

**UNTERSUCHUNGEN ZUR PHYLOGENIE DER CIRRATULIDAE
(ANNELIDA)**

D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Saskia Brauer

aus Bernau

Bonn, September 2013

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Erster Gutachter: Prof. Dr. Thomas Bartolomaeus

Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie
Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät
Rheinische-Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Zweiter Gutachter: PD Dr. Thorsten H. Struck

Zentrum für molekulare Biodiversitätsforschung
Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn

Tag der Promotion: 16.12.2013

Erscheinungsjahr: 2014

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit ohne die unzulässige Hilfe Dritter und ohne die Verwendung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe.

Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Berlin, den 25.09.2013

Saskia Brauer

1. Einleitung	1
1.1 Nuchalorgane	4
1.2 Augen.....	5
1.3 Borsten.....	6
1.4 Tentakelfilamente.....	7
1.5 Zusammenfassung der Ziele.....	9
2. Material und Methoden	10
3. Ergebnisse	15
3.1 Nuchalorgane	15
3.1.1 <i>Aphelochaeta marioni</i>	15
3.1.2 <i>Cirriformia tentaculata</i>	19
Adultus.....	19
Bodenlebendes, juveniles Tier (193 h nach Befruchtung).....	20
Pelagische Larve (96 h nach Befruchtung).....	25
3.1.3 <i>Dodecaceria concharum</i>	26
Adultus.....	26
Larve.....	27
3.2 Phototaxis	29
3.3 Augen	31
3.3.1 <i>Cirriformia tentaculata</i>	31
Bodenlebendes, juveniles Tier (193 h nach Befruchtung).....	31
Pelagische Larve (96 h nach Befruchtung).....	35
3.3.2 <i>Dodecaceria concharum</i>	39
Larve.....	39
3.4 Borsten	42
3.4.1 <i>Cirriformia tentaculata</i>	42
3.4.2 <i>Chaetozone setosa</i>	43
3.4.3 <i>Diplocirrus glaucus</i>	44
Notopodium.....	44
Neuropodium	46
3.5 Tentakelfilamente	46
3.5.1 <i>Dodecaceria concharum</i>	46
3.5.2 <i>Cirriformia tentaculata</i>	48
4. Diskussion	52
4.1 Nuchalorgane	52
4.1.1 Genereller Aufbau	52
4.1.2 Olfaktorische Kammer.....	53
4.1.3 Kutikula	53
4.1.4 Stützzellen.....	55

4.1.5	Sensorische Zellen.....	56
4.1.6	Innervierung	58
4.1.7	Funktion.....	58
4.1.8	Organogenese	61
4.1.9	Merkmalsbewertung Nuchalorgane.....	63
4.2	Augen.....	64
4.2.1	Vergleich der Lichtsinnesorgane von <i>Cirriformia tentaculata</i> und <i>Dodecaceria concharum</i>	64
4.2.2	Homologie der larvalen Augen von <i>Dodecaceria concharum</i> mit den larvalen Augen anderer Polychaetenlarven.....	65
4.2.3	Vergleich des Lichtsinnesorgans einer Larve und eines juvenilen Tieres von <i>Cirriformia tentaculata</i>	66
4.2.4	Homologie der Augen von <i>Cirriformia tentaculata</i> mit larvalen Augen anderer Polychaetenarten	67
4.2.5	Homologie der Augen von <i>Cirriformia tentaculata</i> mit cerebralen Augen von Adulti anderer Polychaetenarten.....	68
4.2.6	Funktion des Lichtsinnesorgans von <i>Cirriformia tentaculata</i>	71
4.2.7	Merkmalsbewertung Augen	72
4.3	Borsten.....	73
4.3.1	Borsten der Cirratulidae.....	73
4.3.2	Borsten von <i>Diplocirrus glaucus</i>	74
4.3.3	Merkmalsbewertung Borsten	75
4.4	Tentakel.....	76
4.4.1	Genereller Aufbau	76
4.4.2	Entwicklung	78
4.4.3	Funktion.....	80
4.4.4	Merkmalsbewertung Tentakelfilamente	82
4.5	Phylogenetische Bewertung.....	84
4.5.1	Monophylie der Cirratulidae.....	84
4.5.2	Position der Cirratulidae innerhalb der sedentären Polychaeten.....	85
4.5.3	Position der Cirratulidae innerhalb der Cirratuliformia.....	87
5.	Zusammenfassung.....	92
6.	Summary.....	93
7.	Literatur	94

1. Einleitung

Die Cirratulidae (Rykholt, 1851) sind ein Taxon innerhalb der sedentären Polychaeta, dessen Vertreter weltweit in marinen Habitaten vom Eulitoral bis zur Tiefsee zu finden sind. Aktuell gilt als akzeptiert, dass die Gattungen *Aphelochaeta*, *Caulleriella*, *Chaetozone*, *Cirratulus*, *Cirriformia*, *Dodecaceria*, *Monticellina*, *Protocirrinereis*, *Tharyx*, und *Timarete* die Gruppe der Cirratulidae bilden (Petersen 1999; Rouse & Pleijel 2001). Die meisten Arten sind hemisessil und graben im Sediment. Einige kleinere Arten findet man in den Zwischenräumen von Algenrhizoiden (*Caulleriella*-Arten). Andere Arten, wie die Gattung *Dodecaceria*, leben endolithisch und bohren Röhren in kalkhaltige Substrate. Die adulten Cirratulidae können eine Länge von wenigen Millimetern (*Caulleriella*-Arten) bis zu 25 cm (Vertreter der Gattung *Cirriformia*) aufweisen (Rouse & Pleijel 2001). Cirratulidae haben einen gleichförmigen Körperbau bestehend aus einem anhanglosen Prostomium, einem Peristomium, zahlreichen gleichartigen Segmenten und einem Pygidium. Posteriore Körperregionen können bei einigen *Dodecaceria*-Arten dorsoventral abgeflacht sein. Auf dem Prostomium befinden sich, soweit bei der jeweiligen Art vorhanden, die paarigen Nuchalorgane sowie die Augen, welche allerdings nur für wenige adulte Cirratulidae beschrieben sind. Das Peristomium kann mit einigen borstenlosen Segmenten verschmolzen sein. Dorsal entspringen an den Setigern lange fadenförmige Filamente (Glasby 2000). Dies sind zum einen die Branchialfilamente, die häufig paarig dorsolateral an den Setigern inserieren. Dabei ist teilweise nur ein Filament pro Segment vorhanden, da die beiden Filamente asynchron gebildet werden können (Wilson 1936). Zudem beschränkt sich das Auftreten von Branchialfilamenten bei einigen Arten, wie denen der Gattung *Dodecaceria*, auf wenige anteriore Segmente, während bei anderen Arten zahlreiche lange Branchialfilamente an der gesamten dorsalen Körperseite auftreten. Zum anderen gibt es neben den Branchialfilamenten ein Paar gefurchte Tentakel bzw. zwei Gruppen von mehreren Tentakelfilamenten, welche an einem einzigen der anterioren Setiger oder an der Grenze von Peristomium und erstem Segment inserieren. Die Cirratulidae lassen sich aufgrund dieses Merkmals generell in zwei große Gruppen aufteilen. Eine Gruppe, bestehend aus *Aphelochaeta*, *Dodecaceria*, *Caulleriella*, *Chaetozone*, *Monticellina* und *Tharyx*, weist genau ein Paar gefurchte Tentakel am posterioren Peristomium oder an einem der ersten Setiger auf. Die zweite Gruppe, bestehend aus *Cirriformia*, *Cirratulus*, *Timarete* und *Protocirrinereis*, trägt an genau einem der vorderen

Segmente zahlreiche gefurchten Tentakelfilamenten, die in zwei Gruppen dorsolateral inserieren. Die Tentakelfilamente der multitentakulären Cirratulidae weisen einen geringeren Durchmesser auf als die Tentakel der bitentakulären Cirratulidae. Dieser Unterschied wurde bereits im vorletzten Jahrhundert zur Einteilung der Cirratulidae genutzt (Mesnil & Caullery 1898). Die hier als bitentakuläre Cirratulidae bezeichneten Arten sowie alle anderen damals zu der Gruppe der Cirratulidae gehörenden Arten wurden aufgrund der deutlich größeren Durchmesser der Tentakel als „Cirratuliens pourvus de gros palpes“ (Cirratuliden mit starken Palpen) beschrieben (Mesnil & Caullery 1898). *Cirratulus*-Arten und *Cirriformia* (als *Audouinia*)-Arten wurden als Gruppe der „Cirratuliens dépourvus de gros palpes“ (Cirratulidae ohne starke Palpen) bezeichnet.

Die Parapodien der Cirratulidae sind gegenüber der Epidermis wenig erhaben. Die einfachen Kapillaborsten oder „Spines“ der Noto- und Neuropodien sind in Transversalreihen angeordnet. Die meisten Cirratuliden sind gonochoristisch und reproduzieren sexuell, sie können sich aber auch asexuell durch Architomy oder parthenogenetisch fortpflanzen, wie etwa *Dodecaceria concharum*. Häufig treten verschiedene Reproduktionstypen innerhalb einer Art auf, was eine Ursache der systematischen Unklarheiten innerhalb der Cirratulidae ist (Petersen 1999). Die Form der Entwicklung ist ebenfalls variabel innerhalb der Cirratulidae. Während sich einige *Aphelochaeta*-Arten direkt entwickeln oder wie Arten der Gattung *Cirriformia* ein sehr kurzes Larvenstadium haben, weisen andere Arten wie *Cirriformia tentaculata* eine sehr ausgedehnte pelagische Phase auf (Wilson 1936; Petersen 1999). Bei der parthenogenetischen Reproduktion von *D. concharum* können sich Larven innerhalb des Körpercoeloms eines Muttertieres entwickeln (Caullery & Mesnil 1898).

Die phylogenetische Position der Cirratulidae innerhalb der Annelida ist bislang unzureichend aufgeklärt. Im vergangenen Jahrhundert wurde aufgrund licht-mikroskopisch erkennbarer Merkmale wie Borsten oder Kopfanhänge häufig eine nähere Verwandtschaft mit den Spionidae postuliert (Levinsen 1883; Uschakov 1955; Fauchald 1977; George & Hartmann-Schröder 1985). Auch in aktuelleren Untersuchungen morphologischer Merkmale wird eine Verwandtschaft der Cirratulidae nahe der Spionidae angenommen (Zrzavý *et al.* 2009). Neben den Spionidae sind auch die Terebellidae als mögliche nah verwandte Gruppe benannt (Benham 1896). In der ersten umfangreichen cladistischen Analyse der Polychaeten von Rouse & Fauchald (1997) wurden die Cirratulidae als Schwestergruppe zu einem Taxon bestehend aus Acrocirridae und Flabelligeridae gestellt. Gemeinsam erweitern diese drei Arten die Gruppe der Terebellida *sensu* Fauchald (1977). Rouse & Pleijel (2001) fügen der Gruppe aus

Cirratulidae, Acrocirridae und Flabelligeridae drei weitere Taxa sowie *Sternaspis* hinzu. Sie benennen diese Gruppe Cirratuliformia, welche innerhalb der Terebellida die Schwestergruppe der Terebelliformia ist. Die Gruppe der Cirratuliformia sensu Rouse & Pleijel (2001) umfasst damit Cirratulidae, Acrocirridae, Flabelligeridae, Fauveliopsidae, Poeobiidae, Ctenodrilidae, Flotidae und *Sternaspis*. Das Taxon Cirratuliformia erfährt in anderen cladistischen Analysen, welche auf Sequenzdaten beruhen, nur sehr schwache (Struck *et al.* 2008) oder gar keine Unterstützung (Rousset *et al.* 2004; Colgan *et al.* 2006; Rousset *et al.* 2007, Kvist & Siddall 2013).

Sowohl gegen die Hypothese einer engeren Verwandtschaft zu den Terebellidae als auch gegen eine Stellung nahe der Spionidae gibt es nachvollziehbare Argumente. Klar gegen eine nähere Verwandtschaft der Cirratulidae mit den Terebellidae spricht, dass es bei den Terebellidae, Ampharitidae und Pectinariidae keinerlei Hinweise auf Kopfanhänge gibt, welche in ihrer Innervierung den Palpen der übrigen Polychaeta (incl. Cirratulidae) entsprechen (Orrhage 1990; Orrhage 2001). Gegen eine entferntere Verwandtschaft von Cirratulidae und Spionidae spricht, das fehlende „paving-stone-like cover“ über dem Nuchalorgan, eine durch die Spitzen modifizierter Mikrovilli gebildete Abdeckung mit pflastersteinartigem Querschnittmuster, welches bei Spionidae und weiteren Taxa vorhanden ist (Purschke 1997).

Genauso unklar wie die Stellung der Cirratulidae innerhalb der Annelida ist die Monophylie der Gruppe, da bisher keine Synapomorphie bekannt ist und es zudem Hinweise auf die Paraphylie der Cirratulidae gibt (Fauchald & Rouse 1997; Rouse & Pleijel 2001; Rouse & Pleijel 2003). In einer Analyse der Cirratuliformia, welche beispielhaft für die Problematik der Paraphylie innerhalb der Polychaetensystematik stehen soll, können Rouse & Pleijel (2003) nur für die Acrocirridae die Monophylie bestätigen. Alle anderen Untertaxa der Cirratuliformia werden innerhalb der demnach paraphyletischen Cirratulidae eingruppiert (Rouse & Pleijel 2003). Auch die Ergebnisse anderer Untersuchungen geben durch die Eingruppierung anderer Taxa innerhalb der Cirratulidae ebenfalls Hinweise auf eine Paraphylie der Cirratulidae. So wird *Sternaspis* sowohl in molekularen (Brown *et al.* 1999) als auch in morphologischen (Salazar-Vallejo *et al.* 2008) cladistischen Analysen innerhalb der Cirratulidae eingeordnet. Mehrfach wird eine Stellung der Ctenodrilidae innerhalb der Cirratulidae angenommen (Caullery & Mesnil 1897; Gelder & Palmer 1976; Bleidorn *et al.* 2003b; Struck & Purschke 2005; Rousset *et al.* 2007).

In der vorliegenden Arbeit sollen Vertreter der Cirratulidae morphologisch untersucht werden, um neue phylogenetisch auswertbare Hinweise auf die Verwandtschaftsverhältnisse zu erhalten. Es werden Vertreter beider großen Cirratulidengruppen

ultrastrukturell, histologisch und immunhistochemisch untersucht. *D. concharum*, *Aphelochaeta marioni* und *Chaetozone setosa* gehören zu den bitentakulären Vertretern der Cirratulidae. *C. tentaculata* gehört den Cirratulidae, welche zahlreiche Tentakelfilamente tragen. Es werden mit den Nuchalorganen, Augen, Borsten und Tentakelfilamenten Merkmale analysiert, welche sich als wertvoll für die Klärung anderer Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Polychaeta erwiesen haben.

1.1 Nuchalorgane

Nuchalorgane sind epidermale Sinnesorgane, die sich bei vielen Polychaeten im posterioren Prostomium befinden. Von extern betrachtet sind sie als ovale Cilienfelder wahrnehmbar. Ihr genereller Aufbau ist weitgehend gleichartig, so dass eine Homologie der Organe anzunehmen ist (Storch & Schlötzer-Schrehardt 1988; Purschke 1997; Purschke 2002). Das Vorhandensein von Nuchalorganen wird bereits für das Grundmuster der Annelida postuliert (Purschke 1997; Purschke 2005; Struck *et al.* 2011). Sie bestehen aus multiciliären Stützzellen und monociliären Sinneszellen. Durch einen Retraktormuskel können sie retrahiert werden (Purschke 1997; Purschke 2005). Aufgrund von Unterschieden in der Ultrastruktur der einzelnen Zelltypen stellen sie ein wertvolles phylogenetisches Merkmal dar (Purschke 1997). Bei Spionidae, Trochochaetidae, Poecilochaetidae, Sabellidae, Protodrilidae, Orbiniidae, Paraonidae und Capitellidae ist über der Kutikula des Nuchalorgans ein sogenanntes „paving-stone-like cover“ ausgeprägt (Purschke 1997; Hausen 2001; Jelsing 2002; Koch 2005; Kieselbach 2012). Bei den genannten Arten sind Mikrovilli der Stützzellen apikal aufgebläht und bilden über der Kutikula eine kompakte Abdeckung mit typischem, pflastersteinartigem Muster, welches insbesondere in Quer- und Horizontalschnitten auffällt. Die Mikrovillimembranen weisen dabei einen konstanten Abstand zu benachbarten Mikrovilli und den Cilien der Stützzellen auf (Hausen 2001). Diese Modifikation ist so einzigartig, dass von einer einmaligen Entstehung auszugehen ist (Purschke 1997; Kieselbach 2012). Das Vorhandensein einer ähnlichen Abdeckung über dem Nuchalorgan wäre bei einer näheren Verwandtschaft der Cirratulidae zu den Spionidae zu erwarten. Die Nuchalorgane von *C. tentaculata*, einem Vertreter der multitentakulären Cirratulidae, weisen weder ein solches „paving-stone-like cover“ auf, noch gibt es eine andere Substruktur, welche Hinweise auf ein näheres Verwandtschaftsverhältnis zu einer anderen Polychaetenart liefert (eigene Vorarbeiten, unpubl.).

Vor diesem Hintergrund werden aufgrund der zweifelhaften Monophylie der Cirratulidae werden hier die Nuchalorgane bei bitentakulären Vertretern der Cirratuliden, nämlich bei *A. marioni* und *D. concharum*, ultrastrukturell untersucht. Zusätzlich werden immunhistochemische Untersuchungen zur Innervierung der Nuchalorgane durchgeführt.

Zur Organogenese der Nuchalorgane gibt es bisher nur Untersuchungen an *Ophelia bicornis*, *Pygospio elegans* und *Megalomma vesiculosum* (West 1978; Schlötzer-Schrehardt 1986; Schlötzer-Schrehardt 1987; Schlötzer-Schrehardt 1991; Kieselbach 2012). Die Ergebnisse legen nahe, dass es grundsätzlich keine Unterschiede der zellulären Zusammensetzung zwischen juvenilen und adulten Nuchalorganen gibt. Die subzellulären Merkmale wie das „paving-stone-like cover“ sind bei larvalen Nuchalorganen vollständig ausgeprägt (Schlötzer-Schrehardt 1986; Schlötzer-Schrehardt 1991). Lediglich ein Größenwachstum der Zellen sowie eine Zunahme der Zellzahl und gegebenenfalls eine Verschiebung der Position finden im Laufe der Entwicklung statt (Schlötzer-Schrehardt 1991; Purschke 1997). Daher können Zelltypen larvaler, juveniler und adulter Tiere direkt miteinander verglichen werden. Die genaue Untersuchung der Nuchalorgane einer Larve von *D. concharum* und eines kleinen juvenilen Individuums von *C. tentaculata* und der Vergleich der Ergebnisse mit denen anderer Entwicklungsstadien werden weitere Hinweise zur Organogenese von Nuchalorganen liefern.

1.2 Augen

Für das Grundmuster der Anneliden wird angenommen, dass sie sowohl im Larvalstadium als auch als Adulte Augen besitzen (Bartolomaeus 1992; Bartolomaeus *et al.* 2005; Purschke *et al.* 2006; Struck *et al.* 2011). In wenigstens einer Lebensphase sind bei den meisten Vertretern der Annelida Augen vorhanden (Purschke *et al.* 2006). Häufig werden die Augen in ihrer Bezeichnung danach unterschieden, in welcher Lebensphase sie auftreten. Larvale Augen werden in den postlarvalen Stadien entweder durch Adultaugen ersetzt oder die Adulte besitzen keine Augen (Purschke *et al.* 2006). Bei einigen sedentären Polychaeten persistieren die larvalen Augen jedoch und werden zu Adultaugen (Wilson 1948; Brandenburger & Eakin 1981; Suschenko & Purschke 2009).

Eine weitere Form der Unterscheidung der Augen findet über den Rezeptorzelltypus statt. Bei der ciliären Form wird die Vergrößerung der optischen Membran über Ausstülpungen der Cilienmembran oder die Auffächerungen eines Ciliums an sich erreicht. Im letzten Fall wird das Axonem aufgelöst und die Mikrotubuli auf die entstehenden Arme verteilt. Die rhabdomerischen Sinneszellen lagern die optischen Pigmente in

die Membranen von apikalen Mikrovilli ein (Purschke 2005; Purschke *et al.* 2006). Der Aufbau der verschiedenen Augen ist vielfältig und reicht von kleinen zweizelligen Pigmentbecherocellen, wie sie häufig bei den Larven realisiert sind (Bartolomaeus 1992) bis hin zu vielzelligen großen Augen, welche bei adulten Flabelligeriden zu finden sind (Spies 1975).

Aufgrund der Ausprägung eines bestimmten Augentypus können innerhalb der Polychaeta Monophyla begründet werden. So ist bei Spionidae, Trochochaetidae und Poecilochaetidae zusätzlich zu den larvalen Pigmentbecherocellen ein ciliäres, vermutlich lichtsensitives Organ auf dem Prostomium vorhanden, welches in vergleichbarer Art auch bei Magelonidae zu finden ist (Hausen 2007).

Im Rahmen dieser Arbeit sollen die Augen von Larven von *D. concharum* und von pelagischen Larven und bodenlebenden, juvenilen Tieren von *C. tentaculata* ultrastrukturell untersucht und mit den bei Annelidae bekannten Augentypen verglichen werden, um weitere Hinweise auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Cirratulidae zu erhalten. Gäbe es vergleichbare ciliäre Lichtsinnesorgane auf dem Prostomium eines Cirratulidentaxons, wie Hausen (2007) sie für die Spionidae beschrieben hat, würde das eine nähere Verwandtschaft zwischen Cirratulidae und Spionidae unterstützen.

1.3 Borsten

Die Borsten sind ein charakteristisches sowie namensgebendes Merkmal der Polychaeta (Purschke 2002; Hausen 2005a). Bei allen Vertretern der Polychaeten sind Borsten an den Rami der Parapodien vorhanden. Diese Borsten sind epidermal gebildete Strukturen. Im Bereich der Borstenbildungszone senkt sich die Epidermis lokal ein und bildet einen Follikel, welcher aus einem basalen Chaetoblasten und mehreren Follikelzellen besteht (Bartolomaeus 1997; Bartolomaeus & Meyer 1997). Das Vorhandensein von parapodialen Borsten gehört wie auch die Nuchalorgane und die Augen in das Grundmuster der Annelida (Purschke 2002; Bartolomaeus *et al.* 2005; Struck *et al.* 2011). In der ursprünglichen Ausprägung sind diese Borsten in einfachen Transversalreihen angeordnet. An einem Reihenende befindet sich die Bildungszone, welche sich im Neuropodium dorsal liegt, während sie sich im Notopodium ventral befindet (Hausen 2005a). Am jeweils gegenüberliegenden Reihenende erfolgt der Abbau der Borsten. Im Grundmuster der Sedentaria treten im Notopodium ausschließlich einfache Kapillarborsten auf, im Neuropodium können auch Hakenborsten vorhanden sein (Struck *et al.* 2011). Historisch wurde der Form der ausgebildeten Borsten sehr viel Gewicht beigemessen. Mit zunehmendem Alter der einzelnen

Setiger kann sich jedoch die Form der Borsten im jeweiligen Parapodium ändern und es sind Übergangsformen zu finden (Hausen 2001). Weiterhin kann es eine intraspezifische Variabilität der Borstenform geben, welche durch Umweltfaktoren beeinflusst wird (Hausen 2001). Deshalb wird derzeit mehr Augenmerk auf die Anordnung der Borsten, die Lage und Anzahl der Bildungszonen sowie auf spezielle Bildungsmodi einzelner Borstenarten gelegt. Bei diesen Merkmalen können einzelne Merkmalszustände codiert werden, welche wertvolle Hinweise bei phylogenetischen Analysen liefern können (Bartolomaeus 1995; Meyer & Bartolomaeus 1996; Bartolomaeus 1997; Bartolomaeus & Meyer 1997; Schweigkofler *et al.* 1998; Radashevsky & Fauchald 2000; Hausen 2005a; Hoffmann & Hausen 2007; Kieselbach & Hausen 2008). In der vorliegenden Arbeit wurden die Lage der Borstenbildungszonen und die Anordnung der Borsten bei zwei entfernteren Vertretern der Cirratulidae untersucht. Es wurde mit *Diplocirrus glaucus* zudem ein Vertreter der Flabelligeridae in die Untersuchung mit einbezogen, welche ebenfalls innerhalb der Cirratuliformia eingeordnet werden (Rouse & Pleijel 2001; Rouse & Pleijel 2003).

1.4 Tentakelfilamente

Zum Grundmuster der Annelida gehören neben den Nuchalorganen, den Augen und den Borsten die paarige Palpen (Purschke 2002; Struck *et al.* 2011). Diese Kopfanhänge sind sehr auffällig und innerhalb der Polychaeten weit verbreitet und dienten bereits sehr früh systematischen Bewertungen. Während errante Polychaeten kurze, ungefurchte Palpen mit sensorischer Funktion ventral am Prostomium tragen, haben viele sedentäre Polychaeten lange, gefurchte Palpen, die dorsal am Peristomium inserieren. Diese dienen hauptsächlich der Nahrungsaufnahme (Rouse & Fauchald 1997; Struck *et al.* 2011). Die beiden Formen der Palpen unterscheiden sich morphologisch und durch ihre Lage an Pro- bzw. Peristomium deutlich voneinander, dennoch werden sie bei vielen Polychaetenarten aufgrund der Innervierung und der Lage der entsprechenden Palpenervenwurzeln homologisiert (Orrhage 1966; Rouse & Fauchald 1997; Orrhage & Müller 2005). Bei der Homologisierung der peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten ist neben der Innervierung auch der Verlauf der Coelomräume von den Palpen bis zu der Insertionsstelle von Bedeutung. Die schmalen Coelome ziehen intraepithelial, wie der Palpenerv auch, zwischen den beiden Wurzeln des Circumoesophagealkonnektivs hindurch (Orrhage 1966). Für die Kopfanhänge der Cirratulidae ist die Situation nicht eindeutig. Während die Ergebnisse früherer histologischer Untersuchungen eine Homologie der Kopfanhänge der Cirratulidae mit

denen anderer Polychaeten klar favorisieren (Binard & Jeener 1928; Orrhage 1966), sind die Aussagen späterer Untersuchungen weniger konkret. Seit Orrhage (1995) dazu übergang, seine Hypothesen zur Homologisierung der Kopfanhänge auf die Lage der Nervenwurzeln zu stützen, fehlen bis heute eindeutige Ergebnisse für die Cirratulidae (Orrhage & Müller 2005).

Aus diesem Grund und weil es innerhalb der Cirratulidae einen weiteren Unterschied zwischen Anhängen bei den bitentakulären Cirratulidae und bei den multitentakulären Cirratulidae gibt, wird im Rahmen dieser Arbeit für die Anhänge der bitentakulären der Begriff „Tentakel“ und die Anhänge der multitentakulären Cirratuliden der Begriff „Tentakelfilamente“ verwendet. Für die peristomialen Kopfanhänge der anderen sedentären Polychaeten wird der übliche Begriff „peristomiale Palpen“ beibehalten.

Die Tentakelfilamente sind bei den multitentakulären Cirratulidae und besonders bei *C. tentaculata* weit nach posterior verlagert, so dass der peristomiale Ursprung zunächst unwahrscheinlich erscheint. Die Tentakelfilamente entspringen bei *C. tentaculata* dem sechsten borstentragenden Setiger. Die ersten Branchialfilamente treten am dritten Setiger auf. Aufgrund von zwei Beobachtungen wird dennoch ein peristomialer Ursprung der Kopfanhänge bei *C. tentaculata* angenommen. Day (1967) beschreibt einen peristomialen Lappen, welcher dorsal bis über die jeweiligen Setiger reicht und die „Palpen“ trägt. George (1963) geht davon aus, dass die Palpen während der Ontogenese nach posterior verlagert werden. Er stützt sich dabei auf eigene Beobachtungen sowie auf Untersuchungen von Wilson (1936) zur Entwicklung von *C. tentaculata*. Es werden dort Knospen zwischen dem ersten und zweiten Setiger beschrieben, die weiter median inserieren als die Knospen der Branchialfilamente und möglicherweise zu den Tentakelfilamenten gehören. Jedoch bleibt es nur bei der Vermutung, dass es sich bei diesen Knospen um die Tentakelfilamente handelt (Wilson 1936). Zu den bisherigen Untersuchungen der Tentakel und Tentakelfilamente der Cirratulidae sind nur wenige schematische Illustrationen von Binard & Jeener (1928) vorhanden. So ist eine Bewertung der Argumente zur Innervierung oder zum Ursprung nur schwer möglich. Aus diesem Grund wurden in dieser Arbeit komplette Schnittserien der anterioren Körperregion von adulten Individuen von *C. tentaculata* angefertigt und ausgewertet. Damit soll zum einen die Innervierung der Tentakelfilamente nachvollzogen werden. Zum anderen soll der Verlauf der Blutgefäße und Coelomräume der Tentakelfilamente Hinweise zum Ursprung der Tentakelfilamente geben. Sollten die Tentakelfilamente peristomialen Ursprungs sein, so sollten die Coelomräume der Tentakel und die des Setigers voneinander getrennt sein.

1.5 Zusammenfassung der Ziele

Um die Position der Cirratulidae innerhalb der sedentären Polychaeten näher einzugrenzen, werden die Nuchalorgane, die Augen sowie die Borsten untersucht. Außerdem soll der Verlauf der Coelomräume in den Tentakelfilamenten bei *C. tentaculata* verfolgt werden, um die widersprüchlichen Hypothesen zu deren Ursprung und Homologie mit den peristomialen Palpen der anderen sedentären Polychaeten zu klären.

Sowohl die Augen als auch die Nuchalorgane sind bisher nur bei *C. tentaculata* ultrastrukturell untersucht und weisen einzigartige Merkmale auf, welche innerhalb der sedentären Polychaeten nicht bekannt sind. Die Nuchalorgane von *A. marioni* und *D. concharum* sowie die larvalen Augen von *D. concharum* werden ebenfalls ultrastrukturell untersucht. Die Ergebnisse werden Hinweise auf eine mögliche Apomorphie der Cirratulidae liefern. Untersuchungen zur Borstenanordnung und zur Position der Bildungszonen ergänzen die bereits vorhandenen Ergebnisse zur Borstenanordnung innerhalb der sedentären Polychaeten.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchte Spezies

Adulti von *Cirriformia tentaculata* (Montagu, 1808) wurden im Juli 2006, im März 2008 und im August 2009 aus dem Eulitoral bei St. Efflam (Plestin le Greves, Bretagne, Frankreich) und beim Pointe de Moustierlin (Fouesnant, Bretagne, Frankreich) gesammelt. Um Entwicklungsstadien zu untersuchen, wurde eine Zucht von *C. tentaculata* durchgeführt. Die Befruchtung von Eiern und die Aufzucht der Entwicklungsstadien erfolgte in der Station Biologique Roscoff (Roscoff, Bretagne, Frankreich). Dunkelgrün gefärbte, geschlechtsreife weibliche Tiere wurden vereinzelt und in Meerwasser in offenen Petrischalen (d = 100 mm) gehalten. Das Wasser wurde täglich gewechselt und mehrfach täglich kontrolliert, ob es zur Eiablage kam. Eier, welche die Tiere abgelegt hatten, wurden in große Glasschalen (V = 500 ml) mit ultrafiltriertem Seewasser überführt. Spermien wurden direkt dem Coelom der kräftig gelb-orangefarbenen männlichen Tiere entnommen. Mit einer spitzen Pinzette wurde die Epidermis perforiert und austretende Spermien mit einer Glaspipette abgesaugt. Diese wurden unter dem Mikroskop begutachtet. Waren die Spermien wenig verklumpt und gut beweglich wurde ca. 1 ml der gewonnenen Spermienlösung den Schalen mit den Eiern zugefügt. Nach 1 h wurden das Wasser so weit wie möglich abgesaugt und danach wieder mit ultrafiltriertem Seewasser aufgefüllt. Die befruchteten Eier wurden derart dreimal gespült, um Polyspermie zu vermeiden und die Verunreinigung durch Gewebereste und abgestorbene Spermien so gering wie möglich zu halten. Die Schalen wurden luftdurchlässig abgedeckt und ständig von außen mit fließendem Wasser gekühlt. Regelmäßig wurde die Entwicklung der Eier unter einem Stereomikroskop begutachtet. Nach 24 h schwammen die ersten Larven auf. Täglich wurden die oberen zwei Drittel des Schaleninhalts in saubere Schalen überführt und mit ultrafiltriertem Seewasser aufgefüllt. Der übrige Schaleninhalt wurde verworfen.

Ab dem vierten Lebenstag wurde den Schalen mit den Larven eine Mischlösung aus *Dunaliella salina* und *Isochrysis galbana* als Nahrung zugefügt.

In denselben Zeiträumen wie *C. tentaculata* wurden auch Adulti von *Dodecaceria concharum* (Oersted, 1843) bei Pouldohan (Trégunc, Bretagne, Frankreich) den krustigen Aufwüchsen von *Phymatolithon lenormandii* entnommen, welche auf dem steinigen

Untergrund von Rockpools wachsen. Im Juli 2009 wurden mehrere Adulti gefunden, in deren Coelom sich zwei bis fünf Larven unterschiedlicher Größe befanden, welche herauspräpariert und bis zur zeitnahen Fixierung in kleinen Petrischalen gehältert wurden.

Diplocirrus glaucus (Malmgren, 1867) wurde im November 2010 aus dem Sublitoral vor Espeland (Bergen, Norwegen) gesammelt. *Aphelochaeta marioni* (Saint-Joseph, 1894) wurde von Dr. Harald Hausen (Sars International Centre for Marine Molecular Biology, Bergen, Norwegen) zur Verfügung gestellt. Diese Tiere entstammen dem eulitoralen Wattbereich vor List (Sylt, Deutschland). Bereits in Araldit eingebettete Präparate von *Chaetozone setosa* wurden ebenfalls von Dr. Harald Hausen zur Verfügung gestellt.

2.2 TEM

Für transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen wurden die adulten Tiere in 2,5 % Glutaraldehyd in Phosphatpuffer (PBS = 0,3 M NaCl/ 0,05 M PB/ pH 7,2) mit Spuren von Rutheniumrot bei 4 °C für 1 h fixiert (Larven 30 min). Danach wurden die Präparate mit kaltem Phosphatpuffer ausgewaschen, in Lagerpuffer (PBS + 0,05 % NaN₃) überführt und bei 4 °C transportiert und aufbewahrt. Die Postfixierung erfolgte bei 4 °C mit 1 % Osmiumtetroxid in Phosphatpuffer für 20-40 min. Die Proben wurden in aufsteigender Acetonreihe entwässert und über Propylenoxid in Araldit (Araldit M (Fluka #10951) : Araldit M Härter 964 (Fluka #10953) : BDMA (Benzyl dimethylamin, Agar Scientific Ltd. #R1062) = 1:1:0,04) eingebettet. Die Polymerisation erfolgte bei 60 °C für 48 h. Danach wurden an einem Reichert Ultracut S-Mikrotom mit einem Diamantmesser (Diatome 45° #MT 4526) komplette Serien silberinterferierender Schnitte angefertigt und auf mit Formvar beschichteten Single Slot Copper Grids aufgenommen. Die Schnittserien wurden in einem TEM-Stainer (Nanofilm) 10 min mit 2% Uranylacetat und 10 min mit 2% Bleicitrat bei Raumtemperatur kontrastiert. Untersucht wurden die Schnitte an einem Phillips CM120 Biotwin und einem Phillips CM10 Elektronenmikroskop. Zur Dokumentation wurden am CM120 Biotwin Elektronenmikroskop Bilder auf Ditabis Digital Imaging Plates aufgenommen und mit einem Ditabis Micron IP Scanner ausgelesen.

2.3 Immunhistochemische Untersuchungen

Die Fixierung für Immunmarkierungen mit Antikörpern gegen acetyliertes α -Tubulin und Serotonin erfolgte in 4 % Paraformaldehyd (PFA) in Phosphatpuffer für 1 h (Larven) oder 4 h (Adulti) bei 4 °C. Danach wurden die Proben mit PBT (PBS + 0,1% Triton X-100) mehrfach ausgewaschen, in Lagerpuffer überführt und bei 4 °C bis zur weiteren Präparation aufbewahrt. Die Adulti von *C. tentaculata* und *D. concharum* wurden vor der Markierung mit den Antikörpern in Albumin-Gelatine-Blöckchen eingebettet, und an einem Leica VT1200 Vibratom wurden Horizontal- und Querschnitte (Schnittdicke 100-150 μ m) hergestellt. Sowohl die Larven als auch die Vibratomschnitte wurden vor der Markierung mit primären Antikörpern in PBT überführt und auf Raumtemperatur erwärmt. Danach erfolgte das Blocken mit 0,25 % Bovinem Serumalbumin (BSA) in Inkubationspuffer (PBT + 0,01 % NaN_3). Die Proben waren dabei in ständiger Bewegung auf einem Schüttler, um ein Anhaften der Vibratomschnitte am Gefäßboden und ein ungleichmäßiges Eindringen der Chemikalien zu vermeiden. Nach 2 h wurden die primären Antikörper (Anti-acetyliertes α -Tubulin IgG (mouse), Sigma #T-6793 and anti-5HT IgG (rabbit), Sigma #S-5545) in Inkubationspuffer (1:500) zugefügt. Die Inkubation erfolgte bei Raumtemperatur in lichtdichten Boxen über Nacht (ca. 16 h) auf dem Schüttler. Nach mehrmaligem Auswaschen der primären Antikörper mit PBT erfolgte die Inkubation mit sekundären Antikörpern (Alexa Fluor 488 goat anti-rabbit IgG, Molecular Probes #A11008; Alexa Fluor 633 goat anti-mouse IgG, Molecular Probes #A21052) ebenfalls lichtdicht verpackt über Nacht (ca. 16 h) auf dem Schüttler bei Raumtemperatur. Zur Färbung der Zellkerne wurde bei einigen Präparaten in den letzten 30 min der Inkubation den sekundären Antikörpern Propidiumiodid (ungefähre Endkonzentration 1:500) hinzugefügt. Die Larven wurden in Citiflour AF1 auf Objektträger mit Klebebandstreifen als Abstandhalter für die Deckgläschen übertragen. Um das schnelle Eintrocknen der Präparate zu vermeiden, wurden die Ränder mit harzfreiem Nähmaschinenöl versiegelt.

Die Vibratomschnitte wurden in Isopropanol dehydriert und dann dreimal je 10 min in Murrays Clear (Benzylalkohol : Benzylbenzoat 2:1) geklärt und darin auf Objektträgern mit Klebebandabstandhaltern aufgelegt. Mit einem Leica TCS-SPE oder Leica SP 5 erfolgte die Dokumentation in digitalen Einzelbildern und konfokalen Bilderstapeln. Maximal-Intensity-Projektionen und Kanalkombinationen wurden mit der MacBiophotonics Version ImageJ 1.39o angefertigt.

2.4 Histologische Untersuchungen

Die Fixierung für lichtmikroskopische Untersuchung erfolgte bei den meisten Individuen von *C. tentaculata* in Bouin Fixativ (modifiziert nach Dubosq-Brasil), ein Pikrinsäure-Formol-Eisessig Gemisch, das aus 80 ml einer 2 % alkoholischen Pikrinsäurelösung (70 % Ethanol), 20 ml 35 % Formol und 1 ml 100 % Essigsäure (Eisessig) besteht. Unmittelbar vor der Fixierung wurden die Tiere in 7 % $MgCl_2$ -Lösung (in Seewasser), für 10 min relaxiert. Das Präparat wurde über eine aufsteigende Ethanolreihe, Benzoessäuremethylester und Butanol entwässert, in Paraffin bei 60 °C überführt und in Paraplast eingebettet. Mit einem Reichert-Jung Mikrotom #2050 wurden komplette Schnittserien (Schnittdicke 5 μm) angefertigt. Gefärbt wurden die Schnitte mit einer Azanfärbung. Zur Färbung der Zellkerne wurde Mayers Carmalaun (Lösung mit 5 % Kalialaun und 0,5 % Karminsäure) verwendet. Die Gegenfärbung erfolgte mit Anilinblau-Orange G-I-Färbelösung (10g Anilinblau, 20 g Orange G und 80 ml 100 % Essigsäure (Eisessig) in 1000 ml destilliertem Wasser).

Diplocirrus glaucus und die Individuen zur Borstenuntersuchung von *C. tentaculata* wurden wie die Präparate zur Untersuchung am Elektronenmikroskop in Glutaraldehyd fixiert und wie die Präparate zur transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchung in Araldit eingebettet (siehe 2.2). An einem Reichert Ultracut S-Mikrotom wurden mit einem Histo Jumbo Diamantmesser (Diatome) komplette Serien von Semidünnschnitten (Schnittdicke 0,5-1 μm) angefertigt, auf Objektträger aufgenommen und mit Epoxy Tissue Stain (Science Service #14950) für 30 s gefärbt. Zur Dokumentation wurden unter dem Lichtmikroskop (Olympus, Model: BX61) mit angeschlossener Farbbilddigitalkamera (Olympus, Model: BX-UCB) Aufnahmen gemacht.

2.5 3D-Rekonstruktion

Bilderstapel, welche am Lichtmikroskop aufgenommen wurden, wurden mit Adobe© CS3 Photoshop aligniert. Amira© 3.0 (Template Graphics Software, Inc.) wurde zur 3D-Rekonstruktion der Borstenanordnung genutzt. Weitere zeichnerische Rekonstruktionen wurden mit Adobe© CS3 Illustrator erstellt.

2.6 REM

Die Präparate für rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen von *C. tentaculata* und *A. marioni* wurden von Dr. Harald Hausen zur Verfügung gestellt. Betrachtet und digital dokumentiert wurden die Präparate an einem FEI Quanta 200 Rasterelektronenmikroskop.

2.7 Phototaxisuntersuchungen

In einer qualitativen Untersuchung wurden pelagische Larven von *C. tentaculata* auf phototaktisches Verhalten getestet. Es wurden 24 h, 36 h, 48 h, 72 h und 145 h alte Stadien aus verschiedenen Zuchtansätzen beobachtet. Die Schalen mit den Larven wurden für mindestens 30 min vollständig abgedunkelt, dann seitlich mit einer Kaltlichtlampe beleuchtet. Die Verteilung der Larven in der Wassersäule und deren Schwimmbewegungen wurde mit einem Stereomikroskop beobachtet.

3. Ergebnisse

3.1 Nuchalorgane

Die Nuchalorgane wurden bei *Cirriformia tentaculata*, als einem Vertreter der multitentaculären Cirratulidae, und bei *Aphelochaeta marioni* und *Dodecaceria concharum*, die zu den bitentaculären Cirratuliden gehören, untersucht. Bei allen untersuchten Arten liegen die Nuchalorgane dorsolateral im posterioren Abschnitt des Prostomiums. Ein Retraktormuskel kann das Organ weit in das Gewebe zurückziehen, so dass im fixierten Zustand häufig nur schmale Furchen oder ovale Einsenkungen erkennbar sind (Abb. 1 A). In rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen kann man die Cilienfelder der Organe erkennen. Sie sind in den Schnittserien nahe des posterioren Gehirns zwischen der dorsalen und der ventralen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs zu finden.

In den Nuchalorganen sind bei allen untersuchten Arten zwei Zelltypen vorhanden. Zum einen multiciliäre Stützzellen, welche ein stabiles Gerüst bilden, und zum anderen die monociliären Sinneszellen.

3.1.1 *Aphelochaeta marioni*

Die Nuchalorgane wurden anhand einer kompletten Querschnittserie des Prostomiums eines kleinen Adultus von *A. marioni* untersucht und rekonstruiert. Sie befinden sich am posterioren Ende des Prostomiums (Abb. 1 A) und erstrecken sich über eine $14\ \mu\text{m} \times 30\ \mu\text{m}$ große, ovale Fläche. Die Stützzellen reichen von der basalen Matrix bis zur Kutikula und sind über Adhaerenzzonen und septate junctions an die umgebenden Zellen gebunden. In den peripheren Bereichen des Nuchalorgans verlaufen die Stützzellen mit gleichbleibendem Durchmesser von ca. $4\ \mu\text{m}$ bis zur Kutikula, während die median liegenden Stützzellen eine Form haben, welche als „gestielt“ beschrieben werden kann (Abb. 1 C; Abb. 2). Sie haben eine flaschenartige Form mit einer Gesamtlänge von ca. $20\ \mu\text{m}$ und lassen sich in drei Bereiche unterteilen (Abb. 1 B; 2). Der basale Bereich der Zellen hat einen Durchmesser von ca. $4\ \mu\text{m}$ und enthält den Zellkern und einige Residualkörper (Abb. 1 C). Hemidesmosomen verbinden die basale Zellmembran mit der darunter liegenden extrazellulären Matrix. Golgistapel und endoplasmatisches Retikulum befinden sich ebenfalls in diesem basalen Bereich.

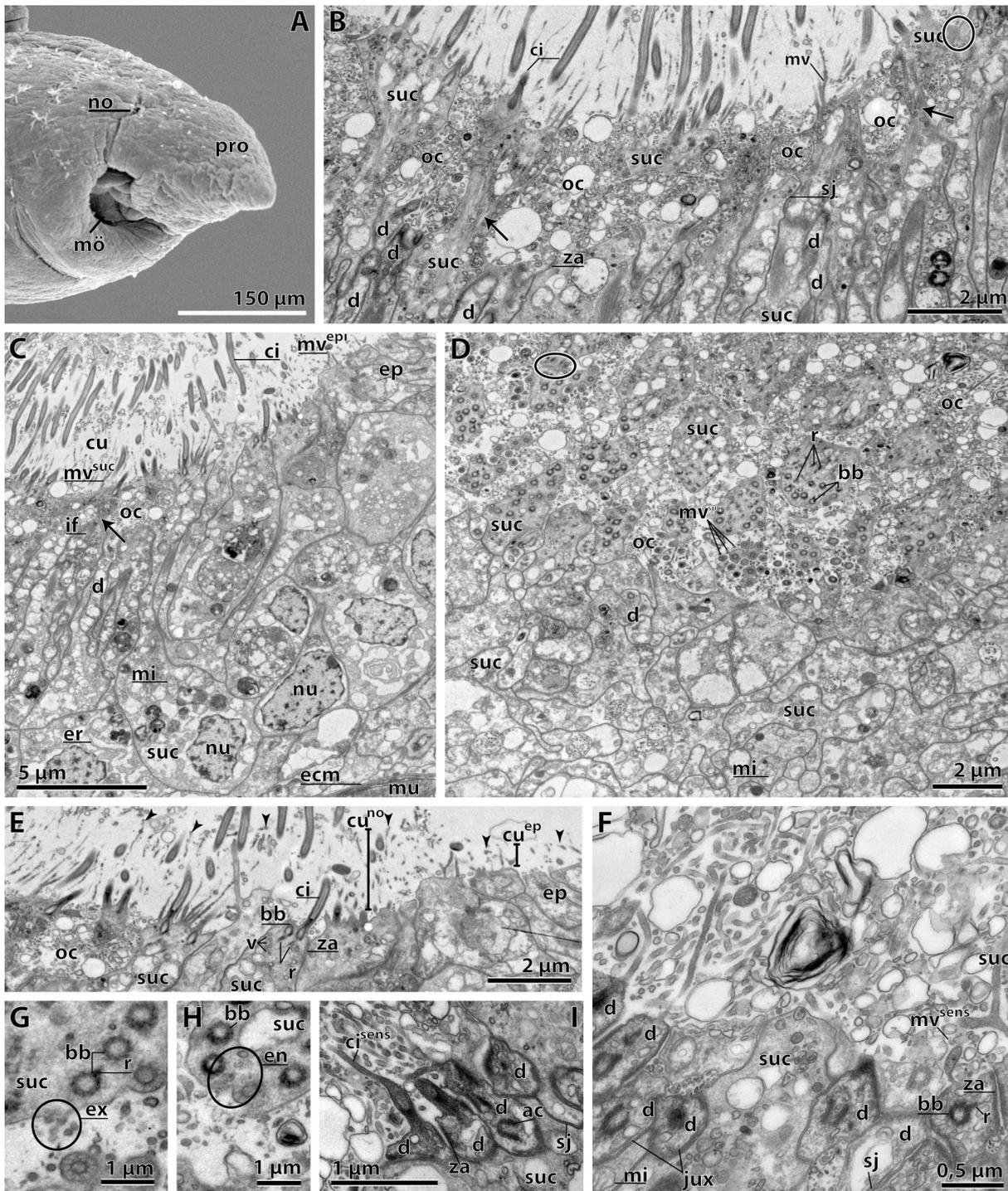


Abb. 1: *Aphelochaeta marioni*. Nuchalorgan. **A:** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme vom Prostomium (**pro**) mit Mundöffnung (**mö**) und Nuchalorgan (**no**). **B - I:** Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen des Nuchalorgans. **B:** Olfaktorische Kammer (**oc**) im Längsschnitt. Gestielte Stützzellen (**suc**) verjüngen sich über Adhaerenzzonen (**za**) und septate junctions (**sj**) stark (**Pfeile**), erweitern sich dann und nähern sich wieder den Nachbarzellen an. Der Interzellularraum ist schmal wie unter dem Bindungskomplex (**ELLIPSE**). Mikrovilli (**mv**) und Cilien (**ci**) durchdringen Kutikula (**cu**). Dendriten (**d**) sind in Clustern angeordnet. **C:** Stützzellen reichen von basaler Matrix (**ecm**) bis zur Kutikula. **D:** Querschnitt an Organoberfläche. Olfaktorische Kammer ist kontinuierlich. Die apikalen Bereiche der Stützzellen entsenden Cilien, Basalkörper (**bb**) mit Cilienwurzeln (**cw**) füllen diese Bereiche aus. Die Mikrovilli der Stützzellen enden schmal. **E:** Der Verlauf der Kutikula kann anhand der Mikroviillienden (**Pfeilspitzen**) verfolgt werden. Auf den Epidermiszellen (**ep**) liegt eine deutlich dünnere Kutikula (**cu^{ep}**) auf, als im Bereich des Nuchalorgans. **F:** Die Olfaktorische Kammer ist gefüllt mit Zellausläufern der sensorischen Zellen. Vesikel (**v**) sind in den apikalen Zellbereichen vorhanden. **G:** Exocytose (**ex**) an apikaler Membran der Stützzellen **H:** Endocytose (**en**) an apikaler Membran der Stützzellen **I:** Die sensorischen Cilien (**ci^{sens}**) verjüngen sich innerhalb kurzer Distanz. Die distalen Bereiche können von Mikrovilli nicht unterschieden werden. **ac:** akzessorisches Centriol, **ce:** Centriol, **cu^{no}:** Cuticula über Nuchalorgan, **if:** Intermediärfilamente, **jux:** juxtamembranous plaques, **mi:** Mitochondrien, **mu:** Muskel, **mv^{sens}:** sensorische Mikrovilli, **nu:** Zellkern.

Diesem schließt sich ein bis zu 15 μm langer, schmaler Bereich an. Die Querschnitte der einzelnen Zellen sind sehr unterschiedlich geformt. Sie können rund, mit einem Durchmesser von lediglich 0,5 – 1 μm sein oder unregelmäßig oval mit Ausmaßen von ca. 0,6 μm x 4,5 μm . Diese medianen Zellbereiche der Stützzellen sind miteinander verschlungen und ineinander verzahnt (Abb. 1 C, D). Intermediärfilamente durchziehen in Bündeln diese Zellbereiche. Zahlreiche Mitochondrien und Vesikel verschiedener Größe nehmen einen großen Teil des medianen Cytoplasmas ein.

Im Bereich der olfaktorischen Kammer verjüngt sich die Zelle noch stärker und bildet apikal der Adhaerenzzonen einen bis zu 3 μm langen, dünnen Hals, dessen Durchmesser sich auf bis 0,36 μm reduzieren kann und der von dichten Tonofilamentbündeln durchzogen wird. Darüber dehnen sich die apikalen Zellbereiche wieder aus. Sie nähern sich ihren Nachbarzellen teilweise wieder soweit an, dass der Interzellularraum mit 25 nm genauso schmal ist, wie unterhalb der Adhaerenzzonen, an anderen Stellen bleiben zwischen den Zellen größere Lücken (Abb. 1 A, D; Abb. 2).

Alle Stützzellen entsenden bis zu 25 Cilien und zahlreiche Mikrovilli, welche die Kutikula durchdringen. Die Cilien sind motil und besitzen ein 9x2+2 Axonem, einen Basalkörper und meist eine quergestreifte Cilienwurzel. Diese zieht vom Basalkörper zu den Tonofilamenten des Stützzellhalses (Abb. 1 D, E; Abb. 2). Vereinzelt tritt

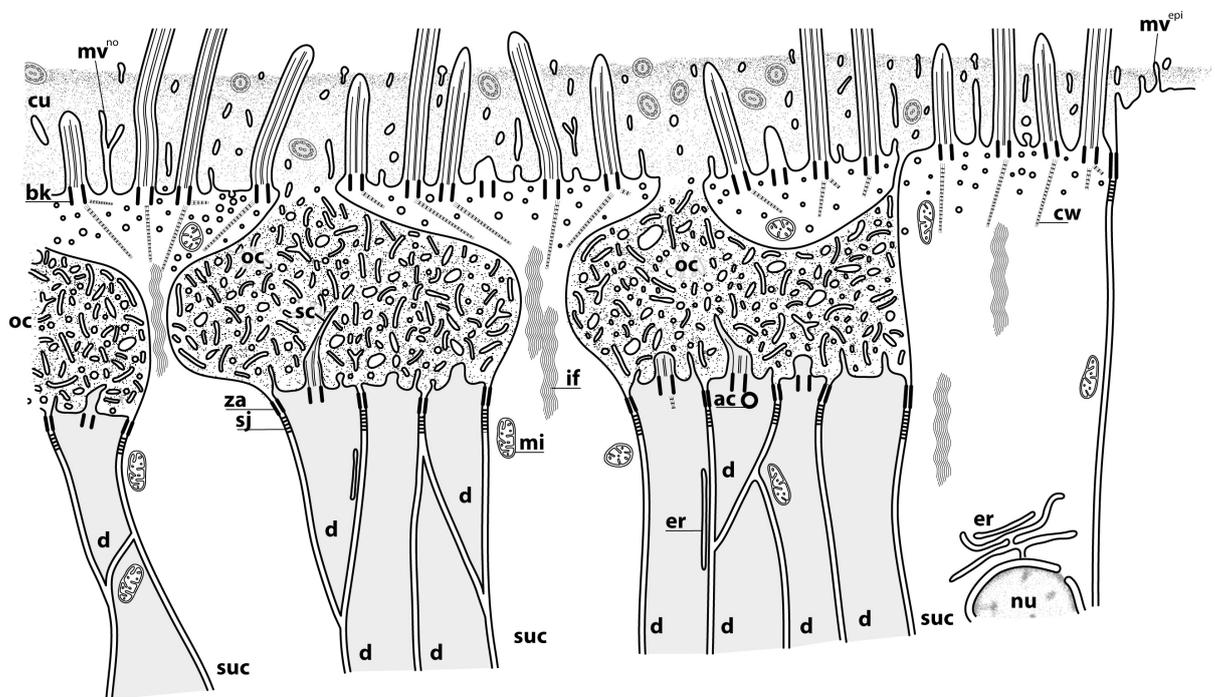


Abb. 2: *Aphelochaeta marioni*. Nuchalorgan. Rekonstruktion (halbschematisch) der apikalen Bereiche der Stützzellen und der olfaktorischen Kammer. ac: akzessorisches Centriol, bk: Basalkörper, cu: Kutikula, cw: Cilienwurzel, d: Dendrit, er: endoplasmatisches Retikulum, if: Intermediärfilamente, mi: Mitochondrium, mv^{epi}: Mikrovilli der Epidermiszellen, mv^{no}: Mikrovilli der Stützzellen des Nuchalorgans, nu: Zellkern, oc: olfaktorische Kammer, sc: sensorisches Cilium, sj: septate junctions, suc: Stützzelle, za: Adhaerenzzone

eine zweite sehr kurze Cilienwurzel auf, welche horizontal verläuft. Akzessorische Centriolen sind nicht vorhanden.

Das Cytoplasma enthält in diesen apikalen Bereichen Mitochondrien und einige elektronenhelle Vesikel (Durchmesser $d = 70-90$ nm). Exo- und Endocytosestadien sind an der apikalen Membran zu finden (Abb. 1 G, H). Die Mikrovilli der Stützzellen durchdringen senkrecht die Kutikula und enden nur wenig oberhalb der Oberfläche. Sie sind teilweise verzweigt. Es kann kein Unterschied zu den Mikrovilli der Epidermiszellen ausgemacht werden (Abb. 1 D, E). In unregelmäßigen Abständen sind die distalen Mikrovillienden der Stützzellen sowie der Epidermiszellen rundlich aufgebläht, was als osmotisch bedingtes Fixierungsartefakt bewertet wird.

Die sensorischen Zellen sind bipolar und monociliär. Die Perikaryen liegen geballt in einer Region zwischen dem Nuchalorgan und der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs, in welches die Axone individuell projizieren. Dabei dringen sie durch die basale Matrix. Die Dendriten vereinigen sich und bilden den Nuchalnerv. Dieser verzweigt sich basal im Nuchalorgan und die Dendriten ziehen in Clustern von vier bis zehn Dendriten durch die Stützzellanordnung. Sie haben einen Durchmesser von $0,5 - 1 \mu\text{m}$ und terminieren in der olfaktorischen Kammer. Apikal sind sie ebenfalls durch Adhaerenzonen und septate junctions an ihre benachbarten Zellen gebunden (Abb. 1 B, I, F; Abb. 2). Die Dendriten entsenden je ein Cilium und einige Mikrovilli in die olfaktorische Kammer. Die Cilien besitzen einen Basalkörper mit einer kurzen vertikalen Cilienwurzel und einem akzessorischen Centriol (Abb. 1 G, I). In den basalen Anschnitten weisen die Cilien über einer Länge von ca. $0,5 \mu\text{m}$ ein normales $9 \times 2 + 2$ Muster auf. Sie verjüngen sich jedoch schnell unter Reduktion der Mikrotubuli und sind in distalen Bereichen von den Mikrovilli nicht mehr zu unterscheiden (Abb. 1 F). Vereinzelt sind Mikrovilli-ähnliche Zellausläufer zu sehen, welche sich verzweigen. Sicher nachgewiesen werden können solche Verzweigungen für die Mikrovilli. Es bleibt unklar, ob sich auch die distalen, ciliären Ausläufer verzweigen. In den olfaktorischen Kammern sind, wie über der Kutikula auch, einige aufgeblähte Zellausläufer zu beobachten, welche hier ebenfalls als Fixierungsartefakt gewertet werden. Mitochondrien sind in den apikalen Bereichen der Dendriten zu finden. Nahe der apikalen Dendritenmembran befinden sich ebenfalls zahlreiche Vesikel unterschiedlicher Größe und Gestalt. Flache Zisternen von glattem endoplasmatischem Retikulum liegen eng an lateralen Dendritenmembranen an (Abb. 1 G, I).

Durch den besonderen Bau der gestielten Stützzellen befindet sich über der gesamten Oberfläche des Nuchalorgans eine einzige kontinuierliche olfaktorische Kammer, welche von den „Hälsen“ der gestielten Stützzellen unterbrochen ist (Abb. 1 D). Dieser

extrazelluläre Raum ist lateral von den ungestielten Stützzellen begrenzt. Basal terminieren in der olfaktorischen Kammer die Dendriten. Apikal ist diese vollständig von der Kutikula bedeckt, welche partiell von den ausladenden apikalen Bereichen der gestielten Stützzellen unterlagert ist (Abb 2).

Über dem Nuchalorgan ist die Kutikula mit einer Stärke von 2 - 3,4 μm deutlich dicker als über der Epidermis, wo sie lediglich 0,5-1 μm misst (Abb. 1 E). In den elektronenmikroskopischen Aufnahmen ist die Struktur der Kutikula nur undeutlich zu erkennen, Kollagenfasern oder eine eindeutige Schichtung wurden nicht gefunden.

3.1.2 *Cirriformia tentaculata*

Adultus

Von verschiedenen 15 - 20 mm langen, adulten Individuen von *C. tentaculata* wurden Vibratomschnittserien des Prostomiums mit Antikörpern gegen acetyliertes α -Tubulin und mit Propidiumiodid, welches in Heterochromatin interkaliert, markiert. Durch Licht verschiedener Wellenlängen angeregt wurden so die Mikrotubuli der Cilien und sensorischen Zellen sowie Zellkerne sichtbar. Anhand konfokaler Bilderstapel konnte die Lage, die Innervierung sowie der Verlauf der Dendriten des Nuchalorgans deutlich gemacht werden.

In allen Präparaten lagen die Nuchalorgane in stark retrahiertem Zustand vor. Die Nuchalgrube ist an der tiefsten Stelle 250 μm eingesenkt. Die äußeren Bereiche der Grube werden von regulären Epidermiszellen ausgekleidet. Das Nuchalorgan befindet sich im Zentrum der Grube. Ein starkes Signal der Markierungen gegen acetyliertes α -Tubulin senden die motilen Cilien der Stützzellen aus, die durch die Kutikula dringen und einen dichten Saum bilden (Abb. 3 A, C).

Die Perikaryen der sensorischen Zellen sind in einer Region zwischen dem Organ und der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnectivs, in welche die Axone der Perikaryen einzeln durch die basale Matrix projizieren, zu finden (Abb. 3 A, B, D). In transmissionselektronenmikroskopischen Schnitten tritt in den Axonem eine Vielzahl von neurosekretorischen Vesikeln enthalten, deren Größe, Anzahl und Elektronendichte des Vesikelinhalts mit denen in den Nerven der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnectivs übereinstimmt. Die Dendriten der sensorischen Zellen bilden einen Nuchalnerv, der die komplette Basis des Organs umläuft. Im Bereich des Ciliensaums zweigen von diesem Nerv einzelne Dendriten oder Dendritencluster ab und ziehen an die Organoberfläche (Abb. 3 A, C). Es ist deutlich zu erkennen, dass die

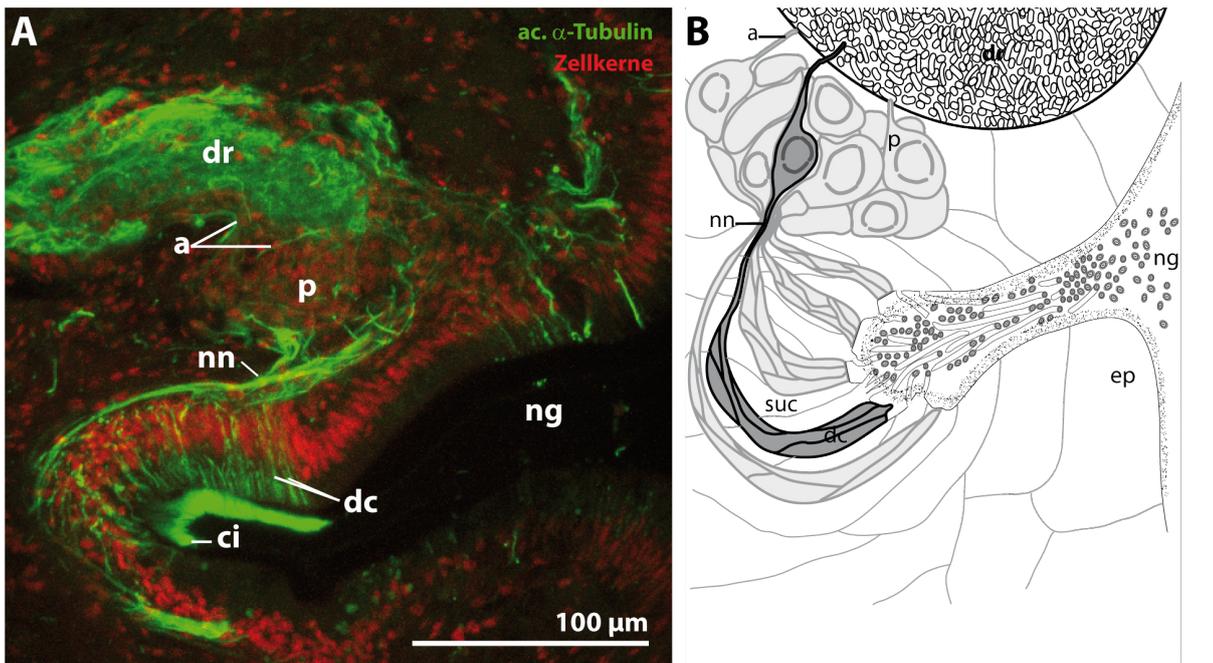


Abb. 3: *Cirriformia tentaculata* (Adultus). Innervierung der Nuchalorgane. **A:** Immunmarkierungen an einem Querschnitt des Prostomiums, Z-Projektion aus konfokalem Bilderstapel, dorsal - oben, median - links. Die Perikaryen der bipolaren sensorischen Zellen (**p**) befinden sich in einer Region zwischen Nuchalorgan (**no**) und der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs (**dr**). **B:** Halbschematische Rekonstruktion der Innervierung der Nuchalorgane. Proximal vereinigen sich die Dendritencluster (**dc**) der sensorischen Zellen zu einem kurzen Nuchalnerv (**nn**). **C:** Immunmarkierung gegen acetyliertes α -Tubulin eines Transversalschnitts des Prostomiums, Z-Projektion aus konfokalem Bilderstapel, frontal - rechts. Die Dendritencluster terminieren deutlich unterhalb des Ciliensaums. **D:** Ultrastruktur. Ein Axon (**a**) zieht aus der Perikaryenregion durch die basale Matrix (**bm**) in die dorsale Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs. **ci:** Cilien der Stützzellen, **suc:** Stützzelle, **ep:** Epidermis, **ng:** vom eingezogenen Nuchalorgan gebildete Grube, **nu:** Zellkern.

Dendriten unterhalb des Ciliensaums der Stützzellen in einer Position enden, in welcher sich in den ultrastrukturell untersuchten Präparaten die olfaktorischen Kammern befinden (Abb. 3 C).

Bodenlebendes, juveniles Tier (193 h nach Befruchtung)

Untersucht wurden verschiedene 193 h alte juvenile Tiere eines Zuchtansatzes von *C. tentaculata*. Für die immunhistochemische Untersuchung wurden whole-mount-Präparate hergestellt. Das Nervensystem wurde mit Antikörpern gegen acetyliertes α -Tubulin und Serotonin markiert. Die Z-Projektion der konfokalen Bilderstapel verdeutlicht die Lage am posterioren Rand des Prostomiums direkt hin-

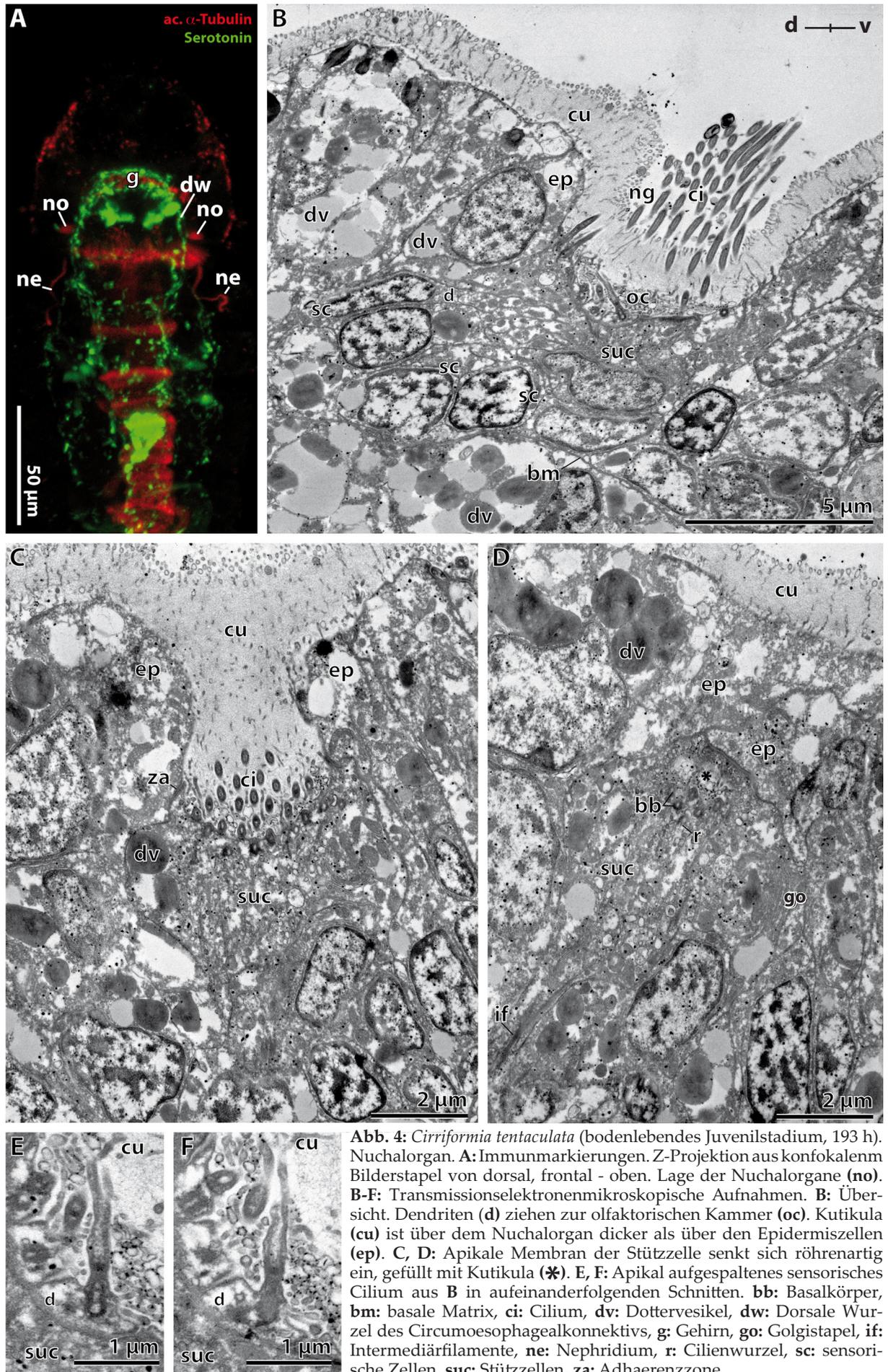


Abb. 4: *Cirriformia tentaculata* (bodenlebendes Juvenilstadium, 193 h). Nuchalorgan. **A**: Immunmarkierungen. Z-Projektion aus konfokalem Bilderstapel von dorsal, frontal - oben. Lage der Nuchalorgane (**no**). **B-F**: Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen. **B**: Übersicht. Dendriten (**d**) ziehen zur olfaktorischen Kammer (**oc**). Kutikula (**cu**) ist über dem Nuchalorgan dicker als über den Epidermiszellen (**ep**). **C**, **D**: Apikale Membran der Stützzelle senkt sich röhrenartig ein, gefüllt mit Kutikula (*). **E**, **F**: Apikal aufgespaltenes sensorisches Cilium aus **B** in aufeinanderfolgenden Schnitten. **bb**: Basalkörper, **bm**: basale Matrix, **ci**: Cilium, **dv**: Dottervesikel, **dw**: Dorsale Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs, **g**: Gehirn, **go**: Golgistapel, **if**: Intermediärfilamente, **ne**: Nephridium, **r**: Cilienwurzel, **sc**: sensorische Zellen, **suc**: Stützzellen, **za**: Adhaerenzzone.

9x2+2 Mikrotubulimuster auf und entspringen einem Basalkörper mit kurzer quergestreifter Cilienwurzel. Akzessorische Centriolen treten nicht auf. Der apikale Bereich des Cytoplasmas enthält zahlreiche elektronenhelle Vesikel (Durchmesser $d = 70 - 90$ nm). Die apikale Membran der Stützzelle ist im Vergleich zu den Membranen der Epidermiszellen abgesenkt und röhrenartig tief in den apikalen Zellbereich eingezogen (Abb. 4 B, C). Die Röhre ist von den Cilien der Stützzelle und Kutikula ausgefüllt und reicht bis in Bereiche der Stützzelle, die bereits von umliegenden Epidermiszellen überlagert ist (Abb. 5; Abb. 4 D).

Über dem Nuchalorgan ist die Kutikula mit einer Dicke von $2,2 - 5,5$ μm deutlich dicker als die $1 - 1,8$ μm dicke Kutikula über den Epidermiszellen (Abb. 4 B). Sie ist elektronenheller und wirkt aufgelockert. Auch über den direkt benachbarten Epidermiszellen ist die Dimension der Kutikula vergrößert (Abb. 4 B). Die Mikrovilli der Stützzelle durchziehen die Kutikula und enden direkt darüber. Es sind keine Unterschiede zu den Mikrovilli der Epidermiszellen auszumachen. Die Mikrovillienden sind zum Teil rundlich aufgebläht, was als Fixierungsartefakt gewertet wird.

Die sensorischen Zellen sind ebenfalls über Adhaerenzonen und septate junctions in den epidermalen Verband eingebunden (Abb. 6 B). Die Perikaryen schließen sich dorsal der Stützzelle an und liegen mit breiter Fläche der basalen Matrix auf (Abb. 5). Weiter dorsofrontal der Perikaryen ist eine Gruppe von Axonen zu erkennen, welche den sensorischen Zellen des Nuchalorgans zugeordnet werden kann (Abb. 6 B). Die $4 - 6$ μm langen Dendriten (Durchmesser $d = 0,35 - 0,5$ μm) der sensorischen Zellen sind alle zu einem einzigen Cluster gebündelt, welches in einer Rinne, die von der Stützzelle gebildet wird, verläuft. Die Dendriten terminieren ca. 1 μm unter der Kutikula in der olfaktorischen Kammer. Diese befindet sich ausschließlich im Bereich der Stützzelle und ist lateral zu allen Seiten von dieser begrenzt (Abb. 6 B). Die Dendriten entsenden jeweils genau ein Cilium und einige Mikrovilli in die olfaktorische Kammer, die von dünnen sowohl ciliären als auch mikrovilliären Zellausläufern ausgefüllt ist (Abb. 6 C). Die Cilien entspringen einem Basalkörper mit kurzer Cilienwurzel (Abb. 6 B). In basalen Querschnitten weisen sie ein 9x2+2 Muster auf. Die meisten Cilien verjüngen sich schnell und sind in den distalen Bereichen nicht von den Mikrovilli zu unterscheiden (Abb. 6 C). In der Schnittserie wurde auch ein sensorisches Cilium gefunden, welches sich zunächst verjüngt und dann distal in zwei Mikrovilli-ähnliche Fortsätze aufspaltet (Abb. 4 E, F). Die Dendriten enthalten schmale Mitochondrien und einige Vesikel mit elektronhellem Inhalt. Vereinzelt liegen schmale Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums so genannte „juxtamembranous plaques“ parallel zur Dendritenmembran (Abb. 6 C).

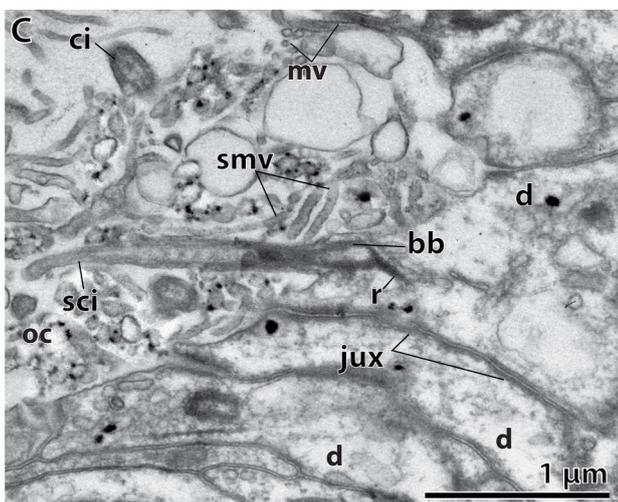
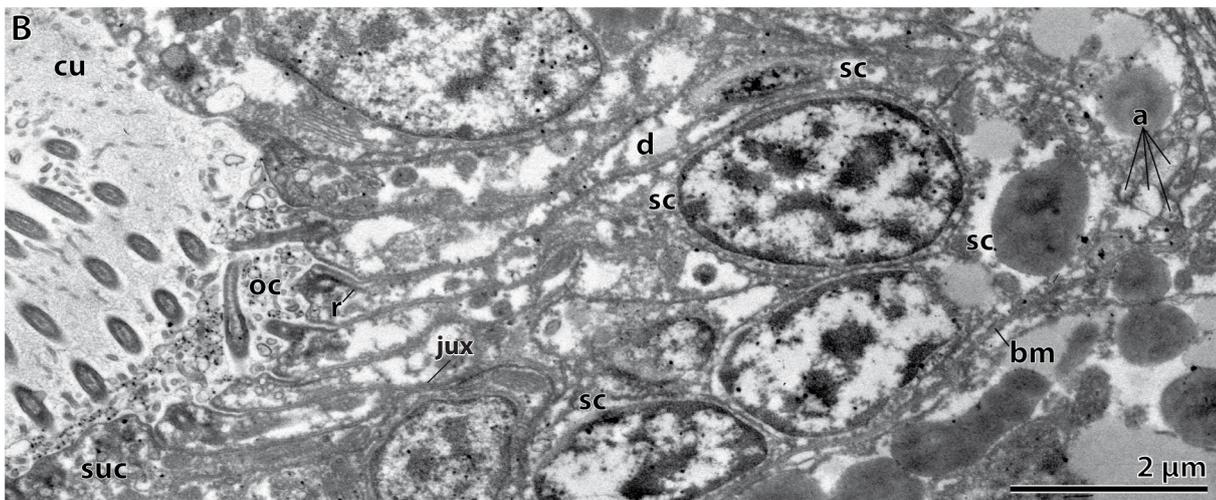
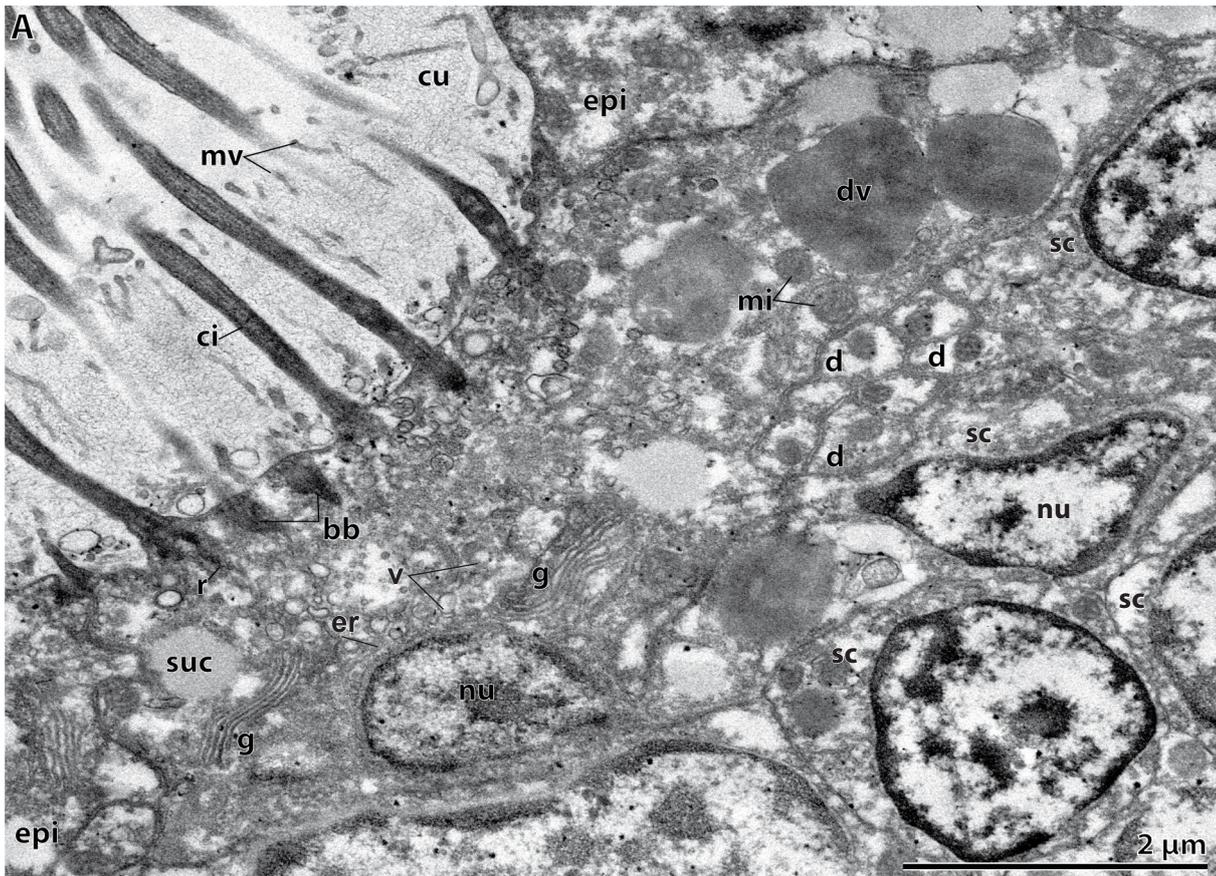


Abb. 6: *Cirriformia tentaculata* (bodenlebendes Juvenil, 193 h). Nuchalorgan. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen. **A:** Die einzige Stützzelle (**suc**) des Nuchalorgans entsendet Cilien (**ci**) und Mikrovilli (**mv**) durch die Kutikula (**cu**). Der Zellkern (**nu**) befindet sich im basalen Teil der Zelle, Dottervesikel (**dv**). **B:** Die Dendriten (**d**) der sensorischen Zellen (**sc**) verlaufen gebündelt in einer Rinne, welche von der Stützzelle gebildet wird. **C:** Die Dendriten entsenden sensorische Mikrovilli (**smv**) und ein kurzes Cilium (**sci**), welches sich schnell verjüngt, in die olfaktorische Kammer (**oc**).

a: Axon, **bm:** basale Matrix, **epi:** Epidermiszelle, **er:** endoplasmatisches Retikulum, **jux:** juxtamembranous plaques, **g:** Golgistapel, **mi:** Mitochondrium, **r:** Cilienwurzel, **v:** Vesikel.

Pelagische Larve (96 h nach Befruchtung)

Nuchalorgane sind bereits früh in der Ontogenese auf dem Prostomium der Larven von *C. tentaculata* vorhanden. In der ultradünnen Schnittserie einer 96 h alten, pelagischen Larve sind zwei kleine Nuchalorgane anzusprechen. Diese befinden sich am posterioren Rand des Prostomiums und bestehen aus jeweils einer multiciliären Stützzelle und bis zu zehn monociliären Sinneszellen. Sie unterscheiden sich in ihrem generellen und zellulären Aufbau nicht von den bereits beschriebenen Nuchalorganen der bodenlebenden, juvenilen Würmer. Die sensorischen Zellen befinden sich an der dorsalen Seite der Stützzellen und die Dendriten bilden ein Cluster, welches in die olfaktorische Kammer zieht. Jedoch ist die Distanz zwischen Perikaryen der sensorischen Zellen und olfaktorischer Kammer im Vergleich mit dem Nuchalorgan des juvenilen Tieres deutlich geringer, so dass jedem sensorischen Dendriten die Ursprungszelle sicher zugeordnet werden kann (Abb. 7 B). Die Länge der Dendriten beträgt zwischen 1,7 μm und 3,5 μm . Sie entsenden jeweils ein sensorisches Cilium und einige Mikrovilli in die olfaktorische Kammer (Abb. 7 C).

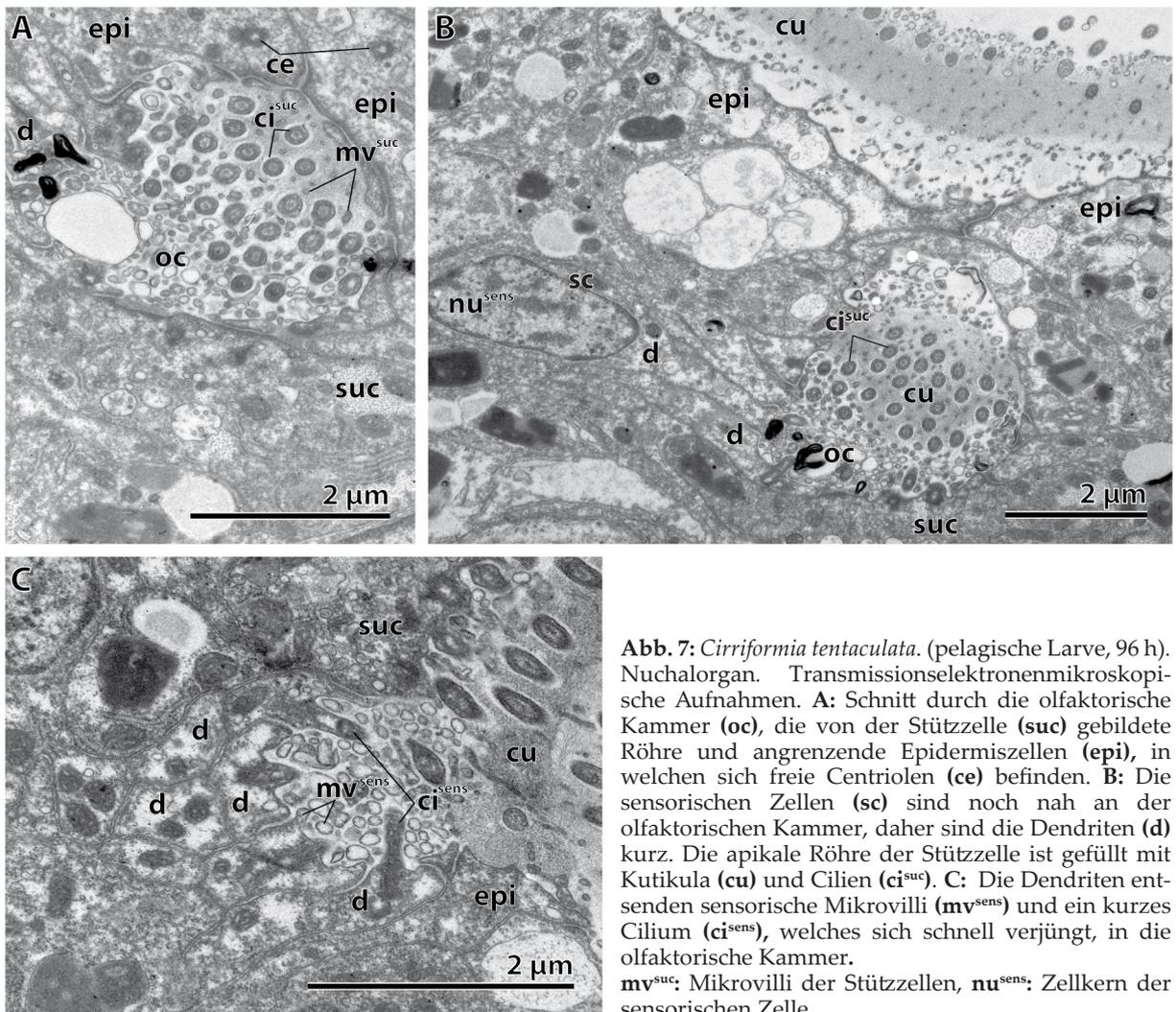


Abb. 7: *Cirriformia tentaculata*. (pelagische Larve, 96 h). Nuchalorgan. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen. **A:** Schnitt durch die olfaktorische Kammer (oc), die von der Stützzelle (suc) gebildete Röhre und angrenzende Epidermiszellen (epi), in welchen sich freie Centriolen (ce) befinden. **B:** Die sensorischen Zellen (sc) sind noch nah an der olfaktorischen Kammer, daher sind die Dendriten (d) kurz. Die apikale Röhre der Stützzelle ist gefüllt mit Kutikula (cu) und Cilien (ci^{suc}). **C:** Die Dendriten entsenden sensorische Mikrovilli (mv^{sens}) und ein kurzes Cilium (ci^{sens}), welches sich schnell verjüngt, in die olfaktorische Kammer. mv^{suc} : Mikrovilli der Stützzellen, nu^{sens} : Zellkern der sensorischen Zelle.

Die Stützzelle weist die gleichen Eigenschaften auf wie die des juvenilen Individuums und an der apikalen Membran sind die gleichen Modifikationen zu beobachten. Diese rahmt zum einen die olfaktorische Kammer nahezu vollständig ein und ist zum anderen ebenfalls röhrenartig tief in das apikale Cytosol der Zelle eingezogen. Die Röhre ist gefüllt mit den motilen Cilien der Stützzelle und Kutikula (Abb. 7 A, B). Die olfaktorische Kammer wird zum größten Teil von der Stützzelle und den sensorischen Dendriten begrenzt und apikal von der Kutikula, welche im Vergleich zur epidermalen Kutikula verdickt ist, abgedeckt (Abb. 7 C).

In unmittelbar benachbarten Epidermiszellen befinden sich freie Centriolen, welche in anderen Epidermiszellen nicht zu finden sind (Abb. 7 A).

3.1.3 *Dodecaceria concharum*

Adultus

Von einem ca. 10 mm großen Adultus *D. concharum* wurden horizontale Vibratom-Schnittserien des Prostomiums mit Antikörpern gegen acetyliertes α -Tubulin markiert. Durch Licht definierter Wellenlängen angeregt wurden die Mikrotubuli der Cilien und der sensorischen Zellen sichtbar. Anhand konfokaler Bilderstapel konnte die Innervierung und auch der Aufbau des Nuchalorgans nachvollzogen werden.

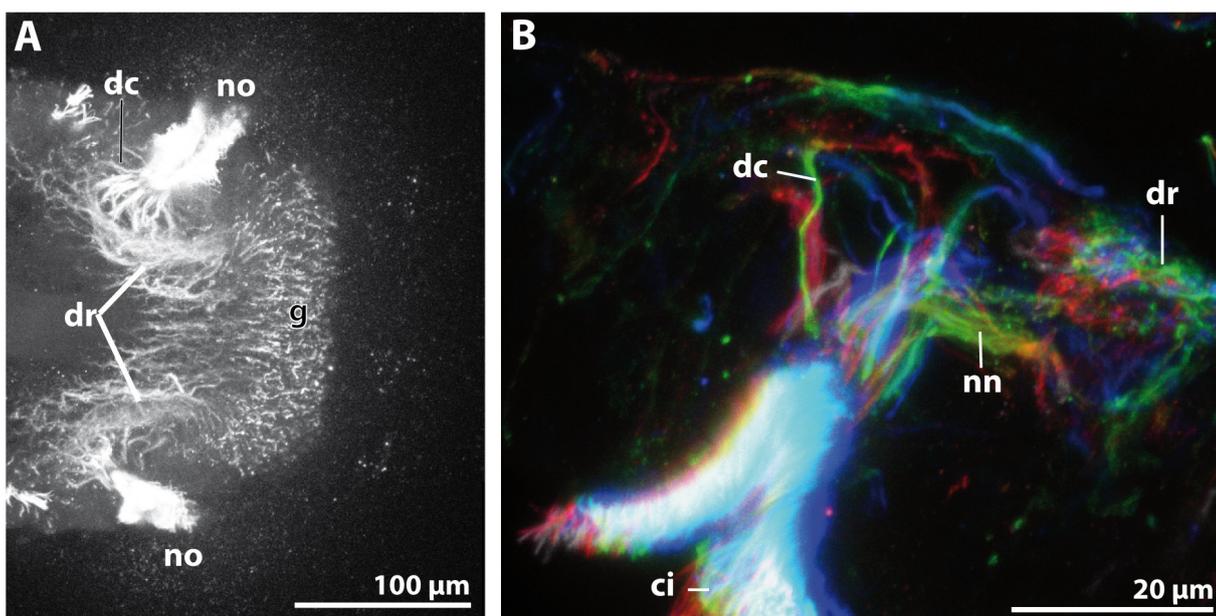


Abb. 8: *Dodecaceria concharum* (Adultus). Innervierung der Nuchalorgane. Immunmarkierungen gegen acetyliertes α -Tubulin von Transversalschnitten des Prostomiums, frontal - rechts. Z-Projektion eines konfokalen Bilderstapels. **A:** Die Nuchalorgane (**no**) liegen am posterioren Rand des Gehirns (**g**). **B:** Tiefenkodierte Z-Projektion. Die meisten Dendritencluster (**dc**) bilden einen kurzen Nuchalnerv (**nn**), welcher zur dorsalen Wurzel (**dr**) des Circumoesophagealkonnectivs zieht. **ci:** Cilien der sensorischen Zellen.

Es ist zu erkennen, dass die Nuchalorgane im eingezogenen Zustand vorliegen. Die zahlreichen Cilien der Stützzellen, welche die Kutikula durchdringen, füllen die gesamte bis zu 60 µm tiefe Grube vollständig aus und entsenden auch das stärkste Signal (Abb. 8 A, B). Die Nuchalorgane liegen direkt hinter dem Gehirn an der Basis der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs (Abb. 8 A). Die sensorisch aktive Fläche ist deutlich kleiner, als die von den motilen Cilien der Stützzellen bedeckte Fläche des Nuchalorgans. Ausschließlich im Grund der Nuchalgrube sind viele voneinander getrennte Dendritencluster bzw. einzelne Dendriten vorhanden (Abb. 8 B). Einige Dendritencluster vereinigen sich zu einem kurzen Nuchalnerv, welcher in Richtung der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs zieht (Abb. 8 B). Die Mehrzahl der Cluster jedoch zieht individuell zu der dorsalen Wurzel (Abb. 8 A).

Larve

Eine Larve, welche dem Coelom eines adulten Individuums von *D. concharum* entnommen wurde, wurde ultrastrukturell untersucht. In der Querschnittserie des Prostomiums befinden sich sensorische Zellen und Stützzellen, welche die Merkmale der Zellen von Nuchalorganen aufweisen. Es handelt sich höchstwahrscheinlich um Entwicklungsstadien der Nuchalorgane. Diese liegen am posterioren Rand des Prostomiums. Sie bestehen aus zwei Clustern von monociliären, bipolaren Sinneszellen, die jeweils mit einer Stützzelle assoziiert sind. Die beiden Stützzellen eines Organs sind durch Adhaerenzonen und septate junctions an die umgebenden Epidermiszellen gebunden. Sehr auffällig ist, dass sie in beiden Nuchalorganen nicht unmittelbar nebeneinander liegen. Sie sind durch mehrere Epidermiszellen voneinander getrennt (Abb. 9 C). Die Dendritencluster bestehen jeweils aus vier bis sechs Dendriten, welche in einer tiefen Rinne der jeweils dazugehörigen Stützzelle verlaufen.

Die Stützzellen enthalten neben dem Zellkern endoplasmatisches Retikulum, Golgistapel, Vesikel unterschiedlicher Größe, Residualkörper, Mitochondrien und einige Bündel intermediärer Filamente. Einige große Dottervesikel sind an den Rändern der Zelle zu finden. Die Stützzellen weisen eine geringere Anzahl Dottervesikel auf als die umliegenden Epidermiszellen (Abb. 9 C; Abb. 10 A). An der apikalen Membran entspringen zahlreiche Mikrovilli und motile Cilien, welche die Kutikula durchdringen. Die Mikrovilli terminieren in typischen Tips und weisen keine Unterschiede zu den Mikrovilli der Epidermiszellen auf (Abb. 10 A). Die Cilien entspringen einem Basalkörper mit kurzer senkrechter Cilienwurzel ohne akzessorisches Centriol (Abb. 9 A). Auf ihrer gesamten Länge weisen die Cilien ein 9x2+2 Mikrotubulimuster auf. Die apikale Membran der Stützzellen ist abgesenkt und röhrenartig in die apikalen

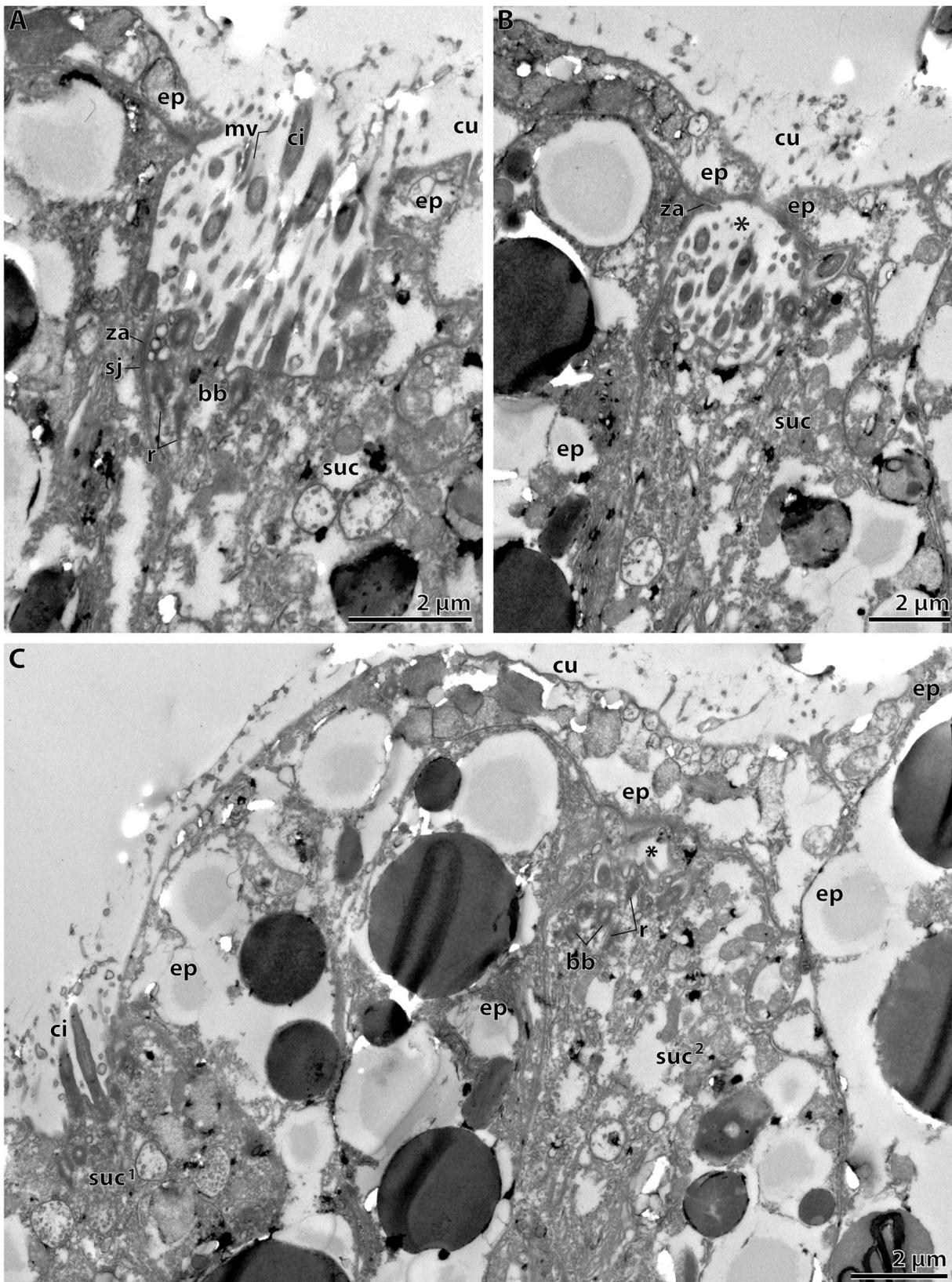


Abb. 9: *Dodecaceria concharum* (Larve). Nuchalorgan. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen **A:** Die apikale Membran der Stützzelle (**suc**) senkt sich tief ein. Die Invagination ist von Cilien (**ci**) und Mikrovilli (**mv**) sowie von Kutikula (**cu**) ausgefüllt. **B:** Die Invagination reicht bis in Zellbereiche, welche von Epidermiszellen (**ep**) überdeckt werden. **C:** Die beiden Stützzellen (**suc1**, **suc2**) eines Nuchalorgans liegen separat im epidermalen Zellverband.

bb: Basalkörper, **r:** Cilienwurzel, **sj:** septate junction, **za:** Adhaerenzzone, *****: Kutikula innerhalb der apikalen Invagination.

Zellbereiche eingezogen. Die Röhre ist von motilen Cilien und Kutikulamaterial ausgefüllt und reicht bis in Bereiche der Stützzelle, welche bereits von Epidermiszellen überlagert sind (Abb. 9 A – C, siehe auch Abb. 5). Mit einer Dicke von 2,2 – 5 μm ist die Kutikula über den Stützzellen deutlich dicker als die Kutikula über den Epidermiszellen, welche nur 0,6 – 1 μm dick ist (Abb. 10 A).

Die Dendriten der sensorischen Zellen sind über Adhaerenzzonen und septate junctions jeweils miteinander, mit der Stützzelle und mit benachbarten Epidermiszellen verbunden (Abb. 9 A). Sie konnten nicht bis zu den Perikaryen verfolgt werden. Die Dendriten entsenden jeweils ein Cilium und mehrere Mikrovilli in die olfaktorische Kammer. Die Cilien entspringen einem Basalkörper und weisen in basalen Anschnitten ein 9x2+2 Muster auf. Sie verjüngen sich schnell unter sukzessivem Verlust der Mikrotubuli bis auf einen Durchmesser, der für Mikrovilli typisch ist. Die olfaktorische Kammer ist apikal von der Kutikula bedeckt und in eine Invagination der jeweiligen Stützzelle eingebettet, so dass sie zu allen Seiten von der Stützzelle begrenzt wird (Abb. 10 B).

In drei Epidermiszellen, die jeweils direkt an eine Stützzelle grenzen, ist ein kurzes Cilium zu finden. Dieses Cilium geht von einem Basalkörper aus und liegt in unmittelbarer Nähe zu den Cilien der Stützzelle (Abb. 10 B). Es könnte sich hierbei um Epidermiszellen handeln, welche sich im Stadium der Umbildung zu Stützzellen befinden.

3.2 Phototaxis

Larven von *C. tentaculata* weisen 72 h nach der Befruchtung deutlich braun-orangefarbene Augenflecke auf dem Prostomium auf. Diese Augenflecke persistieren auch nach der Metamorphose.

Beim täglichen Wasserwechsel fiel auf, dass die Verteilung der Larven in der Glasschale auch bei unregelmäßiger Beleuchtung konstant war. Daher wurden in einer qualitativen Untersuchung pelagische Larven unterschiedlichen Alters auf phototaktisches Verhalten hin beobachtet. Zu keiner Zeit reagierten die Larven auf eine gezielte, einseitige Beleuchtung. Sie änderten weder die Schwimmrichtung noch das Schwimmverhalten. Die Verteilung der Larven in der Wassersäule war stetig gleichbleibend. Die Schwimmbewegungen blieben bei konstanter Geschwindigkeit gradlinig, kreiselnd entlang der Schwimmrichtung, wobei die Larven langsam um ihre longitudinale Achse rotierten.

Auch in zeitlicher Nähe zur Metamorphose war kein phototaktisches Verhalten erkennbar. Die Metamorphose fand asynchron jeweils zwischen dem sechsten und

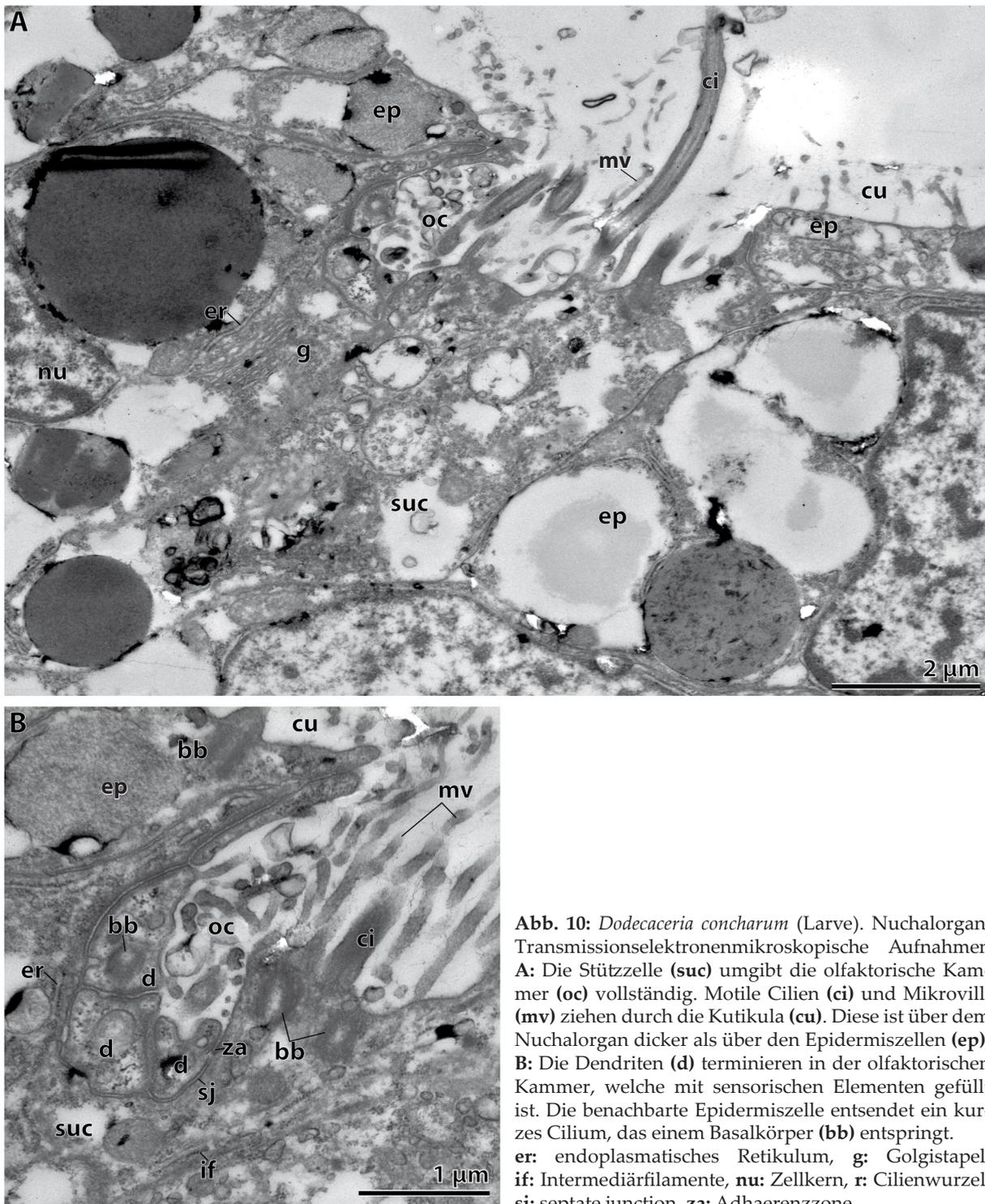


Abb. 10: *Dodecaceria concharum* (Larve). Nuchalorgan. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen **A:** Die Stützzelle (**suc**) umgibt die olfaktorische Kammer (**oc**) vollständig. Motile Cilien (**ci**) und Mikrovilli (**mv**) ziehen durch die Kutikula (**cu**). Diese ist über dem Nuchalorgan dicker als über den Epidermiszellen (**ep**). **B:** Die Dendriten (**d**) terminieren in der olfaktorischen Kammer, welche mit sensorischen Elementen gefüllt ist. Die benachbarte Epidermiszelle entsendet ein kurzes Cilium, das einem Basalkörper (**bb**) entspringt. **er:** endoplasmatisches Retikulum, **g:** Golgistapel, **if:** Intermediärfilamente, **nu:** Zellkern, **r:** Cilienwurzel, **sj:** septate junction, **za:** Adhaerenzzone.

neunten Lebenstag statt und wurde am Übergang der Tiere zum Bodenleben und der beginnenden Nahrungsaufnahme, erkennbar an Grünalgen im Darm, identifiziert.

Bei *C. tentaculata* unterscheiden sich die pelagischen, lecitotrophen Larven sonst nur wenig von den juvenilen Würmern, kurz nach der Metamorphose. Die Larven von weisen keinerlei larvale Borsten auf und die ersten Borsten sind bei den juvenilen Würmern erst mehrere Tage nach dem Übergang zum Bodenleben von extern zu sehen.

Abgesehen von dem generellen und stetigen Größenzuwachs belaufen sich die unmittelbaren Unterschiede zwischen einer pelagischer Larve und einem juvenilen Wurm kurz nach der Metamorphose auf den Verlust des larvalen Cilienbesatzes und einer deutlicheren Segmentierung.

Die untersuchten Larven von *D. concharum* wurden aus dem Coelom des Muttertieres herauspräpariert und nach kurzer Zeit fixiert. Ein phototaktisches Verhalten erscheint aufgrund der Entwicklung im Muttertier sehr unwahrscheinlich und wurde deshalb nicht untersucht.

3.3 Augen

3.3.1 *Cirriformia tentaculata*

Bodenlebendes, juveniles Tier (193 h nach Befruchtung)

Im Lichtmikroskop sind dorsolateral auf dem Prostomium der Larven und juvenilen Tiere von *C. tentaculata* ein Paar pigmentierte Flecken deutlich zu erkennen. Diese befinden sich vor den Nuchalorganen. In der ultradünnen Schnittserie des Prostomiums eines 193 h alten juvenilen Tieres sind diese Flecken pigmentierten Lichtsinnesorganen zuzuordnen, welche im Querschnitt lateral liegen (Abb. 11; Abb. 12 A). Diese Lichtsinnesorgane bestehen jeweils aus drei Zellen, einer pigmentierten Stützzelle und zwei Rezeptorzellen. Alle drei Zellen liegen direkt unter der Kutikula und sind in den epidermalen Zellverband integriert (Abb. 11). Sie sind über Adhaerenzonen und septate junctions mit den jeweiligen Nachbarzellen verbunden. Die innere Rezeptorzelle befindet sich dabei stets zwischen der Pigmentzelle und der äußeren Rezeptorzelle, welche wiederum keinen direkten Kontakt zur Pigmentzelle aufweist (Abb. 11). Die Pigmentzelle unterscheidet sich in ihrer Form und Ausrichtung von den anderen Epidermiszellen. Sie ist ungewöhnlich lang gestreckt. Ihre proximodistale Ausrichtung im Querschnitt verläuft dorsolateral, nahezu parallel zur Kutikula (Abb. 12 C, D). Das Soma der Pigmentzelle liegt dorsolateral im Querschnitt des Prostomiums ca. 2,5 µm unterhalb der Kutikula und der Epidermiszellen. Dem schließt sich ein ventrolateral zur Kutikula hinziehender, 10 µm langer und 2,2 µm schmaler, nach lateral ziehender Zellteil an, dessen Ende sich zu einem 4 µm x 4 µm großen Pigmentbecher ausweitet. Die apikale Membran der Pigmentzelle ist tief eingesenkt und bildet eine zur Kutikula offene 1,4 µm tiefe und 1,6 µm breite Höhle, in welche die sensorischen Mikrovilli und das Cilium der inneren Rezeptorzelle reichen. Die Öffnung des Pigmentbeckers weist

nach lateral und wird von der Kutikula bedeckt (Abb. 12 A; Abb. 13 C & D). Das Cytosol des Pigmentbechers ist fast vollständig von Pigmentvesikeln ausgefüllt (Abb. 12 B, F). Einige dieser Pigmentvesikel sind rund und mit elektronendunklem Material gefüllt (Durchmesser $d \approx 0,8 \mu\text{m}$). Viele jedoch sind ungleichmäßig gefüllt, kleiner (Durchmesser $d \approx 0,4 \mu\text{m}$) und weisen lokale Ein- bzw. Ausbuchtungen auf. In diesen Vesikeln befinden sich Ansammlungen von elektronendunklem Material. Möglicherweise handelt es sich hierbei um Pigmente, welche während der Fixierung kollabierten. So wäre auch die ungewöhnliche Form der Pigmentvesikel zu erklären. Neben diesen befinden sich im Cytosol des Pigmentbechers nur noch wenige Mitochondrien und einzelne flache Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums, welche eng an der Zellmembran anliegen. Das Zellsoma beinhaltet den Zellkern, der im Vergleich mit den Kernen der umliegenden Epidermiszellen auffällig wenig Heterochromatin aufweist. Weiterhin sind im Zellsoma einzelne große Pigmentvesikel (Durchmesser $d \approx 0,8 \mu\text{m}$) mit elektronendunklem Inhalt, Mitochondrien und wenig raues endoplasmatisches Retikulum zu finden. Auch hier lagern sich Zisternen von glattem endoplasmatischem Retikulum nah an die Zellmembran an.

Die Pigmentzelle bildet zwei schmale Zellfortsätze aus, welche beide zu demselben longitudinal verlaufenden Nerv ziehen. Beide Fortsätze haben einen Durchmesser

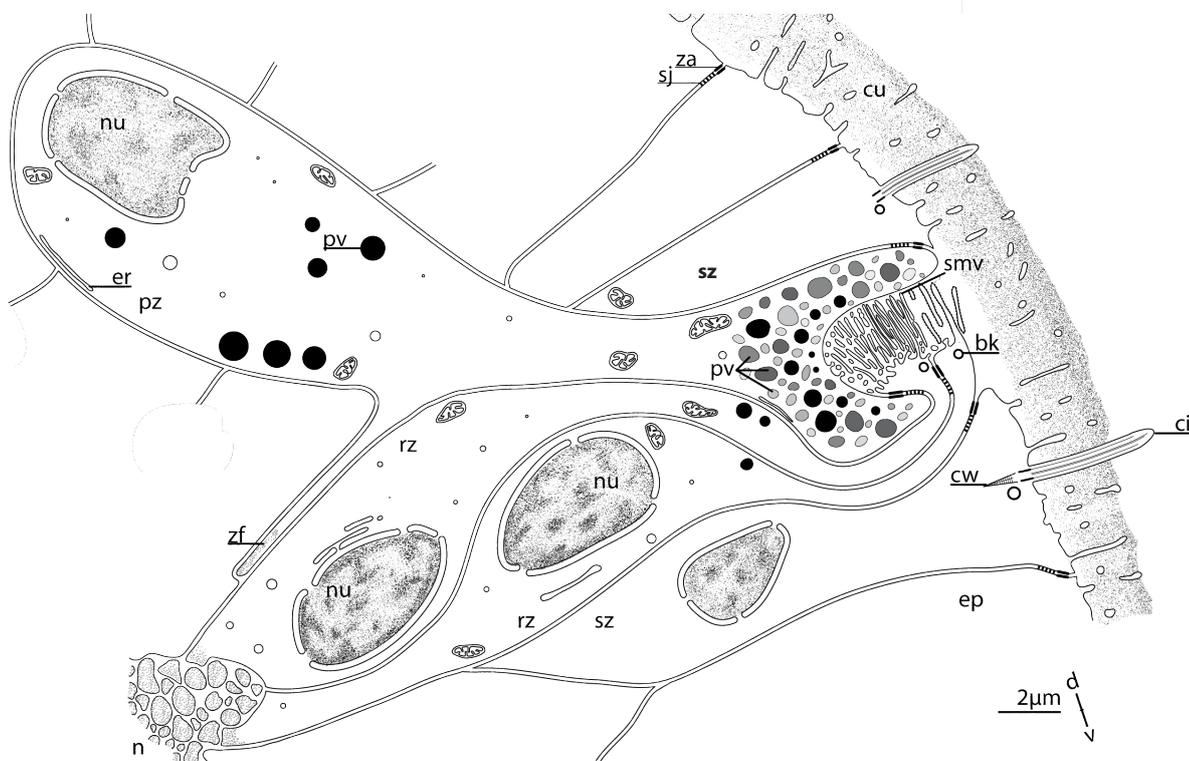


Abb. 11: *Cirriformia tentaculata* (bodenlebendes Juvenil, 193 h). Auge, halbschematische Rekonstruktion **bk**: Basalkörper, **ci**: Cilium, **cu**: Kutikula, **cw**: Cilienwurzel, **ep**: Epidermiszelle, **er**: endoplasmatisches Retikulum, **n**: Nerv, **nu**: Zellkern, **pv**: Pigmentvesikel, **pz**: Pigmentzelle, **rz**: Rezeptorzelle, **sj**: septate junction, **smv**: sensorische Mikrovilli, **sz**: sensorische Zelle, **za**: Adhaerenzzone, **zf**: Zellfortsatz

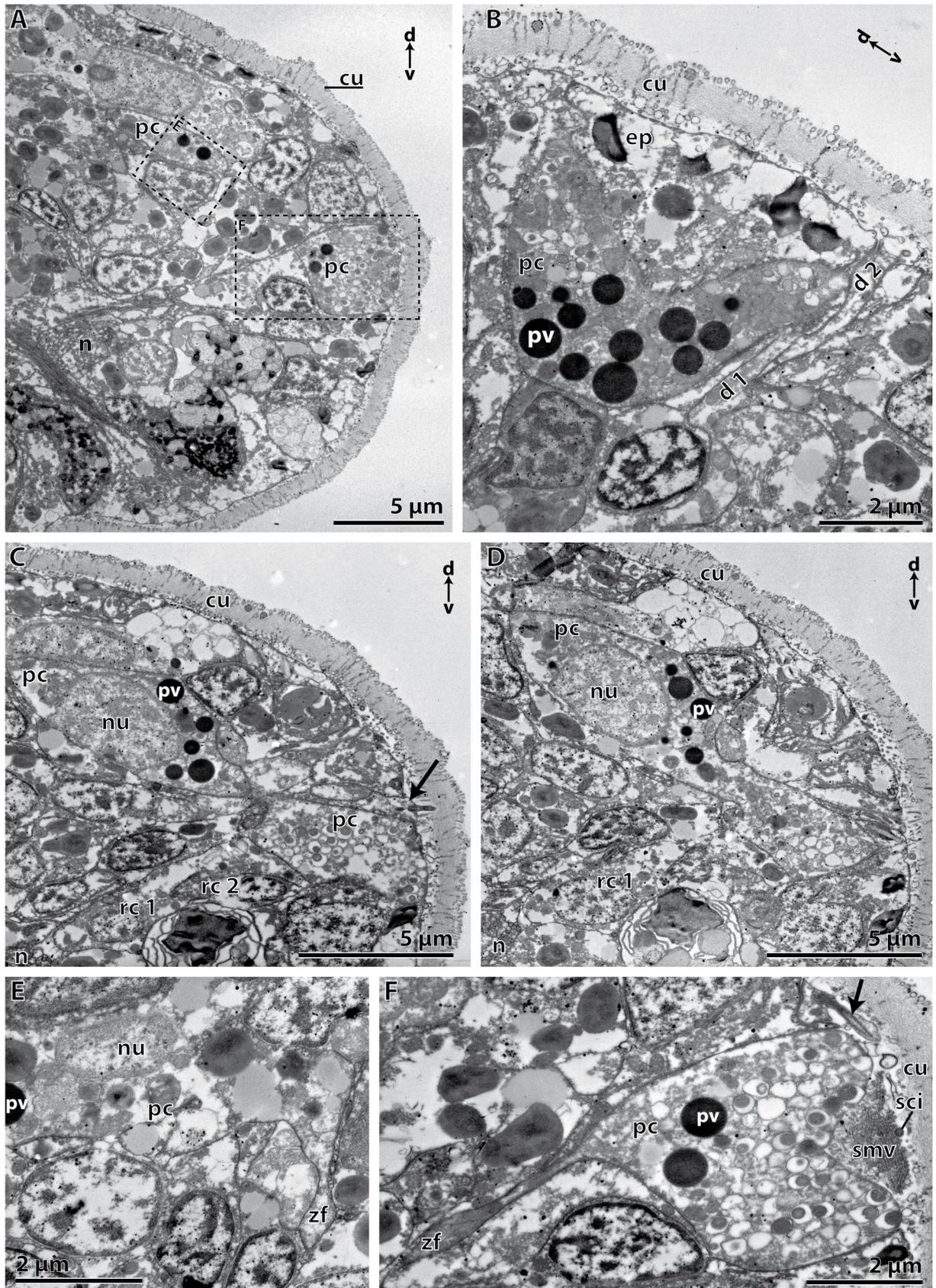


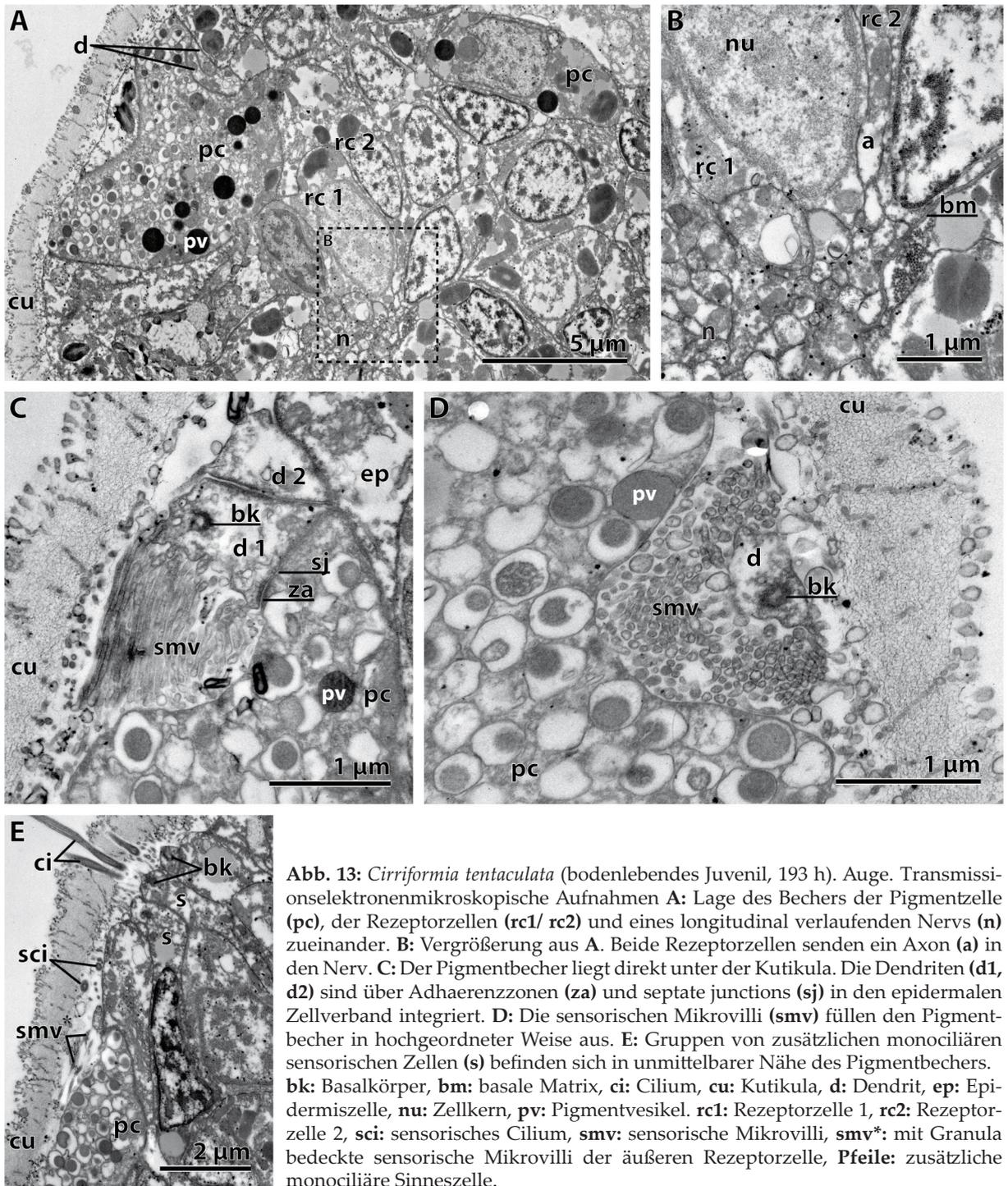
Abb. 12: *Cirriformia tentaculata* (bodenlebendes Juvenil, 193 h). Auge. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen. **A:** Querschnitt durch Prostomium. Rechtecke markieren die ungefähre Lage von E, F auf anderen Schnitten der Schnittserie. **B-F:** Querschnitte durch Auge. **B:** Die Dendriten (d1/ d2) der sensorischen Zellen umlaufen ventral den Becher der Pigmentzelle (pc). **C, D:** Die Pigmentzelle verläuft in dorsolateraler Ausrichtung. Der Zellkern (nu) befindet sich dorsal. **E:** Vom Soma der Pigmentzelle geht ein Zellfortsatz (zf) ab. **F:** Vom Pigmentbecher der Zelle geht ein Zellfortsatz (zf) ab. **cu:** Kutikula, **ep:** Epidermiszelle, **n:** Nerv, **pv:** Pigmentvesikel. **rc1/2:** Rezeptorzelle 1/2, **sci:** sensorisches Cilium, **smv:** sensorische Mikrovilli, **Pfeile:** zusätzliche monociliäre Sinneszelle.

von 150 – 500 nm und können dafür in Betracht gezogen werden, ein Axon der Zelle zu sein. Sie enthalten Vesikel, welche in Aussehen und Größe mit den im Nerv befindlichen Vesikeln übereinstimmen. Einer dieser Ausläufer geht vom Pigmentbecher ab (Abb. 12 F). Der zweite Ausläufer setzt am Zellsoma an (Abb. 11; Abb. 12 E).

Die Somata der sensorischen Zellen grenzen basal an den Pigmentzellbecher. Die Dendriten der sensorischen Zellen umlaufen ventral den Pigmentbecher (Abb. 12 B) und entsenden Mikrovilli und jeweils ein Cilium. Dabei sind klar Unterschiede zwischen den sensorischen Elementen der beiden Rezeptorzellen zu erkennen. Der Dendrit der inneren Rezeptorzelle, welcher direkt dem Pigmentbecher anliegt, entsendet zahlreiche Mikrovilli, die ganz geordnet die optische Höhle nahezu vollständig ausfüllen (Abb. 13 C, D). Der äußere Dendrit entsendet deutlich weniger Mikrovilli, welche an der Oberfläche des Pigmentbeckers unter der Kutikula verbleiben. Die Oberfläche der Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle ist regelmäßig mit dunklen granulären Strukturen bedeckt (Abb. 13 E). Die unbeweglichen Cilien der sensorischen Zellen liegen ebenfalls zwischen dem Pigmentbecher und der Kutikula (Abb. 12 F; Abb. 13 E). Sie gehen jeweils von einem Basalkörper aus und weisen ein $9 \times 2 + 0$ Axonem auf. Akzessorische Centriolen und Cilienwurzeln konnten nicht gefunden werden. Neben dem Zellkern sind einige Mitochondrien und schwach ausgebildetes endoplasmatisches Retikulum zu finden. Außerdem weist die innen liegende Rezeptorzelle einige Pigmentvesikel nahe der Membran zur Pigmentzelle auf (Durchmesser $d \approx 0,6 \mu\text{m}$).

Die Somata der Rezeptorzellen liegen nahe an dem longitudinal verlaufenden Nerv, zu dem auch die Zellausläufer der Pigmentzelle ziehen (Abb. 13 A). Sie entsenden jeweils ein Axon, welches in diesen Nerv zieht (Abb. 13 B). In den Axonen befinden sich kleine vermutlich neurosekretorische Vesikel, deren Aussehen und Verteilung mit den Vesikeln in den Nervenfasern übereinstimmen.

Sowohl dorsal als auch ventral treten in unmittelbarer Nähe zu den Zellen des Lichtsinnesorgans Gruppen von monociliären Sinneszellen auf (Abb 10 C, F; Abb. 11 E). Diese sind über Adhaerenzzonen und septate junctions in den epidermalen Zellverband integriert. Die Zellen entsenden jeweils einen kurzen Dendriten zur Kutikula, welcher ein Cilium trägt. Die Cilien durchdringen meist die Kutikula und entspringen einem Basalkörper mit akzessorischem Centriol und kurzer Cilienwurzel (Abb. 13 E). Sie weisen ein $9 \times 2 + 2$ Axonem auf. In wenigen Fällen verbleibt das Cilium unter der Kutikula. Diese Cilien sind nur bis zu $1,5 \mu\text{m}$ lang und in distalen Bereichen unregelmäßig ausgedehnt (Durchmesser $d \approx 4 \mu\text{m}$; Abb. 12 F). In anderen Bereichen der Epidermis treten solche sensorische Zellen nicht auf, weder mit vergleichbarer Morphologie noch in vergleichbarer Anzahl.



Pelagische Larve (96 h nach Befruchtung)

Der zelluläre Aufbau der Augen einer 96 h alten, pelagischen Larven von *C. tentaculata* aus einer pigmentierten Stützzelle und zwei Rezeptorzellen lässt darauf schließen, dass es sich um die Vorstufe der beschriebenen Augen der juvenilen Würmer handelt.

delt. Diese Augen bestehen aus drei caudofrontal lang gestreckten Zellen mit einer Gesamtlänge von $16,5 \mu\text{m}$. Die Pigmentzelle liegt dabei der Kutikula am nächsten. Direkt benachbart ist die innere Rezeptorzelle, welche stets zwischen Pigmentzelle und äußerer Rezeptorzelle verläuft (Abb. 14). Die Zellen sind über Adhaerenzonen und septate junctions in den epidermalen Zellverband eingebunden (Abb. 15 A). Die apikalen Zellpole weisen nach frontal. Caudal sind die Zellen zwischen den Epidermiszellen eingebettet (Abb. 14).

Der apikale Zellpol der Pigmentzelle ist aufgebläht und bildet einen Pigmentbecher, welcher eine $2,1 \mu\text{m} \times 1 \mu\text{m}$ große optische Höhle umschließt. Im Pigmentbecher ist das Cytosol elektronendunkler als die übrigen Zellbereiche, welche sich von den umliegenden Zellen nicht unterscheiden, und gefüllt mit Pigmentvesikeln. Diese weisen die gleichen Fixierungsartefakte auf, wie die Pigmentvesikel des etwas älteren, juvenilen Auges – kollabierte Pigmente und lokale Deformation der Vesikelmembran. Vereinzelt sind Pigmentvesikel auch in basalen Zellbereichen zu finden. Im Bereich des Pigmentbechers lagern sich dünne Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums eng an die Zellmembran an. Weiterhin ist befindet sich dort eine auffällige Konzentration von Mitochondrien, welche sonst über die gesamte Zelle verteilt sind. Der Nukleus befindet sich im basalen Teil der Zelle. Die Mitochondrien sind in der gesamten Zelle vorhanden.

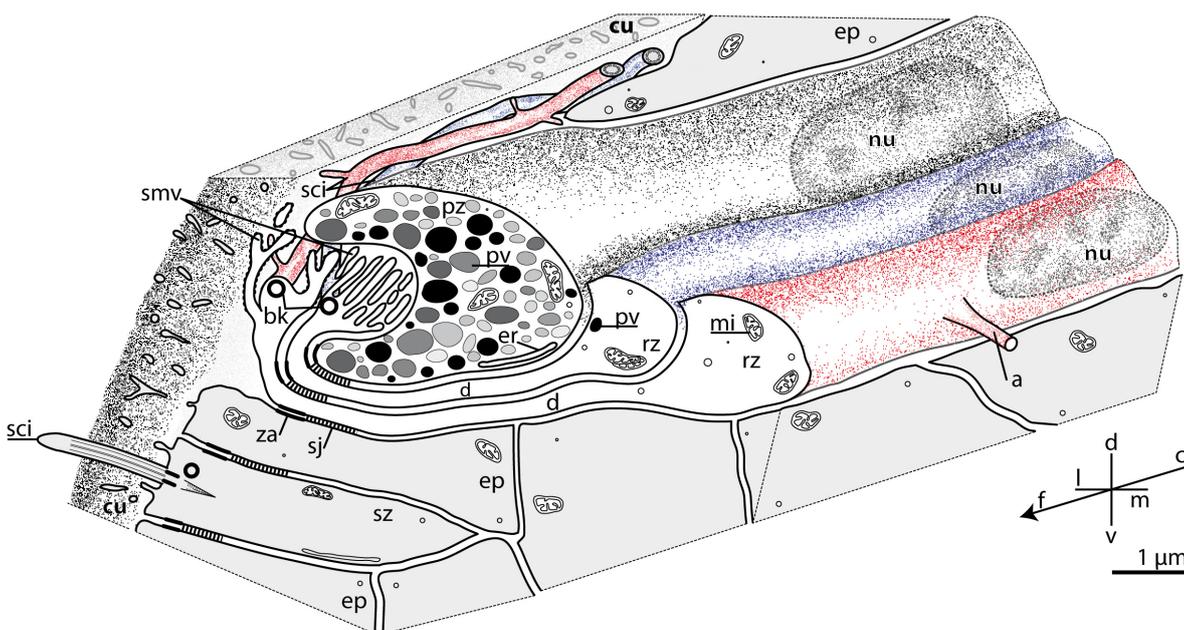


Abb. 14: *Cirriformia tentaculata* (pelagische Larve, 96 h). Auge, halbschematische Rekonstruktion. a: Axon, bk: Basalkörper, cu: Kutikula, cw: Cilienwurzel, ep: Epidermiszelle, er: endoplasmatisches Retikulum, n: Nerv, nu: Zellkern, pv: Pigmentvesikel, pz: Pigmentzelle, rz: Rezeptorzelle, sci: sensorisches Cilium, sj: septate junction, smv: sensorische Mikrovilli, sz: sensorische Zelle, za: Adhaerenzzone.

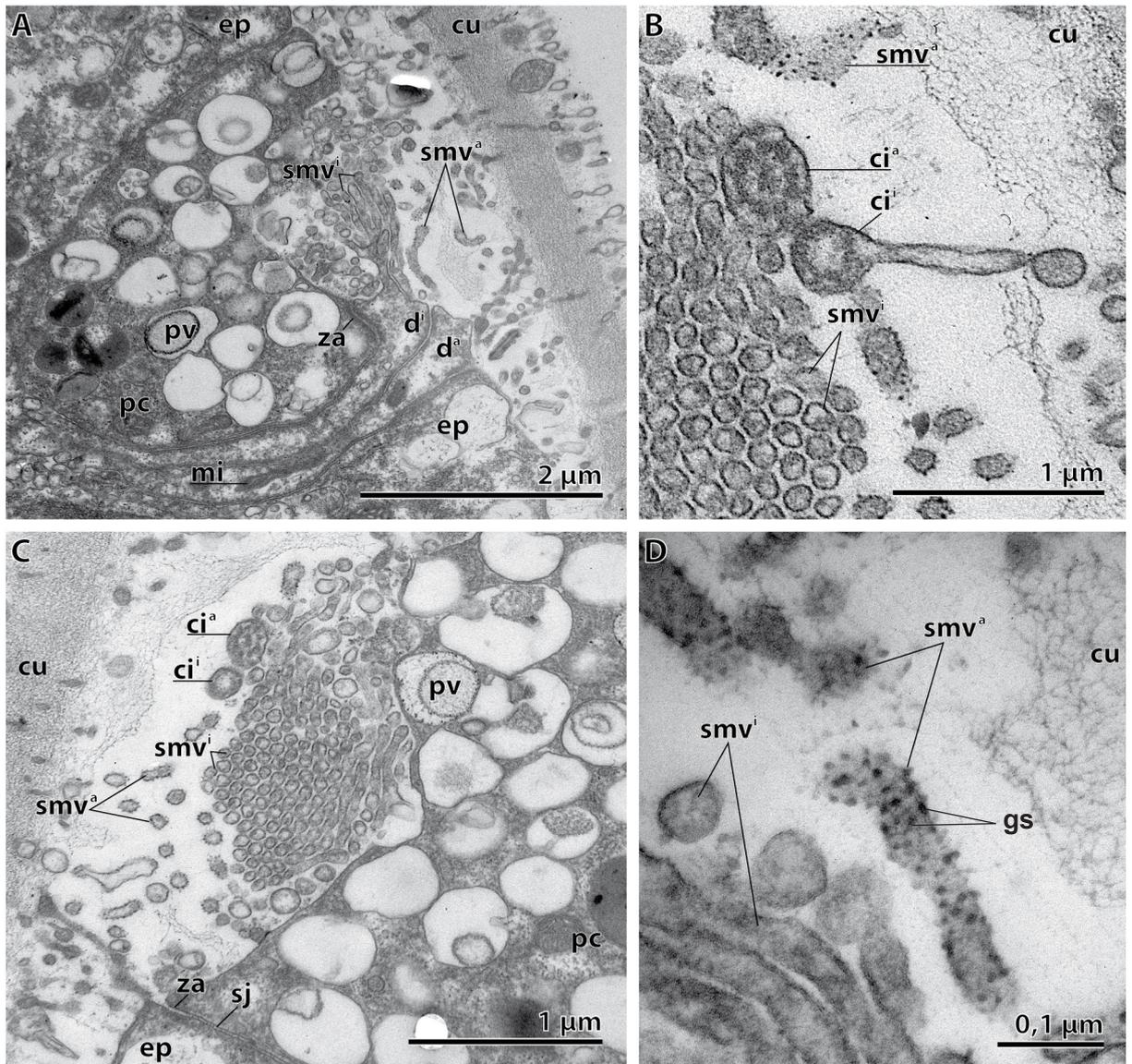


Abb. 15: *Cirriformia tentaculata* (pelagische Larve, 96 h). Auge. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen **A:** Die Dendriten der sensorischen Zellen umlaufen ventral den Pigmentbecher der Pigmentzelle (**pc**) und entsenden sensorische Mikrovilli (**smv^{i/a}**). Der Dendrit der inneren Rezeptorzelle (**dⁱ**) verbleibt stets zwischen Pigmentzelle und dem Dendriten der äußeren Rezeptorzelle (**d^a**). Die optische Höhle ist apikal von der Kutikula (**cu**) bedeckt. **B:** Das sensorische Cilium der inneren Rezeptorzelle (**ciⁱ**) mit Mikrovilli-ähnlichen Membranausstülpungen. **C:** Die sensorischen Mikrovilli der inneren Rezeptorzelle (**smvⁱ**) befinden sich geordnet in der optischen Höhle. Die sensorischen Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle (**smv^a**) verbleiben an der Oberfläche. **D:** Die sensorischen Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle sind mit elektronendunkler, granulären Strukturen (**gs**) bedeckt. **ci^a:** Cilium der äußeren Rezeptorzelle, **ep:** Epidermiszelle, **mi:** Mitochondrium, **pv:** Pigmentvesikel, **sj:** septate junctions, **za:** Adhaerenzzone

Die apikalen Pole der Rezeptorzellen terminieren am Beginn des Pigmentbechers. In diesem Bereich zweigt jeweils ein Dendrit in nahezu rechtem Winkel von den Somata ab. Die Dendriten umlaufen ventral den Pigmentbecher und entsenden sensorische Mikrovilli sowie jeweils ein langes Cilium (Abb. 14; Abb. 15 C). Dabei verlaufen die Dendriten in einer vom Pigmentbecher gebildeten, tiefen Rinne. Die Mikrovilli der inneren Rezeptorzelle füllen die optische Höhle in stark geordneter Form aus

(Abb. 15 C). Der Durchmesser der Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle ist etwas größer und es sind insgesamt weniger Mikrovilli, welche am Rand der optischen Höhle verbleiben (Abb. 15 C). Die Mikrovillimembran ist regelmäßig mit elektronendunklen, granulären Strukturen bedeckt (Abb. 15 D). Die Cilien der beiden Rezeptorzellen ziehen aus dem Pigmentbecher heraus und verlaufen parallel zu den Zellsomata nach caudad. Sie sind über eine mindestens 10 µm lange Strecke zwischen der Kutikula und den Epidermiszellen zu verfolgen. Das Axonem der äußeren Rezeptorzelle weist ein 9x2+2 Muster der Mikrotubulianordnung auf. In dem Cilium der inneren Rezeptorzelle fehlt das zentrale Mikrotubuliduplett (Abb. 15 B). Die Cilienmembran der äußeren Rezeptorzelle weist denselben granulären Besatz auf wie die Mikrovilli. An den Membranen beider Cilien sind regelmäßig Mikrovilli-ähnliche bis lappenartige Fortsätze zu beobachten (Abb. 15 B).

Im Cytosol der Rezeptorzellen sind ebenfalls vereinzelt Pigmentvesikel zu finden. In den apikalen Zellbereichen der inneren Rezeptorzelle liegen diese nah an der Membran zum Pigmentbecher. Im übrigen Teil der Zelle sind diese unregelmäßig im gesamten Zellquerschnitt zu finden. Die äußere Rezeptorzelle weist nur in basalen Bereichen vereinzelt Pigmentvesikel auf. Die Zellkerne sind in den basalen Bereichen der Zellen zu finden. Mitochondrien sind gleichmäßig in den Zellen verteilt. In den Dendriten sind diese schmal und langgestreckt, während sie sonst rundlich bis oval geformt sind. Weiterhin sind dort ebenfalls dünne Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums zu finden, welche eng an der Dendritenmembran anliegen.

Die beiden Rezeptorzellen sind mit einem caudofrontal verlaufenden Nerv assoziiert. Von der inneren Rezeptorzelle zieht im Bereich des Zellkerns ein 5 µm langer, 0,2-0,3 µm breiter und 2 µm hoher lappenartiger Fortsatz nach mediad und liegt mit breiter Fläche dem Nerv auf. Von der äußeren Rezeptorzelle zieht ein Axon direkt zu dem Nerv (Abb. 14).

In unmittelbarer Nachbarschaft zu den Augen sind vereinzelt zusätzliche monociliäre Sinneszellen vorhanden. Diese liegen sowohl dorsal als auch ventral des Pigmentbeckers. Die Cilien dieser Zellen durchdringen die Kutikula und entspringen einem Basalkörper mit akzessorischem Centriol und vertikaler Cilienwurzel (Abb. 14). In anderen Bereichen der Epidermis sind ebenfalls vereinzelt monociliäre Sinneszellen zu finden, jedoch in deutlich geringerer Dichte.

3.3.2 *Dodecaceria concharum*

Larve

Bereits im Lichtmikroskop sind dorsolateral auf dem Prostomium einer Larve, welche aus dem Coelom eines adulten Individuums von *D. concharum* herauspräpariert wurde, zwei dunkle Flecken erkennbar. Anhand von seriellen Querschnitten wurde das Prostomium auf das Vorhandensein von lichtsensitiven Strukturen untersucht. Insgesamt ist die Qualität der Fixierung nicht optimal. Teile des Gewebes sind zerrissen und die Interzellularräume sind vergrößert, was eine Verfolgung bestimmter Strukturen durch die gesamte Schnittserie erschwert bzw. unmöglich macht.

Im Prostomium der untersuchten Larve von *D. concharum* befinden sich lateral im Querschnitt ein Paar pigmentierte rhabdomerische Augen. Sie liegen in der Epidermis ca. 2,5 µm unter der dünnen Kutikula (Abb. 16; Abb. 17 A). Zwischen den Epidermiszellen und den Zellen der Augen befindet sich keine extrazelluläre Matrix. Die Augen bestehen aus jeweils drei Zellen, einer Pigmentzelle und zwei rhabdomerischen Rezeptorzellen, welche jeweils auf einer Seite der Pigmentzelle liegen (Abb. 16; Abb. 17 C). Das Auge ist als invers zu beschreiben. Die Lage der Rezeptorzellen ist so, dass das Licht erst Teile des Zellkörpers durchdringt, bevor es die lichtsensitiven Membranen erreicht.

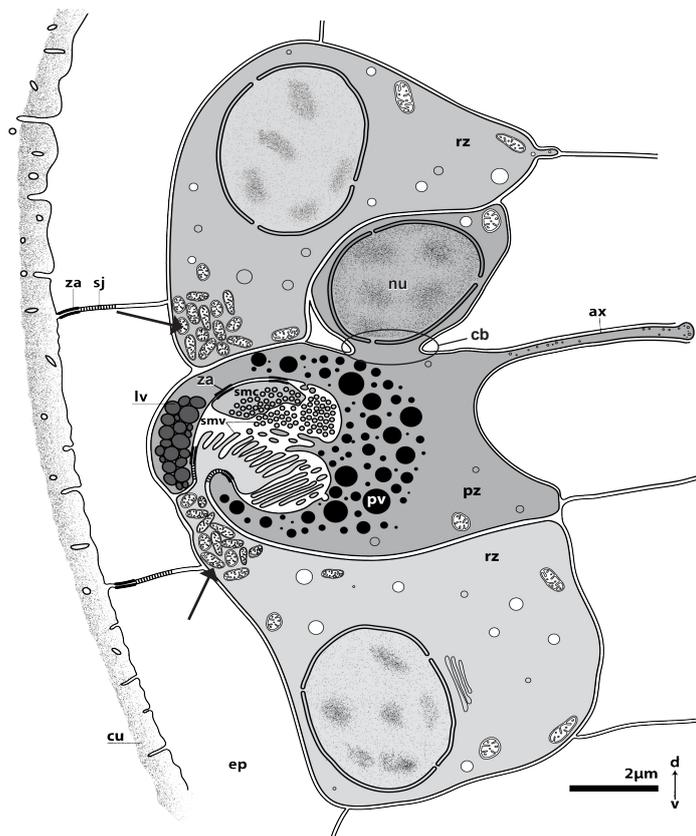


Abb. 16: *Dodecaceria concharum* (Larve). Rhabdomerisches Auge, halbschematische Rekonstruktion. **ax:** Axon, **cb:** Cytoplasmabrücke der Pigmentzelle, **cu:** Kutikula, **ep:** Epidermiszelle, **lv:** Linsenvesikel, **sj:** septate junction **smc:** submikrovilläre Zisternen, **smv:** sensorische Mikrovilli, **pv:** Pigmentvesikel, **pz:** Pigmentzelle, **rz:** Rezeptorzelle, **za:** Adhärenzzone. **Pfeile** markieren Ansammlungen von Mitochondrien in den Rezeptorzellen.

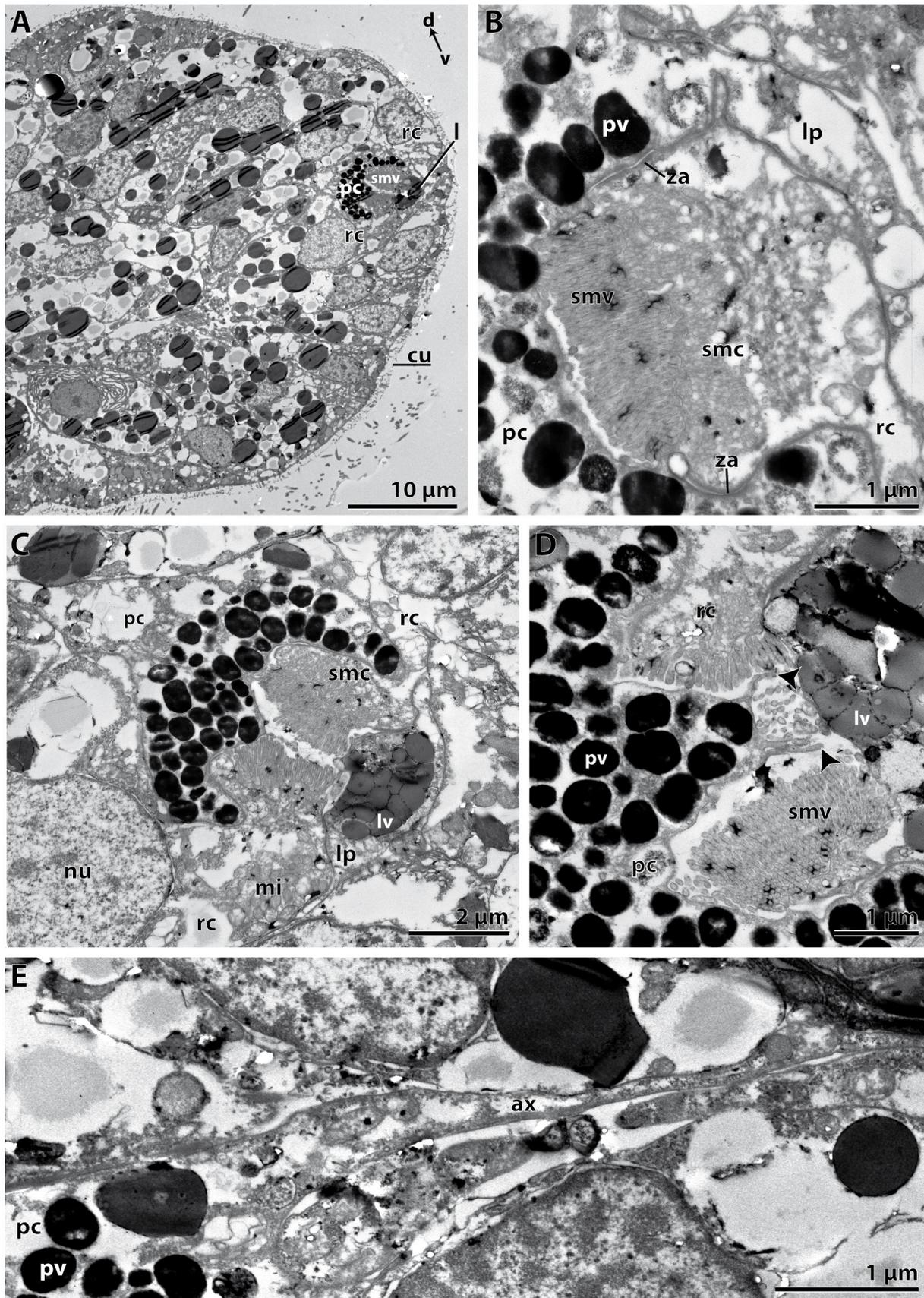


Abb. 17: *Dodecaceria concharum* (Larve). Rhabdomerisches Auge. Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen **A:** Querschnitt durch das Prostomium. **B:** Sensorische Mikro villi (**smv**) füllen optische Höhle aus. Fortsatz (**lp**) der Pigmentzelle (**pc**) deckt diese ab. **C:** Die Rezeptorzellen (**rc**) entsenden durch spaltförmige Öffnungen die mikrovillitragenden Fortsätze in die doppel-sphärische optische Kammer. Linsenvesikel (**lv**) und Ansammlungen von Mitochondrien (**mi**) decken die Höhle ab. **D:** Mikro villi der Pigmentzelle (**Pfeilspitze**). **E:** Axon (**ax**) der Pigmentzelle. **cu:** Kutikula, **l:** Linse, **nu:** Zellkern, **pv:** Pigmentvesikel, **smc:** submikrovilliäre Zisternen, **za:** Adhaerenzzone

Die Pigmentzelle bildet auf der zur Kutikula gewandten Seite eine doppelsphärische Kammer, welche nahezu vollständig von der Pigmentzelle umgeben ist (Abb. 16; Abb. 17 B, D). Auf der zur Kutikula weisenden Seite ist die optische Höhle von einem Zelllappen der Pigmentzelle bedeckt. Zentral über der optischen Kammer befindet sich in diesem Zelllappen eine dichte Anordnung von Vesikeln mit elektronendunklem Inhalt. Diese fungieren vermutlich als Linse. Von gegenüberliegenden Seiten entsenden die beiden Rezeptorzellen durch $0,6 \mu\text{m}$ schmale, spaltförmige Öffnungen Zellausläufer, welche die sensorischen Mikrovilli tragen (Abb. 17 C). Die Rezeptorzellen und die Pigmentzelle sind über Adhaerenzzonen und septate junctions miteinander verbunden und schließen die optische Kammer komplett ab (Abb. 16; Abb. 17 B). In ihrer größten Ausdehnung hat die Kammer eine Breite von $4 \mu\text{m}$ und eine Tiefe von $4,7 \mu\text{m}$. Zwischen den beiden Sphären trennen Mikrovilli der Pigmentzelle die Kammer. Die sensorischen Mikrovilli verbleiben stets in ihrem Teil der Pigmentzellkammer (Abb. 17 C, D). Innerhalb der optischen Kammer sind an der Pigmentzellmembran Endo- und Exocytosestadien zu finden. Die Pigmentzelle enthält zahlreiche schwarze Pigmentvesikel (Durchmesser $d \approx 0,5 - 0,6 \mu\text{m}$), welche um die optische Kammer herum angeordnet sind (Abb. 17 C).

Von der dorsalen Seite des Pigment enthaltenden Hauptteils der Zelle geht ein Axon ab. (Abb. 17 E). Dieses zieht nach median, jedoch konnte es nicht bis zum Ziel verfolgt werden. Der Zellkern der Pigmentzelle befindet sich in der Peripherie in einem Bereich, welcher deutlich vom Hauptteil der Zelle separiert ist. Eine $1 - 2 \mu\text{m}$ dünne Cytoplasmabrücke verbindet das Perikaryon mit dem Pigmentbecher (Abb. 16)

Die Zellkerne der sensorischen Zellen liegen zentral in den Zellen. Das Cytoplasma enthält Mitochondrien, wenig endoplasmatisches Retikulum und verschiedenartige Vesikel. Große Dottervesikel sind nur basal in den Perikaryen zu finden. Nahezu alle Mitochondrien der Zellen befinden sich in den apikalen Zellbereichen. Die meisten liegen geballt zwischen Pigmentbecher und Kutikula. Sie bilden zusammen mit den Linsenvesikeln der Pigmentzelle eine kontinuierliche lichtbrechende Abdeckung (Abb. 17 C). Einfallendes Licht muss zunächst die Mitochondrienballung oder die Linsenvesikel passieren, bevor es auf die sensorischen Membranen trifft. Die sensorischen Mikrovilli haben eine Länge von bis zu $1 \mu\text{m}$ und einen Durchmesser von ca. 60 nm . Sie füllen jeweils ihren Teil der optischen Höhle komplett aus. Direkt unterhalb der rhabdomerischen Mikrovilli befinden sich in dem Zellausläufer, welcher die Mikrovilli trägt, submikrovilläre Zisternen (Abb. 17 B). Cilien oder Rudimente von Cilien sind in keiner Zelle vorhanden.

3.4 Borsten

3.4.1 *Cirriformia tentaculata*

Die Rami der Parapodien des Vorderkörpers sind bei *C. tentaculata* nur wenig erhalten. Die Noto- und Neuropodien des Vorderkörpers tragen ausschließlich Kapillarborsten, welche distal haarig dünn ausgezogen sind (Abb. 18 A). Diese sind in jeweils einer transversal verlaufenden alternierenden Doppelreihe angeordnet. Dabei sind die caudal liegenden Borsten mit einer Länge von 250-300 μm länger als die frontal entspringenden, die nur eine Länge von 100-150 μm aufweisen (Abb. 18 B). Bildungsstadien liegen im Notopodium am ventralen Reihenende und am Neuropodium am dorsalen Reihenende.

Im Notopodium bleibt diese Anordnung über den gesamten Körper erhalten. Die Anzahl der Borsten nimmt caudad ab. Dadurch wirken die Borstenreihen im Vergleich zu den vorderen Segmenten entzerrt, das Muster der alternierenden Doppelreihe bleibt aber erkennbar (Abb. 18 C, D).

Im Neuropodium stehen die Borsten hingegen in weiter caudal liegenden Setigern in einer einzelnen Transversalreihe. Zusätzlich zu den Kapillarborsten ist in den caudal gelegenen Neuropodien ein weiterer kurzer Borstentypus vorhanden (Abb. 18 D, E).

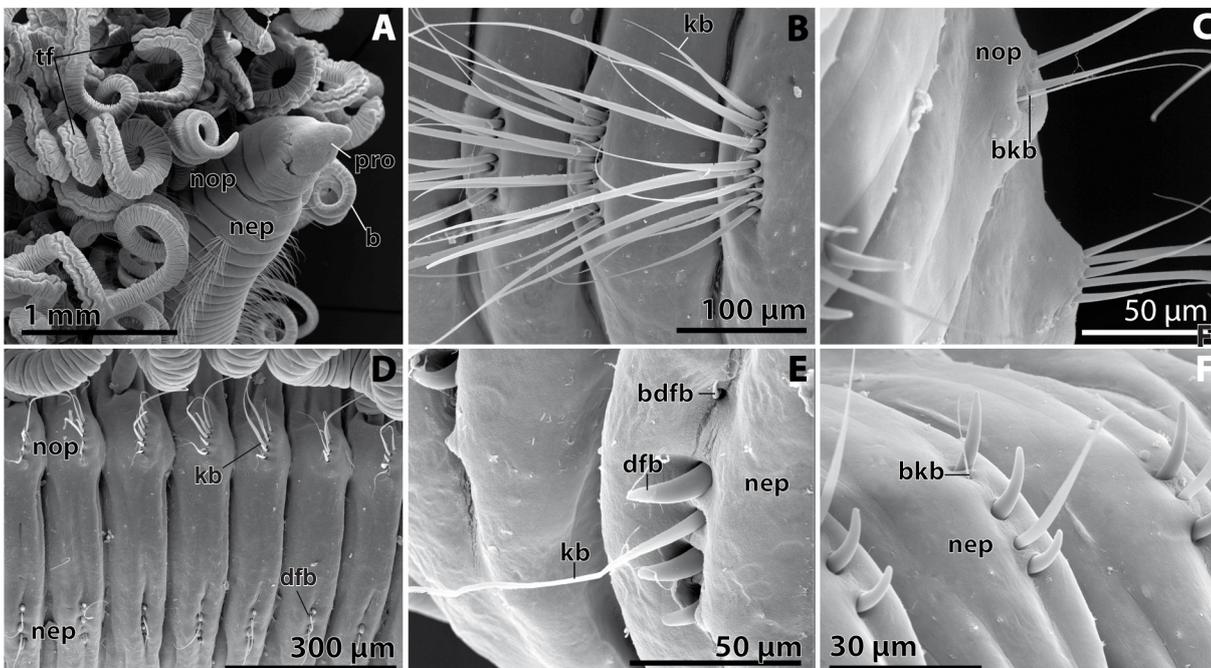


Abb. 18: *Cirriformia tentaculata*. Borstenanordnung. rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen. **A:** Vorderende. **B:** Notopodium (**nop**) der ersten 3 Setiger mit alternierender Doppelreihe von Kapillarborsten (**kb**). **C:** Notopodium eines caudalen Setiger mit Bildungsstadium einer Kapillarborste (**bkb**). **D:** Lateralansicht caudaler Setiger. **E:** Neuropodium (**nep**) eines caudal gelegenen Setiger mit dornförmigen Borsten (**dfb**) und einem Bildungsstadium dieser (**bdfb**). **F:** Neuropodium mit einem Bildungsstadium einer Kapillarborste. **b:** Branchialfilamente, **pro:** Prostomium, **tf:** Tentakelfilamente.

Die neuropodialen Borstenreihen des Hinterkörpers werden hauptsächlich von glatten, dornförmigen Borsten mit einer maximalen Länge von 40 μm gebildet. Kapillarborsten sind dort nur noch vereinzelt zu finden (Abb. 18 D, E). Die Lage der Bildungszonen befindet sich auch in caudalen Körperregionen unverändert ventral im Notopodium und dorsal im Neuropodium (Abb. 18 C, E). Die Bildungsstadien der Kapillarborsten können sowohl an der Endposition einer Reihe als auch zwischen der ersten und zweiten dornförmigen Borste auftreten (Abb. 18 F).

3.4.2 *Chaetozone setosa*

Untersucht wurden die letzten sechs Setiger eines adulten Individuums von *C. setosa*. Die Rami der Parapodien sind bei *C. setosa* kaum aufgewölbt. Die kapillaren Borsten sind in einer Reihe angeordnet und bilden einen nahezu vollständig geschlossenen Ring um den Körper. Von Extern betrachtet ist nicht zu erkennen, zu welchem Ramus

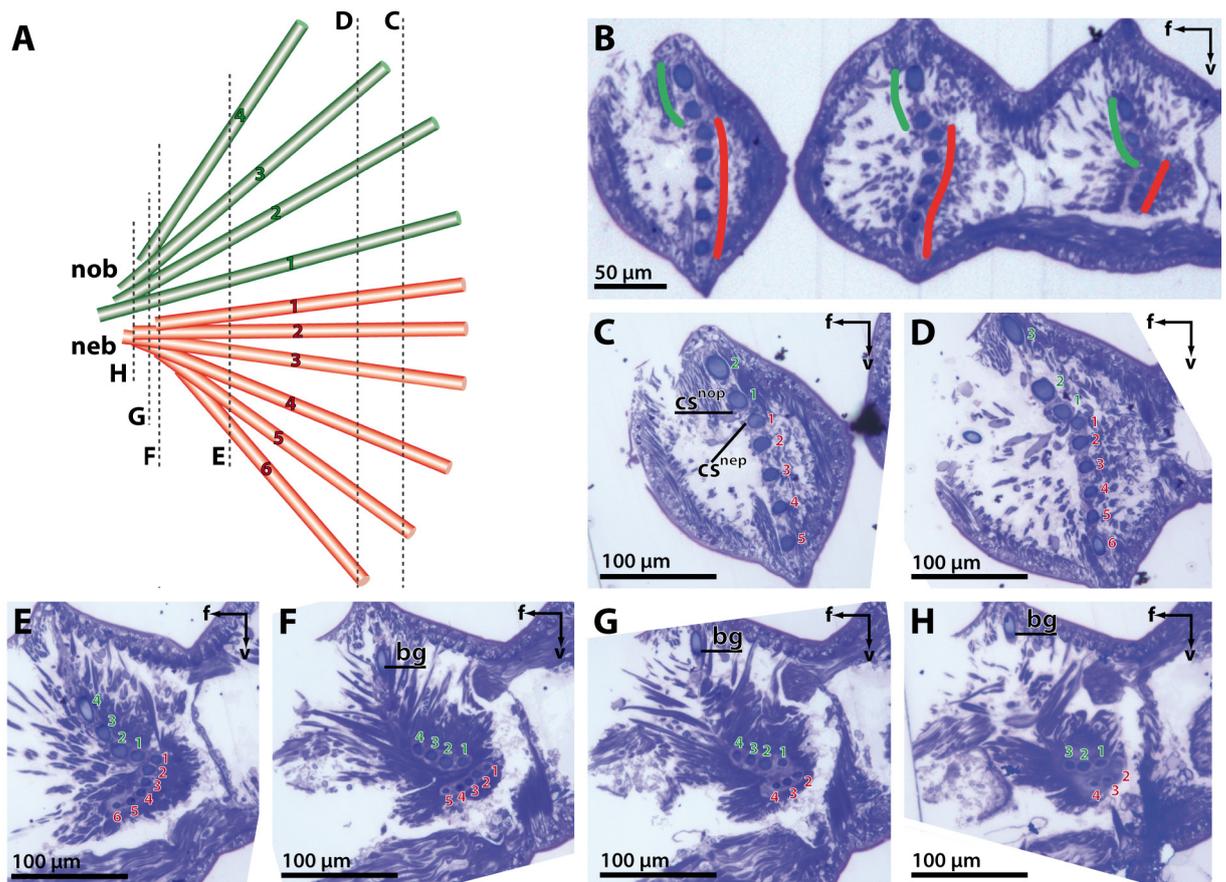


Abb. 19: *Chaetozone setosa*. Borstenanordnung des 6. präpygidialen Setiger. **A:** Schematische Darstellung von frontal betrachtet. **grün:** notopodiale Borsten, **rot:** neuropodiale Borsten. Linien zeigen die ungefähre Lage der histologischen Schnitte aus C-H. **B:** Präpygidiale Setiger 3-6. grüne Linie deutet Anordnung der notopodiale Borsten an, rote Linie die der neuropodiale Borsten. **C-H:** Repräsentative Auswahl der alignierten, histologischen Schnittserie, auf deren Basis die Rekonstruktion erfolgte. Zur Verbesserung der Borstensichtbarkeit wurde in diesem Bereich das angrenzende Gewebe in den Schnitten E-H digital aufgehellt. Nummerierung folgt der in A. **bg:** Borste des gegenüberliegenden Notopodiums, **cs^{nop}:** chaetal sac des Notopodiums; **cs^{nep}:** chaetal sac des Neuropodiums.

der Parapodien die jeweiligen Borsten gehören (Abb. 19 A, B). Erst in der Schnittserie ist die Zuordnung anhand der Grenze des so genannten „chaetal sac“ möglich (Abb. 19 C, D). In den Setigern, die in die Untersuchung mit einbezogen wurden, befinden sich im Notopodium drei oder vier Borsten, in den Neuropodien vier bis sechs. Stets war die Anzahl der Borsten im Notopodium geringer als im Neuropodium (Abb. 19 B).

Außerhalb des Körpers sind die Borsten der beiden Rami in einer geraden Reihe angeordnet. Das ventrale Ende der notopodialen Reihe und das dorsale Ende der neuropodialen Reihe liegen eng beieinander (Abb. 19 C). Im Gewebe beschreiben die Borsten in ihrer Anordnung zwei leichte nach dorsal geöffneten Bögen (Abb. 19 E, F). Die beiden Reihen rotieren gegeneinander, bilden miteinander zunächst einen nach frontal geöffneten Winkel. In den ganz basalen Bereichen verlaufen notopodiale und neuropodiale Borstenreihe mit sehr geringem Abstand nahezu parallel (Abb. 19).

Bildungsstadien des Notopodiums wurden nicht gefunden. Im Neuropodium ist auffällig, dass die am dorsalen Reihenende liegende Borste in ihrem Durchmesser kleiner ist und dass sie nicht so weit in das Gewebe abgesenkt ist wie die darauf folgende Borste (Abb. 19 C-H). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um ein spätes Bildungsstadium, welches sich von dorsal in die neuropodiale Reihe integriert.

3.4.3 *Diplocirrus glaucus*

Der Körper von Flabelligeriden ist gleichförmig gebaut und lässt sich nicht in verschiedene Regionen unterteilen. Die Parapodien treten nicht deutlich hervor. Alle Borsten scheinen im Stereomikroskop goldgelb und sind geringelt. Die Borsten der ersten Segmente sind stark verlängert und nach frontal gerichtet. Weiter hinten gelegene Setiger bilden kürzere geringelte Kapillaborsten am Notopodium. Die Borsten des Neuropodiums sind leicht gebogen. Die Borstenanordnung und die Lage der Bildungszonen wurden an einem adulten Individuum von *D. glaucus* untersucht. Dieses war ca. 4 mm lang. Die ersten 6 Setiger wurden in die Untersuchung durch Semidünnschnitte mit einbezogen.

Notopodium

Die vorderen Setiger von *D. glaucus* tragen in den Notopodien je vier bis fünf zylindrische Kapillaborsten. Von außen betrachtet sind diese in einer einzigen Transversalreihe angeordnet. Der Durchmesser der Borsten nimmt in der Reihe von ventral nach dorsal zu. Neugebildete Borsten sind in ihrem Durchmesser noch kleiner und

werden von ventral in die Reihe eingegliedert (Abb. 20 G, H). In der Schnittserie und der 3D-Rekonstruktion ist eine Rotation der Reihenorientierung zu erkennen, wobei die Basen der dorsalen Borsten nach frontal und die der ventralen Borsten nach caudal verschoben werden (Abb. 20 A, B). In den ersten beiden Setigern beträgt der Winkel dieser Rotation ca. 80° , in den folgenden ca. 120° , so dass die Borstenbasen im Gewebe in caudofrontalen Reihen angeordnet sind (Abb. 20 D, F). Weiterhin ist erst durch die Betrachtung der Schnittserie zu erkennen, dass ein zweiter Borstentypus vorhanden ist. Alternierend mit den Kapillarbörsten sind deutlich kleinere Begleitborsten vorhanden. Die Reihen werden jeweils mit einer Begleitborste begonnen und auch abgeschlossen, so dass in jedem Notopodium genau eine Begleitborste mehr vorhanden ist als Kapillarbörsten (Abb. 20 F). Die Begleitborsten sind in ihrem Durchmesser kleiner als die Kapillarbörsten und treten zum größten Teil gar nicht durch die Kutikula (Abb. 20 F, G). Nur vereinzelt ragen sie wenige Mikrometer aus der Kutikula heraus.

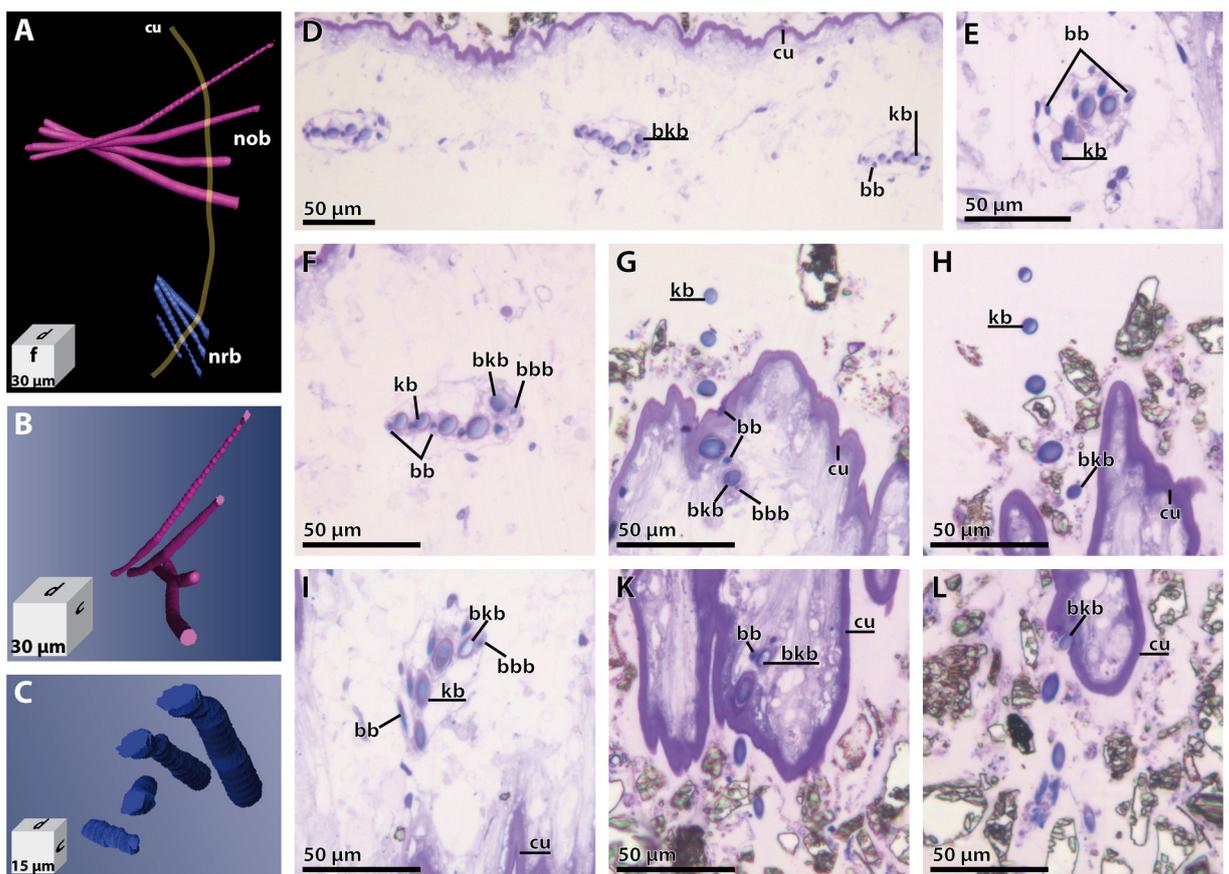


Abb. 20: *Diplocirrus glaucus*. Borstenanordnung. A - C: Rekonstruktion der Kapillarbörsten des dritten Setigers anhand einer semidünnen Schnittserie A: Ansicht von frontal. **pink:** Notopodiale Borsten (**nob**), **blau:** neuropodiale Borsten (**nrb**), gelbe Linie deutet den Verlauf der Kutikula an. B: Aufsicht auf die neuropodiale Borstenreihe. C: Aufsicht auf die neuropodiale Borstenreihe. D - L: Repräsentative Auswahl histologischer Schnitte aus der Schnittserie. caudal - oben, frontal - links. D: Setiger 3-5. E: Schnitt durch Neuropodium und die neuropodiale Borstenreihe. F-H: Notopodium, Bildungsstadium von Kapillarbörste (**bkb**) und der Begleitborste (**bbb**) liegt versetzt zur Borstenreihe. Begleitborsten (**bb**) durchdringen die Kutikula (**cu**) im Gegensatz zu Kapillarbörsten (**kb**) nicht. I-L: Neuropodium, Bildungsstadium von Kapillarbörste (**bkb**) und Begleitborste (**bbb**) liegen am dorsocaudalen Reiheneende.

Bildungsstadien beider Borstentypen befinden sich im Gewebe ein wenig nach dorsal versetzt am caudalen Reihenende (Abb. 20 D, F).

Neuropodium

Die ersten beiden Setiger des untersuchten Individuums tragen je zwei, alle übrigen drei oder vier distal leicht gebogene Borsten. Diese sind außerhalb des Gewebes in einem leichten, nach caudal geöffneten Bogen angeordnet. Die Durchmesser der Borsten nehmen gleichmäßig zum ventralen Reihenende hin ab. Von dieser Regelmäßigkeit ausgenommen sind die Bildungsstadien, welche in einigen Setigern am dorsalen Reihenende, in direkter Verlängerung der Borstenanordnung, zu finden sind. Diese fallen durch einen kleineren Durchmesser im Vergleich mit der direkt benachbarten Borste am dorsalen Reihenende auf (Abb. 20 L).

Wie im Notopodium ist auch im Neuropodium in der Schnittserie und der 3D-Rekonstruktion eine Rotation der Reihenorientierung zu erkennen, wobei die Basen der dorsalen Borsten nach caudal und die der ventralen Borsten nach frontal verschoben werden (Abb. 20 A, C). Die Borstenbasen sind ebenfalls in einem leichten Bogen angeordnet, der sich nach ventral öffnet (Abb. 20 E). Der Rotationswinkel beträgt in allen Setigern ca. 90°. Auch im Neuropodium sind Begleitborsten vorhanden. Deren Anzahl ist wiederum genau um eine gegenüber den Kapillaborsten erhöht (Abb. 20 E, I). Die basalen Abschnitte der beiden Borstentypen liegen deutlich voneinander entfernt, so dass man hier von einem zweireihigen Aufbau sprechen kann (Abb. 20 E). Weiter distal nähern sich die Reihen einander an und bilden eine alternierende Doppelreihe mit jeweils einer Begeleitborste am Reihenanfang und einer am Reihenende (Abb. 20 I). Die Begleitborsten durchdringen die Kutikula nicht. Bildungsstadien sind in der gleichen dorsalen Region zu finden, in der sich auch die Bildungsstadien der Kapillaborsten befinden.

3.5 Tentakelfilamente

3.5.1 *Dodecaceria concharum*

Bei *D. concharum* gibt es genau ein Paar lange gefurchte Tentakel, welche am posterioren rand des Peristomiums inserieren. Die Rinne ist mit Cilien gefüllt. Bis zu acht Kiemen sind ausschließlich an den vorderen Segmenten vorhanden. Die übrigen Setiger sind frei von Anhängen.

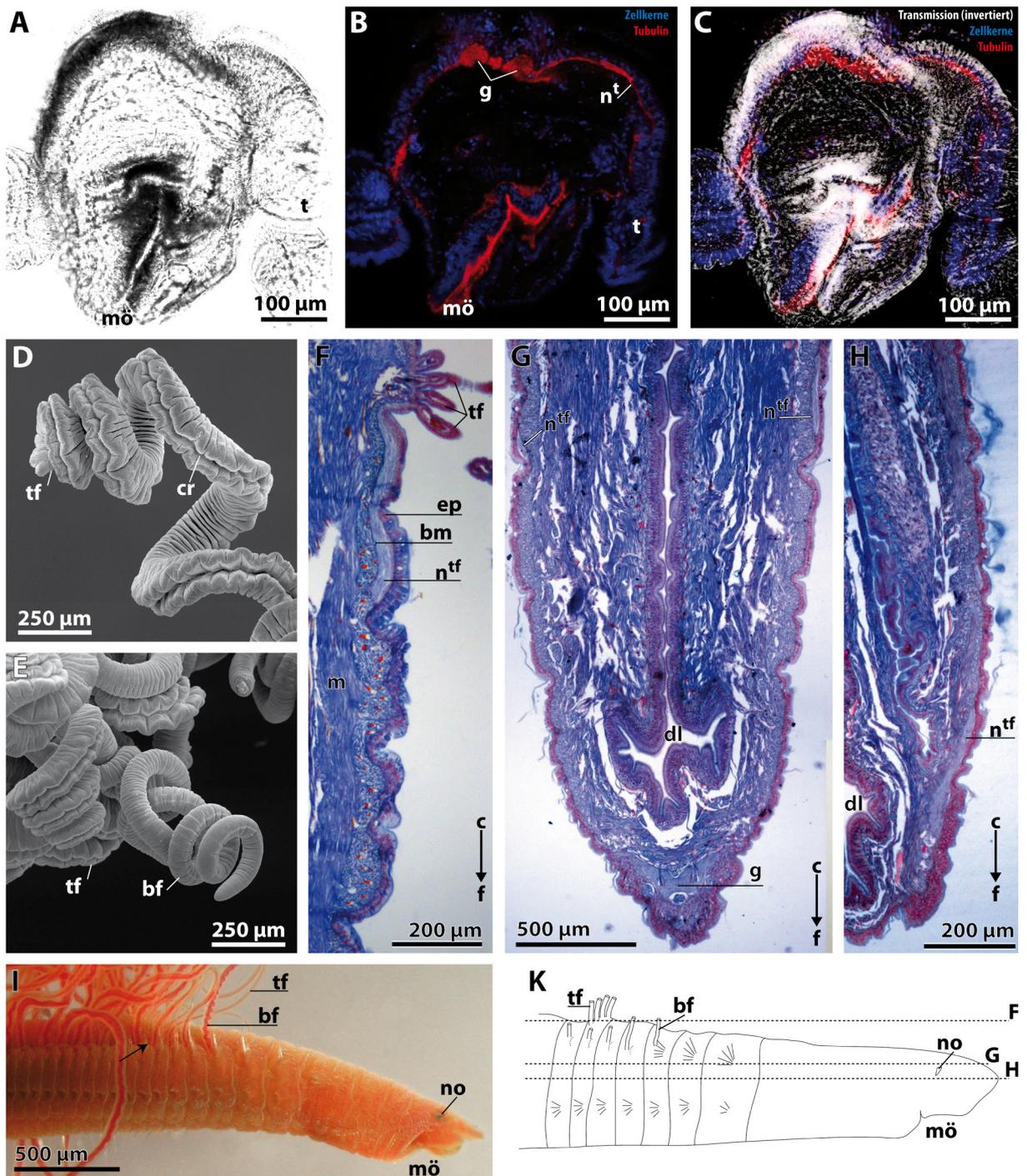


Abb. 21: Innervierung der Tentakelfilamente bei Cirratulidae. **A-C:** *Dodecaceria concharum*. Immunmarkierungen. Z-Projektionen aus konfokalen Bilderstapeln. **A:** Transmissionskanal. **B:** Markierung gegen acetyliertes α -Tubulin (rot) und Zellkerne (blau) **C:** Kombination aus A (invertiert) und B. Der Nerv (nt) des Tentakels (t) zieht direkt zum Gehirn (g). **D-K:** *Cirriformia tentaculata* **D, E:** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Tentakelfilamente (tf) und Branchialfilamente (bf). **F- L:** Histologische Horizontalschnitte. Die Schnittebenen sind in K durch Linien markiert. Der Nerv (ntf) verläuft frontad zum Gehirn. **I:** Stereomikroskopische Aufnahme eines Vorderendes **K:** Schematischer Habitus.

bm: basale Matrix, **c:** caudal, **cr:** Cilienrinne, **cu:** Kutikula, **ep:** Epidermis, **dl:** Darmlumen, **f:** frontal, **m:** Muskulatur, **mö:** Mundöffnung, **no:** Nuchalorgan, **tc:** Tentakelcoelom.

Die Tentakel werden direkt vom Gehirn innerviert. Ein prominenter Nerv zieht vom posterioren Abschnitt des Gehirns aus dem Prostomium zunächst nach caudal und dann in den Tentakel (Abb. 21 A-C).

3.5.2 *Cirriformia tentaculata*

Die Segmente von *C. tentaculata* tragen ab dem dritten borstentragenden Setiger jeweils zwei Branchialfilamente. Posteriore Körperregionen sind frei von Anhängen. Erst am sechsten Setiger treten die Tentakelfilamente auf. Branchialfilamente und Tentakelfilamente unterscheiden sich in ihrem Durchmesser und in ihrem Aufbau voneinander. Die Branchialfilamente sind dünner als die Tentakelfilamente und ungefurcht. Ein schmales Cilienband verläuft longitudinal (Abb. 21 E). In den Branchialfilamenten verlaufen zwei Blutgefäße in einem Coelomraum (Abb. 21 I; Abb. 22 A). Sie inserieren dorsal der Notopodien, ein wenig nach posterior versetzt (Abb. 21 I, K; Abb. 22 A). Die Innervierung erfolgt über einen Branchialnerv, welcher dem Bauchmark entspringt (Abb. 22 A-C).

Die zahlreichen Tentakelfilamente inserieren in zwei Gruppen ausnahmslos am sechsten borstentragenden Segment (Abb. 21 D, E, M). Der dorsale Bereich dieses Segmentes ist daher dorsal stark aufgewölbt (Abb. 22 E). Die Tentakelfilamente sind gefurcht und die entstehende Rinne ist mit Cilien gefüllt (Abb. 21 D). In den Tentakelfilamenten gibt es nur ein Blutgefäß, welches median zwischen zwei Coelomen verläuft (Abb. 22 A). Distal enden die Blutgefäße blind. Die Blutgefäße der Tentakelfilamente einer Seite vereinigen sich jeweils in einem lateralen Sammelgefäß, welches nach median zieht und dann in ein dorsales medianes Blutgefäß mündet (Abb. 22 C; Abb. 23).

Da die Tentakelgruppen lateral liegen, kann in jedem Tentakelfilament ein medianes und ein laterales Coelom unterschieden werden. Das mediane Coelom liegt auf der Tentakelseite, welche der Körpermitte zugewandt ist. Das laterale Coelom weist zur Körperseite (Abb. 22 D). Wie die Blutgefäße der Tentakelfilamente einer Gruppe vereinigen sich auch die Coelomräume. Die medianen Coelome bilden ein gemeinsames Coelom, welches zunächst dorsal die lateralen Sammelgefäße und im weiteren Verlauf auch das mediane Blutgefäß abdeckt. Die lateralen Tentakelcoelome vereinigen sich zu einem Coelomraum, welcher unterhalb der lateralen Sammelgefäße liegt. Dabei passieren die Coelome sowohl frontal als auch caudal das jeweilige Sammelgefäß. In horizontalen Schnitten bilden sich dabei ringförmige, um das Gefäß liegende Anschnitte (Abb. 22 F). Beide Coelome gehen kontinuierlich in das Coelom des sechsten Setigers über (Abb. 22 A-I; Abb. 23).

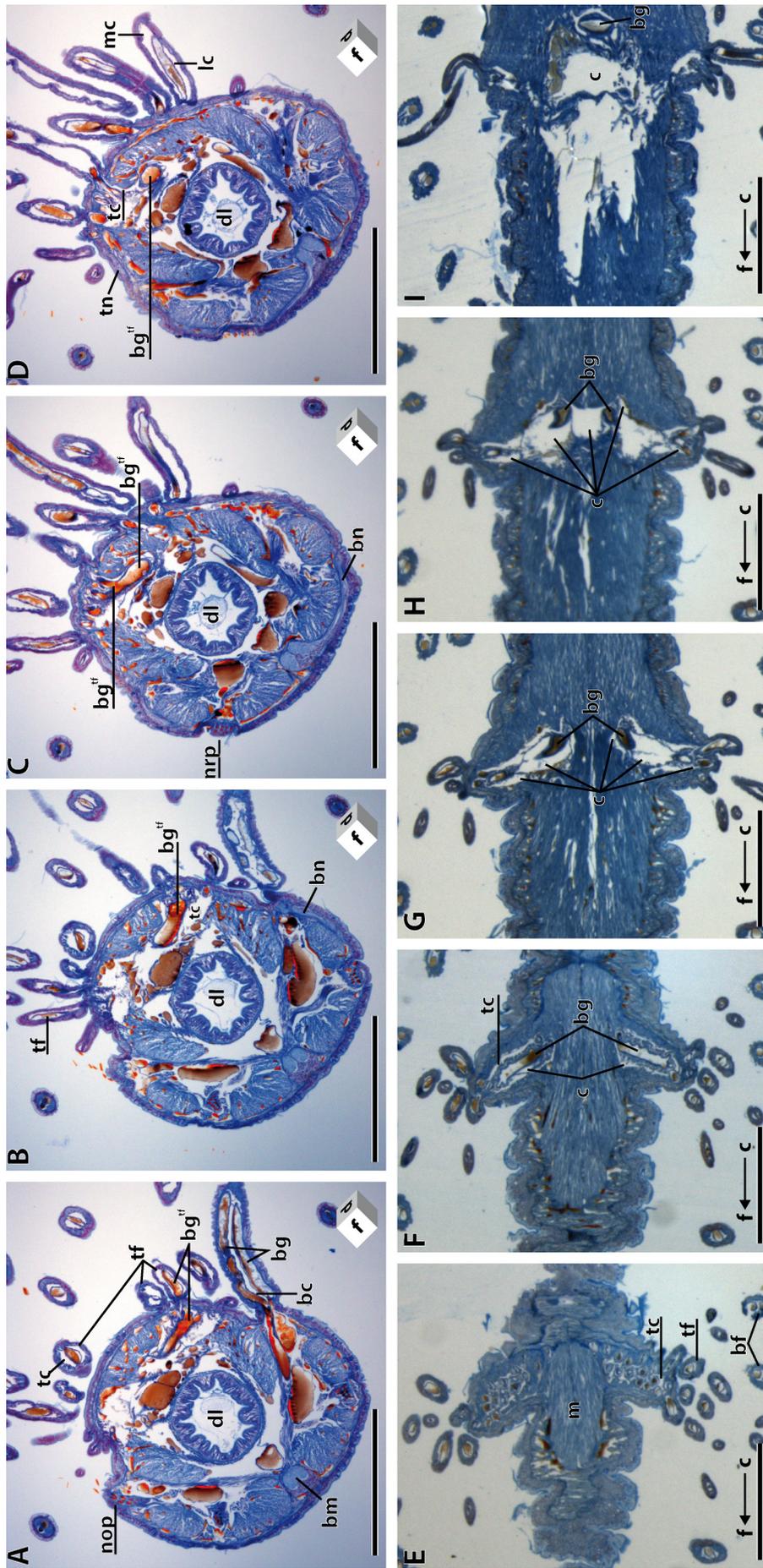


Abb. 22: *Cirriformia tentaculata*. Verlauf der Coelomräume und Innervierung von Tentakelfilamenten und Branchialfilamenten. A-D: Querschnitte durch das sechste Setifer. Die Tentakelfilamente (tf) inserieren dorsal der Branchialfilamente (bf). Die Branchialfilamente mit zwei Blutgefäßen (bg) werden vom Bauchmark (bm) über einen Branchialnerv (bn) innerviert. Die Tentakelfilamente weisen nur ein Blutgefäß (bg^f) und zwei Coelomräume (tc) auf. E-I: Repräsentative Auswahl aus der histologischen Horizontalschnittserie von E nach I tiefer in das Gewebe reichend. Alle Tentakelfilamente inserieren am sechsten Setifer. Das Tentakelcoelom (tc) geht kontinuierlich in das Coelom des Setigers (c) über. bc: Coelom der Branchialfilamente, bg^f: Dorsales Blutgefäß, in welches die Blutgefäße der Tentakelfilamente münden, dl: Darmlumen, mc: Medianes Tentakelcoelom, lc: Laterales Tentakelcoelom, m: Muskelatur, nrp: Notopodium mit Borsten, tn: Nerv, welcher die Tentakelfilamente innerviert. Alle Maßstäbe: 1 µm.

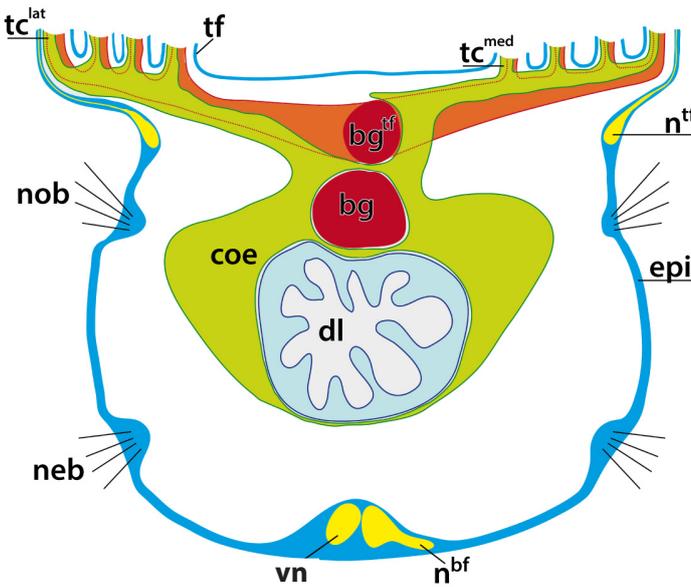
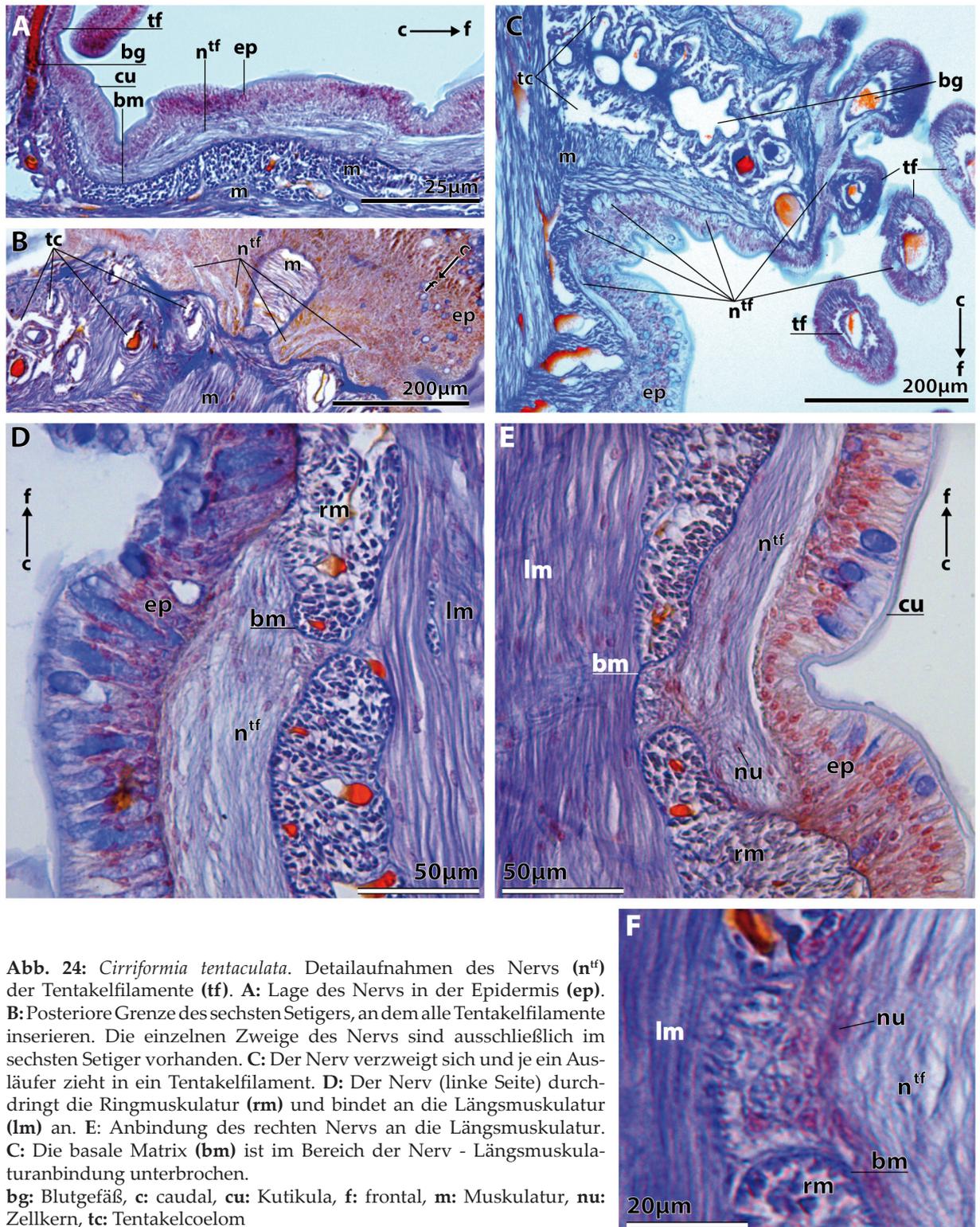


Abb. 23: *Cirriformia tentaculata*. Innervierung der Tentakelfilamente (**tf**), halbschematische Rekonstruktion. Querschnitt durch das sechste Setiger. Rote Linie deutet den Verlauf der medianen Blutgefäße der Tentakel an. Im linken Bildteil ist aus Gründen der verbesserten Übersichtlichkeit nur der Verlauf der lateralen Tentakelcoelome (**tc^{lat}**) und im rechten Bildteil nur der Verlauf der medianen Tentakelcoelome (**tc^{med}**) dargestellt. **bg**: Blutgefäß, **bg^{bf}**: Blutgefäß der Tentakelfilamente, **bf**: Branchialfilamente, **coe**: Coelomraum, **dl**: Darmlumen, **epi**: Epidermis, **n^{tf}**: Nerv der Tentakelfilamente, **n^{bf}**: Nerv der Branchialfilamente, **neb**: neuropodiale Borsten, **nob**: notopodiale Borsten, **vn**: ventraler Nerv.

Die Innervierung der Tentakelfilamente erfolgt direkt vom Gehirn. Zwei prominente Nerven ziehen dorsolateral in der Epidermis vom posterioren Teil des Gehirns zum sechsten Setiger (Abb. 21 F-H; Abb. 24 A). Die Nerven sind dabei vollständig zwischen basaler Matrix und den Epidermiszellen eingebettet (Abb. 24 A, D, E). Coelomräume, welche die Nerven begleiten, fehlen vollständig. Der Durchmesser der Nerven beträgt jeweils zwischen 20 μm und 40 μm . Unterhalb der Basen der Tentakelfilamente verzweigen sich die Nerven und innervieren jedes Tentakelfilament einzeln (Abb. 24 B, C). Diese Nerven terminieren jeweils in den Spitzen der Tentakelfilamente. Posterior des sechsten Setigers sind solche intraepidermalen Nerven nicht nachzuweisen. Anterior des sechsten Setigers binden die Nerven, welche die Tentakelfilamente innervieren, mehrfach an die Längsmuskulatur an. Die Ringmuskulatur weicht an diesen Stellen auseinander und bildet eine Pore (Durchmesser $d = 5 - 20 \mu\text{m}$), in welcher einzelne Nervenfasern zu sehen sind (Abb. 24 D, E). In dem Bereich ist die basale Matrix zwischen Längsmuskulatur und Nerv unterbrochen. Durch die entstehenden Lücken ziehen Nervenfasern direkt zu der Muskulatur (Abb. 24 D-F).



4. Diskussion

4.1 Nuchalorgane

4.1.1 Genereller Aufbau

Nuchalorgane treten in zahlreichen Polychaetentaxa auf und es ist generell akzeptiert, dass diese innerhalb der Annelida homolog sind. Es bleibt jedoch umstritten, ob die Nuchalorgane in der Stammlinie der Annelida entstanden sind oder ob sie eine Apomorphie der Polychaeta darstellen (Rouse & Fauchald 1997; Rouse & Pleijel 2001; Purschke 2002; Struck *et al.* 2011). Diese paarigen sensorischen Organe befinden sich am posterioren Rand des Prostomiums und können mehr oder weniger zurückgezogen werden. Sie sind als dichte Cilienfelder zu erkennen. Alle bisher ultrastrukturell untersuchten Nuchalorgane weisen einen gleichartigen zellulären Aufbau aus multiciliären Stützzellen und monociliären, bipolaren sensorischen Zellen auf, was Grundlage für die Homologiehypothese ist (Purschke 1997; Purschke 2002; Jelsing 2003; Purschke 2005). In den untersuchten Nuchalorganen von *Dodecaceria concharum*, *Cirriformia tentaculata* und *Aphelochaeta marioni* sind diese beiden Zelltypen und derselbe Aufbau eindeutig anzusprechen. In allen untersuchten adulten Individuen bilden die Stützzellen ein dichtes Gefüge, welches von der basalen Matrix bis zur Kutikula reicht. Bei einigen anderen Polychaetenarten (z. B. *Eurythoë complanata* oder *Ophelia bicornis*) sind neben den multiciliären Stützzellen auch noch cilienlose Stützzellen beschrieben. Diese befinden sich hauptsächlich in den peripheren Bereichen des Nuchalorgans (Storch & Welsch 1969; West 1978; Purschke *et al.* 1997). Solche cilienlosen Stützzellen waren in keinem der untersuchten Nuchalorgane der Cirratulidae zu finden.

Zwischen das Gerüst der Stützzellen ziehen die Dendriten der sensorischen Zellen an die Organoberfläche. Bei allen untersuchten Cirratulidenarten ist erkennbar, dass die Dendriten der sensorischen Zellen in Clustern das Gefüge der Stützzellen durchdringen. In einem solchen Cluster sind bei *A. marioni* zwischen vier und zehn Dendriten vereinigt. In den larvalen Nuchalorganen von *D. concharum* sind die Dendriten ebenfalls in Gruppen von bis zu sechs Dendriten zusammengefasst und bei den untersuchten Entwicklungsstadien von *C. tentaculata* sind es bis zu zehn Dendriten je Cluster. Adulti von *C. tentaculata* weisen neben den zahlreichen, ebenso kleinen Clustern auch

ein großes, zentral im Organ liegendes Cluster auf, welches aus mehr als 50 Dendriten besteht (eigene unpubl. Daten). Die Bildung von mehreren Dendritenclustern ist innerhalb der Polychaeten mehrfach beschrieben (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1990; Hausen 2001; Koch 2005). Bei einigen Arten ziehen die Dendriten individuell an die Oberfläche der Nuchalorgane (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1997; Schmidtberg & Dorresteijn 2010). In kleineren Nuchalorganen gibt es häufig nur ein einziges Dendritencluster (Purschke 1990; Purschke 1997).

4.1.2 Olfaktorische Kammer

Die sensorischen Dendriten terminieren alle in einem subkutikulären Raum, der lateral von den Stützzellen begrenzt ist. In diese sogenannte olfaktorische Kammer werden die sensorischen Cilien und Mikrovilli entsandt. Liegen in einem Nuchalorgan mehrere Dendritencluster vor bzw. ziehen die Dendriten vollständig separiert an die Organoberfläche, können entweder eine große, das gesamte Organ überdeckende olfaktorische Kammer (Schlötzer- Schrehardt 1986; Rhode 1989; Purschke 1997; Hausen 2001; Koch 2005; Jelsing & Eibye-Jacobsen 2010) oder mehrere olfaktorische Kammern vorhanden sein (Purschke 1990; Purschke 1997). Bei Adulti von *C. tentaculata*, wo mehrere olfaktorische Kammern vorhanden sind, bilden die Epidermiszellen durch Verjüngung der apikalen Zellbereiche Kanäle, welche die einzelnen olfaktorischen Kammern miteinander verbinden (eigene unpubl. Daten). Bei *A. marioni*, wo die Dendriten des großen Nuchalorgans ebenfalls in mehrere Cluster gruppiert sind, liegt über dem gesamten Organ eine große olfaktorische Kammer. Unterbrochen wird diese lediglich von den Hälsen der gestielten Stützzellen. Die sensorischen Dendriten sind in den Nuchalorganen der untersuchten Adulti von *D. concharum* ebenfalls geclustert. Da diese Nuchalorgane nur immunhistochemisch untersucht wurden, kann zur Organisation der olfaktorischen Kammer(n) nichts gesagt werden. Die larvalen Nuchalorgane von *D. concharum* besitzen je Dendritencluster eine olfaktorische Kammer, so dass in jedem Nuchalorgan zwei olfaktorische Kammern vorhanden sind. Die beiden olfaktorischen Kammern eines Nuchalorgans stehen hier in keinem Kontakt zueinander, da sich zwischen den beiden Clustern neben den Stützzellen auch reguläre Epidermiszellen befinden, welchen die Kutikula direkt aufliegt.

4.1.3 Kutikula

Beiden meisten Polychaeten ist die Kutikula über dem Nuchalorgan in irgendeiner Weise modifiziert im Vergleich mit der Kutikula über der Epidermis (Purschke *et al.* 1997;

Purschke 2005). Nur bei einigen Vertretern der erranten Polychaeten oder bei Taxa mit stark reduzierten Nuchalorganen ist die Kutikula über dem Organ kaum verändert (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1997; Hessling & Purschke 2000). In den meisten Fällen ist die Kutikula in ihrer Dimension oder in der Anzahl ihrer Schichten reduziert, was die Retrahierbarkeit aber auch die Aufnahme der sensorischen Stimuli in die olfaktorische Kammer begünstigen könnte (Purschke 1997; Schmidtberg & Dorresteyn 2010).

Bei den hier ultrastrukturell untersuchten Vertretern der Cirratulidae ist die Kutikula über dem Nuchalorgan deutlich dicker als die epidermale Kutikula. Es gibt keinen graduellen Übergang zwischen der Dicke der epidermalen Kutikula und der Dicke der Kutikula über dem Nuchalorgan. Die Kutikula über den direkt angrenzenden Epidermiszellen ist genauso dick, wie über allen übrigen Epidermiszellen. Diese Art der Verdickung ist bisher in keinem anderen Annelidentaxon bekannt. Die Möglichkeit der erleichterten Permeabilität für sensorische Stimuli ist bei den Cirratulidae dennoch gegeben. Die Kutikula über dem Nuchalorgan hat zwar eine deutlich größere Dimension, wirkt aber sehr viel lockerer und weniger kompakt, so dass es denkbar ist, dass relevante Stoffe die Kutikula leichter durchdringen können. Dies lässt sich insbesondere bei Adulti *C. tentaculata* gut beurteilen. Der Aufbau der Kutikula über dem Nuchalorgan von *C. tentaculata* verändert sich, so dass über dem Nuchalorgan eine zweischichtige amorphe, lockere, kollagenfreie Kutikula liegt, während die Kutikula über den Epidermiszellen aus drei Schichten aufgebaut ist (eigene unpubl. Daten). Die Schichtung und der Kollagengehalt der Kutikula der hier untersuchten Arten kann nicht genau beurteilt werden. Bei *A. marioni* und *D. concharum* ist in den elektronenmikroskopischen Aufnahmen die Kutikula nicht ausreichend gut erhalten. Die Kutikula der pelagischen Larve und des Juvenils von *C. tentaculata* enthält keinerlei Kollagen, was für Larven nicht ungewöhnlich ist. Die Bildung und regelmäßig orthogonale Organisation der Kollagenfibrillen erfolgt später in der Ontogenese (Hausen 2005b).

Kieselbach (2012) beschreibt bei *Megalomma vesiculosum* ebenfalls eine Kutikula, welche über dem Nuchalorgan 1,5 mal dicker ist als über der Epidermis, wertet die Kutikula dennoch als reduziert, da diese über dem Nuchalorgan apikal von dem „paving-stone-like cover“ bedeckt wird. Da es keinerlei Hinweise auf eine nahe Verwandtschaft zwischen Sabellidae und Cirratulidae gibt und auch bei den anderen Arten, welche ein „paving-stone-like cover“ besitzen, die Kutikula über dem Nuchalorgan reduziert ist, kann man davon ausgehen, dass eine Vergrößerung der Kutikula bei diesen Taxa und den Cirratulidae unabhängig voneinander evolvierte.

4.1.4 Stützzellen

Die multiciliären Stützzellen der Nuchalorgane von Anneliden haben epidermalen Charakter und sind durch Adhaerenzzonen und septate junctions mit ihren jeweiligen Nachbarzellen verbunden. Sie reichen von der basalen Matrix, an die sie mit Hemidesmosomen gebunden sein können, bis zur Kutikula. Apikal entsenden die Stützzellen zahlreiche lange motile Cilien und Mikrovilli, welche die Kutikula durchdringen (Purschke 1997; Purschke 2002). Bei allen ultrastrukturell untersuchten Arten der Cirratulidae sind solche Stützzellen mit all ihren Charakteristika ansprechbar.

Bei einigen Annelidenarten sind die Apices der Stützzellen in irgendeiner Weise verschmälert. Hauptsächlich tritt dies auf, wenn in großen Nuchalorganen durch die Aufteilung der Dendriten in mehrere Cluster auch mehrere sensorische Bereiche und somit mehrere olfaktorische Kammern vorhanden sind. Bei Adulti von *C. tentaculata* sind die Apices verjüngt und zwischen ihnen bilden sich Kanäle, in welchen sensorische Mikrovilli zu finden sind (eigene unpubl. Daten). *A. marioni* weist ebenfalls viele Dendritencluster auf, welche gleichmäßig über die gesamte Organoberfläche verteilt terminieren. Die Stützzellen, welche sich in zentralen Bereichen des Nuchalorgans befinden, bilden apikal der Adhaerenzzonen einen schmalen Zellhals, welcher die einzige große olfaktorische Kammer durchzieht. Oberhalb der olfaktorischen Kammer, aber unterhalb der Kutikula erweitern sich die Zellen wieder tableauartig. Diese erweiterten Bereiche tragen die motilen Cilien und Mikrovilli. Der Hals ist durch cytoskelettale Elemente verstärkt. Genau diese Form weisen die Stützzellen bei *Protodorvillea kefersteini* und *Scoloplos amiger* auf (Purschke 1997; Koch 2005). Die Bildung eines ähnlichen „Zellhalses“ ist bei *Platynereis dumerilii* beschrieben, jedoch soll sich dieser unterhalb der zellverbindenden Komplexe befinden und dennoch die olfaktorischen Kammern begrenzen (Schmidtberg & Dorresteijn 2010). Da in dieser Art die Dendriten ebenfalls über Adhaerenzzonen an andere Zellen gebunden sind, erscheint diese von Schmidtberg und Dorresteijn (2010) beschriebene Position der Verjüngung unterhalb der Adhaerenzzonen nur schwer realisierbar. Vermutlich befindet sich diese bei *Platynereis dumerilii* ebenfalls oberhalb der Adhaerenzzonen, wie es auch für *A. marioni*, *Protodorvillea kefersteini* und *Scoloplos amiger* beschrieben ist.

Innerhalb der Annelida weisen die Mikrovilli der Stützzellen im Vergleich mit den Mikrovilli der Epidermiszellen bei einigen Arten Modifikationen auf. Eine solche Veränderung von Substrukturen kann wertvolle Hinweise für phylogenetische Analysen geben. Bei den Dorvilleidae umgeben stets zehn Stützzellmikrovilli ein Cilium (Purschke 1997). In den Fauveliopsidae werden die motilen Cilien der Stützzellen in distalen Bereichen ebenfalls von genau zehn Mikrovilli umgeben. Proximal werden

die Cilien von unregelmäßig geformten Zellausläufern begleitet, von welchen dann die Mikrovilli ausgehen (Purschke 1997). Eine derartig geordnete Organisation der Mikrovilli ist bisher bei keinem anderen Nuchalorgan eines Annelidentaxons bekannt und ist auch in den Cirratulidae nicht zu beobachten. Bei *Etone longa* und *Phyllodoce mucosa* vergrößern sich die Mikrovilli der Stützzellen unterhalb der Kutikula, grenzen dicht aneinander und bilden eine subkutikuläre Schicht (Rhode 1990). Bei Vertretern der Syllidae erweitern sich die distalen Bereiche der Stützzellmikrovilli oberhalb der Kutikula und bilden dort eine kompakte Abdeckungen, welche sich jedoch im Querschnitt von dem für Spionidae und nahe verwandten Arten typischen „paving-stone-like cover“ unterscheidet (Lewbart & Riser 1996; Purschke 1997). Innerhalb der Nerillidae variiert die Ausprägung der Mikrovillimodifikation. Sie reicht von ausschließlich distal erweiterten unverzweigten Mikrovilli bei *Troglochaetus beranecki*, welche ineinander verzahnt sind, über distal erweiterte und verzweigte Formen bei *Nerilla antennata* bis hin zu Mikrovilli mit durchgängig vergrößertem Durchmesser bei *Mesonerilla intermedia* (Purschke 1997). Der Querschnitt durch die distalen Bereiche der Mikrovilli zeigt ein typisches pflastersteinartiges Muster bei Spionidae, Trochochaetidae, Poecilochaetidae, Sabellidae, Protodrilidae, Orbiniidae, Paraonidae und Capitellidae (Schlötzer- Schrehardt 1986; Schlötzer- Schrehardt 1987; Purschke 1990; Rhode 1990; Purschke 1997; Hausen 2001; Jelsing 2002; Jelsing 2003; Purschke 2005; Koch 2005; Jelsing & Eibye-Jacobsen 2010; Kieselbach 2012). Kennzeichnend für dieses „paving-stone-like cover“ ist, dass die Membranen der Mikrovilli durch feines fibrilläres Material miteinander verbunden sind und stets einen konstanten Abstand zu den Membranen benachbarter Mikrovilli oder den Cilienmembranen aufweisen (Purschke 1997; Hausen 2001). Bei *A. marioni*, *D. concharum* und *C. tentaculata* sind die Mikrovilli der Stützzellen in keiner Weise modifiziert im Vergleich mit den Mikrovilli der Epidermiszellen. Bei beiden Zelltypen durchziehen die Mikrovilli die Epidermis mit gleich bleibendem Durchmesser. Sie können sich verzweigen und über der Kutikula aufgebläht sein, teilweise mit lokalen Einbuchtungen. Dieses Phänomen ist bekannt und wird als Fixierungsartefakt gewertet, das durch osmotischen Wassereinstrom verursacht wird (Shelton & Mowczko 1978).

4.1.5 Sensorische Zellen

Die sensorischen Zellen aller bisher untersuchten Nuchalorgane sind primär, bipolar und meist monociliär (Purschke 1997; Purschke 2005). Bei allen Nuchalorganen sind die Dendriten der sensorischen Zellen apikal durch Adhaerenzonen und septate

junctions in den epidermalen Zellverband eingebunden. Die Dendriten entsenden ihr Cilium sowie mehrere Mikrovilli, welche verzweigt sein können, in die olfaktorische Kammer. Beide Arten der Zellfortsätze verbleiben stets unterhalb der Kutikula. Es gibt bei einigen Arten Dendriten, welche zwei oder mehr Cilien in die olfaktorische Kammer entsenden (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1986; Purschke 1997; Hausen 2001) oder cilienlos sind (Purschke 1997; Hausen 2001; Purschke & Hessling 2002). In allen bisher untersuchten Nuchalorganen entspringen die sensorischen Cilien einem Basalkörper. Häufig fehlen akzessorische Centriolen und Cilienwurzeln in den Dendriten, dennoch sind in den meisten Arten zumindest einige Dendriten zu finden, in denen beides vorhanden ist (Purschke 1997). In allen untersuchten Cirratulidenarten sind die sensorischen Dendriten stets monociliär. Es konnten akzessorische Centriolen und Cilienwurzeln für *A. marioni* und für das larvale Nuchalorgan von *C. tentaculata* nachgewiesen werden. Die flachen Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums, sogenannte „juxtamembranous plaques“, welche eng und parallel zur Dendritenmembran anliegen, sind ebenfalls in vielen Nuchalorganen zu finden (Whittle & Zahid 1974; West 1978; Purschke 1986; Rhode 1989; Purschke 1997; Schmidtberg & Dorresteijn 2010). Einzig bei der Larve von *D. concharum* sind weder akzessorische Centriolen noch eine Cilienwurzel vorhanden. Die sensorischen Cilien aller hier untersuchten Cirratulidenarten weisen basal noch ein vollständiges 9x2+2 Axonem auf. Innerhalb kurzer Distanz verjüngen sie sich und gleichen in distalen Bereichen den Mikrovilli. In der Schnittserie des 193 h alten juvenilen Tieres von *C. tentaculata* wurde ein longitudinales Aufspalten eines sensorischen Ciliums nachgewiesen. Die entstehenden Fortsätze haben dieselben Dimensionen wie Mikrovilli. Zumindest die Verjüngung der sensorischen Cilien ist in Nuchalorganen typisch (Purschke 1997). *Platynereis dumerilii* bildet hierbei eine Ausnahme. Die Dendriten weisen bei dieser Art im Adultzustand keinerlei Mikrovilli an der apikalen Membran auf und die meisten Cilien verjüngen sich nicht. In jüngeren Entwicklungsstadien sind sowohl wenige Mikrovilli als auch eine Verjüngung der Cilien zu beobachten (Schmidtberg und Dorresteijn 2010).

Auch das Verzweigen der sensorischen Cilien ist bei einigen Polychaetenarten beschrieben (Schlötzer- Schrehardt 1986; Rhode 1990; Purschke 1997). In den olfaktorischen Kammern von *A. marioni* konnten sich verzweigende Zellfortsätze mit einem für Mikrovilli typischen Durchmesser gefunden werden, welche zum Teil zu den Mikrovilli zurückverfolgt werden konnten. Unsicher bleibt, ob es in den olfaktorischen Kammern von *A. marioni* auch sich verzweigende ciliäre Fortsätze gibt.

4.1.6 Innervierung

Im Allgemeinen werden die Nuchalorgane direkt vom Gehirn innerviert und die Nuchalnerven sind eng mit der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs assoziiert (Purschke 1997; Orrhage 2001; Orrhage & Müller 2005). Die Perikaryen der sensorischen Zellen liegen dabei entweder in den posterioren Bereichen des Gehirns (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1986; Rhode 1990; Schmidtberg & Dorresteyn 2010) oder außerhalb des Gehirns nahe der Stützzellen (Whittle & Zahid 1974; Rhode 1989; Purschke 1990; Rhode 1990). Im ersten Fall wird der Nuchalnerv ausschließlich von den Dendriten der sensorischen Zellen gebildet. Im zweiten Fall sind sowohl Dendriten als auch Axone an der Bildung des Nervs beteiligt (Purschke 1997). Die Perikaryen der sensorischen Zellen liegen bei *A. marioni* und *C. tentaculata* außerhalb des Gehirns. Sie befinden sich dorsal der Stützzellen in einer sehr distinkten Region zwischen dem Nuchalorgan und der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs. Dennoch bilden bei beiden Arten ausschließlich die Dendriten den Nuchalnerv. Die Axone der Neuronen durchdringen individuell die basale Matrix und treten einzeln in die dorsale Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs ein. Bei *D. concharum* liegen die Nuchalorgane sehr nah am posterioren Rand des Gehirns, in welches die Dendriten zum Teil in Clustern, aber auch einzeln direkt hineinziehen. Die efferente Innervierung der Nuchalorgane, welche von dem sogenannten Dorsalnerv ausgeht (Purschke 1997) konnte nicht nachverfolgt werden. Gibson (1997) beschreibt bei vier verschiedenen Arten von *Dodecaceria* einen zweiten Nuchalnerv, welcher in posteriore Bereiche der dorsalen Wurzel des Circumoesophagealkonnektivs zieht. Ein solcher zusätzlicher Nuchalnerv konnte in den Immunfärbungen von *D. concharum* nicht dargestellt werden. Möglicherweise handelt sich bei diesem von Gibson beschriebenen zusätzlichen Nerv um die efferente Innervierung der Nuchalorgane bei *Dodecaceria*, wie sie von Purschke (1997) beschrieben ist.

4.1.7 Funktion

Eine chemosensitive Funktion der Nuchalorgane wird seit langem diskutiert und gilt als höchstwahrscheinlich (Schlötzer- Schrehardt 1986; Purschke 1997; Hausen 2001; Purschke 2005). Verschiedene Verhaltensexperimente weisen auf eine Funktion im Rahmen der Nahrungssuche (Rullier 1950; Gibson 1992) bzw. der Fortpflanzung hin (Söderström 1920). Schlötzer- Schrehardt (1991) postuliert aufgrund eines ausgeprägten Sexualdimorphismus bei *Pygospio elegans* ebenfalls eine Beteiligung der Nuchalorgane bei der Reproduktion bzw. des larvalen „settlements“ und stellt eine

Funktion bei der Nahrungssuche in Frage. Durch einen sessilen Lebensstil hätten viele Arten mit gut entwickelten Nuchalorganen wenig Möglichkeiten, ihre Nahrung zu selektieren und auch die Lage der Nuchalorgane hinter den Palpen bei beispielsweise den Spionidae spricht gegen eine Beteiligung der Nuchalorgane bei der Nahrungssuche bzw. -wahl, da die Palpen an der Nahrungsaufnahme beteiligt sind (Schlötzer-Schrehardt 1991). Gibson (1997) stellt die Beteiligung an der Nahrungssuche ebenfalls in Frage, da sympatrisch lebende Arten von *Dodecaceria* unterschiedlich große Nuchalorgane haben. Gegen eine ausschließliche Funktion bei der Reproduktion spricht wiederum das Vorhandensein von gut ausgebildeten Nuchalorganen bei der sich parthenogenetisch fortpflanzenden Art *D. concharum* (Gibson 1997).

Der Organellengehalt der Stützzellen bei den untersuchten Cirratulidenarten entspricht dem generellen Muster, welches in vielen Nuchalorganen zu finden ist (Schlötzer-Schrehardt 1987; Purschke 1997; Jelsing 2002; Purschke 2005; Schmidtberg & Dorresteyn 2010; Jelsing & Eibye-Jacobsen 2010) und unterstützt somit die gängigen Hypothesen zur Funktion der Stützzellen. Diese haben vermutlich sowohl die Funktion mechanische Festigkeit zu gewährleisten, als auch mit ihren langen motilen Cilien einen Wasserstrom zu generieren. Dadurch kann eine schnelle Abfolge von Stimuli generiert und die Perzeption der chemischen Reize beschleunigt werden (Purschke 1997; Purschke 2005). Die Intermediärfilamente, welche in den Stützzellen der Nuchalorgane vermehrt zu finden sind, verleihen der Zelle generell Festigkeit, sind aber auch im Zusammenhang mit der Retrahierbarkeit von Bedeutung (Hausen 2001). Die in dieser Arbeit gefundenen Inhalte der Stützzellen integrieren sich gut in die bisher vorliegenden Befunde und unterstützen die Hypothesen. Die Cilien aller untersuchten Arten weisen eine Anordnung der Mikrotubuli nach einem typischen $9 \times 2 + 2$ Muster auf. Die Cilien sind über ihre gut ausgebildeten Cilienwurzeln an die Intermediärfilamente gebunden, was eine effiziente Verankerung darstellt und den beim Cilienschlag auf Cilien und Zellen wirkenden Kräften entgegenwirkt. Es wird ebenfalls die Möglichkeit diskutiert, dass die Stützzellen zusätzlich eine sekretorische Funktion haben (Schlötzer-Schrehardt 1986; Purschke 1997). Die Zusammensetzung der Organellen in den untersuchten Cirratulidenarten unterstützt diese Hypothese. Ein gut ausgeprägtes endoplasmatisches Retikulum und Golgistapel sowie zahlreiche Vesikel nahe der apikalen Membran bzw. membrangebundene Vesikel geben die Voraussetzung für eine sekretorische Aktivität und sind auch in Nuchalorganen anderer untersuchter Arten beschrieben (Schlötzer-Schrehardt 1986; Rhode 1989; Purschke 1997; Schmidtberg & Dorresteyn 2010).

Bereits in den larvalen Nuchalorganen von *D. concharum* und *C. tentaculata* ist das gut ausgeprägte endoplasmatische Retikulum auffällig. Bei *C. tentaculata* und auch bei *A. marioni* wurden neben den bereits genannten Organellen an den apikalen Membranen Exo- bzw. Endocytosestadien von Vesikeln nachgewiesen, was nicht nur für eine sekretorische Aktivität spricht, sondern im allgemeinen einen Hinweis auf einen vermehrten Stoffaustausch mit extrazellulären Bereichen liefert. Die Stützzellen könnten damit einen Einfluss auf die Bedingungen in der olfaktorischen Kammer haben (Schmidtberg & Dorresteyn 2010). Die gesamten exo- und endocytotischen Vorgänge könnten daran beteiligt sein, einen chemischen Grundzustand in der olfaktorischen Kammer aufrecht zu erhalten, indem stetig alte Stimuli aus der olfaktorischen Kammer entfernt werden. Es ist aber auch denkbar, dass durch Pinocytose gezielt Stoffe zur Weiterverarbeitung in die Zelle aufgenommen werden, welche eventuell nach einer erfolgten Modifikation wieder sekretiert werden. Um diese Hypothesen abschließend zu bewerten sind die hier verwendeten Methoden jedoch nicht ausreichend und andere Untersuchungen müssen folgen.

Die olfaktorischen Kammern der Nuchalorgane sind gefüllt von zellulären Mikrovilli-ähnlichen Fortsätzen und membranumschlossenen Hohlräumen, welche nicht immer zu einem Mikrovillus bzw. einem Cilium verfolgt werden können. Dies könnte im Zusammenhang mit einer stetigen Erneuerung der sensorischen Elemente stehen. Die Vesikel könnten Teil des Abbauprozesses der alten bereits genutzten sensorischen Membranen sein (Purschke 1997; Hausen 2001). Die Endocytosestadien dienen also eventuell auch Wiederaufnahme von Membranen (Steinman *et al.* 1983). Bei den Cirratulidae ist auffällig, dass die Dendriten neben den sensorischen Cilien auch viele nichtciliäre Zellausläufer in die olfaktorische Kammer entsenden, welche sich auch verzweigen können. Die Mikrovilli haben somit einen maßgeblichen Anteil an der Vergrößerung der Membranen der sensorischen Zellen innerhalb der olfaktorischen Kammern. Es scheint daher unwahrscheinlich, dass die Reizperzeption ausschließlich an den ciliären Membranen stattfindet.

Die Nuchalorgane der adulten Cirratulidae weisen mehrere Dendritencluster auf, welche entweder in einer großen olfaktorischen Kammer terminieren (*A. marioni*) oder in separaten olfaktorischen Kammern, welche aber miteinander verbundenen sind (*C. tentaculata*, eigene unpubl. Daten). Ein Auseinanderweichen der sensorischen Elemente, sei es individuell oder gruppiert in Clustern, scheint mit der Gesamtgröße der Nuchalorgane zusammenzuhängen und ist bei vielen Arten innerhalb der Polychaeta zu finden (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1990; Purschke 1997; Hausen 2001; Koch 2005; Schmidtberg & Dorresteyn 2010). Durch die Verteilung der Dendriten

wird eine Vergrößerung der sensorischen Fläche erreicht, wobei die dazwischen liegenden Stützzellen eine ausreichende Stabilität gewährleisten. Eine Vergrößerung der sensorischen Gesamtfläche, ohne dass die Dendriten separiert sind, ist bei einigen Vertretern der Spionidae realisiert. Dort ziehen alle Dendriten an einer Seite der Stützzellgruppe an die Organoberfläche und formen eine sehr distinkte, zusammenhängende sensorische Region, die in entsprechend großen Nuchalorganen durchaus sehr lang gestreckt sein kann (Schlötzer- Schrehardt 1987; Rhode 1990; Jelsing 2002; Jelsing & Eibye-Jacobsen 2010).

4.1.8 Organogenese

Die Nuchalorgane verschiedener Entwicklungsstadien wurden bisher bei *Ophe- lia bicornis*, *Pygospio elegans*, *C. tentaculata* und *Megalomma vesiculosum* miteinander verglichen (West 1978; Schlötzer- Schrehardt 1986; Schlötzer- Schrehardt 1987; Schlötzer- Schrehardt 1991; Kieselbach 2012). Dabei wurden keine signifikanten Unterschiede der zellulären Bestandteile festgestellt. Die Substrukturen der Zellen sind bereits in den larvalen und juvenilen Nuchalorganen vorhanden, wie beispielsweise das „paving- stone- like cover“ bei *Pygospio elegans* und *Megalomma vesiculosum* (Schlötzer- Schrehardt 1986; Kieselbach 2012) oder auch die über dem Nuchalorgan größere Dimension der Kutikula bei *C. tentaculata*. Die Kutikula über den larvalen Nuchalorganen von *D. concharum* ist ebenfalls dicker als die epidermale Kutikula. Hauptsächliche Veränderungen, welche in der Ontogenese der Tiere stattfinden, sind die Zunahme der Größe des Nuchalorgans und die Zellzahl. Bei *Pygospio elegans* werden die Nuchalorgane zudem nach posterior verlagert (Schlötzer- Schrehardt 1986). Bei *Megalomma vesiculosum* führt das Auswachsen der Tentakelkrone zu einer eher internen Lage der Organe (Kieselbach 2012). Es gibt zwei mögliche Hypothesen, auf welche Weise die neuen Zellen des Nuchalorgans entstehen könnten. (1) Die bereits vorhandenen Zellen des Nuchalorgans teilen sich. (2) Es erfolgt eine Umwandlung angrenzender Epidermiszellen in Stützzellen. Die vorliegenden Ergebnisse der bisher untersuchten larvalen Nuchalorgane von Cirratuliden und die Ergebnisse von Kieselbach (2012) stützen die zweite Hypothese. Sowohl bei *Megalomma vesiculosum* als auch bei den untersuchten Entwicklungsstadien von *C. tentaculata* und *D. concharum* wurden in den an die Stützzellen angrenzenden Epidermiszellen ciliäre Elemente gefunden. Bei *C. tentaculata* und *Megalomma vesiculosum* befinden sich im apikalen Cytoplasma angrenzender Epidermiszellen einige freie Centriolen (Kieselbach 2012). Bei *D. concharum* sind kurze Cilien in einigen angrenzenden Epidermiszellen vor-

handen. Auch ist bei *C. tentaculata* über angrenzenden Epidermiszellen die Kutikula bereits dicker als über anderen Epidermiszellen. Die zweite Hypothese wird weiterhin dadurch unterstützt, dass bei *D. concharum* Epidermiszellen die beiden Stützzellen und die dazugehörigen Dendritencluster eines Nuchalorgans separieren.

Die Nuchalorgane der untersuchten Cirratulidenarten sind die kleinsten, welche bisher untersucht wurden. Die Nuchalorgane des 193 h alten Individuums von *C. tentaculata* bestehen nur aus einer Stützzelle mit einem assoziierten Dendritencluster. Diese sind damit noch kleiner als die Nuchalorgane der untersuchten 96 h alten pelagischen Larve von *C. tentaculata*, welche zwei Stützzellen besitzen. Der Grund für diesen Entwicklungsunterschied ist sicherlich in unterschiedlichen Bedingungen zu suchen, da die jeweiligen Individuen aus Zuchtansätzen aus verschiedenen Jahren stammen. Dennoch ist davon auszugehen, dass diese kleinen Nuchalorgane voll funktionsfähig sind. Die beiden Zelltypen weisen alle zellulären Bestandteile auf, welche auch in den Nuchalorganen adulter Individuen zu finden sind. Die sensorischen Zellen entsenden sensorische Cilien und Mikrovilli und weisen ein Axon auf, welches die Reizweiterleitung gewährleistet. Ein gut ausgeprägtes endoplasmatisches Retikulum sowie zahlreiche Vesikel nahe der apikalen Membran der Stützzellen lassen vermuten, dass auch diese Zellen bereits ihre volle Funktionsfähigkeit hinsichtlich der möglichen sekretorischen Aktivität erlangt haben. Auch die Cilien sind komplett ausgebildet und können einen kontinuierlichen Wasserstrom generieren. Weiterhin enthalten die Stützzellen deutlich weniger Dottervesikel als die umliegenden Zellen, was auf einen schnellen Verbrauch des Dotters hindeutet und damit auch auf einen höheren Energieverbrauch.

Die apikale Membran der Stützzellen ist sowohl bei *C. tentaculata* als auch bei *D. concharum* auffällig eingezogen. Ursache könnte eine Zugkraft sein, die vom Retraktormuskel auf die gesamte Stützzelle wirkt. Da die Kontaktfläche der Stützzelle zur basalen Matrix, unter welcher der Retraktormuskel liegt, vergleichsweise klein ist, könnten solche lokalen Einbuchtungen an der apikalen Membran die Folge sein. Die anderen bisher untersuchten larvalen Nuchalorgane anderer Polychaetenarten sind bereits größer und weisen eine deutlich höhere Zellzahl als die kleinen Nuchalorgane der Cirratulidenlarven auf, daher lässt sich diese Auffälligkeit der Cirratulidae nicht mit anderen Taxa vergleichen.

4.1.9 Merkmalsbewertung Nuchalorgane

Die Nuchalorgane aller untersuchten Cirratulidae weisen eine Kombination aus apomorphen und plesiomorphen Merkmalen auf. Die Lage am posterioren Rand des Prostomiums, die Retrahierbarkeit und der Aufbau aus Stützzellen und monociliären, bipolaren Sinneszellen eint alle bisher genauer untersuchten Nuchalorgane und wird als plesiomorph für die Cirratulidae gewertet. Das Vorkommen von mehreren Dendritenclustern in einem Nuchalorgan ist innerhalb der Polychaeta ebenfalls weit verbreitet und für Vertreter der Errantia sowie für Orbiniidae und Protodrilidae beschrieben (Whittle & Zahid 1974; Purschke 1990; Koch 2005). Eng an dieses Merkmal gekoppelt ist das Vorhandensein von mehreren kleinen olfaktorischen Kammern bzw. einer großen olfaktorischen Kammer, welche das gesamte Organ überlagert. Vermutlich stehen beide Merkmale in funktionellem Zusammenhang. Innerhalb der Cirratulidae treten beide bisher bekannten Formen auf, bei denen die separierten kleineren sensorischen Bereiche in großen Organen miteinander in Kontakt stehen. Bei *C. tentaculata* sind es Kanäle, welche von apikal verjüngten Stützzellen gebildet werden. Diese Form ist ebenfalls bei einigen erranten Polychaeten beschrieben (Whittle & Zahid 1974). Bei *A. marioni* durchtreten die schmalen „Hälse“ von gestielten Stützzellen die große olfaktorische Kammer, wie es ebenfalls für Protodrilidae und Orbiniidae und in ähnlicher Form auch für *Platynereis* beschrieben ist (Purschke 1990; Koch 2005; Schmidtberg & Dorresteijn 2010). Grundlage sowohl für die Bildung von Kanälen als auch für die Bildung eines Zellhalses wird die Information sein, apikale Stützzellbereiche oberhalb der Verbindungskomplexe zu verschmälern. Diese folgt sicherlich dem funktionellen Zwang, die olfaktorischen Kammern zu durchdringen ohne diese völlig zu separieren. Es gibt keinerlei Hinweise, dass alle oben genannten Taxa näher miteinander verwandt sind und es ist höchst unwahrscheinlich, dass *A. marioni* oder *C. tentaculata* mit einer dieser Arten näher verwandt ist als mit der anderen Cirratulidenart. Daher können sowohl die gestielten als auch die apikal verjüngten Stützzellen als unabhängig voneinander entwickelte Merkmale gewertet werden.

Das Fehlen eines sogenannten „paving- stone- like covers“ über der Kutikula des Nuchalorgans stützt Ergebnisse molekularer Analysen, welche die Cirratulidae nicht in den engeren Verwandtschaftskreis der Spionidae stellen (Bleidorn *et al.* 2003a; Bleidorn *et al.* 2003b; Rousset *et al.* 2007; Struck *et al.* 2007).

Aus den vorliegenden Ergebnissen für die Nuchalorgane lassen sich keine potentiellen Apomorphien für die bitentakulären bzw. multitentakulären Cirratulidae als Untertaxa der Cirratulidae ableiten. Jedoch unterstützen die Ergebnisse die Monophylie

der Cirratulidae. Die größere Schichtdicke der Kutikula über dem Nuchalorgan, ist in allen ultrastrukturell untersuchten Nuchalorganen der Cirratulidae realisiert. Bei den Fauveliopsidae ist die Kutikula über dem Nuchalorganen wie auch bei vielen anderen Polychaetentaxa dünner und zum Teil von den Zellausläufern ersetzt, welche die cilienumgebenden Mikrovilli tragen. (Purschke 1997). Damit wäre die verdickte Kutikula eine Apomorphie der Cirratulidae, die sie von den anderen Taxa der Cirratuliformia abgrenzt. Allerdings ist mit den Fauveliopsidae neben den Cirratulidae bisher nur ein weiteres Taxon der Cirratuliformia untersucht worden. Eine solche Modifikation bei anderen Vertretern der Cirratuliformia, würde eine mögliche Integration der betreffenden Taxa in die Cirratulidae ebenfalls unterstützen, wie es beispielsweise für die Ctenodrilidae häufiger gefordert wird (Caullery & Mesnil 1897; Gelder & Palmer 1976; Bleidorn *et al.* 2003b; Struck & Purschke 2005; Rousset *et al.* 2007). Nach derzeitigem Kenntnisstand ist diese verdickte Kutikula über dem Nuchalorgan einzigartig für die Cirratulidae und kann als Autapomorphie für diese gewertet werden.

4.2 Augen

4.2.1 Vergleich der Lichtsinnesorgane von *Cirriformia tentaculata* und *Dodecaceria concharum*

Die prostomialen Augen der Larven von *C. tentaculata* und *D. concharum* weisen einige Übereinstimmungen auf, aber auch deutliche Unterschiede. Gemeinsam ist den Augen der Aufbau aus je einer Pigmentzelle und zwei Rezeptorzellen. Auffällig ist die Lage der Zellkerne der Pigmentzellen. Diese sind in den Augen beider Arten deutlich separiert vom Pigmentbecher. Bei *D. concharum* befindet sich der Zellkern in einem vergleichsweise kleinen Zellteil, welcher über eine kurze, schmale Cytoplasmabrücke mit dem Pigmentbecher verbunden ist. Der Zellkern der Pigmentzelle bei *C. tentaculata* liegt im proximalen Zellbereich deutlich abgesetzt vom Pigmentbecher. In beiden untersuchten Arten bilden die Pigmentzellen einen im Querschnitt nach lateral weisenden Pigmentbecher. In diesen Pigmentbecher reichen die Mikrovilli der Rezeptorzellen. Die Rezeptorzellen sind vom rhabdomerischen Typ. Die sensorischen Zellen von *C. tentaculata* besitzen neben den perzeptierenden Mikrovilli allerdings auch jeweils ein sensorisches Cilium. Die Pigmentzellen beider Taxa besitzen ein Axon. Bei *C. tentaculata* zieht das Axon in denselben Nerv, in welchen auch die Axone der Rezeptorzellen ziehen.

Der wohl prägnanteste Unterschied zwischen den Augen beider untersuchter Arten betrifft den generellen Aufbau der Augen. Bei *D. concharum* entspricht die Anordnung der Zellen dem für Polychaetenlarven typischen inversen Aufbau. Die Rezeptorzellen und Pigmentzelle sind über Adhaerenzzonen und septate junctions miteinander verbunden und bilden eine extrazelluläre optische Höhle, in welche die sensorischen Mikrovilli reichen. Die Ocelli sind zwischen den Epidermiszellen eingebettet, jedoch an diese nicht über Verbindungskomplexe gebunden. Die proximo-distal lang gestreckten Zellen der Augen von *C. tentaculata* sind über Adhaerenzzonen und septate junctions mit angrenzenden Epidermiszellen in den epidermalen Zellverband eingebunden. Die optische Höhle ist ein subkutikulärer Raum. Dieser Aufbau entspricht keinem bisher bekannten larvalen Ocellus.

Während bei *C. tentaculata* die beiden Rezeptorzellen an einer Seite der Pigmentzelle liegen, befinden sich bei *D. concharum* die beiden Rezeptorzellen an gegenüberliegenden Seiten der Pigmentzelle. Bei *D. concharum* ist in apikalen Bereichen der Rezeptorzellen ein System von submikrovilliären Zisternen zu finden. Die Zellen weisen keinerlei Cilien oder ciliäre Elemente auf. In *C. tentaculata* entsendet jede Rezeptorzelle ein gut ausgebildetes Cilium, welches unter der Kutikula verläuft. Flache Zisternen von glattem endoplasmatischem Retikulum legen sich parallel an die Dendritenmembran an. Ein System von submikrovilliären Zisternen gibt es nicht.

4.2.2 Homologie der larvalen Augen von *Dodecaceria concharum* mit den larvalen Augen anderer Polychaetenlarven

Das in *D. concharum* vorhandene Auge weist alle Merkmale auf, welche für die larvalen rhabdomerischen Ocelli der Polychaeten typisch sind. Neben dem generellen inversen Aufbau, der Lage in der Epidermis und der Organisation der optischen Höhle sind auch typische Zellbestandteile vorhanden. In vielen Polychaetenarten gibt es ein System von submikrovilliären Zisternen (Bartolomaeus 1992; Purschke 2005). Ein Zellausläufer der Pigmentzelle, welcher durch eine Ansammlung von Linsenvesikeln eine lichtbrechende Funktion hat, ist ebenso häufig beschrieben, sowohl in sedentären als auch erranten Polychaeten (Bartolomaeus 1992; Purschke 2005; Purschke *et al.* 2006). Bei *D. concharum* werden diese linsenartigen Vesikel der Pigmentzelle durch eine Anordnung von Mitochondrien in den Rezeptorzellen ergänzt. Solch eine Ansammlung von Mitochondrien ist auch in den Ocelli der Larven von *Spiorbis spiorbis* beschrieben, wo jedoch andere linsenartige Strukturen fehlen. Daher wird angenommen, dass dieser Ansammlung ebenfalls die Funktion zugesprochen werden kann, die Attribute von

einfallendem Licht zu verändern (Bartolomaeus 1992). Adulti von *D. concharum* sind augenlos (Mesnil & Caullery 1898; Hartmann-Schröder 1996). Einzig in voll entwickelten epitoken Formen von *D. concharum* sind auf dem Prostomium ein Paar große rote Augen vorhanden (Gibson 1997; Petersen 1999). Es kann mit Sicherheit gesagt werden, dass das in der Larve von *D. concharum* vorhandene Augenpaar homolog zu den rhabdomerischen Ocelli anderer Polychaetenarten ist.

4.2.3 Vergleich des Lichtsinnesorgans einer Larve und eines juvenilen Tieres von *Cirriformia tentaculata*

Die generelle Anordnung der drei Zellen des Lichtsinnesorgans bei *C. tentaculata* stimmt in den Augen der pelagischen Larve (96 h) und denen des bodenlebenden, juvenilen Tieres (193 h) überein. Eine innere sensorische Zelle und ihr Dendrit liegen stets zwischen der Pigmentzelle und der äußeren sensorischen Zelle. Alle drei Zellen sind über Verbindungskomplexe in den epidermalen Zellverband integriert. Die optische Höhle wird apikal von der Kutikula bedeckt. Die Dendriten der sensorischen Zellen umlaufen ventral den Pigmentbecher. Die sensorischen Mikrovilli des jeweils innen liegenden Dendriten projizieren direkt in die optische Höhle. Die sensorischen Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle verbleiben an der Oberfläche des Pigmentbeckers unter der Kutikula. In beiden untersuchten Entwicklungsstadien weisen die Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle einen granulären Besatz auf.

In dem juvenilen Tier sind die Zellen der Augen nicht mehr so stark proximo-distal gestreckt. Die Orientierung der Pigmentzelle, welche in der 96 h alten Larve caudofrontal ist, ändert sich. Die Somata der Pigmentzellen des 193 h alten Juvenilstadiums sind nach dorsal verlagert. Im Querschnitt des Prostomiums haben die Pigmentzellen eine dorsolaterale Ausrichtung parallel zur Kutikula. Auch die beiden Rezeptorzellen, welche in dem älteren Entwicklungsstadium basal der Pigmentzelle liegen, sind weniger proximo-distal lang gestreckt als in der jüngeren, pelagischen Larve.

Die Cilien der sensorischen Zellen sind in der 96 h alten Larve ungewöhnlich lang und weisen auf der gesamten Länge Mikrovilli-ähnliche Ausläufer auf. Sie verlaufen zwischen den Epidermiszellen und der Kutikula. In dem 193 h alten juvenilen Tier weisen beide Rezeptorzellen ebenfalls Cilien auf. Mikrovilli-ähnliche Ausläufer konnten jedoch nicht nachgewiesen werden. Während bei der jüngeren Larve das Cilium der inneren Rezeptorzelle eine axonemale Struktur von $9 \times 2 + 2$ hat, fehlen bei dem juvenilen Tier den Cilien beider Rezeptorzellen die zentralen Mikrotubuli.

In unmittelbarer Nähe zu dem Lichtsinnesorgan befinden sich bei beiden untersuchten Entwicklungsstadien zusätzliche monociliäre, bipolare Sinneszellen. In der pelagischen Larve treten diese nur vereinzelt auf. In dem juvenilen Tier ist die Anzahl dieser zusätzlichen sensorischen Zellen erhöht und sie treten in mehreren Gruppen auf. Die Cilien aller dieser bipolaren sensorischen Zellen durchdringen in der pelagischen Larve die Kutikula. In den Augen des 193 h alten juvenilen Tieres verbleiben die Cilien einzelner Zellen unter der Kutikula, während die Mehrzahl ebenso die Kutikula durchdringt.

4.2.4 Homologie der Augen von *Cirriformia tentaculata* mit larvalen Augen anderer Polychaetenarten

Photorezeptoren werden häufig dadurch charakterisiert, wo die Membranvergrößerung zur Einlagerung der Photopigmente stattfindet. Dies geschieht entweder an Mikrovilli oder durch Membranausstülpungen an den Cilien (Eakin & Hermans 1988; Purschke 2005). Die Zuordnung der Augen von *C. tentaculata* zu einem Rezeptorzelltypus ist nicht sicher möglich. Die beiden Rezeptorzellen weisen sowohl Mikrovilli als auch jeweils ein gut ausgebildetes Cilium auf. Es ist aber davon auszugehen, dass es sich bei den beiden sensorischen Zellen eines Auges um denselben Rezeptorzelltypus handelt, welcher höchstwahrscheinlich rhabdomerisch ist. Die Mikrovilli der inneren Rezeptorzelle liegen hoch geordnet in der optischen Höhle und ihre Anzahl ist entsprechend hoch, dass eine Beteiligung an der Reizperzeption sehr wahrscheinlich ist. Die Menge der Mikrovilli der äußeren Rezeptorzelle ist etwas geringer und diese verbleiben an der Oberfläche des Pigmentbeckers. Dennoch kann auch hier angenommen werden, dass in dieser Zelle die hauptsächliche Reizwahrnehmung an den Mikrovilli stattfindet. Die Cilien der sensorischen Zellen weisen zumindest in der pelagischen Larve eine Membranvergrößerung durch laterale Ausläufer auf. Eine photosensitive Funktion der Cilienmembran und damit eine zusätzliche Reizwahrnehmung an diesen Cilien ist daher nicht auszuschließen.

Die typischen larvalen Ocelli der meisten Polychaetenlarven sind rhabdomerisch und befinden sich meist direkt unter den epidermalen Zellen. Pigmentbecher und sensorische Zellen bilden einen vollständig abgeschlossenen extrazellulären Raum, in welchen die sensorischen Mikrovilli ziehen. Daher sind die diese Photorezeptoren ausnahmslos invers. Bei einigen Arten kann ein rudimentäres Cilium vorhanden sein (Bartolomaeus 1992, Purschke 2005). Die Augen von *C. tentaculata* jedoch weisen nicht diesen typischen Aufbau der bekannten larvalen Augen von Anneliden auf. Die Zellen der Augen sind zum einen Bestandteil des epithelialen Zellverbands und der Pig-

mentbecher bildet eine zur Kutikula hin geöffnete optische Höhle, was das Auge evers macht. Zum anderen fehlen für larvale Ocelli typische, zelluläre Bestandteile, wie die submikrovilliären Zisternen.

Bei larvalen Spioniden und Sabellariiden wurden auf dem Prostomium ciliäre Sinnesorgane gefunden, welche meist zusätzlich zu den rhabdomerischen Ocelli auftreten (Hausen 2007; Kieselbach 2012). Der Aufbau aus einer unpigmentierten Stützzelle, in deren eingestülpten Extrazellularraum eine monociliäre Rezeptorzelle ihr stark verzweigtes Cilium entsendet, und mehreren umgebenden bipolaren Sinneszellen ist einzigartig, so dass von einer einmaligen Entwicklung ausgegangen wird (Kieselbach 2012). Die Cilien der Augen von *C. tentaculata* verlaufen im Gegensatz dazu frei unter der Kutikula und die Anzahl der Mikrovilli-ähnlichen Ausstülpungen ist deutlich geringer als bei den von Hausen (2007) und Kieselbach (2012) beschriebenen Augen. In beiden Augen treten zusätzliche bipolare Sinneszellen auf. Bei den Augen der Sabellariiden und Spioniden jedoch verbleiben die Cilien stets unterhalb der Kutikula, während die meisten Cilien dieser zusätzlichen Sinneszellen bei *C. tentaculata* die Kutikula durchdringen.

Eine Homologie mit den larvalen Ocelli, sowohl den rhabdomerischen als auch den ciliären, anderer Polychaetenlarven ist unwahrscheinlich.

4.2.5 Homologie der Augen von *Cirriformia tentaculata* mit cerebralen Augen von Adulti anderer Polychaetenarten

Die Adulti von *C. tentaculata* werden bisher als augenlos beschrieben (George & Hartmann-Schröder 1985; Purschke 1990; Hartmann-Schröder 1996) und auf dem Prostomium von großen, adulten Tieren befinden sich keinerlei Hinweise, welche auf das Vorhandensein von Augen schließen lassen. Die Annahme, es könnte sich bei den untersuchten Augen von *C. tentaculata* um Entwicklungsstadien adulter Augen handeln, ist daher nur schwer zu begründen. Zumindest ist aber festzustellen, dass die Augen nicht ausschließlich larval sind und auch in juvenilen Tieren vorhanden sind. Das untersuchte 193 h alte Individuum ist vollständig zum Bodenleben übergegangen und besitzt auf dem Prostomium noch immer Augen, welche als pigmentierte Flecke deutlich zu erkennen sind. Der Aufbau der Augen lässt darauf schließen, dass diese, wie auch die der untersuchten pelagischen Larve, voll funktionsfähig sind. Die Augen des juvenilen Tieres zeigen keinerlei Anzeichen von Degeneration. Die genaue, vor allem ultrastrukturelle Untersuchung, des Prostomiums adulter Individuen könnte das Fehlen oder das Vorhandensein von Augen in adulten *C. tentaculata* bestätigen.

Das wohl auffälligste Merkmal der Augen von *C. tentaculata* ist der Verlauf der sensorischen Dendriten. Diese verlaufen von den Perikaryen der sensorischen Zellen, welche an das proximale Ende des Pigmentbeckers grenzen, um den Pigmentbecher herum. Dies ist bisher nur in den Augen von zwei weiteren Taxa der Polychaeten beschrieben worden. In den multizellulären Augen der Flabelligeridae sind die Pigmentzellen und die sensorischen Zellen separiert. Die sensorischen Dendriten verlaufen gebündelt außen um einen Pigmentbecher, welcher von zahlreichen Pigmentzellen gebildet wird, herum. Die Augen liegen wie bei *C. tentaculata* direkt unter der Kutikula (Spies 1975). Es sind jedoch keine eversen Augen, wie bei *C. tentaculata*. Die sensorischen Dendriten decken die optische Höhle vollständig ab. Das Auge ist daher vom inversen Typ (Spies 1975). Die Untersuchungen von Spieß (1975) waren nicht darauf ausgelegt, die Ultrastruktur der Augen vollständig zu erfassen. Für weitere Vergleiche der Augen beider Taxa sind die vorhandenen Ergebnisse und Bilder nicht ausreichend.

Auch in den Ocelli von *Fauveliopsis* cf. *adriatica* umlaufen die sensorischen Dendriten die Pigmentzellen und treten lateral in die optische Höhle ein, welche, wie in den Ocelli von *C. tentaculata* auch, auf breiter Fläche von der Kutikula abgedeckt wird (Purschke 2011). Diese Ocelli liegen im Grund einer tiefen Grube, an welcher Retraktormuskeln ansetzen. Bei *C. tentaculata* sind keine Muskelzellen mit den Augen verbunden. Es gibt weitere Gemeinsamkeiten der Augen von *C. tentaculata* mit den Ocelli bei *F. cf. adriatica*. In beiden Augen treten neben den eindeutig lichtsensitiven Rezeptorzellen zusätzliche monociliäre bipolare Sinneszellen auf, welche nicht direkt mit dem Pigmentbecher assoziiert sind und deren Funktion unklar bleibt. Bei *C. tentaculata* verbleiben nur vereinzelt Cilien dieser Zellen unter der Kutikula, während bei *F. cf. adriatica* die Cilien der zusätzlichen sensorischen Zellen die Kutikula nicht durchdringen. Lediglich die Cilien einer Gruppe von sensorischen Zellen, welche am Rand der Grube liegen, dringen in die Kutikula ein und terminieren in dieser. Für diese Zellen nimmt Purschke (2011) eine Funktion als Zugrezeptoren an. Für die weiteren subkutikulären Cilien diskutiert er eine mögliche mechanorezeptive oder auch chemosensitive Funktion. Weiterhin wäre auch die Perzeption von Osmolarität möglich.

In den Ocelli von *F. cf. adriatica* gibt es sowohl ciliäre als auch rhabdomerische Rezeptorzellen. Bei *C. tentaculata* sind die beiden sensorischen Zellen vom gleichen Zelltyp, welcher sowohl viele Mikrovilli und als auch ein gut ausgebildetes Cilium aufweist. In beiden Arten gibt es Nachweise für Mikrovilli-ähnliche Ausläufer, welche den sensorischen Cilien beider Arten entspringen (Purschke 2011).

Die optische Höhle der Augen von *C. tentaculata* und *F. cf. adriatica* ist kontinuierlich mit dem subkutikulären Raum. Generell wird davon ausgegangen, dass sich die Augen bei Polychaeten aus Anlagen entwickeln, welche Bestandteil des epidermalen Zellverbandes sind. Während der Organogenese sinken die Augen tiefer in das Gewebe ein, die apikalen Zellbereiche orientieren sich aufeinander zu und die sensorischen Elemente werden in die optische Höhle geleitet. Im letzten Schritt der Entwicklung verbinden Adhaerenzonen und septate junctions vollständig die Pigmentzelle(n) und die sensorischen Zellen. Die optische Höhle ist der zwischen diesen Zellen eingeschlossene extrazelluläre Raum (Purschke *et al.* 2006). Meist wird die optische Höhle komplett von sensorischen Zelle und Pigmentzellen umgeben. Die sensorischen Zellen und die Pigmentzelle sind dann mit keinen anderen Zellen über Verbindungskomplexe verbunden und tiefer in der Epidermis eingebettet (Bartolomaeus 1992; Purschke 2005; Purschke *et al.* 2006). Es gibt aber auch Augen, bei denen die optische Höhle nicht komplett abgeschlossen ist. So sind bei den larvalen Augen von Vertretern von Serpulidae, Syllidae und *Platynereis* sowie bei den adulten bicellulären Augen von Vertretern von Saccocirridae und den multizellulären Augen von *Paraamphinome* sp. und *Nematonereis unicornis* die Zellen der Augen über Verbindungskomplexe weiterhin in den epidermalen Zellverband eingebunden (Marsden & Hsieh 1987; Bartolomaeus 1992; Purschke 1992; Rhode 1992; Suschenko & Purschke 2009). Das fehlende vollständige Abtrennen der optischen Höhle ist sicher Resultat einer Reduktion des entsprechenden Entwicklungsschrittes in der Organogenese und somit evolutiv einfach zu realisieren. Daher kann davon ausgegangen werden, dass es sich bei den verschiedenen Formen in den sonst nicht näher verwandten Polychaetenarten um konvergent gebildete Strukturen handelt. Je nachdem wie tief die Augen in das Gewebe absinken verbleibt eine schmale Pore oder ein schmaler Kanal als Verbindung von optischer Höhle und Kutikula. Diese Verbindung kann sowohl von Kutikulamaterial gefüllt als auch frei sein (Suschenko & Purschke 2009). Bei den Augen von *C. tentaculata* besteht nicht nur eine schmale Verbindung, sondern die optische Höhle wird distal komplett von der Kutikula bedeckt.

Gegen eine Homologie der Augen von *C. tentaculata* mit den adulten Augen von Serpulidae, Syllidae oder einem anderen der oben genannten Vertreter der erranten Polychaeten spricht zudem, dass es keinerlei Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft eines dieser Taxa mit den Cirratulidae gibt. Vielmehr bestätigt das breit gestreute Vorkommen innerhalb der Polychaeta die Hypothese des gemeinsamen Ursprungs aller am Aufbau eines Photorezeptors beteiligten Zelltypen innerhalb der Polychaeta, wie von Purschke *et al.* (2006) beschrieben. Demnach differenzieren sich sowohl die

pigmentierten Stützzellen als auch ciliäre und rhabdomerische Rezeptorzelltypen sowie Phaosomen aus intraepithelialen, proximo-distal lang gestreckten Neuronen (Purschke *et al.* 2006). Das Vorhandensein von schmalen Zisternen des endoplasmatischen Retikulums sowohl in den sensorischen Zellen als auch in der Pigmentzelle der Ocelli von *C. tentaculata* unterstützt diese Hypothese. So genannte „subsurface cisternae“ bzw. „juxtamembranous plaques“ sind typisch für neuronale Zellen (Rosenbluth 1962) und deuten auf den neuronalen Ursprung dieser Zellen hin. „Subsurface cisternae“ bzw. „juxtamembranous plaques“ sind in den cerebralen Augen vieler Polychaetenarten, beispielsweise Sabellidae und einigen erranten Polychaetenarten beschrieben (Whittle & Golding 1974; Ermak & Eakin 1976; Suschenko & Purschke 2009) und auch in den segmentalen Ocelli von Opheliidae (Purschke *et al.* 1995) und in anderen Gruppen außerhalb der Annelida, wie Crustacea, Insecta und Mollusca zu finden (Lasansky 1967; Kataoka 1975; Matsumoto-Suzuki *et al.* 1989).

4.2.6 Funktion des Lichtsinnesorgans von *Cirriiformia tentaculata*

Die einzige plausible Funktion für die bei *C. tentaculata* gefundenen Organe ist die eines Photorezeptors. Es sind alle notwendigen Strukturen vorhanden, welche ein funktionsfähiges Auge ausmachen. Eine pigmentierte Stützzelle bietet eine optische Barriere, welche gerichtete Lichtwahrnehmung ermöglicht. Die apikale Membran der Rezeptorzellen ist stark vergrößert, was eine adäquate Oberfläche für die Einlagerung einer großen Menge an lichtabsorbierendem Photopigment bietet. Die sensorischen Reize werden in den sensorischen Zellen verarbeitet und über Axone weitergeleitet. Häufiger werden pigmenthaltige Vesikel in den Rezeptorzellen beschrieben (Purschke 2005). In *C. tentaculata* sind diese Vesikel direkt unter dem Pigmentbecher angeordnet und ergänzen die optische Barriere des Pigmentbeckers.

Ausschließlich die Mikrovilli der inneren Rezeptorzelle liegen vollständig innerhalb des Pigmentbeckers und könnten gerichtetes Licht wahrnehmen. Auffällig ist auch die unterschiedliche Struktur der Membranoberfläche der Mikrovilli der inneren und äußeren Rezeptorzellen. Eventuell sind die beiden Rezeptorzellen sensitiv auf unterschiedliche Lichtreize oder differieren anders in ihrer Funktion.

Die Funktion der gut ausgebildeten Cilien, welche von den Rezeptorzellen ausgehen, bleibt unklar. Sie liegen nicht in der optischen Höhle und sind zudem sehr lang. Die Unterschiede zwischen den Cilien der pelagischen Larve und denen des juvenilen Tieren sind jedoch auffällig. Während bei der pelagischen Larve das innere Cilium ein vollständiges 9x2+2 Muster der Mikrotubuli aufweist, fehlen bei beiden Cilien des

juvenilen Auges die zentralen Mikrotubuli. Weiterhin fehlen den Cilien in der juvenilen Larve die lateralen Mikrovilli-ähnlichen Membranausläufer. Insgesamt deuten die Ergebnisse auf eine sekundäre Reduktion der eventuell zunächst motilen Cilien in späteren Stadien hin. Möglicherweise ist das ein Hinweis auf eine Funktionsänderung der Augen, welche mit der Änderung der Lebensweise nach der Metamorphose einhergeht.

Die pelagischen Larven zeigen keinerlei phototaktisches Verhalten. Daher kann den Augen in dem larvalen Stadium keine offensichtliche Funktion zugeordnet werden. Da es auch keine Übereinstimmungen mit den larvalen Augen anderer Polychaetentaxa gibt, könnte es sich also tatsächlich um sehr früh angelegte Adultaugen handeln, welche jedoch für *C. tentaculata* bisher nicht nachgewiesen sind (George & Hartmann-Schröder 1985; Purschke 1990; Hartmann-Schröder 1996).

4.2.7 Merkmalsbewertung Augen

Da es in mehreren Larven unterschiedlichen Alters von *C. tentaculata* keinerlei Hinweise auf das Vorhandensein von larvalen Ocelli gibt, wie sie typisch für viele Polychaetenlarven sind, ist davon auszugehen, dass diese innerhalb dieser Art reduziert wurden. Bei *D. concharum* hingegen sind solche larvalen Ocelli eindeutig vorhanden.

Aufgrund der Gemeinsamkeiten der Augen von *C. tentaculata*, den Adultaugen von *F. cf. adriatica* und denen von Flabelligeridae, ist die Annahme möglich, dass diese auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen. Die anderen Vertreter der Cirratuliformia wurden bisher nicht auf das Vorhandensein von larvalen oder adulten Augen untersucht, daher kann keine sichere Aussage getroffen werden, ob die Lichtsinnesorgane, welche bei *C. tentaculata* gefunden wurden, in das Grundmuster der Cirratuliformia gehören oder ob sich durch dieses Merkmal eine Gruppe bestehend aus Fauveliopsidae, Flabelligeridae und Cirratulidae begründet. In beiden Fällen ist davon auszugehen, dass diese Form des Lichtsinnesorgans bei *D. concharum* reduziert wäre.

Die Homologie der Augen von *C. tentaculata*, *F. cf. adriatica* und denen von Flabelligeridae könnte jedoch auch auf eine Paraphylie der Cirratulidae hindeuten. In diesem Fall wären Fauveliopsidae und Flabelligeridae in die Gruppe der Cirratulidae integriert und würden mit den multitentakulären Cirratulidae ein Monophylum bilden. Das spezielle Lichtsinnesorgan hätte sich in der Stammlinie von Fauveliopsidae, Flabelligeridae und den multitentakulären Cirratulidae entwickelt. Eine solche Hypo-

these kann allerdings nur aufrecht erhalten werden, solange nicht bei anderen Taxa der Cirratuliformia ähnliche Augen gefunden werden.

4.3 Borsten

4.3.1 Borsten der Cirratulidae

Die untersuchten Arten der Cirratulidae weisen am gesamten Körper in den beiden Rami der Parapodien Borsten auf, welche in einfachen oder alternierenden Transversalreihen angeordnet sind. Die Bildungszonen befinden sich im Notopodium ventral und im Neuropodium dorsal. Diese Anordnung mit der entsprechenden Lage der Bildungszonen ist innerhalb der sedentären Polychaeta weit verbreitet und für Vertreter der Oweniidae, Maldanidae, Spionidae, Capitellidae und Terebellida beschrieben (Bartolomaeus 1995; Meyer & Bartolomaeus 1996; Schweigkofler *et al.* 1998; Hausen & Bartolomaeus 1998; Hausen 2001; Hausen 2005a; Hausen & Bleidorn 2006).

Bei *C. tentaculata* sind vereinzelt Bildungsstadien einer Kapillaborste zu finden, welche in den Neuropodien nicht direkt am dorsalen Reihenende in die Borstenreihe sondern zwischen der ersten und zweiten dornförmigen Borste integriert werden. Solch ein vereinzelt Eintreten der Bildungsstadien an nicht terminaler Position wurde auch bei *Scoloplos amiger* beschrieben (Hoffmann & Hausen 2007). Dies führt zu einer kleinen Unsicherheit bezüglich der definitiven Lage der Bildungsstadien und dem generellen Modus der Bildung an einer Seite der Borstenreihe mit dem Abbau an der gegenüberliegenden Seite. Es könnte daher möglich sein, dass es keine distinkte Borstenbildungszone gibt, sondern Borsten an jeder Reihenposition nachgebildet werden (Hoffmann & Hausen 2007). Da solche nicht terminal stehenden Bildungsstadien nur vereinzelt und auch nur zwischen der ersten und zweiten Borste auftreten, ist diese Annahme nicht wahrscheinlich. Grund für eine solche Eintrittsposition in die Borstenreihe könnte eine asynchrone Bildung der dornförmigen Borsten und der Kapillaborsten sein. Borstenreihen mit Bildungsstadien in allen Positionen der Reihe gibt es bei *Telepsavus costarum*, einem Vertreter der Chaetopteridae, und bei *Magelona alleni*. Es handelt sich hier jedoch um abgeleitete Zustände, da die jeweils anderen Vertreter der Chaetopteridae und Magelonidae und weitere nahe verwandte Taxa eine distinkte Bildungszone terminal in den Borstenreihen aufweisen (Hausen 2001; Bartolomaeus *et al.* 2005; Hausen 2005a).

Innerhalb der Polychaeta ist die Bildung von alternierenden Doppelreihen weit verbreitet. In den Reihen können Borsten des gleichen Typs laterocaudal gegeneinander

verschoben sein. Dies ist in der vorliegenden Untersuchung bei *C. tentaculata* deutlich zu erkennen und so auch bei *A. marioni* zu finden (Hausen 2001). In einer Borstenreihe können aber auch verschiedene Borstentypen alternieren. Häufig befinden sich einfach lang ausgezogene Kapillaborsten zwischen anderen Borstentypen, z.B. Kapuzenhakenborsten bei Spionidae (Radashevsky & Fauchald 2000). In solchen Fällen werden die einfachen Kapillaborsten häufig als Begleitborsten klassifiziert. Auch für einige Vertreter von *Chaetozone* sind solche alternierenden Reihen aus dornförmigen „Spines“ und lang ausgezogenen Kapillaborsten beschrieben (Doner & Blake 2006; Blake 2006). Die hier untersuchte Art *Chaetozone setosa* hat in den Reihen ausschließlich eine Art von Borsten.

Für die Beschreibung der Borsten bei Cirratulidae wird von den Begriffen „hooks“ oder „hooked chaetae“ häufiger Gebrauch gemacht (Blake 1975; Doner & Blake 2006). Dabei wird eine Form hakenförmiger oder dornenförmiger Borsten beschrieben. Diese Haken sind nicht mit den Hakenborsten zu vergleichen, welche bei Spionidae, Magelonidae, Poecilochaetidae, Trochochaetidae, Chaetopteridae, Capitellidae, Maldanidae, Arenicolidae, Psammodrilidae, Terebelliformia und Sabellida zu finden sind. Die Hakenborsten dieser Gruppe weisen einen speziellen Bildungsmodus und Gemeinsamkeiten in Substrukturen auf, so dass davon auszugehen ist, dass diese Hakenborsten in der Stammlinie der oben genannten Taxa evolvierte (Bartolomaeus *et al.* 2005). Die Hakenborsten der Cirratulidae sind einfacher gebaut und haben mehr Gemeinsamkeiten mit den dornförmigen, sogenannten „Spines“ anderer Polychaetentaxa (Fauchald & Rouse 1997). Andere Hakenborsten, welche einen ebenso speziellen Bildungsmodus haben, sind bisher weder bei den Cirratulidae noch bei einem anderen Vertreter der Cirratuliformia beschrieben.

4.3.2 Borsten von *Diplocirrus glaucus*

Die Anordnung der Borsten von *D. glaucus* entspricht ebenfalls dem innerhalb der Polychaeten weit verbreiteten Muster. Die Borsten sind in Transversalreihen angeordnet mit Bildungszonen dorsal im Neuropodium und ventral im Notopodium. Neben den geringelten Kapillaborsten treten dünne Begleitborsten auf, welche die Epidermis meist gar nicht oder nur wenig durchdringen. Auch für andere Arten der Flabelligeridae sind solche Begleitborsten, welche hauptsächlich innerhalb des Gewebes terminieren, beschrieben (Salazar-Vallejo & Zhadan 2007; Salazar-Vallejo *et al.* 2008). Auch bei den Fauveliopsidae kommen solche kurzen eher internen Begleitborsten vor (Zhadan & Atroshchenko 2012). Im Notopodium alternieren die geringelten Kapil-

larborsten und die Begleitborsten miteinander von der Epidermis bis zur Basis der Borsten. Im Neuropodium sind die beiden Borstentypen in deutlich voneinander getrennten Reihen angeordnet, welche parallel verlaufen und zur Basis hin auseinander weichen.

4.3.3 Merkmalsbewertung Borsten

Sowohl Cirratulidae als auch Flabelligeridae weisen eine generelle Anordnung der Borsten aus Transversalreihen und eine Lage der Borstenbildungszone auf, welche als plesiomorph einzustufen ist und innerhalb der sedentären Polychaeten mehrfach beschrieben ist. Bisher sind auch für die anderen Arten der Cirratuliformia keine differierenden Anordnungen bekannt (Salazar-Vallejo *et al.* 2008; Zhadan & Atroshchenko 2012). Auch der Borstentyp einfacher Kapillaborsten ist innerhalb der Polychaeta weit verbreitet.

Die Rotation der Borstenreihen, in welchen die einzelnen Borsten angeordnet sind, von Borstenspitze zu Basis ist in den Abbildungen anderer Untersuchungen von Borstenanordnungen zu erkennen (Hausen & Bleidorn 2006; Hoffmann & Hausen 2007; Kieselbach & Hausen 2008), wobei es nur bei Kieselbach & Hausen (2008) explizit erwähnt wird.

Da die meisten Merkmale der Borsten bei den Cirratulidae und Flabelligeridae als plesiomorph einzustufen sind, können sie nicht dafür herangezogen werden, Verwandtschaftsverhältnisse dieser Gruppen zu begründen. Die Borstenmerkmale widersprechen jedoch nicht der Hypothese, dass Cirratulidae und Flabelligeridae näher miteinander verwandt sind.

Die kurzen Begleitborsten, wie sie bei den Flabelligeridae vorhanden sind und auch für die Fauveliopsidae beschrieben sind (Salazar-Vallejo *et al.* 2008; Zhadan & Atroshchenko 2012), unterstützen eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Taxa.

Hakenborsten mit speziellem Bildungsmodus oder eine zweite Borstenbildungszone, welche longitudinale Reihen generiert, sind bei den Cirratulidae und auch bei anderen Cirratuliformia nicht beschrieben. Diese Merkmale begründen innerhalb der sedentären Polychaeten geschlossene Abstammungsgemeinschaften (Bartolomaeus *et al.* 2005; Hoffmann & Hausen 2007), in welche die Cirratulidae oder Flabelligeridae nur unter der Annahme der Reduktion der entsprechenden Merkmale integriert werden können.

4.4 Tentakel

4.4.1 Genereller Aufbau

Die Cirratulidae lassen sich aufgrund der Anzahl der Tentakel in zwei Gruppen unterteilen. *D. concharum* ist ein Vertreter der bitentakulären Cirratulidae und *C. tentaculata* ein Vertreter der multitentakulären Cirratulidae. Die Tentakel bzw. Tentakelfilamente inserieren bei den Cirratulidae deutlich weiter posterior als die peristomialen Palpen der anderen sedentären Polychaeten. Bei den Cirratulidae ist das Peristomium mit bis zu drei borstenlosen Segmenten verschmolzen und bildet so eine längere, borstenlose Region vor den ersten borstentragenden Setigern (Glasby 2000). Meist liegt die Insertionsstelle der Tentakel bzw. Tentakelfilamente am posterioren Rand dieser borstenlosen Region wie bei *D. concharum*. Bei *C. tentaculata* inserieren die Tentakelfilamente jedoch erst am sechsten borstentragenden Segment.

Bisher wird angenommen, dass die Tentakel und Tentakelfilamente der Cirratulidae aufgrund des allgemeinen Aufbaus und der Innervierung homolog zu den peristomialen Palpen anderer sedentärer Polychaeten sind, welche umfassend als homolog erachtet werden (Binard & Jeener 1928; George 1963; Orrhage 1966; Day 1976; Rouse & Fauchald 1997; Rouse & Pleijel 2001, Orrhage & Müller 2005 u.a.). Diese Hypothese stützt sich hauptsächlich auf Aussagen von Binard und Jeener (1928), die nach umfangreicher Untersuchung der Palpen und Kopfanhänge vieler Polychaetenarten zu dem Schluss kommen, dass es weitreichende Übereinstimmungen in ihrem Aufbau und ihrer Innervierung gibt. Diese Untersuchung schließt die Tentakel und Tentakelfilamente der Cirratulidae ein. Orrhage (1966) kommt nach eigenen Untersuchungen zu derselben Schlussfolgerung.

Die drei ausschlaggebenden Merkmale für die Homologiehypothese zwischen den peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten und den Tentakeln bzw. den Tentakelfilamenten der Cirratulidae sind: (1) Weitreichende Übereinstimmungen der Morphologie beider Anhänge (Binard & Jeener 1928). (2) Die gleichartige Innervierung aus dem mittleren oder hinteren Gehirnbereichen (Binard & Jeener 1928; Orrhage 1966). Und (3) der spezielle Verlauf der Coelomräume der Palpen (Binard & Jeener 1928; Orrhage 1966). Diese ziehen bei den sedentären Polychaeten aus den peristomialen Palpen gemeinsam mit dem Palpenerv zwischen den beiden Wurzeln des Circumoesophagealkonnektivs hindurch und gehen dann in das Coelom des Peristomiums über (Binard & Jeener 1928).

Die grundsätzlichen Übereinstimmungen der Morphologie können durch die Ergebnisse dieser Arbeit bestätigt werden. Die Tentakelfilamente von *C. tentaculata* und *D. concharum* sind gefurcht und die Rinne ist mit Cilien ausgefüllt. Auch die innere Struktur der Tentakelfilamente von *C. tentaculata* weisen den gleichen Aufbau auf, wie für die peristomialen Palpen beschrieben ist. Mittig zwischen zwei longitudinalen Coelomräumen verläuft ein einzelnes, blind endendes Blutgefäß (Orrhage 1966).

Weiterhin wird durch die vorliegende Untersuchung die Innervierung aus dem posterioren Teil des Gehirns bestätigt. Jedoch werden auch Unterschiede in der Struktur der Nerven der sedentären Polychaeten und denen der Cirratulidae deutlich. Sowohl bei *D. concharum* als auch bei *C. tentaculata* ziehen die paarigen Nerven vom posterioren Gehirn in die Tentakel bzw. Tentakelfilamente. Bei *C. tentaculata* verlaufen die beiden Nerven dorsolateral in der Epidermis. An den Basen der beiden Tentakelgruppen spalten sie sich auf, innervieren jedes Tentakelfilament und enden in dessen Spitze. In unregelmäßigen Abständen zwischen Gehirn und den Basen der Tentakelfilamente gibt es Verbindungen zwischen diesen Nerven und der Längsmuskulatur. Dabei wird die Ringmuskulatur durchbrochen. Der Nerv der Tentakelfilamente könnte also neben der Innervierung der Tentakelfilamente eine zusätzliche Funktion zu haben. Solche Anbindungen der Nerven an die Längsmuskulatur wurden in den bisherigen Untersuchungen der Tentakelfilamente von *C. tentaculata* nicht beschrieben (Binard & Jeener 1928; Orrhage 1966). Aufgrund der Lage sind vergleichbare Verbindungen bei den Nerven der peristomialen Palpen anderer sedentärer Polychaeten vermutlich nicht vorhanden und bisher so auch nicht beschrieben.

Das dritte Merkmal, welches laut Binard und Jeener (1928) alle peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten gemeinsam aufweisen und daher die Homologiehypothese stützt, konnte für *C. tentaculata* in dieser Arbeit jedoch nicht nachgewiesen werden: der spezielle Verlauf der Coelomräume der Palpen, dem Orrhage in seinen Untersuchungen der Kopfanhänge ebenfalls großen Wert beimisst (Orrhage 1966; Orrhage 1980). Jedoch werden sowohl in den Untersuchungen von Orrhage (1966) als auch in denen von Binard und Jeener (1928) keine eindeutigen Angaben zum weiteren Verlauf der Coelomräume der Tentakelfilamente von *C. tentaculata* gemacht, nachdem diese in das sechste Setiger übergegangen sind.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Verlauf der Coelomräume der Tentakelfilamente von *C. tentaculata* verfolgt. Beide in einem Tentakel vorhandenen Coelomräume gehen kontinuierlich in das Coelom des sechsten Setigers über, was ein Hinweis auf einen segmentalen Ursprung der Tentakelfilamente ist. Die Nerven ziehen intraepithelial

zum Gehirn. Coelomräume, welche diese Nerven nach frontal begleiten, treten nicht auf.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, dass die drei Merkmale, welche die Homologie zwischen den peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten und den Tentakeln bzw. Tentakelfilamente der Cirratulidae stützen, auf die Tentakelfilamente nicht vollständig zutreffen. Der Nerv weist bei *C. tentaculata* deutliche strukturelle Unterschiede im Vergleich mit den Palpenerven auf und die Coelomräume der Tentakelfilamente weisen eindeutig auf einen segmentalen Ursprung dieser hin. Die beiden Arten der Anhänge - die Palpen der sedentären Polychaeten und die Tentakel bzw. Tentakelfilamente der Cirratulidae - inserieren an zwei unterschiedlichen Körperregionen, welche in der Entwicklung bereits früh voneinander getrennt sind.

Damit ist nicht nur die Hypothese einer Homologie zwischen den peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten und den Tentakeln bzw. Tentakelfilamenten der Cirratulidae stark geschwächt. Es fehlt ebenso die morphologische Grundlage zu der Annahme, die Tentakelfilamente der Cirratulidae als peristomiale Strukturen zu werten, wie es als Merkmal von vielen Autoren zu Grunde gelegt wird (Rouse & Fauchald 1997; Rouse & Pleijel 2001).

4.4.2 Entwicklung

Auch die Entwicklung der Tentakelfilamente während der Ontogenese von *C. tentaculata* lässt Zweifel an dem peristomialen Ursprung aufkommen. Bei Spionidae beispielsweise haben dreißig Tage alte Larven mit zwölf Setigern zwei gut ausgebildete peristomiale Palpen, deren Ursprung eindeutig dem Peristomium zugeordnet werden kann (Blake & Kudenov 1981). Für *D. concharum* ist beschrieben, dass die Tiere ab einer Größe von 16 Setigern einen gut ausgebildeten Tentakel lateral am vorderen Körper aufweisen (Mesnil & Caullery 1898). Die genaue Position geben die Autoren nicht an.

In Larven und juvenilen Entwicklungsstadien von *C. tentaculata* treten zu keiner Zeit am Peristomium Tentakelfilamente oder andere Anhänge auf (Wilson 1936; Blake 1975; eigene Beobachtungen). In den Untersuchungen von Wilson (1936) zur Entwicklung von *C. tentaculata* gibt es bei einem drei Monate alten juvenilen Wurm mit 14 Setigern gerade eine Knospe, welche vermutlich die eines Tentakelfilaments ist. Diese Knospe befindet sich posterior des Peristomiums und auch posterior der borstenlosen Region, welche aus zwei bis drei borstenlosen Segmenten entstanden ist, zwischen dem ersten und zweiten borstentragenden Setiger (Wilson 1936). Bei einem neun Monate alten

Wurm sind es zwei kurze Tentakelfilamente, welche sich an der Grenze zwischen dem zweiten und dritten Segment befinden und eher dem dritten Setiger zugeordnet werden sollten (Wilson 1936). Bei Adulti von *C. tentaculata* inserieren die Tentakelfilamente ausnahmslos am sechsten borstentragenden Segment. Während der Ontogenese muß es also zu einer posterioren Verschiebung der Tentakelfilamente bis zum sechsten Setiger kommen. Es konnte bisher nicht geklärt werden auf welche Weise die posteriore Verschiebung der Tentakelfilamente in der Ontogenese von *C. tentaculata* erfolgt. Es gibt zwei Möglichkeiten. (1) Die Tentakelfilamente werden jedes Mal abgebaut und entstehen an weiter hinten liegender Stelle neu (Wilson 1936). Hierfür gibt es bisher jedoch weder bei Cirratulidae noch bei anderen Polychaetenarten Belege oder Beobachtungen. Zwischenformen mit parallel an zwei Setigern auftretenden Tentakelfilamenten oder gänzlich ohne Tentakelfilamente sind bisher nicht bekannt. (2) Die ersten Tentakelfilamente, welche am ersten oder zweiten Setiger entstanden sind, wachsen nach posterior oder werden verschoben. Gegen diese Hypothese spricht jedoch der eindeutige Übergang der Tentakelcoelome in den Coelomraum des sechsten Setigers, so dass davon auszugehen ist, dass diese Tentakelfilamente auch am sechsten Setiger entstanden sind.

In beiden Fällen sollte es aber Stadien von *C. tentaculata* geben, welche die Tentakelfilamente an Setigern tragen, welche anterior des sechsten liegen und daher eventuell nicht der Art *C. tentaculata* zugeordnet, sondern als eigene Art beschrieben wurden. Tatsächlich gibt es hierfür Hinweise. So gleicht die Art *Cirratulus norvegicus* *C. tentaculata* weitgehend. Einziges Unterscheidungsmerkmal zwischen Adulti von *C. tentaculata* und der Art *C. norvegicus* ist die Insertionsstelle der Tentakelfilamente, welche bei *C. norvegicus* am dritten Setiger liegt (George 1963). Die von Wilson (1936) beschriebene neun Monate alte, juvenile Form trägt die Tentakelfilamente ebenfalls am dritten Setiger. Die Vermutung, es handle sich bei *C. norvegicus* um eine juvenile Form von *C. tentaculata* liegt nahe (Wilson, 1936; George 1963). Blake (1975) diskutiert eine ähnliche erschwerte Zuordnung der juvenilen Formen zu der dazugehörigen Adultform bei *Cirriformia spirabrancha* aufgrund untypischer Entwicklungsstadien und weist auf mögliche, falsche Artneubeschreibungen hin. Bei dieser Art tritt in den juvenilen Formen eine Merkmalskombination aus frontal liegenden Branchialfilamenten und zweizähligen Borsten auf, welche weder in den Adulti dieser Art noch in Adulti anderer Cirratulidenarten zu finden ist (Blake 1975).

Genauso offen wie die Frage nach der Art der posterioren Verschiebung der Tentakelfilamente bleibt die Frage, wann und auf welche Weise es zur Multiplikation der Tentakelfilamente kommt. Zur Klärung dieser Fragen müsste die Entwicklung der

Tentakelfilamente von *C. tentaculata* regelmäßig und über einen längeren Zeitraum beobachtet werden.

Day (1967) geht davon aus, dass die Tentakelfilamente der Cirratulidae ausnahmslos vom posterioren Rand des Peristomiums ausgehen. In histologischen Schnitten hätte er erkennen können, dass sich in Vertretern von *Cirriformia* und *Cirratulus* der hintere Rand des Peristomiums dorsal bis über die borstentragenden Segmente ausdehnt und die Tentakelfilamente an entsprechender Stelle diesem peristomialen Lappen entspringen (Day 1967). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit widersprechen dieser Darstellung. Ein peristomialer Lappen würde sich in Querschnitten der anterioren Segmente zumindest durch eine doppelagige Epidermis darstellen. Konsequenterweise sollten auch die Blutgefäße und Coelomräume der Tentakelfilamente innerhalb eines solchen Lappens verlaufen. In den Schnitten, welche im Rahmen dieser Arbeit angefertigt wurden, sind sowohl die Epidermis als auch die Ringmuskulatur anterior der Tentakelfilamente vollständig geschlossen. Die Blutgefäße und Coelome der Tentakelfilamente gehen in entsprechende Strukturen des Segments über. Zusätzliche epidermale Schichten oder nach frontal ins Peristomium verlaufende Coelomräume sind nicht vorhanden.

4.4.3 Funktion

Es wird allgemein anerkannt, dass die peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten eine Funktion im Zusammenhang mit der Nahrungssuche bzw. Nahrungsaufnahme haben. Die Palpen dienen mit der bewimperten Rinne als Hilfsmittel, um Detritus abzugrasen oder werden als Fanginstrument genutzt (Fauchald & Jumars 1979). Nahrungspartikel werden dabei durch die Cilienrinne zur Mundöffnung transportiert. Auch die Tentakel und Tentakelfilamente der Cirratulidae sind gefurcht und die Furche ist von Cilien ausgefüllt. Aufgrund dieser charakteristischen Ausprägung wird meist davon ausgegangen, dass die Tentakelfilamente der Cirratulidae ebenso der Nahrungsaufnahme bzw. der Selektion von Nahrung dienen. Die Cirratulidae gelten häufig als Detritusfresser, welche ihre Tentakelfilamente zur Nahrungssuche nutzen (Fauchald & Jumars 1979). Flattely (1916) dagegen schließt eine Beteiligung der Tentakelfilamente bei der Nahrungssuche aus und gibt an, dass die Cirratulidae zum Fressen ausschließlich den Pharynx nutzen. Beobachtungen des Fressvorgangs von *Dodecaceria fimbriata* und *D. concharum* geben eindeutige Hinweise auf die Beteiligung der Tentakel am Fressvorgang. In der Cilienrinne der Tentakel wird eine Mucusschicht aufgebaut, in welcher die Nahrungspartikel gebunden werden. Dieser Mucus wird

dann von den Palpen in an der Mundöffnung abgestreift und durch Kontraktionen des Buccalorgans in den Mund befördert (Gibson 1992).

In Verhaltensstudien an *Cirriformia filigera*, einem Vertreter der multitentakulären Cirratulidae, wurde beobachtet, wie in einem Aquarium gehaltene Tiere, welche im Sediment vergraben waren, mit den Tentakelfilamenten die Sedimentoberfläche abtasten. Partikel wurden in der Cilienrinne bis unter die Sedimentoberfläche transportiert. Die Autoren folgern aus diesen Beobachtungen, dass die Partikel unterhalb der Sedimentoberfläche bis zur Mundöffnung weitertransportiert werden (Pardo & Amaral 2004). Offen bleibt in den Beschreibungen, in welcher Form der Weitertransport der Partikel stattfinden könnte. Dabei sollte beachtet werden, über welche Distanz die Partikel transportiert werden müssen. Die Tentakelfilamente befinden sich bei *Cirriformia filigera* zwischen dem vierten und sechsten borstentragenden Segment. Davor befindet sich außerdem eine borstenfreie Region, welche vermutlich aus bis zu drei verschmolzenen Segmenten besteht. In allen im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten der Cirratulidae gibt es anterior der Tentakelfilamente keine Verlängerung der Cilienrinne. Auch in den Schnittpräparaten gibt es keinerlei Hinweise auf andere Strukturen, welche einen kontinuierlichen Transport von Partikeln bis zur Mundöffnung gewährleisten können. Ein Transport von Nahrungspartikeln, welcher ausschließlich über die Epidermis stattfindet, ist unter Berücksichtigung der Distanz zwischen Insertionsstelle der Tentakelfilamente und Mundöffnung sehr unwahrscheinlich.

Pardo und Amaral (2004) haben bei *Cirriformia filigera* vereinzelt beobachtet, dass die Tentakelfilamente in das Sediment zurückgezogen wurden und ohne Partikelanhaftungen wieder herausgestreckt wurden. Sie vermuten, dass die Tentakelfilamente mit einem ähnlichen Vorgang an der Mundöffnung abgestreift wurden, wie von Gibson (1992) für *Dodecaceria*-Arten beschrieben. Da ein solches Verhalten nur vereinzelt beobachtet wurde, ist nicht davon auszugehen, dass dies die grundsätzliche Art der Nutzung der Tentakelfilamente ist.

Eine Beteiligung der Tentakelfilamente beim Futtererwerb bei *C. tentaculata* erscheint durch die Vergrößerung des Radius, aus dem Partikel aufgenommen werden können, sinnvoll, jedoch als alleinige Art des Futtererwerbs zu wenig effizient. Durch die Distanz von Tentakelfilament und Mundöffnung steht nicht die gesamte Länge des Tentakelfilaments zur Verfügung. Auch fehlt bei *C. tentaculata* eine wie für *D. concharum* beschriebene Mucusschicht, in der die Nahrungspartikel gebunden werden können. Wie groß der Anteil der Nutzung der Tentakelfilamente für die Nahrungsaufnahme im Vergleich mit dem Fressvorgang durch den Pharynx ist, bleibt offen. Da die

Tentakelfilamente spät in der Ontogenese gebildet werden (Wilson 1936; Blake 1975), muss bis zum Erreichen einer für die Nutzung effizienten Länge die Ernährung auf andere Art erfolgen, beispielsweise durch die Nutzung des Pharynx. Blakes (1975) Beobachtungen sprechen für diese Form der Ernährung. Er beobachtet dass die juvenilen Tiere mit der Nahrungsaufnahme beginnen, sobald der Proboscis vollständig ausgebildet ist, was mit der Metamorphose im Alter von sieben Tagen einhergeht (Blake 1975). In dieser Untersuchung konnte Blake die Entwicklung bis zu einem Alter von 61 Tagen beobachten, bis zu diesem Zeitpunkt traten noch keine Tentakelfilamente auf.

Die möglicherweise sensorische Funktion der Tentakel oder Tentakelfilamente der Cirratulidae wurde bisher wenig beachtet. In den Palpen von Spionidae sind Ciliengruppen nachgewiesen, welche nicht direkt am Partikeltransport beteiligt sind und für die eine chemosensitive Funktion angenommen wird (Forest & Lindsay 2008). Die Möglichkeit, Bedingungen an der Oberfläche evaluieren zu können, wäre sinnvoll für ein hemisessiles Tier, welches hauptsächlich im Gezeitenbereich im Sediment vergraben ist. Dafür kämen chemosensitive, osmosensitive oder mechanorezeptive Reize in Frage. Hinweise auf photorezeptive Strukturen wie sie für die Tentakelkrone von einigen Sabellidae und Serpulidae beschrieben ist, gibt es für die Cirratulidae nicht.

4.4.4 Merkmalsbewertung Tentakelfilamente

Kopfanhänge sind innerhalb der Polychaeten weit verbreitet. Orrhage homologisiert die peristomialen Palpen vieler sedentärer und auch die prostomialen Palpen der erranten Polychaeten aufgrund der Übereinstimmungen der Innervierung miteinander, so dass innerhalb der Polychaeten die Palpen als plesiomorphes Merkmal vorliegen (Orrhage 1966; Orrhage 1980; Orrhage 1993; Orrhage 1995; Orrhage & Müller 2005). Zur Klärung verwandtschaftlicher Verhältnisse sollten daher weitreichende zusätzliche Übereinstimmungen vorliegen. Die Insertionsstelle am Peristomium innerhalb der sedentären Polychaeten stellt möglicherweise einen abgeleiteten Zustand dar, welcher als Apomorphie für die sedentären Polychaeten gewertet wird (siehe Bartolomaeus *et al.* 2005 zur Merkmalsbewertung der Palpen). Derzeit wird angenommen, dass bereits im Grundmuster der sedentären Polychaeten ein paar peristomialer Kopfanhänge vorhanden sind (Purschke 2002; Struck *et al.* 2011). Die Tentakel bzw. Tentakelfilamente der Cirratulidae werden weitgehend als homolog zu diesen peristomialen Palpen angesehen und aufgrund dessen wird auch ihnen ein peristomialer Ursprung zugeschrieben (Binard & Jeener 1928; George 1963;

Orrhage 1966; Day 1976; Rouse & Fauchald 1997; Rouse & Pleijel 2001, Orrhage & Müller 2005 u.a.). Im Rahmen dieser Arbeit kann nicht abschließend festgestellt werden, ob es sich bei den Tentakeln bzw. Tentakelfilamenten der Cirratulidae um evolutive Neubildungen oder um sehr stark modifizierte Kopfanhänge handelt. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen die grundsätzlichen anatomischen Übereinstimmungen und auch die gleichartige Innervierung aus dem posterioren Gehirn. Im Gegenzug jedoch treten auch deutlich Merkmale hervor, welche gegen eine solche Homologiehypothese sprechen. Beispielsweise weisen die vorliegenden Ergebnisse klar auf einen segmentalen Ursprung der Tentakelfilamente für *C. tentaculata* hin, wie bereits von Wilson (1936) beschrieben. Gesicherte Erkenntnisse über den Ursprung der Tentakel der bitentakulären Cirratulidae durch ontogenetische Beobachtungen liegen derzeit nicht vor. Da es aber innerhalb der Cirratulidae keinen Vertreter gibt, welcher die Tentakel bzw. Tentakelfilamente am Peristomium trägt, sollte der peristomiale Ursprung der Tentakel bzw. Tentakelfilamente von Cirratuliden zurück gewiesen werden. Die peristomialen Palpen der sedentären Polychaeten und die segmentalen Tentakel bzw. Tentakelfilamente der Cirratulidae inserieren also an verschiedenen Körperregionen, welche in der Ontogenese bereits früh separiert sind. Dies steht in klarem Gegensatz zu der Annahme des homologen peristomialen Ursprungs der Tentakel und Tentakelfilamente der Cirratulidae und der peristomialen Palpen anderer sedentärer Polychaeten.

Innerhalb der Polychaeten gibt es keine weiteren Arten, welche segmentale Anhänge wie die Cirratulidae besitzen. Neben der Insertion an unterschiedlichen Körperregionen sprechen auch andere Merkmale gegen diese Homologisierung. Dazu zählt das deutlich spätere Auftreten der ersten Tentakelfilamente während der Ontogenese bei den Cirratulidae und auch die damit verbundenen Einschränkungen die Funktion der Anhänge betreffend. Während die Nutzung zur Nahrungsaufnahme bei den meisten sedentären Polychaeten gesichert nachgewiesen ist, bleibt die Funktion im Rahmen der Nahrungsaufnahme für die Tentakelfilamente ungesichert. Zuletzt treten ebenfalls zwei Merkmale im Rahmen der Innervierung hervor, welche gegen eine mögliche Homologisierung von peristomialen Palpen und den Anhängen der Cirratulidae sprechen. Zum einen ist das das Fehlen der den intraepithelialen Nerv begleitenden Coelomräume, wie sie bei den anderen sedentären Polychaeten beschrieben sind. Zum anderen sind das die bisher einzig bei *C. tentaculata* bekannten Verbindungen des Tentakelnervs zur Längsmuskulatur.

Innerhalb der Gruppe der Cirratuliformia, welche zu den sedentären Polychaeten zählen, gibt es nach Berücksichtigung der Ergebnisse dieser Arbeit keine Hinweise mehr

auf das Vorhandensein von peristomialen Palpen. Acrocirridae, Ctenodrilidae und Fauveliopsidae weisen keinerlei Kopfanhänge auf und für eine *Sternaspis*-Art existiert eine einzige Beschreibung von langen Palpen (*Sternaspis spinosa*, Sluiter 1882), welche jedoch bisher nicht weiter validiert wurde (siehe Sendall & Salazar-Vallejo 2013, Erläuterungen zu *S. spinosa*). Die Palpen der Flabelligeridae haben nach Spieß (1975) und Salazar-Vallejo *et al.* (2008) einen prostomialen Ursprung.

Innerhalb der Cirratulidae gibt es für die Tentakel zwei Merkmalszustände: (1) Das Vorliegen von genau einem Paar Tentakel bei den bitentakulären Cirratulidae und (2) die Multiplikation in zwei Gruppen von Tentakelfilamenten bei den multitentakulären Cirratulidae. Grundsätzlich können diese beiden Formen auf eine homologe genetische Information, Anhänge mit diesem Aufbau an einem Segment auszubilden, zurückgehen.

4.5 Phylogenetische Bewertung

4.5.1 Monophylie der Cirratulidae

Derzeit wird von vielen Autoren angezweifelt, dass die Cirratulidae sensu strictu als monophyletische Gruppe angesehen werden können (siehe Rouse & Pleijel 2001; Rouse & Pleijel 2003; Rousset *et al.* 2007). Traditionell wurden morphologisch sehr unterschiedliche Taxa in die Cirratulidae eingeordnet. Grundlage dafür waren meist Übereinstimmungen einzelner Merkmale (Rouse & Pleijel 2001; Rouse & Pleijel 2003; Osborn & Rouse 2011). In den letzten Jahrzehnten wurden Acrocirridae, Ctenodrilidae, Cossuridae, *Pseudocirratulus kingstonensis*, *Raricirrus* und *Heterospio* aus den Cirratulidae ausgeschlossen, so dass die meisten Autoren derzeit davon ausgehen, dass die Cirratulidae zumindest paraphyletisch sind (Rouse & Pleijel 2001). Bisher sind keine eindeutigen Apomorphien für die Cirratulidae bekannt. Rouse & Fauchald (1997) führen als einzige Apomorphie „spines“ an, welche aber auch bei anderen Taxa vorhanden sind.

Bereits historisch wurden die Cirratulidae aufgrund der Ausprägung von Tentakel und Tentakelfilamenten unterschieden (Mesnil & Caullery 1898).

Es gibt bisher keine molekularen Ansätze, welche speziell auf die Untersuchung zur Phylogenie der Cirratulidae ausgerichtet sind. In den meisten Untersuchungen zur Phylogenie der Annelida waren nur Vertreter einer Cirratulidengruppe eingeschlossen, so dass diese Untersuchungen keinerlei Hinweise bezüglich der Monophylie der Cirratulidae geben (z. B. Bleidorn *et al.* 2003a; McHugh *et al.* 2005; Capa *et al.* 2011;

Struck *et al.* 20011; Capa *et al.* 2012; Kvist & Siddall 2013). In den molekularen Untersuchungen von Rousset *et al.* (2004) sind die Cirratulidae insgesamt monophyletisch, wobei die multitentakulären Cirratulidae paraphyletisch und die bitentakulären Cirratulidae monophyletisch sind. Hall *et al.* (2004) präsentieren ebenfalls einen Stammbaum, in welchem die Cirratulidae monophyletisch sind. Die Autoren haben allerdings nur einen Vertreter der multitentakulären Cirratulidae eingeschlossen. Die bitentakulären Cirratulidae sind in dieser Untersuchung paraphyletisch (Hall *et al.* 2004).

Sowohl bei den bitentakulären Cirratulidae als auch bei den multitentakulären Cirratulidae ist die Kutikula über dem Nuchalorgan deutlich dicker als über der Epidermis und nicht zusätzlich durch weitere Strukturen, wie beispielsweise das „paving-stone-like cover“ bei den Sabellidae, ergänzt. Dies ist nach heutigem Erkenntnisstand in dieser Form einzigartig innerhalb der Polychaeta und könnte als Apomorphie gewertet werden, welche die Cirratulidae als monophyletisch begründet. Bis dato sind jedoch nicht alle Vertreter der Cirratuliformia untersucht. Bei den Fauveliopsidae ist die Kutikula über dem Nuchalorgan dünner als über der Epidermiszellen und ebenfalls nicht durch andere Strukturen überdeckt (Purschke 1997).

Die Tentakel bzw. Tentakelfilamente mit segmentalem Ursprung können bei Annahme der Monophylie der Cirratulidae ebenfalls gut integriert werden. Auch wenn man an der Homologie der Anhänge von Cirratulidae mit den peristomialen Palpen anderer sedentärer Polychaeten festhielte, die Insertionsstelle an einem Segment bzw. am hinteren Rand der borstenlosen, aus bis zu drei Segmenten bestehenden Region ist für diese Strukturen bisher bei keiner weiteren sedentären Polychaetenart beschrieben und kann als apomorph gewertet werden.

4.5.2 Position der Cirratulidae innerhalb der sedentären Polychaeten

Bisher gibt es keine gut begründeten Hypothesen zu den Verwandtschaftsverhältnissen der Cirratulidae. Die Cirratulidae wurden zum einen häufig in die Nähe der Spionidae zum anderen auch nahe der Terebellidae eingeordnet (siehe Fauchald & Rouse 1997). Wie viele weitere Arten der sedentären Polychaeten besitzen sowohl die Spionidae als auch die Terebellidae Hakenborsten, welche in ihrer Struktur und in der Art ihrer Bildung weitgehend übereinstimmen. Die große Gruppe der Hakenborsten tragenden, sedentären Polychaeten besteht aus den Spionidae, Poecilochaetidae, Trochochaetidae, Magelonidae, Protodrilidae, Orbiniidae, Paraonidae, Capitellidae, Maldanidae, Arenicolidae, Psammodrilidae, Sabellariidae, Chaetopteridae, Sabellida sensu Rouse & Fauchald (1997), Terebellida sensu Dales (1962) und Pogonophora

(Siboglinidae) (Bartolomaeus *et al.* 2005). Die Cirratulidae weisen am gesamten Körper in beiden Rami ausschließlich Kapillarborsten auf. In die Gruppe der Hakenborsten tragenden, sedentären Polychaeten ließen sich die Cirratulidae daher nur unter der Annahme der Reduktion dieser Hakenborsten integrieren. Es sind weitere Merkmale in verschiedenen Subgruppen um die Spionidae und Terebellidae zu finden, welche bei den Cirratulidae nicht vorhanden sind.

Innerhalb der Hakenborsten tragenden, sedentären Polychaeten weisen einige Arten ein identisches „paving- stone- like cover“ über der Kutikula des Nuchalorgans auf, welches von den Mikrovilli der Stützzellen gebildet wird. Eine derartige Modifikation der Stützzellmikrovilli ist bei Spionidae, Trochochaetidae, Poecilochaetidae, Sabellidae, Protodrilidae, Capitellidae, Paraonidae und Orbiniidae nachgewiesen (Schlötzer- Schrehardt 1986; Schlötzer- Schrehardt 1987; Purschke 1990; Rhode 1990; Purschke 1997; Hausen 2001; Jelsing 2002; Jelsing 2003; Purschke 2005; Koch 2005; Jelsing & Eibye-Jacobsen 2010; Kieselbach 2012). Aufgrund von eindeutigen Übereinstimmungen eines larvalen ciliären Sinnesorgans, welches bei Spionidae, Trochochaetidae und Poecilochaetidae beschrieben ist, lassen sich die Magelonidae und die Sabellariidae ebenfalls in diese Gruppe integrieren, deren Nuchalorgane dann reduziert sein müssen (Hausen 2007; Kieselbach 2012). Weiterhin weisen die Spionidae und andere der oben genannten Taxa eine zweite caudale Borstenbildungszone auf, welche zusätzliche longitudinale Borstenreihen generiert (Bartolomaeus *et al.* 2005; Hausen 2005a; Hoffmann & Hausen 2007). Die Cirratulidae besitzen keines dieser Merkmale, welche Verwandtschaftsverhältnisse um die Spionidae schlüssig begründen. Weiterhin fehlt den einfachen Borsten der Cirratulidae eine Struktur, welche als „Kapuze“ beschrieben wird und bei Spionidae und einigen anderen der oben genannten Taxa vorhanden ist (Bartolomaeus *et al.* 2005).

Die Terebellida weisen gemeinsam mit einigen anderen Arten der Hakenborsten tragenden, sedentären Polychaeten ein anteriores ventrales Drüsenfeld auf, welches der Röhrenbildung dient (Bartolomaeus *et al.* 2005). Eine solche Struktur ist bei den Cirratulidae nicht vorhanden. Im Gegensatz zu den Cirratulidae treten in der nahen Verwandtschaft der Terebellidae die notopodialen Borsten in Bündeln auf und die Kapillarborsten sind in den Neuropodien reduziert (Bartolomaeus *et al.* 2005; Hausen 2005a).

Die Cirratulidae ließen sich nur unter der Annahme von massiven Veränderungen in die Gruppe der Hakenborsten tragenden, sedentären Polychaeten integrieren. Keines der oben genannten Merkmale, welche charakteristisch für eine Gruppe um die Spionidae bzw. für eine Gruppe um die Terebellida sind, ist bei den Cirratulidae

zu finden. Es müsste für jedes Merkmal eine Reduktion innerhalb der Cirratulidae angenommen werden. Da es ebenfalls kein gemeinsames Merkmal gibt, welches die nähere Verwandtschaft zu den Spionidae bzw. den Terebellida begründet, ist diese Hypothese abzulehnen. Es ist sparsamer anzunehmen, dass die Cirratulidae innerhalb der sedentären Polychaeten außerhalb der Gruppe der Hakenborsten tragenden, sedentären Polychaeten einzuordnen sind und eine basale Stellung innerhalb der sedentären Polychaeten einnehmen.

4.5.3 Position der Cirratulidae innerhalb der Cirratuliformia

Die Gruppe der Cirratuliformia sensu Rouse & Pleijel (2001) umfasst die Cirratulidae, Acrocirridae, Flabelligeridae, Fauveliopsidae, Poeobiidae, Ctenodrilidae, Flotidae und *Sternaspis*. Die Unterstützung für diese Gruppe ist anhand bisher bekannter morphologischer Merkmale jedoch nur schwach. Salazar-Vallejo *et al.* (2008) begründen diese Gruppe durch ein synapomorphes Fehlen von einfachen neuropodialen Borsten und Analcirri. Dieses Fehlen ist jedoch innerhalb der sedentären Polychaeten auch bei anderen Taxa zu finden. Rouse & Pleijel (2003) führen ein anteriores Segmentalorgan als Apomorphie der Cirratuliformia an. Ähnliche Modifikation der anterioren Nephridien mit Reduktion der anderen Paare gibt es auch bei anderen Arten der sedentären Polychaeten, beispielsweise bei Sabellariidae und Sabellidae (Dales 1952). In den meisten molekularen Analysen findet die Gruppe der Cirratuliformia ebenfalls nur schwache oder keine Unterstützung (Rousset *et al.* 2004; Colgan *et al.* 2006; Rousset *et al.* 2007; Struck *et al.* 2008; Kvist & Siddall 2013).

Jedoch gibt es innerhalb der Cirratuliformia schlüssig begründete Verwandtschaftsverhältnisse. In aktuellen Untersuchungen werden die Flotidae und *Poeobius* in die Flabelligeridae integriert (Rouse & Pleijel 2003; Burnette *et al.* 2005; Salazar-Vallejo *et al.* 2008). Die anterioren Bereiche der Flabelligeridae, Acrocirridae, Fauveliopsidae und *Sternaspis* können retrahiert werden, was diese Gruppe als monophyletisch innerhalb der Cirratuliformia begründen könnte (Rouse & Pleijel 2003). Die Acrocirridae weisen mit den Flabelligeridae spezifische Übereinstimmungen im Integument und der Borstenart auf (Mesnil 1899; Rouse 2000; Salazar-Vallejo *et al.* 2008). Die gesamte Epidermis ist von komplex aufgebauten Papillae bedeckt. Auch die Fauveliopsidae weisen interramale Papillae auf, welche in ihrer Struktur mit denen von Flabelligeridae und Acrocirridae übereinstimmen, so dass die Homologie dieser Papillae wahrscheinlich ist (Fauchald 1972; Fauchald & Rouse 1997).

Traditionell wurden die Ctenodrilidae, welche weder Kopfanhänge noch Tentakel besitzen, häufig aufgrund der fadenförmigen Kiemen, welche dorsal am gesamten Körper entspringen, innerhalb der Cirratulidae eingeordnet (Caullery & Mesnil 1897; Fauvel 1927). Da die Kiemen jedoch innerhalb der Polychaeten mehrfach segmental angelegt sind, kann dieses Merkmal nicht zur Begründung einer monophyletischen Gruppe bestehend aus Cirratulidae und Ctenodrilidae herangezogen werden. Sowohl morphologische Untersuchungen (Gelder & Palmer 1976; Rouse & Pleijel 2003) als auch molekulare Analysen (Bleidorn *et al.* 2003b; Struck & Purschke 2005; Rousset *et al.* 2007) bekräftigen aber die Hypothese, dass die Ctenodrilidae innerhalb der Cirratulidae einzuordnen sind. In anderen Untersuchungen sind die Ctenodrilidae eine eigenständige Gruppe innerhalb der Cirratuliformia (Salazar-Vallejo *et al.* 2008). In molekularen Analysen wird eine Affinität der Ctenodrilidae mit *Dodecaceria* deutlich (Bleidorn *et al.* 2003b). Für die Ctenodrilidae fehlen Ergebnisse ultrastruktureller Untersuchungen, so dass ihre Position innerhalb der Cirratuliformia hier nicht zufriedenstellend bestimmt werden kann.

Die Übereinstimmungen der Augen von Cirratulidae, Flabelligeridae und Fauveliopsidae unterstützen die Hypothese, dass diese drei Taxa innerhalb der Cirratuliformia näher miteinander verwandt sind. Die Lage der Perikaryen der sensorischen Zellen sowie der spezifische Verlauf der sensorischen Dendriten stimmen in allen untersuchten Vertretern der drei Taxa überein und ist bisher in dieser Form bei keinem weiteren Taxon der Polychaeten bekannt. Zusätzlich ist den Augen bei Cirratulidae und Fauveliopsidae gemeinsam, dass die optische Höhle apikal von der Kutikula bedeckt wird und es in der näheren Umgebung der Augen weitere monociliäre, sensorische Zellen gibt. Bei den Flabelligeridae ist die optische Höhle komplett von sensorischen Dendriten und Pigmentzellen umgeben. Purschke (2011) kommt dennoch zu dem Schluss, dass die Ocelli der Fauveliopsidae eine reduzierte Form der Augen der Flabelligeridae sein können, welche von Spieß (1975) beschrieben wurden. Dies könnte auch auf die Cirratulidae übertragen werden. Die Übereinstimmungen der Augen lassen die Hypothese zu, dass auch die Augen der Cirratulidae eine reduzierte Form der Flabelligeridenaugen sind. Denkbar wäre auch der Umkehrschluß, dass die Augen der Flabelligeridae eine weiterentwickelte Form der Augen von Cirratulidae bzw. Flabelligeridae sind. Durch die Annahme der Homologie der Augen in den drei Taxa, kann eine Gruppe begründet werden, welche die Cirratulidae, die Flabelligeridae und die Fauveliopsidae enthält. Auch in aktuellen molekularen Untersuchungen gibt es Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft von Cirratulidae und Flabelligeridae (Kvist & Siddall 2013).

Aus den Ergebnissen dieser Arbeit und den aus der Literatur bekannten, schlüssigen Merkmalen lassen sich zwei Hypothesen zur Position der Cirratulidae innerhalb der Cirratuliformia ableiten:

Hypothese a: Die Cirratulidae sind monophyletisch (Abb. 25 A). Apomorphien der Cirratulidae sind dann die über dem Nuchalorgan verdickte Kutikula sowie die Tentakel mit segmentalem Ursprung als Apomorphie zu werten. Bisher fehlt jedoch der endgültige Beweis, dass es sich bei den Tentakeln der bitentakulären Cirratulidae um segmentale Strukturen handelt. Innerhalb der Cirratulidae sind die multitentakulären Cirratulidae aufgrund der Vervielfachung der Tentakel in zwei Gruppen von Tentakelfilamenten wiederum als Monophylum begründet. Für die bitentakulären Cirratulidae gibt es derzeit keine begründende Apomorphie, so dass diese Gruppe auch paraphyletisch sein könnte.

Innerhalb der Cirratuliformia würde ein Taxon bestehend aus Flabelligeridae (inklusive Poeobiidae und Flotidae), Acrocirridae, Fauveliopsidae und *Sternaspis* mit retrahierbarem anterioren Bereich und zusätzlich durch die komplex aufgebauten Papillae der Epidermis begründet. Dieses Taxon würde die Schwestergruppe der Cirratulidae bzw. eines Taxons bestehend aus Cirratulidae und Ctenodrilidae darstellen (Abb. 25 A).

Die bei den Cirratulidae und den Fauveliopsidae und Flabelligeridae auftretenden Ocelli mit dem speziellen Verlauf der sensorischen Dendriten wären dann in diesem Szenario im Grundmuster der Cirratuliformia einzusetzen. Zumindest innerhalb der Flabelligeridae wäre es in den Ocelli zu einer Vervielfältigung der Zellen und zu einem Verschluss der optischen Höhle durch die sensorischen Dendriten gekommen. Bei *D. concharum*, welche im adulten Zustand keine Augen besitzen, wäre diese Form der Ocelli reduziert. Es müsste jedoch geprüft werden, welche ultrastrukturellen Merkmale die Augen der epitoken Stadien aufweisen. Zumindest *C. tentaculata* hätten innerhalb der multitentakulären Cirratulidae die typischen larvalen, rhabdomerischen Ocelli reduziert. Andere Cirratulidenlarven sind bisher nicht ultrastrukturell untersucht.

Hypothese b: Die Cirratulidae sind paraphyletisch (Abb. 25 B). Dabei können die multitentakulären Cirratulidae aufgrund der Multiplikation der Tentakel als monophyletisch gewertet werden. Die bitentakulären Cirratulidae zweigen basal innerhalb der Cirratuliformia ab. Für die bitentakulären Cirratulidae gäbe es in diesem Szenario ebenfalls keine begründende Apomorphie, so dass diese Gruppe auch

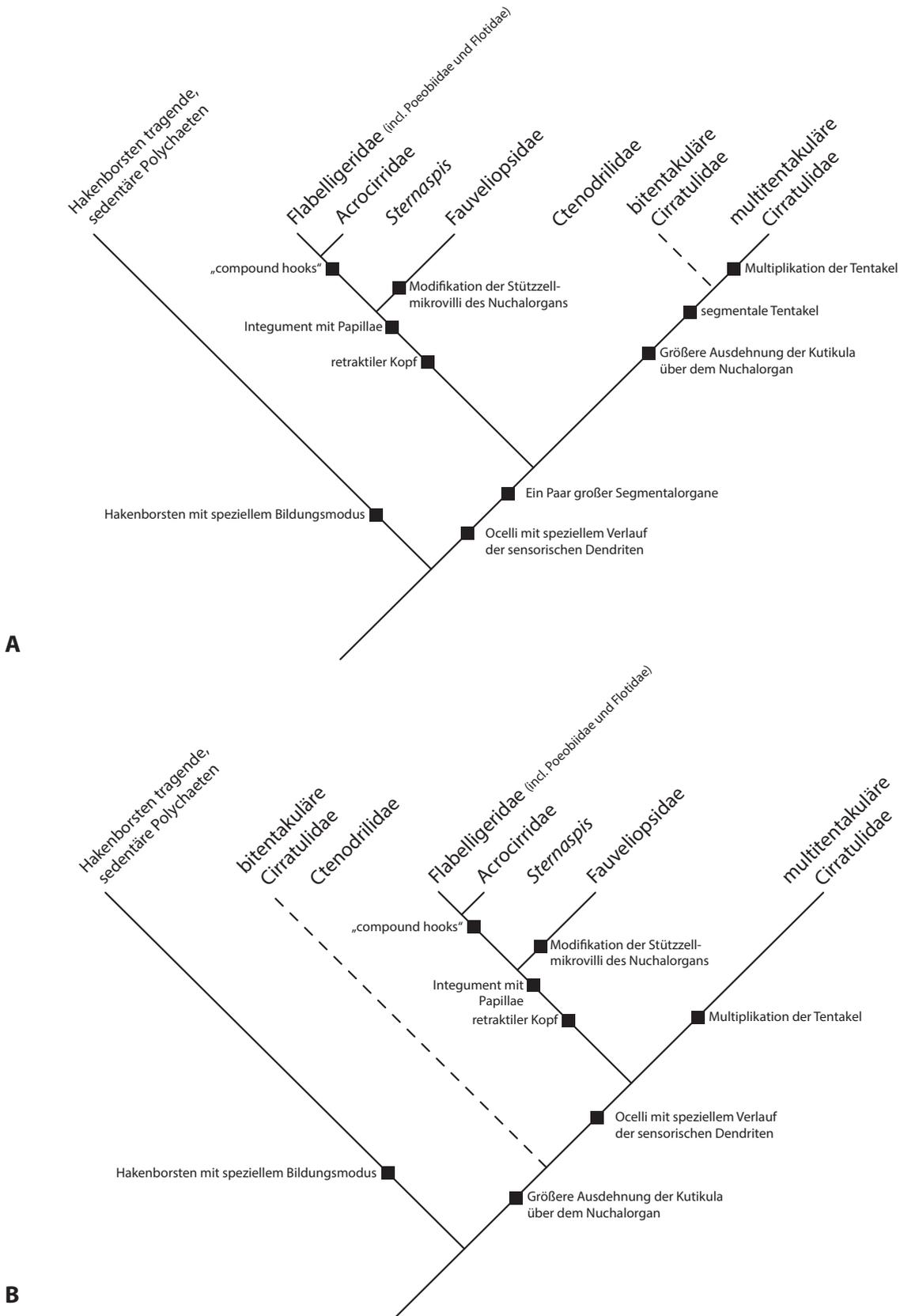


Abb. 25: Zwei Hypothesen zu den verwandtschaftlichen Verhältnissen innerhalb der Cirratuliformia unter Angabe begründender Synapomorphien. Für die bitentakulären Cirratulidae gibt es keine begründende Apomorphie. Die Position von den Ctenodrilidae und *Sternaspis* kann anhand der bisher bekannten Ergebnisse nicht zufriedenstellend bestimmt werden.

A: Die Cirratulidae sind monophyletisch. **B:** Die Cirratulidae sind paraphyletisch

hier paraphyletisch sein könnte. Die multitentakulären Cirratulidae und der Zweig der Cirratuliformia mit epidermalen Papillae und retraktilem Kopf, welcher aus Flabelligeridae (inklusive Poeobiidae und Flotidae), Acrocirridae, Fauveliopsidae und *Sternaspis* besteht, bilden ein Taxon (Abb. 25 B). Die Ocelli mit dem speziellen Verlauf der Dendriten sind Apomorphie dieses Taxons. Die über dem Nuchalorgan verdickte Kutikula müsste in der Stammlinie aller hier erwähnten Arten evolviert sein, da die Ausprägung in den bitentakulären und multitentakulären Cirratuliden deutlich übereinstimmt. Innerhalb der Fauveliopsidae müsste demnach die über dem Nuchalorgan verdickte Kutikula reduziert sein. Die besonders ausgeprägten Mikrovilli der Stützzellen sind als Autapomorphie der Fauveliopsidae zu bewerten (Purschke 1997; Purschke 2011).

In beiden Fällen lassen sich die Cirratuliformia als Monophylum begründen. In der ersten Hypothese stellen die Ocelli mit dem speziellen Verlauf der sensorischen Dendriten die Synapomorphie. In der zweiten Hypothese rahmen die beiden Cirratulidengruppen die übrigen Vertreter der Cirratuliformia ein. Da bei diesen beiden Gruppen die Kutikula in ähnlicher Weise modifiziert ist, muss in Hypothese B diese Modifikation für das Grundmuster der Cirratuliformia angenommen werden. Sollte der Beweis erbracht werden, dass die Tentakel der bitentakulären Cirratulidae ebenfalls einen segmentalen Ursprung haben, sind diese als homolog zu den Tentakelfilamenten der multitentakulären Cirratulidae anzusehen. Damit wäre auch die Monophylie der Cirratulidae und somit die erste Hypothese vorzuziehen.

5. Zusammenfassung

Die phylogenetische Position der Cirratulidae innerhalb der sedentären Polychaeten ist bisher nicht zufriedenstellend aufgeklärt. Historisch wurden die Cirratulidae nahe zu den Spionidae bzw. zu den Terebellida gezählt. Beide Taxa weisen paarige peristomiale Palpen auf. Die Cirratulidae jedoch weisen keinerlei Kopfanhänge auf. Dorsal an einem anterioren Segment entspringen paarige, filamentöse Tentakel. Bisher wird davon ausgegangen, dass diese Tentakel peristomialen Ursprungs sind und sich während der Ontogenese posterior verschieben.

Die Aussagen zur Insertion der Tentakel bzw. Tentakelfilamente stützen sich auf Untersuchungen vom Anfang des letzten Jahrhunderts. Die entsprechenden Illustrationen und Beschreibungen sind jedoch lückenhaft und die Theorien, wie es zur posterioren Verschiebung kommt, sind nicht vollständig nachvollziehbar. Die Ergebnisse dieser Arbeit weisen auf einen segmentalen Ursprung der Tentakel hin. Die Coelomräume und Blutgefäße der Tentakel gehen bei *Cirriformia tentaculata* direkt in die entsprechenden Strukturen des Segmentes über. Die Struktur des die Tentakelfilamente innervierenden Nervs unterscheidet sich von den Nerven der peristomialen Palpen. Zum einen gibt es bei *C. tentaculata* Verbindungen des Nervs zur Längsmuskulatur, welche bei den peristomialen Palpen fehlen. Zum anderen fehlen bei den Cirratulidae, den Nerv begleitende Coelomräume. Durch diese Unterschiede folgt die Ablehnung der Homologie der peristomialen Palpen und der Tentakel bzw. Tentakelfilamente der Cirratulidae. Damit gäbe es keinerlei Unterstützung mehr für eine nahe Verwandtschaft zwischen Cirratulidae und Spionidae bzw. Cirratulidae und Terebellida.

Um andere Hinweise auf mögliche verwandtschaftliche Verhältnisse zu erhalten, wurden weitere morphologische Merkmale an verschiedenen Cirratulidenarten untersucht, welche sich in den letzten Jahren als wertvoll für phylogenetische Untersuchungen erwiesen haben. Die Nuchalorgane der Cirratulidae weisen einen Bauplan auf, welcher sich aus apomorphen und plesiomorphen Merkmalen zusammensetzt. Die Organe sind aus multiciliären Stützellen und monociliären Sinneszellen aufgebaut. Eine über dem Nuchalorgan deutlich verdickte Kutikula ist bisher einzigartig innerhalb der Polychaeta und könnte eine Apomorphie der Cirratulidae darstellen.

Die Ultrastruktur eines vermutlich lichtsensitiven Organs, welches bei Larven und juvenilen Tieren von *C. tentaculata* auftritt, weist einige Übereinstimmungen mit den Adultraugen von *Fauveliopsis* cf. *adriatica* auf. Die sensorischen Dendriten umlaufen ventral einen Pigmentbecher und entsenden sensorische Mikrovilli in eine optische Höhle, welche apikal direkt von der Kutikula bedeckt wird. Weitere Übereinstimmungen gibt es mit der Beschreibung der Adultraugen von Flabelligeriden, nach welcher die sensorischen Dendriten ebenfalls ventral um den von zahlreichen Pigmentzellen gebildeten Pigmentbecher ziehen. Die Übereinstimmungen unterstützen die Einordnung der Flabelligeridae und Fauveliopsidae in die Cirratuliformia. Bisher sind die Cirratuliformia nur durch Merkmale begründet, welche konvergent auch in anderen Taxa auftreten. In vielen aktuellen morphologischen und molekularen Untersuchungen gibt es wenig oder gar keine Unterstützung für dieses Taxon. Alle Taxa der Cirratuliformia weisen einfache Kapillarborsten in Transversalreihen auf, was als plesiomorph gewertet wird. Sie stehen einer großen Gruppe innerhalb der sedentären Polychaeten gegenüber, welche Hakenborsten mit einem speziellen Bildungsmodus tragen. Da es keinerlei weitere Merkmale gibt, welche unter der Annahme der Reduktion der Hakenborsten eine Integration der Cirratuliformia in diese Gruppe begründet, ist von einer basalen Stellung der Cirratuliformia innerhalb der sedentären Polychaeten auszugehen.

6. Summary

The systematic position of the Cirratulidae within the Annelida is still uncertain. Historically a closer relationship to Spionidae or Terebellidae was assumed. Both taxa possess a pair of peristomial palpes. Cirratulidae, however, do not exhibit any head appendages. Their tentacular filaments emanate dorsal at one anterior segment. Until now the cirratulid's tentacular filaments are supposed to be of peristomial origin and to shift backwards during ontogenesis. All assumptions on the origin of the tentacles of Cirratulidae are based on studies conducted in the beginning of the last century. Illustrations and descriptions are incomplete and theories on the posterior shift of the tentacular filaments are not completely comprehensible. The results of the present study hint towards a segmental origin of the tentacular filaments in Cirratulidae. Coelomic cavities and blood vessels of the tentacular filaments of *Cirriformia tentaculata* directly merge into respective structures of the sixth segment. The innervating nerve differs from the nerve innervating the peristomial palpes in two points. (1) In *C. tentaculata* this nerve regularly connects to the longitudinal musculature. The nerve of the peristomial palps of other sedentary polychaetes lacks such connections. (2) In *C. tentaculata* there are no coelomic cavities which accompany the nerve and track through the dorsal and ventral root of the circumesophageal connective as can be found in other sedentary polychaetes. Therefore the homology of the peristomial palpes of sedentary polychaetes and the cirratulid's tentacular filaments is not supported and a close relationship between Cirratulidae and Spionidae is unlikely.

Other morphological characters were investigated on different cirratulid taxa to gather more hints on possible relationships.

The nuchal organs possess a plesiomorphic buildup of multiciliated supportive cells and monociliated sensory cells. A considerably thicker cuticle above the sensory areas is unique within all known nuchal organs and could provide an apomorphy of the Cirratulidae.

The ultrastructure of a presumably light sensitive organ of larvae and juvenile specimen of *C. tentaculata* is comparable to eyes found in adults of *Fauveliopsis cf. adriatica*. The two sensory dendrites pass around the pigmented supporting cell ventrally and give rise to numerous microvilli and one cilium each. The microvilli extend into the optic cavity whereas the cilia run parallel to the cuticle. The optical cavity is open towards the cuticle and covered by cuticular material. The eye of *C. tentaculata* shows further similarities with the description of an Flabelligerid eye.

These similarities support the position of Fauveliopsidae and Flabelligeridae within Cirratuliformia. Furthermore the taxon Cirratuliformia itself gets bigger support, due to more feasible relationships between single taxa within Cirratuliformia. To date the Cirratuliformia are only supported by characters which are convergently found in other taxa as well. In recent molecular studies the Cirratuliformia get weak or no support at all.

All taxa of the Cirratuliformia show simple capillary chaetae in transversal rows - a character, which represents the ancestral condition. All other taxa of sedentary polychaetes exhibit hooked chaetae with a distinct mode of formation. As the homology of the head appendages is doubtful, considering the present results, there are no other characters left which support an integration of the Cirratuliformia within the Polychaetes with hooked chaetae. Therefore a basal position of the Cirratuliformia within the sedentary polychaetes is very likely.

7. Literatur

- Bartolomaeus, T. (1992). Ultrastructure of the photoreceptors in certain larvae of the Annelida. *Microfauna Marina*, **7**, 191-214.
- Bartolomaeus, T. (1995). Structure and formation of the uncini in *Pectinaria koreni*, *Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirorbis* (Sabellidae): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora. *Zoomorphology*, **115**, 161-177.
- Bartolomaeus, T. (1997). Chaetogenesis in polychaetous Annelida – Significance for annelid systematics and the position of the Pogonophora. *Zoology*, **100**, 348-364.
- Bartolomaeus, T. & Meyer, K. (1997). Development and phylogenetic significance of hooked setae in Arenicolidae (Polychaeta, Annelida). *Invertebrate Biology*, **116** (3), 227-242.
- Bartolomaeus, T., Purschke, G. & Hausen, H. (2005). Polychaete phylogeny based on morphological data – a comparison of current attempts. In T. Bartolomaeus & G. Purschke (Eds) *Hydrobiologia* (pp. 341-356). Springer Netherlands.
- Benham, W. B. (1896). The Archannelida, Polychaeta, Myzostomaria. In S. F. Harmer & A. E. Shipley (Eds) *The Cambridge Natural History* (pp. 241-344). MacMillan and Co., Ltd. England.
- Binard, A. & Jeener, R. (1928). Sur l'existence de cavités coelomiques dans le segment palpaire des Polychètes. *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*, **1** (2), 173-178.
- Blake, J. A. (1975). The larval development of Polychaeta from the northern California coast. I. *Cirriiformia spirabranca* (family Cirratulidae). *Transactions of the American microscopical Society*, **94** (2), 179-188.
- Blake, J. A. & Kudenov, J. D. (1981). Larval development, larval nutrition and growth for two *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from Victoria, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, **6**, 175-182.
- Blake, J. A. (2006). New species and records of deep-water Cirratulidae (Polychaeta) from off Northern California. *Scientia Marina*, **70** (S3), 45-57.
- Bleidorn, C., Vogt, L. & Bartolomaeus, T. (2003a). A contribution to sedentary polychaete phylogeny using 18S rRNA sequence data. *Journal of zoological Systematics and Evolutionary Research*, **41** (3), 186-195.

- Bleidorn, C., Vogt, L. & Bartolomaeus, T. (2003b). New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, **29** (2), 279-288.
- Brandenburger, J. L. & Eakin, R. M. (1981). Fine structure of ocelli in larvae of an archiannelid, *Polygordius* cf. *appendiculatus*. *Zoomorphology*, **99**, 23-36.
- Brown, S., Rouse, G., Hutchings, P. & Colgan, D. (1999). Assessing the usefulness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses of polychaete relationships. *Australian Journal of Zoology*, **47**, 499-516.
- Burnette, A. B., Struck, T. H. & Halanych, K. M. (2005). Holopelagic *Poeobius meseres* ("Poeobiidae", Annelida) Is Derived From Benthic Flabelligerid Worms. *The Biological Bulletin*, **208** (3), 213-220.
- Capa, M., Hutchings, P. & Peart, R. (2012). Systematic revision of Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **164** (2), 245-284.
- Capa, M., Hutchings, P., Teresa Aguado, M. & Bott, N. J. (2011). Phylogeny of Sabeliidae (Annelida) and relationships with other taxa inferred from morphology and multiple genes. *Cladistics*, **27** (5), 449-469.
- Caullery, M. & Mesnil, F. é. (1897). Sur la position systématique du genre *Ctenodrilus* Clap.; ses affinités avec les Cirratulien. *Comptes Rendus de l'Académie des Science, Paris*, **125**, 542-544.
- Caullery, M. & Mesnil, F. é. (1898). Les formes épitoques et l'évolution des cirratulien. *Annales de l'Université de Lyon*, **39**, 1-200.
- Colgan, D. J., Hutchings, P. A. & Braune, M. (2006). A multigene framework for polychaete phylogenetic studies. *Organisms Diversity & Evolution*, **6** (3), 220-235.
- Dahl, E. (1955). On the morphology and affinities of the annelid genus *Sternaspis*. *Acta Universitatis lundensis*, **51** (13), 1-22.
- Dales, R. P. (1952). The development and structure of the anterior Region of the body in the Sabellariidae, with special reference to *Phragmatopoma californica*. *Quarterly Journal of microscopical Science*, **93** (4), 435-452.
- Day, J. H. (1967). *A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria*. London: British Museum (Natural History).
- Doner, S. A. & Blake, J. A. (2006). New species of Cirratulidae (Polychaeta) from the northeastern United States. *Scientia Marina*, **70** (S3), 65-73.

- Eakin, R. M. & Hermans, C. O. (1988). Eyes. *Microfauna Marina* **4**, 135-156.
- Ermak, T. H. & Eakin, R. M. (1976). Fine structure of the cerebral and pygidial ocelli in *Chone ecaudata* (Polychaeta: Sabellidae). *Journal of Ultrastructure Research*, **54** (2), 243-260.
- Fauchald, K. (1972.) Benthic polychaetous annelids from deep water of Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monographs in Marine Biology **7**, 162-491 (unvollständig). Los Angeles.
- Fauchald, K. (1977). The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, **28**, 1-188.
- Fauchald, K. & Jumars, P. A. (1979). The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, **17**, 193-284.
- Fauchald, K. & Rouse, G. (1997). Polychaete systematics: Past and present. *Zoologica Scripta*, **26** (2), 71-138.
- Fauvel, P. (1927). *Polychètes sédentaires. Addenda aux errantes, Arachiannelides, Myzostomaires*. Paris: Paul Lechevalier.
- Flattely, F. W. (1916). Notes on the ecology of *Cirratulus* (*Audouinia*) *tentaculata* (Montagu). *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **11**, 60-70.
- Forest, D. L. & Lindsay, S. M. (2008). Observations of serotonin and FMRFamide-like immunoreactivity in palp sensory structures and the anterior nervous system of spionid polychaetes. *Journal of Morphology*, **269** (5), 544-551.
- Gelder, S. R. & Palmer, R. (1976). The nervous system of the marine polychaete *Ctenodrillus serratus* and its importance in the taxonomic position of the Ctenodrillidae. *Transactions of the American microscopical Society*, **95** (2), 156-164.
- George, J. D. (1963). Validity of the species *Cirratulus norvegicus* Southern. *Nature*, **197** (4872), 1124.
- George, J. D. & Hartmann-Schröder, G. (1985). *Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. Keys and notes for the identification of the species*. London: EJ Brill & Dr. W. Backhuys.
- Gibson, P. H. (1992). The feeding in the Cirratulids *Dodecaceria fimbriata* and *D. concharum*. *Polychaete Research Newsletter, No.*, **14**, 4.
- Gibson, P. H. (1997). The nuchal organs and the nervous system of the head of four species of the cirratulid *Dodecaceria*. *Polychaete Research Newsletter, No.* **17**, 6-8.

- Glasby, C. J. (2000). Family Cirratulidae. In P. L. Beesly, G. J. B. Ross & C. J. Glasby (Eds) *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipunculua* (pp. 201-202). CSIRO Publishing Melbourne xii 465 pp.
- Hall, K. A., Hutchings, P. A. & Colgan, D. J. (2004). Further phylogenetic studies of the Polychaeta using 18S rDNA sequence data. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **84** (05), 949-960.
- Hartmann-Schröder, G. (1996). Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Die Tierwelt Deutschlands*, **58.Teil** (2), 1-648.
- Hausen, H. (2001). Untersuchungen zur Phylogenie „spiomorpher“ Polychaeten (Annelida). (pp. 1-145). Dissertation. Universität Bielefeld. Berlin.
- Hausen, H. (2005a). Chaetae and chaetogenesis in polychaetes (Annelida). In T. Bartolomaeus & G. Purschke (Eds) (pp. 37-52). Springer Netherlands.
- Hausen, H. (2005b). Comparative structure of the epidermis in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia*, **535-536** (1), 25-35.
- Hausen, H. (2007). Ultrastructure of presumptive light sensitive ciliary organs in larvae of Poecilochaetidae, Trochochaetidae, Spionidae, Magelonidae (Annelida) and its phylogenetic significance. *Zoomorphology*, **126** (3), 185-201.
- Hausen, H. & Bartolomaeus, T. (1998). Setal Structure and Chaetogenesis in *Scolelepis squamata* and *Malacoceros fuliginosus* (Spionidae, Annelida). *Acta Zoologica*, **79** (3), 149-161.
- Hausen, H. & Bleidorn, C. (2006). Significance of chaetal arrangement for maldanid systematics (Annelida: Maldanidae). *Scientia Marina*, **70** (S3), 75-79.
- Hessling, R. & Purschke, G. (2000). Immunohistochemical (cLSM) and ultrastructural analysis of the central nervous system and sense organs in *Aeolosoma hemprichi* (Annelida, Aeolosomatidae). *Zoomorphology*, **120** (2), 65-78.
- Hoffmann, S. & Hausen, H. (2007). Chaetal arrangement in Orbiniidae (Annelida, Polychaeta) and its significance for systematics. *Zoomorphology*, **126** (4), 215-227.
- Jelsing, J. (2002). Ultrastructural investigations on the cephalic and metameric nuchal organs of *Spio* cf. *filicornis* (Polychaeta, Spionidae). *Zoomorphology*, **121** (4), 213-220.
- Jelsing, J. & Eibye-Jacobsen, D. (2010). Ultrastructure of the extensively developed nuchal organs of *Laonice bahusiensis* (Annelida: Canalipalpata: Spionidae). *Journal of Morphology*, **271** (3), 376-382.

- Kataoka, S. (1975). Fine structure of the retina of a slug, *Limax flavus* L. *Vision Research*, **15** (6), 681-699.
- Kieselbach, D. (2012). Untersuchungen zur Phylogenie sendentärer Polychaeten (Annelida). (pp. – 85). Dissertation. Rheinische Friedrich – Wilhelms – Universität, Bonn.
- Kieselbach, D. & Hausen, H. (2008). Chaetal arrangement provides no support for a close relationship of Sabellidae and Sabellariidae (Annelida). *Journal of Morphology*, **269** (1), 104-117.
- Koch, C. (2005). Ultrastruktur der Nuchalorgane und Dorsalorgane bei *Scoloplos amiger* (Annelida: Orbiniidae) und ihre Bedeutung für die Systematik. (pp. 1-40). Diplomarbeit. Freie Universität Berlin.
- Kvist, S. & Siddall, E. (2013.) Phylogenomics of Annelida revisited: a cladistic approach using genome-wide expressed sequence tag data mining and examining the effects of missing data. *Cladistics*, doi: 10.1111/cla.12015.
- Lasansky, A. (1967). Cell Junctions in ommatidia of *Limulus*. *The Journal of cell biology*, **33** (2), 365-383.
- Levinsen, G. M. R. (1883). Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København*, **1882**, 160-251.
- Lewbart, G. A. & Riser, N. W. (1996). Nuchal organs of the polychaete *Parapionosyllis manca* (Syllidae). *Invertebrate Biology*, **115** (4), 286-298.
- Marsden, J. R. & Hsieh, J. (1987). Ultrastructure of the eyespot in three polychaete trochophore larvae (Annelida). *Zoomorphology*, **106** (6), 361-368.
- Matsumoto-Suzuki, E., Hirosawa, K. & Hotta, Y. (1989). Structure of the subrhabdomic cisternae in the photoreceptor cells of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Neurocytology*, **18** (1), 87-93.
- McHugh, D. (2005). Molecular systematics of polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia*, **535-536** (1), 309-318.
- Mesnil, F. é. (1899). La position systématique des Flabelligériens St. Joseph (Chlorémiens Quatrefages) et des Sternaspiens. *Zoologischer Anzeiger*, **22**, 81-85.
- Mesnil, F. é. & Caullery, M. (1898). Formes épitoques et polymorphisme évolutif chez un annélide de groupe des Cirratulien (Dodecacerca concharum Oers.). *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, **6**, 620-623.

- Meyer, K. & Bartolomaeus, T. (1996). Ultrastructure and formation of hooked setae in *Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1842: implications for annelid phylogeny. *Can J Zool*, **74**, 2143-2153.
- Orrhage, L. (1966). Über die Anatomie des zentralen Nervensystemes der sedentären Polychaeten. *Arkiv för Zoologi*, **19** (3), 99-133.
- Orrhage, L. (1974). Über die Anatomie, Histologie und Verwandtschaft der Apistobran- chidae (Polychaeta Sedentaria) nebst Bemerkungen über die systematische Stellung der Archianneliden. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **79**, 1-45.
- Orrhage, L. (1980). On the structure and homologues of the anterior end of the poly- chaete families Sabellidae and Serpulidae. *Zoomorphology*, **96**, 113-168.
- Orrhage, L. (1990). On the microanatomy of the supraoesophageal ganglion of some amphinomids (Polychaeta Errantia), with further discussion of the innervation and homologues of the polychaete palps. *Acta Zoologica*, **71** (1), 45-59.
- Orrhage, L. (1993). On the microanatomy of the cephalic nervous system of Nereidae (Polychaeta) with a preliminary discussion of some earlier theories on the seg- mentation of the polychaete brain. *Acta Zoologica*, **74** (2), 145-172.
- Orrhage, L. (1995). On the innervation and homologues of the anterior end append- ages of the Eunicia (Polychaeta), with a tentative outline of a fundamental constitution of the cephalic nervous system of the polychaetes. *Acta Zoologica*, **76** (3), 229-248.
- Orrhage, L. (2001). On the anatomy of the central nervous system and the morphologi- cal value of the anterior end appendages of Ampharetidae, Pectinariidae and Terebellidae (Polychaeta). *Acta Zoologica*, **82**, 57-71.
- Orrhage, L. & Müller, M. C. M. (2005). Morphology of the nervous system of Polychaeta (Annelida) Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaeta and Related Taxa. In T. Bartolomaeus & G. Purschke (Eds) (pp. 79-111). Springer Neth- erlands.
- Osborn, K. J. & Rouse, G. W. (2011). Phylogenetics of Acrocirridae and Flabelligeridae (Cirratuliformia, Annelida). *Zoologica Scripta*, **40** (2), 204-219.
- Pardo, E. V. & Amaral, A. C. Z. (2004). Feeding behavior of the cirratulid *Cirriformia filigera* (Delle Chiaje, 1825) (Annelida: Polychaeta). *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 283-288.
- Petersen, M. E. (1999). Reproduction and development in Cirratulidae (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia*, **402** (0), 107-128.

- Purschke, G. (1986). Ultrastructure of the nuchal organ in the interstitial polychaete *Stygocapitella subterranea* (Parergodrilidae). *Zoologica Scripta*, **15** (1), 13-20.
- Purschke, G. (1990). Comparative electron microscopic investigation of the nuchal organs in Protodriloides, Protodrilus and Saccocirrus (Annelida, Polychaeta). *Canadian Journal of Zoology*, **68** (2), 325-338.
- Purschke, G. (1992). Ultrastructural investigations of presumed photoreceptive organs in two *Saccocirrus* species (Polychaeta, Saccocirridae). *Journal of Morphology*, **211**, 7-21.
- Purschke, G. (1997). Ultrastructure of nuchal organs in polychaetes (Annelida) – New results and review. *Acta Zoologica*, **78** (2), 123-143.
- Purschke, G. (2002). On the ground pattern of Annelida. *Organisms Diversity & Evolution*, **2** (3), 181-196.
- Purschke, G. (2005). Sense organs in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia*, **535-536** (1), 53-78.
- Purschke, G. (2011). Sipunculid-like ocellar tubes in a polychaete, *Fauveliopsis* cf. *adriatica* (Annelida, Fauveliopsidae): implications for eye evolution. *Invertebrate Biology*, **130** (2), 115-128.
- Purschke, G., Ding, Z. & Müller, M. C. (1995). Ultrastructural differences as a taxonomic marker: the segmental ocelli of *Polyophthalmus pictus* and *Polyophthalmus qingdaoensis* sp.n. (Polychaeta, Opheliidae). *Zoomorphology*, **115** (4), 229-241.
- Purschke, G., Wolfrath, F. & Westheide, W. (1997). Ultrastructure of the nuchal organ and cerebral organ in *Onchnesoma squamatum* (Sipuncula, Phascolionidae). *Zoomorphology*, **117**, 23-31.
- Purschke, G. & Hessling, R. (2002). Analysis of the Central Nervous System and Sense Organs in *Potamodrilus fluviatilis* (Annelida: Potamodrilidae). *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, **241** (1), 19-35.
- Purschke, G., Arendt, D., Hausen, H. & Müller, M. C. (2006). Photoreceptor cells and eyes in Annelida. *Arthropod Struct.Dev.*, **35** (4), 211-230.
- Radashevsky, V. I. & Fauchald, K. (2000.) Chaetal arrangement and homology in spionids (Polychaeta: Spionidae). *Bulletin of marine Science*, **67**(1), 13-23.
- Rhode, B. (1989). Ultrastructural investigations on the nuchal organ of the protandric polychaete, *Ophryotrocha puerilis* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Zoomorphology*, **108**, 315-322.

- Rhode, B. (1990). Ultrastructure of nuchal organs in some marine polychaetes. *Journal of Morphology*, **206**, 95-107.
- Rhode, B. (1992). Development and differentiation of the eye in *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta). *Journal of Morphology*, **212** (1), 71-85.
- Rosenbluth, J. (1962). Subsurface Cisterns and their relationship to the neuronal plasma membrane. *The Journal of cell biology*, **13** (3), 405-421.
- Rouse, G. (2000). TEREBELLIDA. In P. L. Beesly, G. J. B. Ross & C. J. Glasby (Eds) *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipunculua* (pp. 201-202). CSIRO Publishing Melbourne xii 465 pp.
- Rouse, G. W. & Fauchald, K. (1997). Cladistics and polychaetes. *Zoologica Scripta*, **26** (2), 139-204.
- Rouse, G. & Pleijel, F. (2001.) *Polychaetes*. 1, 1-354. Oxford University Press Oxford.
- Rouse, G. W. & Pleijel, F. (2003). Problems in polychaete systematics. *Hydrobiologia*, **496** (1), 175-189.
- Rousset, V., Rouse, G. W., Siddall, M. E., Tillier, A. & Pleijel, F. (2004). The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28S rRNA and morphological data. *Cladistics*, **20** (6), 518-533.
- Rousset, V., Pleijel, F., Rouse, G. W., Erséus, C. & Siddall, M. E. (2007). A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics*, **23** (1), 41-63.
- Rullier, F. (1950). Role de l'organe nuchal des Annélides Polychètes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **75** (1), 18-24.
- Salazar-Vallejo, S. I., Carrera-Parra, L. F. & Fauchald, K. (2008). Phylogenetic affinities of the Flabelligeridae (Annelida, Polychaeta). *Journal of zoological Systematics and Evolutionary Research*, **46** (3), 203-215.
- Salazar-Vallejo, S. I. & Zhadan, A. (2007). Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 (including *Flota* Hartman, 1967), and description of its trifold organ (Polychaeta: Flotidae). *Invertebrate Zoology*, **4** (1), 65-82.
- Schlötzer – Schrehardt, U. (1987). Ultrastructural investigation of the nuchal organs of *Pygospio elegans* (Polychaeta). *Zoomorphology*, **107** (3), 169-179.
- Schlötzer – Schrehardt, U. (1986). Ultrastructural investigation of the nuchal organs of *Pygospio elegans* (Polychaeta). I. Larval nuchal organs. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **40**, 397-417.

- Schlötzer – Schrehardt, U. (1991). Ultrastructural differentiation of nuchal and dorsal organs during postembryonic and sexual development of *Pygospio elegans* Claparède (Polychaeta: Spionidae). *Ophelia Supplement 5 (Systematics, Biology and Morphology of World Polychaeta)*, **5**, 633-640.
- Schmidtberg, H. & Dorresteijn, A. W. C. (2010). Ultrastructure of the nuchal organs in the polychaete *Platynereis dumerilii* (Annelida, Nereididae). *Invertebrate Biology*, **129** (3), 252-265.
- Schweigkofler, M., Bartolomaeus, T. & von Salvini-Plawen, L. (1998). Ultrastructure and formation of hooded hooks in *Capitella capitata* (Annelida, Capitellida). *Zoomorphology*, **118** (2), 117-128.
- Sendall, K. & Salazar-Vallejo, S. I. (2013). Revision of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta, Sternaspidae). *ZooKeys*, **286**, 1-74.
- Shelton, E. & Mowczko, W. E. (1978). Membrane blisters: A fixation artifact a study in fixation for scanning electron microscopy. *Scanning*, **1** (3), 166-173.
- Sluiter, C. P. (1882). Ueber einen indischen Sternaspis und seine Verwandtschaft zu den Echiuren. *Tijds.Natuurkund.Nederl.Indie, Batavia*, **41**, 235-287.
- Söderström, A. (1920.) Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. 1-286. Uppsala University
- Spies, R. B. (1975). Structure and function of the head in flabelligerid polychaetes. *Journal of Morphology*, **147** (2), 187-207.
- Steinman, R. M., Mellman, I. S., Muller, W. A. & Cohn, Z. A. (1983). Endocytosis and the recycling of plasma membrane. *The Journal of cell biology*, **96** (1), 1-27.
- Storch, V. & Welsch, U. (1969). Zur Feinstruktur des Nuchalorgans von *Eurythoë complanata* (Pallas) (Amphinomidae, Polychaeta). *Zeitschrift für Zellforschung*, **100**, 411-420.
- Storch, V. & Schlötzer – Schrehardt, U. (1988). Sensory structures. *Microfauna Marina*, **4**, 121-133.
- Struck, T. H. & Purschke, G. (2005). The sister group relationship of Aeolosomatidae and Potamodrilidae (Annelida: "Polychaeta") a molecular phylogenetic approach based on 18S rDNA and cytochrome oxidase I. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, **243** (4), 281-293.
- Struck, T., Schult, N., Kusen, T., Hickman, E., Bleidorn, C., McHugh, D. & Halanych, K. (2007). Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evolutionary Biology*, **7** (1), 57.

- Struck, T. H., Nesnidal, M. P., Purschke, G. & Halanych, K. M. (2008). Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). *Molecular phylogenetics and evolution*, **48** (2), 628-645.
- Struck, T. H., Paul, C., Hill, N., Hartmann, S., Hosel, C., Kube, M., Lieb, B., Meyer, A., Tiedemann, R., Purschke, G. & Bleidorn, C. (2011). Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature*, **471** (7336), 95-98.
- Suschenko, D. & Purschke, G. (2009). Ultrastructure of pigmented adult eyes in errant polychaetes (Annelida): implications for annelid evolution. *Zoomorphology*, **128** (1), 75-96.
- Uschakov, P. V. (1955). *Polychaeta of the far eastern seas of the U.S.S.R.* Moscow & Leningrad: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR.
- West, D. L. (1978). Comparative ultrastructure of juvenile and adult nuchal organs of an annelid (Polychaeta: Opheliidae). *Tissue and Cell*, **10** (2), 243-257.
- Whittle, A. C. & Golding, D. W. (1974). The fine structure of prostomial photoreceptors in *Eulalia viridis* (Polychaeta; Annelida). *Cell and Tissue Research*, **154** (3), 379-398.
- Whittle, A. C. & Zahid, Z. R. (1974). Fine structure of nuchal organs in some errant polychaetous annelids. *Journal of Morphology*, **144** (2), 167-183.
- Wilson, D. P. (1936). The development of *Audouinia tentaculata* (Montagu). *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **20** (3), 567-579.
- Wilson, D. P. (1948). The larval development of *Ophelia bicornis* Savigny. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **27** (3), 540-553.
- Zhadan, A. & Atroshchenko, M. (2012). A new species of Fauveliopsidae (Annelida) from the North Sea. *ZooKeys*, **181** (0), 1-10.
- Zravý, J., Riha, P., Pialek, L. & Janouskovec, J. (2009). Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evolutionary Biology*, **9** (1), 189.