen Pol abgegeben wird [1].

Da die Furchung mathematisch genau abläuft, ist die prospektive Bedeutung³ einzelner Blastomeren sehr frühzeitig erkennbar, ein Phänomen, das man auch als Zellgenealogie (“cell lineage”) [2] bezeichnet: Der animale Pol wird zum Vorderende der Larve, der vegetative Pol zu ihrem Hinterende; A und C kennzeichnen die Körperseiten, B kennzeichnet die Ventral- und D die Dorsalseite.

Die **Bildung des Ectoderms** erfolgt durch die bis zum 32-Zellen-Stadium entstandene Micromeren, von denen der Zelle 2d, dem sogenannten Ursomatoblast, insofern besondere Bedeutung zukommt, als daß sich aus ihr die somatische Platte bildet, die ihrerseits wiederum den Ursprung fast des gesamten Rumpfectoderms darstellt.

Die **Gastrulation** erfolgt bei dotterarmen Polychaeten-Eiern durch Einfaltung (Embolie), Beispiele für Taxa wären hier *Polygordius*, *Hydroides*, bei dotterreichen Eiern durch Umwachsung (Epibolie), wie etwa bei einigen Nereidae. Die Zellen 4A–4D und 4a–4c gelangen ins Innere des Keimes, wo sie den **Urdarm** bilden. Der **Blastoporus**, der ursprünglich fast rund war, verschiebt sich und bildet schließlich einen langen Spalt, der nun nicht mehr quer, sondern schräg zur Hauptachse der Gastrula orientiert ist. Das Ergebnis der Gastrulation ist letztlich die eiförmige **Trochophora-Larve** der Polychaeta, die zur freien Bewegung im Wasser befähigt ist.

Eine Zelle, der gerade auch aus der Sicht der Phylogenie besondere Bedeutung zukommt, ist die Zelle 4d, die “berühmte Urmesodermszelle” [1], die den Ausgangspunkt der Mesodermentwicklung darstellt, jenes Mesoderms, das eine der herausragendsten Autapomorphien der Plathelminthes darstellt.

2 Turbellaria: eine monophyletische Gruppe?

Literatur [6, S. 222]

Die “Turbellaria” [2], [6] (*Strudelwürmer* [2]) werden in der Literatur, soweit der Begriff noch Verwendung findet, übereinstimmend als Paraphylum erkannt (vgl. Abb. 1). Sie umfassen alle freilebenden Plathelminthes. Nach [1] und [6] werden die “Turbellaria” in drei

²dextrotrop: [gr. δειξιός, rechts; τροπῆ, Wendung], rechtsgewunden, rechtsdrehend; leiotrop, lävotrop: [gr. λαίος, links; τροπῆ, Wendung], linksgewunden, linksdrehend [2]

³[v. lat. prospectus = Aussicht], von H. DRIESCH geprägter Begriff, bezeichnet in der Entwicklungsbiologie die normale zukünftige Funktion (das normale Entwicklungsschicksal) eines Keimteils (Furchungszelle, Organanlage o. ä.) und sagt nichts über den Determinations-Zustand aus: Der betreffende Teil kann zu autonomer Differenzierung befähigt sein oder nicht. [2]

Monophyla — Acoelomorpha, Catenulida und Rhabditophora — aufgeteilt, deren Autapomorphien nach [6] an dieser Stelle kurz besprochen werden sollen. Die **Autapomorphien der Rhabditophora** sind die Rhabditen, stäbchenförmige Drüsensekrete mit charakteristischer Feinstruktur, das Zwei-Drüsen-Kleborgan, an das Gehirn angeschlossene rhabdomere Pigmentbecherzellen und fast immer von einer epithelialen, sich in die Ausleitungsgänge fortsetzenden Tunica umkleidete Gonaden. Als **Autapomorphien der Acoelomorpha** sind (mit hohem Wahrscheinlichkeitsgrad, [6]) das reticuläre Cilienwurzelsystem, gestufte Cilien spitzen und die Tendenz zur Umwandlung der Gastrodermis in ein parenchymatöses oder syncytiales, verdauendes Zentralparenchym zu nennen. Die **Autapomorphien der Catenulida** schließlich sind ein unpaares dorsales Protonephridium mit biciliären Cyrtocysten, die Lage der ♂ Geschlechtsöffnung knapp hinter oder vor dem Mund und die Hauptvermehrungsmodi: Paratomie⁴ oder Parthenogenese aus ♀ (vielleicht auch ♂) Geschlechtszellen.

Die Monophylie der drei Gruppen wird heute allgemein anerkannt [6], wenn auch die Verwandtschaftsverhältnisse untereinander teilweise noch unsicher sind.

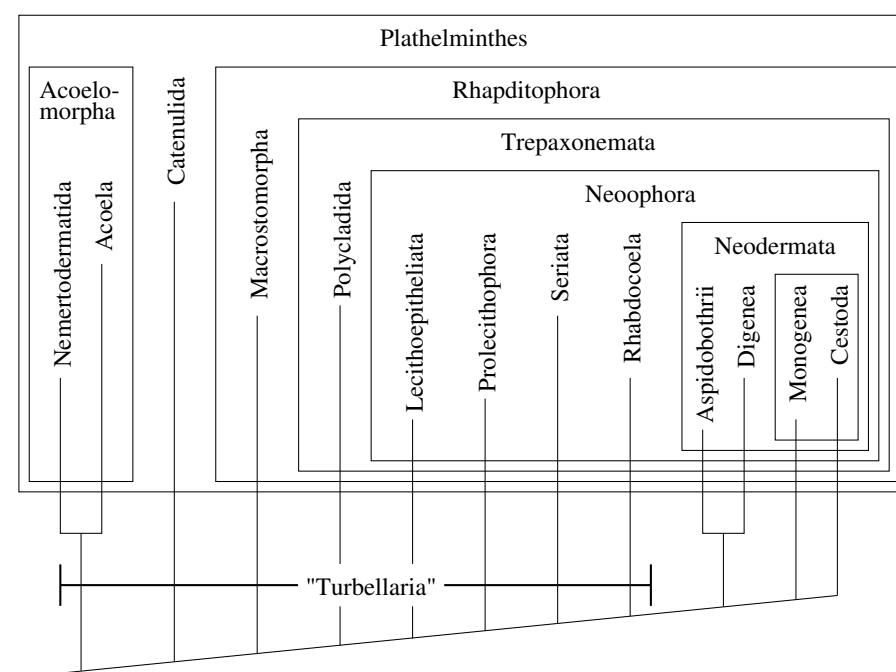


Abbildung 1: Phylogenetischer Stammbaum der Plathelminthes, aus [6]

3 Die Stammart der Trematoda und Cestoda: ein Parasit?

Zur Beantwortung der Frage, ob die Stammart der als Neodermata zusammengefaßten Trematoda und Cestoda⁵ parasitisch oder freilebend war, gehe ich zunächst detaillierter auf die Autapomorphien der Neodermata ein, um mich dann auf dieser Basis der Diskussion zuzuwenden.

Autapomorphien der Neodermata (Begründung der Monophylie, aus [1]) Der Begriff Neodermata [gr. *νεος*, neu; gr. *δερμα*, Haut] bedeutet, wörtlich übersetzt, "Neuhäu-

⁴[gr. *παρα*, neben, über, bei; *τομή*, Schnitt], polycytogene (asexuelle Fortpflanzung mit mehrzelligen Fortpflanzungskörpern) ungeschlechtliche Form der Fortpflanzung, bei der das Muttertier in Tochterindividuen aufgeteilt wird, nachdem die Neubildung der Organe erfolgt ist. [2]

⁵Nach [1] werden die Cestoda mit den Monogenea zu den Cercomeromorpha zusammengefaßt und diese den Trematoda als Adelphotaxon gegenübergestellt (vgl. Abb. 3). Die ältere Systematik faßt die Monogenea dagegen noch mit den Digenea und Aspidiobothrea zu den Trematoda zusammen.

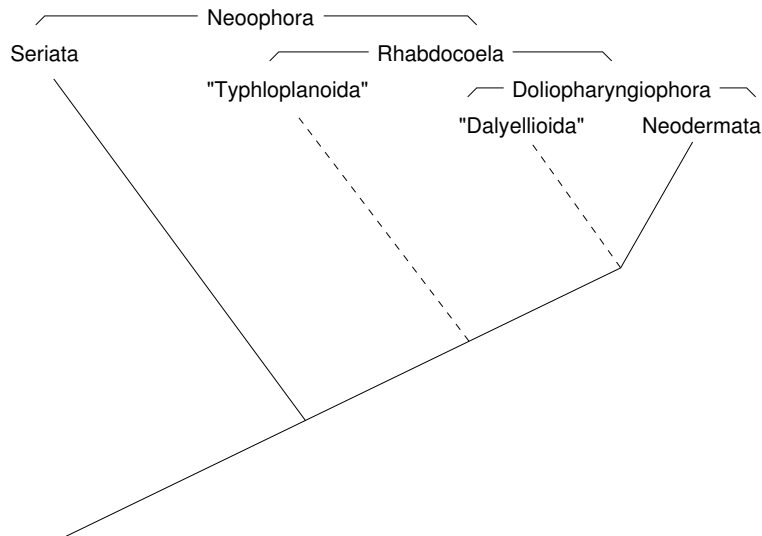


Abbildung 2: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb des Plathelminthen-Taxons Neophora, aus [1]

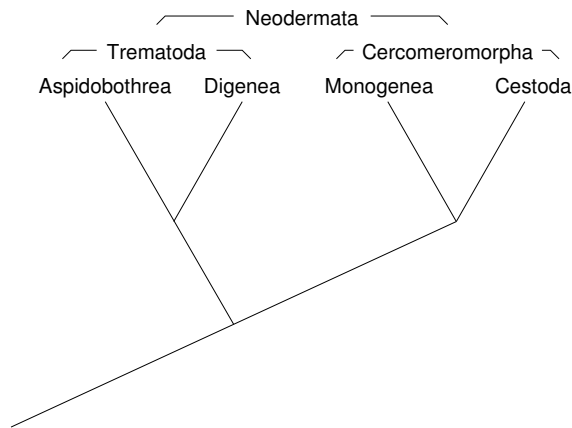


Abbildung 3: Diagramm der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der parasitischen Plathelminthes, aus [1]

ter". Damit wird bereits in der Namensgebung des Taxons die wesentlichste Autapomorphie angesprochen, nämlich der Abbau der bewimperten Epidermis und die Entwicklung einer Neodermis. Die **Epidermis**, bei den freilebenden Plathelminthes ursprünglich ein multiciliäres Ektoderm, ist bei den Neodermata auf die Larvenstadien beschränkt. Diese ciliäre Epidermis wird mit Abschluß der Larvalphase eliminiert und durch die **Neodermis** ersetzt. Letztere ist übereinstimmend bei allen Neodermata-Taxa ausgeprägt und macht so widerspruchsfrei das Postulat einer einmaligen Evolution in einer allen Neodermata gemeinsamen Stammlinie möglich. Sie stellt eine syncytiale Körperbedeckung dar und wird von Stammzellen des Körperinneren nach folgendem Schema gebildet: Zellfortsätze der Neoblasten durchdringen die Basallamina und breiten sich unter bewimperten Epidermiszellen aus. Die Epidermiszellen werden nach ihrer Degeneration abgestoßen. Daraufhin verschmelzen die Fortsätze der Stammzellen zu einem aciliärem Syncytium, während die kernführenden Zelleiber unterhalb der Basallamina verbleiben und über mehrere Cytoplasmastränge mit dem sich an der Oberfläche befindenden Syncytium in Verbindung stehen.

Als weitere Autapomorphien seien der Vollständigkeit halber die Ultrastruktur der Protonephridien und die Anzahl der Cilienwurzeln sowie der Einschluß der beiden Cilien eines Spermiums in das Cytoplasma der Spermienzelle erwähnt. Bei den **Protonephridien** wird

die Trägerstruktur für den Ultrafilter der ECM bei den Neodermata durch zwei Kränze von Längsstäben gebildet, was zu einer Doppelreue führt, während im Gegensatz dazu im Grundmuster der Plathelminthes die Terminalzelle allein die Trägerstruktur des Filters bildet. Die **Cilien der larvalen Epidermis** besitzen bei den Neodermata eine Cilienwurzel, die der rostralen Wurzel des Grundmusters der Plathelminthomorpha und Plathelminthes entspricht, während die in selbigem vorhandene Caudalwurzel reduziert ist.

Diskussion der Stammart Eine Stammart ist per definitionem immer das hypothetische Produkt phylogenetischer Betrachtungen, zwar soll es als Übergangsform in der Evolution existiert haben, doch ist der eindeutige Nachweis einer solchen wirklichen Übergangsform bisher selten bzw. gar nicht gelungen.

Die hier vorliegende Frage nach der Lebensweise der Stammart der Neodermata läßt sich theoretisch in zweierlei Weise beantworten: Die oben dargestellten Autapomorphien der Neodermata, die als parasitische Gruppe definiert sind [1], legen durch die teilweise extreme Anpassung an die parasitische Lebensweise den Schluß nahe, die Stammart der Neodermata sei ihrerseits schon parasitisch gewesen.

“Der Parasitismus der Trematoda, Monogenea und Cestoda ist einmal aus einer freilebenden Plathelminthen-Art mit *Pharynx doliiformis*⁶ entstanden.” [1, S. 182] Dieses Postulat wird durch die oben begründete Monophylie der Neodermata “zwingend impliziert” [1, ebd.] In diesem Zusammenhang sieht [1] auch die Entwicklung der Neodermis in einem offensichtlichen Zusammenhang mit der Evolution der Stammart der Neodermata zu einem Parasiten in einem wirbellosen Wirtsorganismus.

Des weiteren ist festzuhalten, daß sich aus den “Turbellaria” mehr als einmal parasitische Gruppen entwickelten [6], und zwar besonders häufig in den Rhabdocoela-“Dalyellioida”, die die Schwestergruppe der Neodermata innerhalb der Doliopharyngiophora darstellen.

Die Stammart der Doliopharyngiophora dürfte mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit freilebend gewesen sein, da der Parasitismus und die mit ihm einhergehenden Reduktionen allgemein als sekundäres Merkmal angesehen werden. Inwieweit das auch für die Stammart der Neodermata gilt, kann hier auch nach der Darstellung der Autapomorphien und dem Außengruppenvergleich mit den Dalyellioida nicht eindeutig geklärt werden und muß daher der weiteren Forschung überlassen werden.

4 Lebenszyklen von Digenea und der Eucestoda

4.1 Digenea

Als zentrale Autapomorphien der Digenea gelten nach [1] der **Zwei-Wirte-Zyklus** mit einem Mollusk als Zwischenwirt und einem Wirbeltier als Endwirt sowie der **Generationswechsel**. Bei letzterem wechseln sich drei Generationen unterschiedlicher Individuen miteinander ab: Das Miracidium, die freischwimmende Wimperlarve, und die sich in einem Mollusk vegetativ vermehrende Sporocyste stellen die erste, die Redie, die sich ebenfalls im Mollusk vegetativ vermehrt, die zweite, und schließlich die Cercarie - eine freischwimmende Ruderschwanzlarve - und der Zwitter - mit bisexueller Fortpflanzung in einem Wirbeltier - die dritte Generation dar.

Beispielhaft sei im Folgenden der Wirts- und Generationswechsel von *Dicrocoelium dendriticum*, dem kleinen Leberegel, anhand von [4] dargestellt.

Dicrocoelium dendriticum Als **Zwischenwirte** treten bei *Dicrocoelium dendriticum* Landlungenschnecken der Gattungen *Zebrina* und *Helicella* sowie Ameisen der Gattung *Formica* auf. Die embryonierten **Eier** werden mit dem Kot des Wirtstieres im Gelände verstreut

⁶[v. gr. *φαρυγγξ*, Schlund], Unterschiede zum *Pharynx rosulatus*: völlig cilienfrei, Schlundkopf an das Vorderende verlagert, mit terminaler Mündung oder leicht nach unten orientiertem Mundporus [1]

und gelangen in den Darm der Schnecken, weil der Mollusk sich zersetzende Blätter und damit auch den Kot von Wirtstieren aufnimmt und sich so mit den Eiern infiziert. Als erste Generation schlüpfen die **Miracidien** kurz nach der Infizierung im Darm der Schnecke, wandern zur Mitteldarmdrüse und setzen sich dort fest. Dort bilden sie **Sporocysten I. Ordnung**, die unregelmäßig gestaltet sind und sich in der Mitteldarmdrüse der Schnecken entwickeln. Die **Sporocysten II. Ordnung**, 2–3 mm große Gebilde, entwickeln sich dagegen in der Leibeshöhle der Sporocysten I. Ordnung.

Als zweite Generation treten die **Cercarien** auf, die in den Tochttersporocysten entstehen, während die Muttersporocysten degenerieren. Diese Cercarien sind mit einem langen Schwanz ausgestattet und verlassen ihre Mutter durch die sogenannte Geburtsöffnung, wandern über das Venensystem zur Atemhöhle der Schnecke und werden, in Schleimballen gehüllt in Gruppen bis zu mehreren tausend Individuen ca. 4 Monate nach der Infektion der Schnecke ausgestoßen. Diese Schleimballen werden von Ameisen (Gattung *Formica*) gefressen. Auf diesem Wege gelangen durchschnittlich 50 Cercarien in den Kropf der Ameisen, wo sie die Kropfwand durchbohren und über den Thorax bis in den Kopf der Ameisen und wieder zurück wandern. Die Dauer dieser Wanderung beträgt etwa zwei Monate. Aus den Cercarien entstehen schließlich durch Encystierung⁷ in der Leibeshöhle des Abdomens **Metacercarien**, schwanzlose Gebilde. Eine Cercarie dringt jedoch in das Unterschlundganglion ein und encystiert sich dort. Diese ist es auch, die ein auffallendes Verhalten der so befallenen Ameisen hervorruft. Die Ameisen erklettern Pflanzen und verbeißen sich mit ihren Mandibeln in Blätter oder Blüten, und das vornehmlich in den kühleren Abendstunden. Dadurch schaffen sie ideale Voraussetzungen dafür, daß die Cercarien von pflanzenfressenden Endwirten (Schaf, Rind) aufgenommen werden. In ihrem Endwirt angelangt, erreichen die Cercarien binnen sieben Wochen Geschlechtsreife und beginnen nach weiteren etwa vier Wochen mit der Eiablage.

4.2 Eucestoda

Die Eucestoda sind “die Bandwürmer schlechthin” [1]. Ihre herausragende **Autapomorphie** ist die seriale Abfolge mehrerer zwittriger Genitalapparate in der Längsachse eines Individuums [1]. Sie durchlaufen in ihrer Ontogenese mit wenigen, sicher sekundären, Ausnahmen keinen Generationswechsel, sondern nur einen Wirtswechsel [5]. Der Lebenszyklus kann über mehrere Larvenstadien unter Parasitierung verschiedener Wirtsorganismen verlaufen, eine sekundäre Entwicklung ist in Form der ungeschlechtlichen Vermehrung im Stadium der Finne (Cysticercus) bei *Multiceps* und *Echinococcus* bekannt.

Der Lebenszyklus sei im folgenden am Beispiel des Fischbandwurmes (*Diphyllobothrium latum*) nach [1] näher erläutert.

Diphyllobothrium latum Bei dieser Art finden wir einen Lebenszyklus mit ursprünglicher Coracidium–Larve. Der **Adultus** parasitiert bei Menschen und zahlreichen fischfressenden Säugetieren, wo er Eier im Darm absetzt. Diese **Eier** müssen zum Schlüpfen der Coracidium–Larve in wässriges Medium gelangen. Das erste Larvenstadium, die **Coracidium–Larve**, ist dank ihrer langbewimperten Embryonalhülle schwimmfähig [4]. Sie entwickelt sich erst im Wasser aus dem Ei und enthält die Oncosphaeren [4], die von bestimmten Copepoda⁸ (*Cyclops*, *Diaptomus*, 1. Zwischenwirt) mit Planktonnahrung aufgenommen werden. Diese **Oncosphaera**, wimperlose Hakenlarven [5], auch als “sechshakige Larve” [4] bezeichnet, wird freigesetzt, indem das Wimperepithel im Darm der Copepoda verdaut wird, und siedelt in die Leibeshöhle des ersten Zwischenwirts über, wo sie zum Procercoid auswächst.

Dieses **Procercoid** stellt das zweite Larvenstadium im Entwicklungszyklus und das erste parasitische [4] dar. Es ist keine Blase, sondern langgestreckt und behält am Hinterende die

⁷[gr. *εν*, in; *κυστις*, Blase], *Einkapselung*, Cystenbildung [2]

⁸*Ruderfußkrebse*, Taxon der Krebstiere [2]

sechs Haken der Oncophaera. Die infizierte Krebse müssen von Fischen (2. Zwischenwirt) gefressen werden.

Als zweites parasitisches und insgesamt drittes Larvenstadium [4] tritt das **Plerocercoid** auf. Es ist bereits wurmähnlich und mit wohlausgebildetem Skolex am Vorderende [4] und entwickelt sich im zweiten Zwischenwirt aus dem Proceroid. Es legt bereits Sauggruben des Adultus an, durchdringt durch Sekrete eines Drüsenkomplexes am Vorderende die Darmwand und wird zu Wartestadium in der Muskulatur des Fisches. In dieser Form ist es bereit zur Aufnahme in den Endwirt, in dessen Darm es zum reifen Bandwurm heranwächst [4]. Weitere eingeschaltete Zwischenwirte (Raubfische) sind möglich.

Literatur

- [1] AX, PETER: *Das System der Metazoa I. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik* (Gustav Fischer, 1995).
- [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), 5. Aufl. Bd. 1: Wirbellose Tiere.
- [4] STORCH, V. und WELSCH, U.: *Kükenthal Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 22. Aufl.
- [5] WEHNER, R. und GEHRING, W.: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.
- [6] WESTHEIDE, W. und RIEGER, R. (Hg.): *Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose* (Gustav Fischer, 1996).