

Evolutionäre Morphologie des Hämolympphgefäßsystems der Arachnida (Chelicerata) in Abhängigkeit anderer Organsysteme

Kumulative Dissertation

zur

Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

am Lehrstuhl für Allgemeine und Spezielle Zoologie

des Instituts für Biowissenschaften

an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Rostock

vorgelegt von

Bastian-Jesper Klußmann-Fricke, geb. am 24.03.1983

in Gifhorn/Niedersachsen

Rostock, (Datum)

17.10.2016

Dekan: Prof. Dr. Klaus Neymeyr

Erstgutachter: Prof. Dr. Stefan Richter
Universität Rostock
Institut für Biowissenschaften
Allgemeine und Spezielle Zoologie
Universitätsplatz 2, 18055 Rostock

Zweitgutachter: Prof. Dr. Steffen Harzsch
Zoologisches Institut und Museum
Cytologie und Evolutionsbiologie
Soldmannstr. 23
Haus 6.1
17489 Greifswald

Datum der Verteidigung: 02.12.2016

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitende Zusammenfassung der Dissertationsschrift.....	1
1.1 Umfang der Dissertationsschrift	1
1.2 Einführung	2
1.2.1 Phylogenie der Arachnida	3
1.2.2 Kreislauf- und Respirationssysteme	6
1.2.3 Hämolympngefäßsystem der Arachnida	8
1.2.4 Respiratorische Organe der Arachnida.....	10
1.2.5 Nervensystem der Arachnida	12
1.2.6 Ziele der Dissertation	15
1.3 Ergebnisse.....	16
1.3.1 Abhängigkeiten zwischen Kreislauf und Respirationssystemen	17
1.3.2 Versorgung des Nervensystems der Arachnida.....	18
1.3.3 Gefäßversorgung	18
1.3.4 Tracheenversorgung	20
1.3.5 Schlussfolgerungen.....	23
1.4 Diskussion: Analogie zwischen komplexen Strukturen.....	24
1.4.1 Rollenanalogie.....	25
1.4.2 Konstruktionsanalogie.....	26
1.4.3 Schlussfolgerungen.....	27
1.5 Evolutionäre Morphologie des Hämolympngefäßsystems der Arachnida.....	28
1.5.1 Gefäßevolution	32
1.5.2 Tracheenevolution	38
1.6 Literaturverzeichnis	45
1.7 Appendix: Merkmalskonzeptualisierung	58
2 Klußmann-Fricke, B.J., Pomrehn, S.W. & Wirkner, C.S., 2014. A wonderful network unraveled - Detailed description of capillaries in the prosomal ganglion of scorpions. Frontiers in Zoology, 11(1), p.1.	68

3 Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., 2016. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in Uropygi and Amblypygi (Arachnida): Complex correspondences support Arachnopulmonata. Journal of Morphology, 277(8), pp.1084-1103.....	84
4 Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., im Druck. Same, same but different: Analogy between tracheal and vascular supply in the CNS of different arachnids. Organisms, Diversity & Evolution.	106
5 Franz-Guess, S., Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S., Prendini, L. & Starck, J.M., im Druck. Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae) based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families. Arthropod Structure & Development.....	125
6 Eigenständigkeitserklärung der Kapitel 2 – 5.....	138
7 Selbstständigkeitserklärung.....	140
8 Lebenslauf.....	141
9 Danksagung.....	144

1 Einleitende Zusammenfassung der Dissertationsschrift

1.1 Umfang der Dissertationsschrift

Die hier vorliegende Dissertationsschrift setzt sich aus der einleitenden Zusammenfassung (Kapitel 1) und vier zugrunde liegenden Publikationen (Kapitel 2-5) dieser Dissertationsschrift zusammen.

Kapitel 1 führt in das Taxon der Arachnida ein und erläutert Kontroversen und den derzeitigen Stand der Forschung in der phylogenetischen Systematik dieses Taxons. Der aktuelle Wissenstand zur Morphologie des Hämolympphgefäßsystems, des Respirations- und des Nervensystems wird vorgestellt und um die Ergebnisse der angefertigten Publikationen (Kapitel 2-5) ergänzt. Übereinstimmungen zwischen den Gefäß- und Respirationssystemen in Bezug auf das prosomale Ganglion werden erläutert und Abhängigkeiten bzw. gegenseitige Beeinflussungen zwischen den erstgenannten und dem Nervensystem erörtert. Hypothesen über mögliche Ursachen für die hochgradigen Übereinstimmungen zwischen den intraganglionären Mustern der Arterien bzw. Tracheen der untersuchten Taxa werden aufgestellt und diskutiert. Abschließend werden Merkmale im Hämolympphgefäßsystem der Arachnida konzeptualisiert und die Evolution dieses Organsystems rekonstruiert und diskutiert. Darüber hinaus werden Hypothesen zur Evolution der Respirationsorgane aufgestellt und erläutert. Kapitel 1 stellt die Zusammenfassung der angefertigten Publikationen dar und stellt diese in einen gemeinsamen evolutionären Kontext.

Kapitel 2 behandelt das intraganglionäre Gefäßsystem der Skorpione. Auf Grundlage von Untersuchungen am Mikro-Computertomographen in Verbindung mit 3D-Rekonstruktion sowie Raster-Elektromenmikroskopie wurden Vertreter verschiedener Taxa der Skorpione (z.B. Chactidae, Vaejovidae, Buthidae) hinsichtlich der arteriellen Versorgung des prosomalen Ganglions untersucht. Besonderer Fokus wurde auf die dreidimensionale Verteilung der Arterien im prosomalen Ganglion sowie auf Übereinstimmungen des Musters der Arterien mit dem strukturellen Aufbau des Ganglions gelegt. Anhand der Ergebnisse kann gezeigt werden, dass das intraganglionäre Gefäßsystem der Skorpione einem Rete mirabile – einer Struktur die sonst nur bei Vertebraten zu finden ist – entspricht, da es sich um ein Gefäßnetz handelt, dass sich zwischen afferenten und efferenten Arterien erstreckt. Des Weiteren wurden Ergebnisse funktionell interpretiert und in einen physiologischen Kontext gesetzt.

Kapitel 3 behandelt die Morphologie des Hämolympphgefäßsystems der Pedipalpi (d.h. der Amblypygi und Uropygi) und vergleicht die arteriellen Verzweigungsmuster mit denen der anderen pulmonaten Arachnida (d.h. Araneae und Scorpiones). Mit Hilfe von

Mikro-Computertomographie und Immunhistochemie in Verbindung mit Konfokaler Laserscanningmikroskopie und 3D-Rekonstruktion wurden sowohl das generelle Verzweigungsmuster der Arterien sowie die Versorgung des prosomalen Ganglions der Pedipalpi detailliert beschreiben und untereinander verglichen. Durch den Vergleich mit den anderen pulmonaten Arachnida wurden Übereinstimmungen in den Gefäßsystemen dieser Taxa herausgearbeitet und in einem evolutionären Kontext diskutiert.

Kapitel 4 beschäftigt sich mit der Morphologie des Respirations- und Gefäßsystems der Opiliones mit einem besonderen Schwerpunkt auf der Versorgung des prosomalen Ganglions mit Tracheen. Mit Hilfe von Mikro-Computertomographie, klassischer Histologie und Immunhistochemie in Verbindung mit Konfokaler Laserscanningmikroskopie und 3D-Rekonstruktion wurde die Morphologie des Tracheen- und Gefäßsystems detailliert untersucht und beschrieben. Besonders das dreidimensionale Muster der intraganglionären Tracheen wurde mit dem Muster der intraganglionären Arterien der Skorpione verglichen, da sich in diesen Mustern bemerkenswerte Übereinstimmungen finden ließen. Es wurde diskutiert was die Ursachen für diese hochgradigen Analogien sein können und Wissenslücken in der Biologie (v.a. Entwicklungsbiologie und Physiologie) dieser Tiere aufgezeigt.

Kapitel 5 beschäftigt sich mit der 3D-Morphologie des Respirationssystems von drei höheren Taxa der Solifugae. Mittels Mikro-Computertomographie in Verbindung mit Computer basierter 3D-Rekonstruktion wurden die Tracheensysteme rekonstruiert und untereinander verglichen. Die Ergebnisse wurden in einem funktionellen Kontext interpretiert sowie mit Literaturdaten zu den Tracheensystemen anderer Arachnida verglichen.

1.2 Einführung

Die Monophylie der Arachnida ist in der Literatur weitgehend akzeptiert (Einwände siehe unten) und wird durch mindestens elf morphologische Autapomorphien unterstützt (Alberti & Thaler-Knoflach, 2013). Dabei handelt es sich zum Beispiel um die nach vorne verlagerte Mundöffnung in Verbindung mit extraintestinaler Verdauung, vier Laufbeinpaare und ein Paar Pedipalpen, Spaltsinnesorgane und Trichobothrien sowie entodermale Malpighische Schläuche. Bei den Arachniden handelt es sich mit Ausnahme einiger Milben und Weberknechte um meist nachtaktive Prädatoren anderer Arthropoden, zum Teil aber auch Mollusken, Säugetiere und Vögel.

Fossil sind die Arachnida spätestens seit dem Silur (Scorpiones; ca. 420 Mio. Jahre) bekannt, wobei sich die meisten Großgruppen bis zum Karbon (ca. 350 - 300 Mio. Jahre) diversifiziert haben (Dunlop, 2010; Dunlop & Penney, 2012). Neben den zehn rezenten,

klassischer Weise als Ordnungen bezeichneten, höheren Taxa der Arachnida (d.h. Scorpiones, Amblypygi, Uropygi, Araneae, Opiliones, Solifugae, Acari, Pseudoscorpiones, Palpigradi, Ricinulei) sind noch vier weitere, nur fossil überlieferte Taxa bekannt (Trigonotarbidia, Uraraneida, Haptopoda und Phalangiotarbidia).

Obwohl die Arachniden mit über 100.000 beschriebenen Arten das zweitgrößte Taxon der terrestrischen Arthropoden darstellt (Alberti & Thaler-Knoflach, 2013), ist das Wissen über ihre detaillierte innere Morphologie zum Teil noch sehr lückenhaft. Zwar existieren viele Arbeiten zu Einzelaspekten verschiedenster morphologischer Strukturen (z.B. Babu & Barth, 1984; Farley, 1984; Dannhorn & Seitz, 1986; Höfer et al., 2000), vergleichende Arbeiten, die über ein breites Spektrum von Arten bzw. Taxa angefertigt wurden, sind bis heute selten. Des Weiteren ist die Evolution der verschiedenen Organsysteme (z.B. Kreislauf-, Respirations- und Nervensystem) bzw. welchen Selektionsdrücken und/oder Bauzwängen diese unterliegen, nur unzureichend verstanden. Diese Arbeit soll einen Beitrag zum besseren Verständnis genau dieser als Beispiele genannten Organsysteme darstellen sowie Erklärungsmöglichkeiten bezüglich der Evolution dieser Strukturen liefern.

1.2.1 Phylogenie der Arachnida

Die Chelicerata bilden die Schwestergruppe zu den übrigen Arthropoden, den Mandibulata (z.B. Dunlop, 2010; Edgecombe, 2010; Regier et al., 2010). Aufgrund von unterschiedlichen Ergebnissen zwischen molekularen (z.B. Wheeler & Hayashi, 1998; Giribet et al., 2002) und morphologischen Analysen (Weygoldt & Paulus, 1979; Shultz, 1990, 2007) zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Chelicerata wurde deren Phylogenie in den letzten zwei Jahrzehnten immer wieder kontrovers diskutiert (Abb. 1). Zwar waren sich die meisten Autoren darüber einig, dass die Xiphosura die Schwestergruppe zu den landlebenden Spinnentieren (Arachnida) bilden, doch die Beziehungen vor allem zwischen den einzelnen Arachnidentaxa konnten bis heute nicht überzeugend geklärt werden (Weygoldt & Paulus, 1979; Wheeler & Hayashi, 1998; Giribet et al., 2002; Shultz, 2007; Regier et al., 2010; Sharma et al., 2014a). Neben diesen zahlreichen Konflikten zwischen molekularen und morphologischen Analysen haben auch Widersprüche zwischen verschiedenen Merkmalskomplexen auch bei den verschiedenen morphologischen Analysen kontroverse Hypothesen zur Phylogenie der Arachnida hervorgebracht (Abb. 1A, B; Weygoldt & Paulus, 1979; van der Hammen, 1989; Shultz, 1990, 2007). Aber auch molekulare Analysen zur phylogenetischen Systematik der Arachnida konnten keine überzeugende Auflösung der Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Arachnidentaxa liefern. Zwar wurden in den letzten zwei Dekaden verschiedenste Analysen publiziert, aber so groß die Anzahl der

verschiedenen Publikationen, so unterschiedlich waren auch deren Ergebnisse (Wheeler & Hayashi 1998; Giribet et al. 2002; Masta et al. 2009, 2010; Roeding et al. 2009; Meusemann et al. 2010; Pepato et al. 2010; Regier et al. 2010; Arabi et al., 2012; von Reumont et al. 2012; Sharma et al., 2014a). Neben der generellen Unsicherheit der Beziehungen zwischen den verschiedenen Gruppierungen, kamen einige Autoren zu dem Ergebnis, dass die Arachnida als paraphyletisch anzusehen sind (z.B. Pepato et al. 2010; Details in Sharma et al., 2014a), da die Xiphosura in diesen Analysen als Schwestergruppe nur eines Teils der Arachnida aufgelöst wurden. Eine der umfassendsten phylogenetischen Analysen der Arthropoden, welche auch alle höheren Taxa der Arachnida enthielt (Abb. 1C; Regier et al., 2010), kam zwar zu dem Ergebnis, dass sowohl Euchelicerata (Xiphosura + Arachnida) als auch die Arachnida monophyletisch sind, diese Ergebnisse aber hochgradig von den verwendeten Analyseparametern abhängig waren. In der neuesten Arbeit zur phylogenetischen Systematik der Chelicerata von Sharma et al. (2014a), die auf Transkriptomanalysen beruhte, konnte nachgewiesen werden, dass die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen nicht nur von den verwendeten Analyseparametern, sondern darüber hinaus auch maßgeblich von der Zusammensetzung des verwendeten Datensatzes abhängen (z.B. vollständiger Datensatz im Gegensatz zu einem Datensatz ausschließlich aus langsam evolvierenden Genen; siehe Sharma et al., 2014a für Details).

Eine der zentralen Fragen der Arachnidensystematik ist bis heute, ob die pulmonaten Arachnida ein monophyletisches Taxon bilden oder ob die Skorpione nur entfernt mit den Tetrapulmonata verwandt sind (Abb. 1B; Giribet et al. 2002; Shultz, 2007). In einer der früheren Hypothesen zur Verwandtschaft der Arachniden postulierten Weygoldt und Paulus (1979) zwar keine Monophylie der pulmonaten Arachnida, stellten aber die Skorpione einem Taxon aus Tetrapulmonata und Apulmonata gegenüber (Abb. 1A). Diese Hypothese wurde unter der Prämisse aufgestellt, dass die Buchlungen der pulmonaten Arachnida sich von den Buchkiemen der Xiphosura ableiten und damit als plesiomorph innerhalb der Arachnida anzusehen sind. Daraus ergibt sich, dass die pulmonaten Arachnida als paraphyletisch anzusehen sind.

Die ersten molekularen aber auch einige morphologische Analysen zur Phylogenie der Arachnida ergaben, dass die verschiedenen pulmonaten Arachnidentaxa (d.h. Scorpiones und Tetrapulmonata) nicht näher miteinander verwandt sind. So wurden die Skorpione in eine nähere Verwandtschaft mit Weberknechten und/oder Pseudoskorpionen und parasitiformen Milben gestellt (Wheeler & Hayashi, 1998; Giribet et al., 2002) und die pulmonaten Arachnida sind demzufolge als polyphyletisch anzusehen. Einige morphologische Analysen

hypothetisierten ebenfalls, dass die Skorpione nur entfernt mit den Tetrapulmonata verwandt seien aber stattdessen ein Monophylum mit den Weberknechten bilden (Abb. 1B; Shultz, 2007) oder aber die Schwestergruppe zu einem Taxon aus Pseudoskorpionen und Solifugen darstellen (Shultz, 1990). Neuere molekulare Arbeiten zur Phylogenie der Chelicerata ergaben allerdings, dass die Skorpione zusammen mit den Tetrapulmonata ein monophyletisches Taxon bilden (Abb. 1C; Regier et al., 2010; Sharma et al., 2014a), was zu der Etablierung eines neuen Taxonnamens für diese Gruppierung führte – Arachnoplumonata (*sensu* Sharma et al., 2014a). Diese Hypothese wird darüber hinaus von verschiedenen morphologischen Daten gestützt (Scholtz & Kamenz, 2006; Kamenz et al., 2008; Wirkner et al., 2013; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016).

Des Weiteren sind die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Tetrapulmonata ebenfalls bis heute ungeklärt. Dabei geht es vor allem um die Frage, ob entweder Uropygi und Amblypygi zusammen ein monophyletisches Taxon Pedipalpi bilden (Abb. 1B, C; Shultz, 2007; Regier et al., 2010; Sharma et al., 2014a) oder ob Araneae und Amblypygi das Taxon Labellata bilden (Abb. 1A; Weygoldt & Paulus, 1979; Wheeler & Hayashi, 1998). Auch bezüglich dieser beiden Hypothesen lassen sich verschiedene morphologische mögliche Synapomorphien finden, die entweder für die eine oder die andere Gruppierung sprechen. Als Synapomorphien der Pedipalpi wurden, neben anderen, hauptsächlich das als Tastorgan umgebildete erste Laufbeinpaar sowie die als mächtige Fangapparate ausgebildeten Pedipalpen angeführt (Shultz, 1990, 2007). Auf der anderen Seite können für das Taxon Labellata das als Petiolus verengte erste Opisthosomasegment sowie die zu einem ungegliederten Sternum verschmolzenen Sternite der vier Laufbeinsegmente als Synapomorphien angeführt werden (Weygoldt & Paulus, 1979; van der Hammen, 1989). Auch ergaben molekulare Analysen eine nähere Verwandtschaft zwischen Araneae und Uropygi (Giribet et al., 2002), wofür sich aber keinerlei morphologischen Anhaltspunkte finden ließen.

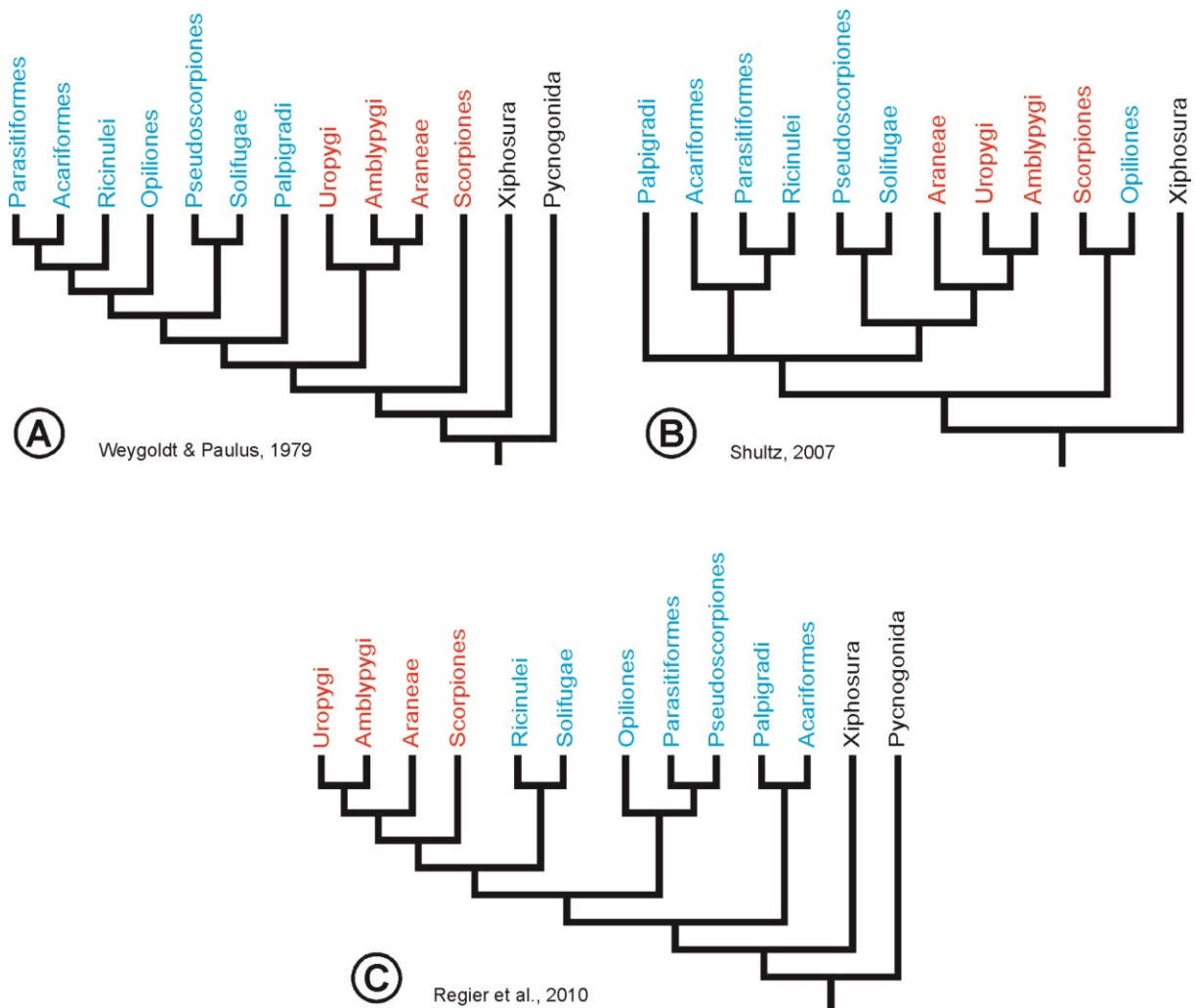


Abb. 1. Konkurrierende Phylogeniehypthesen der Chelicerata; pulmonate Arachnida in rot, apulmonate Arachnida in blau; verändert nach verschiedenen Autoren.

1.2.2 Kreislauf- und Respirationssysteme

Wie alle anderen Arthropoden zeichnen sich die Arachniden durch ein offenes Hämolympfgefäßsystem aus, das dadurch gekennzeichnet ist, dass die Arterien des Gefäßsystems an den einzelnen Organen offen enden, die Hämolymphe die Arterien verlässt und die Organe von der Hämolymphe umspült werden (Wirkner, 2009; Wirkner et al., 2013). Anschließend fließt die Hämolymphe über Gewebsspalten, sogenannte Lakunen, und distinkte Hämolympfkanäle, sogenannte Sinus, zurück zum Herzen. Durch die Ostien fließt die Hämolymphe während der Diastole in das Herz und wird bei der Systole in die verschiedenen arteriellen Systeme, die vom Herzen abgehen, gepumpt. Bei den Ostien handelt es sich um nach innen gerichtete, muskuläre Klappen, die sich im Myokard befinden und einen Rückstrom der Hämolymphe während der Systole verhindern. Das Kreislaufsystem der Arthropoden lässt sich also in einen arteriellen Teil (das Hämolympfgefäßsystem), einen lakunären Teil (das Hämolympflakunensystem) und die Hämolymphe selbst unterteilen

(Wirkner, 2009; Wirkner et al., 2013). Das offene Kreislaufsystem der Arthropoden wurde lange Zeit als wenig komplex angesehen (z.B. Gruner, 1993; Brusca & Brusca, 2003). Doch mit dem Aufkommen neuer Techniken (z.B. Injektionsmethodiken kombiniert Mikro-Computertomographie) in der jüngeren Vergangenheit (z.B. Locket, 2001; McGaw & Reiber, 2002, McGaw, 2005; Wirkner & Richter, 2007; Wirkner & Prendini, 2007; Wirkner & Richter, 2010; Keiler et al., 2013; Huckstorf et al., 2013) konnte das Wissen und das Verständnis dieses Organsystems stark erweitert werden. Es wurde gezeigt, dass die enorme Komplexität dieses Organsystems in verschiedenen Euarthropoden (z.B. Malacostraca, Myriapoda) an die Gefäßsysteme von Vertebraten heran reicht (Wirkner & Prendini, 2007). Diese Tatsache veranlasste manche Autoren (z.B. McGaw & Reiber, 2002; McGaw, 2005) zu argumentieren, dass das Kreislaufsystem der Arthropoden besser als „geschlossen“ bzw. „partiell geschlossen“ zu bezeichnen wäre, statt weiterhin von einem „offenen“ Kreislaufsystem zu sprechen. Andere Autoren (Wirkner & Prendini, 2007; Wirkner & Richter, 2010; Wirkner et al., 2013) argumentierten dagegen, dass die Bezeichnung „offen“ sich nicht auf den Komplexitätsgrad sondern auf die Tatsache bezieht, dass die Hämolymphe an den Organen die arteriellen Systeme verlässt und anschließend frei durch die Lakunen und Sinus fließt.

Bezüglich der Assoziation von Kreislauf- und Respirationssystemen lassen sich bei Arthropoden (aber auch im Tierreich generell) zwei mehr oder weniger allgemein gültige Aussagen treffen: Erstens, Tiere mit zentralisierten Respirationsorganen (d.h. Lungen oder Kiemen, die sich an bestimmten Stellen des Körpers befinden) besitzen ein komplexes Kreislaufsystem, welches die mit Sauerstoff angereicherte Zirkulationsflüssigkeit zu den verschiedenen Organsystemen transportiert. Tiere mit dezentralisierten Respirationsorganen (d.h. Tracheen, die als feine Röhren den gesamten Körper durziehen), die den Sauerstoff direkt zu den verschiedenen Organsystemen transportieren, besitzen ein eher einfach gebautes Kreislaufsystem (Wirkner et al., 2013). Zweitens besitzen kleinere Tiere ein weniger komplexes Kreislaufsystem (bzw. im Fall von dezentralisierten Respirationssystemen ein weniger komplexes Tracheensystem) als im Vergleich größere Tiere (Wirkner et al., 2013). Beide „Gesetzmäßigkeiten“ hängen vor allem mit den physikalischen Grundlagen der Diffusion zusammen. Da Diffusion ein relativ langsamer physikalischer Prozess ist, der nur im Mikrometerbereich physiologisch effektiv stattfindet (Avgoustiniatos & Colton, 1997; Loffredo & Lee, 2008), müssen die respiratorischen Gase also entweder mit Hilfe eines arteriellen Systems (in Verbindung mit einem respiratorischen Farbstoff) oder über Tracheen zu den verschiedenen Organsystemen transportiert werden (Wirkner et al., 2013). So besitzen

zum Beispiel sehr kleine Bodenorganismen (z.B. einige Milben) überhaupt kein Gefäß- und Respirationssystem, da die Diffusionsstrecken so klein sind, dass die einfache Diffusion über die Kutikula ausreicht, um die Organe mit Sauerstoff zu versorgen, während andere größere Tiere sich durch ein hoch komplexes Arterien- (z.B. malakostrake Krebse) bzw. Tracheensystem (z.B. verschiedene Insekten) auszeichnen.

1.2.3 Hämolymphgefäßsystem der Arachnida

Bezüglich der Kreislauf- und Respirationssysteme der Arachnida lassen sich die einzelnen Taxa in zwei unterschiedliche Gruppen einteilen. Zum einen gibt es die pulmonaten (d.h. Lungen tragenden) Arachniden (Arachnopulmonata *sensu* Sharma et al 2014a), die sich durch eine Lokalisierung der Atemorgane, den sogenannten Buchlungen, auszeichnen (Scorpiones, Araneae, Uropygi und Amblypygi; Moritz, 1993; Wirkner et al., 2013). Und zum Anderen gibt es die apulmonaten (d.h. lungenlosen) Arachniden, die sich durch dezentralisierte Atemorgane auszeichnen. Im letzteren Fall findet die Respiration meist über Tracheen statt, die als feine Röhren den gesamten Körper durchziehen und so Sauerstoff direkt zu den einzelnen Organen transportieren (z.B. Opiliones, Acari, Solifugae; Moritz, 1993; Wirkner et al., 2013). Unter den apulmonaten Taxa finden sich allerdings auch einige, die überhaupt keine Respirationsorgane besitzen wie zum Beispiel die Palpigradi und einige Milben. Mit diesen unterschiedlichen Respirationsmodi gehen bestimmte morphologische Besonderheiten des Kreislaufsystems einher. Die Taxa mit lokalisierten Respirationsorganen zeichnen sich durch ein komplexes Hämolymphgefäßsystem aus, das durch ein tubuläres Herz in Verbindung mit einem reich verzweigten arteriellen System gekennzeichnet ist (Wirkner et al., 2013). Im Gegensatz dazu besitzen die Taxa mit dezentralisierten Respirationsorganen im Vergleich zu den pulmonaten Arachniden ein relativ einfach gebautes Hämolymphgefäßsystem, das zwar ebenfalls aus einem tubulären Herz besteht, aber nur ein bis zwei abgehende Arteriensysteme aufweist – die anteriore und posteriore Aorta (Wirkner et al., 2013). Es ist anzumerken, dass in einigen Taxa letztere reduziert sein kann (z.B. Pseudoscorpiones und Parasitiformes; Beier, 1931; Coons & Alberti, 1999).

Die Arachnopulmonata zeichnen sich, neben den Buchlungen, durch ein komplexes arterielles System aus, dass die an den Buchlungen oxygenierte Hämolymphe zu den Organen transportiert. Das Hämolymphgefäßsystem besteht bei allen Taxa aus einem tubulären Herz, das dorsal in der Mittellinie des Opisthosomas liegt (Klußmann-Fricke et al., 2012; Wirkner et al., 2013; Huckstorf et al., 2013). Von diesem Herzen gehen verschiedene Arteriensysteme ab, die die verschiedenen Organsysteme mit Hämolymphe versorgen. Bei allen Taxa der Arachnopulmonata finden sich die anteriore und posteriore Aorta sowie eine je nach Taxon

unterschiedliche Anzahl von lateralen Herzarterien. Letztere können bei den verschiedenen Taxa entweder konstant oder aber auch innerhalb der subordinierten Taxa in unterschiedlicher Anzahl vorliegen (Scorpiones und Araneae; Randall, 1966; Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013). Die Herzarterien versorgen vor allem den Darm und assoziierte Strukturen sowie weitere Organsysteme, die im Opisthosoma lokalisiert sind. Die posteriore Aorta entspringt am posterioren Ende des Herzens und zieht in der Mittellinie des Opisthosomas in posteriore Regionen des Körpers, um dort gelegene Organsysteme mit Hämolymphe zu versorgen (z.B. das Telson bei Skorpionen bzw. die Spinnwarzen bei opisthothelen Spinnen; Wirkner & Prendini, 2007 bzw. Huckstorf et al., 2013).

Nach anterior setzt sich das Herz in die anteriore Aorta fort, die in das Prosoma zieht und die zahlreichen, dort gelegenen Organsysteme mit Hämolymphe versorgt. Die anteriore Aorta zieht bei allen Arachnopolmonata zunächst nach anterior und biegt dann, auf Höhe des subösophagealen Ganglions, nach ventral und spaltet sich über dem Darm in zwei laterale Stämme auf (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Wirkner et al., 2013; Huckstorf et al., 2013; Runge & Wirkner, 2016 sowie enthaltene Referenzen). Diese verzweigen sich, dem subösophagealen Ganglion aufliegend in die Arteriensysteme der Extremitäten (d.h. der Cheliceren, Pedipalpen und Laufbeine). Des Weiteren findet sich übereinstimmend bei allen Arachnopolmonata innerhalb des prosomalen Ganglions ein Netzwerk aus intraganglionären Arterien, die das Ganglion mit Hämolymphe versorgen (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013).

Im Gegensatz zu den pulmonaten Arachnida zeichnen sich die apulmonaten Arachnida (z.B. Opiliones, Solifugae, Acari) durch ein, im Vergleich, relativ einfaches Hämolymphegefäßsystem aus (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013). Bei den apulmonaten Arachnida besteht das Hämolymphegefäßsystem zwar ebenfalls aus einem tubulären Herz von dem aber nur maximal zwei Arteriensysteme abgehen. Zum einen die anteriore und zum anderen die posteriore Aorta. Letztere ist, wenn überhaupt vorhanden (nicht bei Pseudoskorpiones und Parasitiformes; Beier, 1932; Coons & Alberti, 1999), nur relativ kurz und öffnet sich nach kurzer Distanz in die Leibeshöhle (Kästner, 1935; Wirkner et al., 2013). Die anteriore Aorta geht anterior vom Herzen ab und zieht außer bei den Palpigradi direkt und ohne weitere Verzweigungen zum prosomalen Ganglion, wo sie in eine sackartige Erweiterung übergeht, die das gesamte prosomale Ganglion umhüllt (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013). Diese sogenannte perineurale Gefäßhülle (*sensu* Göpel & Wirkner, 2015) umschließt nicht nur das prosomale Ganglion, sondern auch alle von ihm abgehenden Nerven,

was bedeutet, dass sich das gesamte Nervensystem der apulmonaten Arachniden innerhalb eines arteriellen Systems befindet (Wirkner et al., 2013; Göpel & Wirkner, 2015).

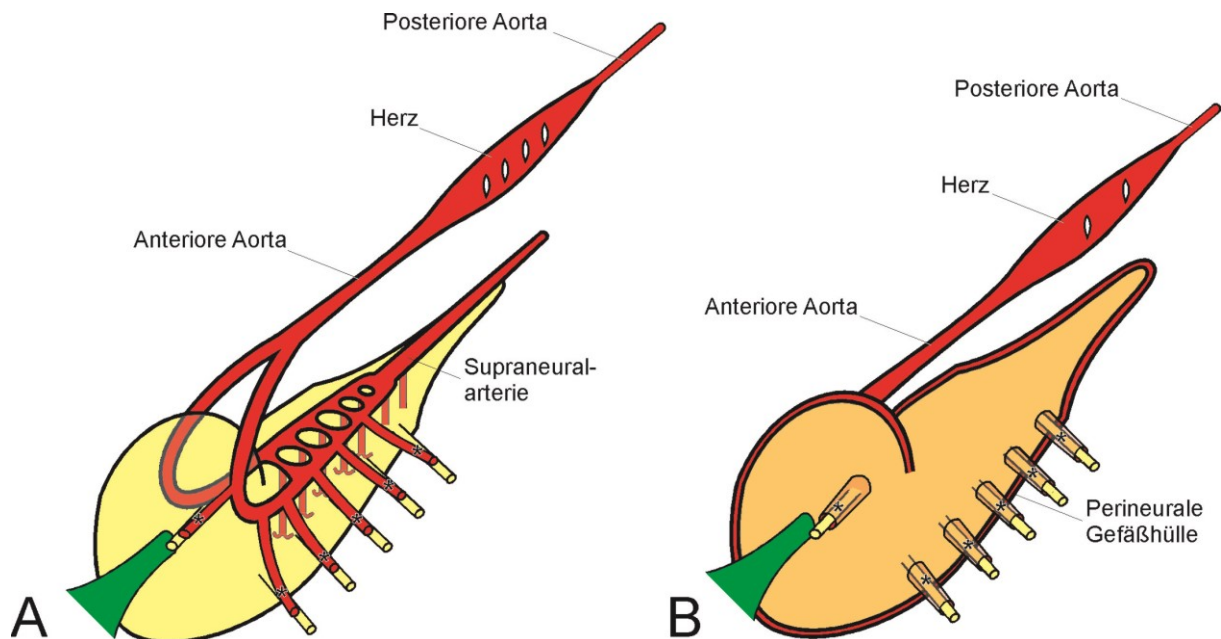


Abb. 2. Schemata des Hämolympfgefäßsystems (rot) eines generalisierten pulmonaten (A) und eines generalisierten apulmonaten Arachniden (B); * markieren die Extremitätenarterien; Nervensystem in gelb, Vorderdarm in grün, verändert nach Firstman (1973).

1.2.4 Respiratorische Organe der Arachnida

Ein gemeinsames und namensgebendes Merkmal der Arachnopulmonata ist das Vorhandensein von Buchlungen. Diese sind über pulmoperikardiale Sinus mit dem Perikardialsinus, in dem sich das Herz befindet, verbunden und über welche die an den Buchlungen oxygenierte Hämolymphe zum Herzen geleitet wird (Wirkner & Prendini, 2007; Huckstorf et al., 2013; Wirkner et al., 2013). Die Buchlungen bestehen aus übereinander angeordneten Lamellen, die auf der einen Seite mit Luft umgeben sind und auf der anderen von Hämolymphe umspült werden (Scholtz & Kamenz, 2006; Wirkner et al., 2013). Die Lamellen befinden sich in einem Atrium, das von der Umwelt durch ein schlitzförmiges Stigma abgegrenzt ist. Durch ihre ähnliche Struktur zu den Buchkiemen der Xiphosura wurde traditionell angenommen, dass die Buchlungen der pulmonaten Arachnida aus den Buchkiemen durch Internalisierung der Letzteren hervorgegangen sind (Lankaster, 1881; Kingsley, 1885; Scholtz & Kamenz, 2006) und die Buchlungen deshalb als eine der Schlüsselinnovationen bei der Terrestrialisierung der Arachnida darstellen (Weygoldt & Paulus, 1979; Ax, 1999). Andererseits wurde die Homologie der Buchlungen von verschiedenen Autoren (Purcell 1909; Jeram 2001; Dunlop 1998; Kraus 1998; Braddy et al. 1999; Dunlop & Webster 1999; Dunlop & Braddy 2001) immer wieder angezweifelt. Diese

Annahmen beruhten vor allem auf zwei unterschiedlichen Gruppen von Indizien, die auf eine unabhängige Entstehung der Buchlungen hindeuteten und damit auch einen zweimal unabhängigen Landgang der Arachnida postulierten. Eines der Hauptargumente dafür ist die unterschiedliche Lage der Buchlungen in den Opisthosomasegmenten bei Tetrapulmonata und Scorpiones. So liegen die Buchlungen der Skorpione in den Opisthosomasegmenten 4 – 7 (Dunlop, 1998; Kraus, 1998; Sharma et al., 2014b) und bei den Tetrapulmonaten in den Opisthosomasegmenten 2 und 3 (Damen et al., 1998; Damen & Tautz, 1999; Scholtz & Kamenz, 2006). Ferner wurden einige frühe fossile Skorpione in aquatischen Lagerstätten gefunden (Hunsrück Schiefer, Unteres Devon ca. 400 Mio. Jahre), deren Fossilien sich zusätzlich durch Strukturen auszeichnen, die als Kiemen interpretiert wurden (Braddy et al. 1999; Dunlop & Webster 1999; Dunlop & Braddy 2001). In einer umfassenden morphologischen Analyse der Buchlungen der pulmonaten Arachniden sowie der Buchkiemen der Xiphosura konnten Scholtz und Kamenz (2006) allerdings überzeugend darlegen, dass die Buchlungen der Arachnopulmonata im Detail so hochgradig übereinstimmen, dass eine unabhängige Evolution dieser Strukturen unwahrscheinlich ist. Zu diesen Übereinstimmungen gehören neben der charakteristischen Anordnung der Lamellen, ihrer Verbindung zum Hämolymphegefäßsystem (pulmoperikardiale Sinus), dem posterioren Atrium mit einem ventralen Stigma sowie einem am Atrium ansetzenden Muskel (Shultz, 1993; Foelix, 1996) auch detaillierte Übereinstimmungen in der Ultrastruktur von verschiedenen Substrukturen der Lamellen (Scholtz & Kamenz, 2006). Genetische Studien (Damen et al., 2002) zeigten außerdem, dass die Ausbildung von Buchlungen bzw. Buchkiemen auf identischen molekularen Mechanismen beruhen, was ebenfalls für eine potentielle Homologie dieser Strukturen spricht.

Die apulmonaten Arachnida zeichnen sich bis auf einige Ausnahmen (Palpigradi und einige Acari; Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013) durch den Besitz von Tracheen als respiratorische Organe aus. Diese ziehen als feine Röhren durch den gesamten Körper und transportieren über Diffusion Sauerstoff direkt zu den verschiedenen Organen (Wirkner et al., 2013). Zwischen den verschiedenen apulmonaten Arachnidentaxa lassen sich zwei unterschiedliche Formen von Tracheen beobachten. Bei den meisten Taxa wie zum Beispiel den Opiliones, Solifugae, Acari und den meisten Araneae, die Tracheen besitzen, ist das Tracheensystem als sogenannte Röhrentracheen ausgebildet, die als sich dichotom verzweigende Röhren durch den Körper ziehen (Levi, 1967; Bromhall, 1987; Höfer et al., 2000; Schmitz & Perry, 2000; Klann, 2009). Im Gegensatz dazu finden sich bei Pseudoscorpiones, Ricinulei sowie einigen Araneae sogenannte Siebtracheen, welche sich

durch ein gemeinsames distales Atrium auszeichnen von dem terminal viele einzelne feine Tracheen entspringen, die sich nicht weiter verzweigen (Beier, 1931; Kästner, 1931; Levi, 1967). Die Tracheen der verschiedenen apulmonaten Arachniden sind über Stigmen, die bei den unterschiedlichen Taxa in verschiedenen opisthosomalen Segmenten des Körpers liegen können, mit der Außenwelt verbunden. Nur bei sehr wenigen Taxa kommen auch prosomale Stigmen vor (Solifugae und Ricinulei; Kästner, 1931; Levi, 1967; Talarico, 2008; Klann, 2009). Die Struktur der Tracheen bei den verschiedenen apulmonaten Arachnidentaxa ist weitestgehend übereinstimmend (z.B. durch Taenidien verstärkte Kutikula an die sich eine dünne Epidermis anschließt; Höfer et al., 2000; Schmitz & Perry, 2000), was allerdings auch für die Tracheen von Myriapoden und Insekten zutrifft (Noirot & Noirot-Thimotheé, 1982; Hilken et al., 2011). Bei verschiedenen primär tracheaten Arachniden treten zwischen den Tracheen auch Anastomosen auf (Opiliones und Solifugae; Kästner, 1931; Höfer et al., 2000; Klann, 2009) was, im Gegensatz dazu, bei Spinnen nicht zu beobachten ist (Levi, 1967; Bromhall, 1987; Schmitz & Perry, 2000; Ramirez, 2000). Schon Levi (1967) wies darauf hin, dass trotz der übereinstimmenden Struktur der Tracheen bei den verschiedenen apulmonaten Taxa, die Tracheen innerhalb der Arachnida höchstwahrscheinlich mehrfach unabhängig entstanden sind. Diese These wird einerseits dadurch gestützt, dass diese strukturellen Übereinstimmungen auch bei Insekten und Myriapoden zu finden sind (Noirot & Noirot-Thimotheé, 1982; Hilken et al., 2011) und zum anderen dadurch, dass selbst innerhalb der Araneae (Levi, 1967; Ramirez, 2000) und der acariformen Milben (Alberti & Coons, 1999) mehrfach unabhängig Tracheen evolviert wurden.

1.2.5 Nervensystem der Arachnida

Das zentrale Nervensystem (ZNS) der Arachnida zeichnet sich vor allem durch eine starke Tendenz zur anterioren Kondensierung des Nervensystems aus. Diese Tendenz ist bei den unterschiedlichen Taxa unterschiedlich stark ausgebildet (Alberti & Thaler-Knoflach, 2013). So finden sich bei den Skorpionen sieben freie Ganglien in der ventralen Nervenkette, die über Konnektive mit einander verbunden sind (Babu, 1965; Hjelle, 1990; Horn & Achaval, 2002), während zum Beispiel bei Spinnen und Geißelspinnen das ZNS vollständig im Prosoma zu einem einheitlichen Ganglion fusioniert ist (z.B. Babu, 1965; Babu & Barth, 1984; Strausfeld et al., 1993) – dem prosomalen Ganglion (*sensu* Klußmann-Fricke et al., 2012). Wie bei allen Arthropoden besteht das ZNS der Arachniden aus einem zentralen Geflecht aus Axonen und Dendriten, dem sogenannten Neuropil, und peripher angeordneten Somata (*sensu* Richter et al., 2010). Das prosomale Ganglion besteht aus einem dorsalen Oberschlund- und einem ventralen Unterschlundganglion, welche über dicke zirkumorale

Konnektive miteinander verbunden sind (Babu, 1965). Allerdings muss angemerkt werden, dass diese Unterteilung ausschließlich auf den dünnen Ösophagus beruht, der das prosomale Ganglion als dünnes Rohr in der Mittellinie des Körpers von anterior nach posterior durchzieht. Eine strukturelle Unterscheidung der beiden Untereinheiten des prosomalen Ganglions ist nicht möglich, da das Neuropil ein einheitliches Geflecht aus Axonen und Dendriten darstellt, welches von einem einheitlichen Somatakortex umgeben ist (Kain, 2014). Weiterhin sei darauf hingewiesen, dass sich die peripheren Somata des prosomalen Ganglions als einheitliches Cluster von posterodorsal, lateral sowie anterior des Oberschlundganglions und ventral des Unterschlundganglions erstrecken. Auf der Dorsalseite des Unterschlundganglions sind keine neuronalen Somata zu finden.

Das Oberschlundganglion der Arachnida liegt anterodorsal auf dem Unterschlundganglion auf und setzt sich aus den fusionierten Neuromeren der Segmente der Augen und der Cheliceren zusammen, dem Proto- und Deutocerebrum (Mittmann & Scholtz, 2003; Doeffinger et al., 2010). Hier sei anzumerken, dass traditionell das Chelicerenneuromer der Chelicerata mit dem Tritocerebrum der Mandibulaten homologisiert wurde (Hanström, 1928; Weygoldt, 1985; Gruner, 1993). Diese Annahme beruhte hauptsächlich darauf, dass frühere Studien darauf hindeuteten, dass das Chelicerenneuromer über eine poststomoedale Kommissur sowie eine Verbindung zum somatogastrischen Nervensystem besitzen würde (Siewing, 1963). Diese Annahme würde allerdings bedeuten, dass das Segment des Deutocerebrums innerhalb der Chelicerata vollständig reduziert wurde. Neuere morphologische Analysen konnten allerdings belegen, dass die Kommissur des Chelicerenneuromers vor dem Stomodeum liegt (Mittmann & Scholtz, 2003; Brenneis et al., 2008) und, dass eine Verbindung des Deutocerebrums zum somatogastrischen Nervensystem z.T. auch bei einigen Mandibulaten vorkommt (Böhm et al., 2001) und somit nicht zwangsweise von einer Homologie des Chelicerenneuromers mit dem Tritocerebrum der Mandibulaten auszugehen ist (Mittmann & Scholtz, 2003). Verschiedene Studien basierend auf Expressionsmustern von Hox-Genen lieferten darüber hinaus Hinweise darauf, dass das Chelicerenneuromer als homolog zum Deutocerebrum der Mandibulaten anzusehen ist (Telford & Thomas, 1998; Damen et al., 1998; Damen, 2002). Vom Oberschlundganglion gehen anterodorsal die Nerven der Augen sowie anterior die Nerven der Cheliceren ab. Als für das Oberschlundganglion der Arachnida charakteristische Neuropile sind einerseits der sogenannte „Arcuate Body“, „Mushroombody Complex“ (*sensu* Kain, 2014) sowie die optischen Neuropile zu nennen, die alle im Protocerebrum zu finden sind (Babu, 1965; Babu & Barth, 1984; Strausfeld et al., 1993; Loesel et al., 2011; Kain, 2014).

Das Unterschlundganglion der Arachnida setzt sich aus fusionierten Neuromeren der Pedipalpen (dem Tritocerebrum), der vier Laufbeinpaare sowie einer unterschiedlichen Anzahl von fusionierten Ganglien der ventralen Nervenketten zusammen (Babu, 1965; Alberti & Thaler-Knoflach, 2013). Anterolateral gehen die Nerven der Pedipalpen sowie lateral die Nerven der Laufbeinpaare ab, die jeweils noch von zusätzlichen akzessorischen Nerven begleitet werden. Nach posterior setzt sich das prosomale Ganglion entweder in die ventrale Nervenketten (z.B. Scorpiones; Babu, 1965; Hjelle, 1990) bzw., bei Taxa mit vollständig verschmolzenen ZNS (z.B. Araneae u. Amblypygi; Kästner 1932; Babu, 1965; Kain, 2014), eine Vielzahl von verschiedenen Nerven fort, die unterschiedliche Organe innervieren. Als charakteristische Neuropile des Unterschlundganglions sind die olfaktorischen Neuropile zu nennen, die allerdings nur bei einigen Taxa beschrieben sind und außerdem in unterschiedlichen Neuromeren auftreten (Brownell, 2006; Wolf & Harzsch, 2012; Kain, 2014; Bänder, 2015).

Das Nervensystem der Arachnida ist bei allen Taxa eng mit dem Hämolympngefäßsystem assoziiert (Firstman, 1973). So verzweigen sich bei den Arachnopulmonata die prosomalen Arteriensysteme dem prosomalen Ganglion aufliegend (Klußmann-Fricke et al., 2012; Wirkner et al., 2013; Huckstorf et al., 2013, 2015), während sich bei den apulmonaten Arachnida das prosomale Ganglion vollständig in der perineuralen Gefäßhülle befindet (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013). Dieser Umstand ist möglicherweise durch einige metabolische Besonderheiten des Nervensystems generell bedingt. Das zentrale Nervensystem (ZNS) nimmt bei allen Tieren eine essentielle Rolle bei der Steuerung des Körpers und seiner verschiedenen Organsysteme ein. Deshalb kommt auch den Organen, die das Nervensystem mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgen eine besondere Bedeutung zu. Dies ist vor allem von daher zutreffend, dass Nervengewebe auf Grund seiner Arbeitsweise als „teures Gewebe“ zu bezeichnen ist, welches einen Großteil der zur Verfügung stehenden Energie verbraucht (Aiello & Wheeler, 1995). So wurde zum Beispiel beim Menschen festgestellt, dass das Gehirn bei nur 2% des Körpergewichts ca. 20% des zur Verfügung stehenden Sauerstoffs verbraucht (im Ruhezustand; Mink et al., 1981). Für Fliegen der Gattung *Calliphora* wurde außerdem beschrieben, dass allein die Retina im Ruhezustand des Tieres 10% des zur Verfügung stehenden ATPs verbraucht (Laughlin et al., 1998). In detaillierteren Analysen zum Energieverbrauch von Nervengewebe in Vertebraten konnte festgestellt werden, dass der Großteil der verbrauchten Energie im Nervensystem (d.h. ATP) für die synaptische Transmission verbraucht wird während die Zellsomata den größten Bedarf an Glukose aufweisen (Harris & Attwell, 2012). Es konnte weiterhin gezeigt werden, dass

Mitochondrien von den Zellsomata über axonalen Transport zu den terminalen Synapsen transportiert werden (Harris et al., 2012). Daraus ergibt sich, dass die besonders sauerstoffverbrauchenden, zellulären Strukturen (d.h. Mitochondrien) hauptsächlich innerhalb der Zellsomata sowie an den terminalen Synapsen zu finden sind (Harris et al., 2012). Diese Beobachtungen stehen in engem Zusammenhang mit der Versorgung des Nervensystems. So konnte beim Menschen gezeigt werden, dass die das Gehirn versorgenden Kapillarnetze sowohl in den Regionen der Zellsomata (d.h. der „grauen Substanz“) als auch in verschiedenen „Verschaltungszentren“ des Gehirns (d.h. synapsenreichen Regionen) besonders dicht sind (Scremin, 2004; Ito et al., 2005).

1.2.6 Ziele der Dissertation

- I. Detaillierte Untersuchung und Beschreibung des Kreislauf-, Respirations- und z.T. des Nervensystems ausgewählter Arachnidentaxa
 - Mit Hilfe verschiedener moderner und klassischer Methoden der Morphologie wie Histologie, Rasterelektronenmikroskopie sowie konfokaler Laserscanningmikroskopie und Mikrocomputertomographie in Verbindung mit Computer basierter 3D-Rekonstruktion werden die genannten Organsysteme verschiedener Arten ausgewählter Taxa (Scorpiones, Uropygi, Amblypygi, Opiliones und Solifugae) der Arachnida analysiert und detailliert beschrieben. Dabei wird darauf geachtet, dass die einzelnen Arten Vertreter aus den verschiedenen subordinierten Taxa darstellen um auch Aussagen über die Evolution der untersuchten Strukturen innerhalb der einzelnen Gruppen treffen zu können.
- II. Vergleich der aus den strukturellen Analysen gewonnenen Daten
 - Auf Grundlage dieser Beschreibungen werden die Organsysteme zwischen den einzelnen Taxa aber innerhalb dieser verglichen. Besonderes Augenmerk wird hier auf die Verzweigungsmuster der arteriellen Systeme im Allgemeinen sowie auf die Versorgung des prosomalen Ganglions sowohl Arterien als auch mit Tracheen im Besonderen gelegt.
- III. Aufstellen von Hypothesen zu evolutiven Ursachen von Übereinstimmungen zwischen unterschiedlichen Organsystemen
 - Durch den Vergleich homologer bzw. konvergent evolvierter Strukturen werden Hypothesen diskutiert, wie die Evolution der Einzelstrukturen oder der gesamten Organsysteme beeinflusst wird. Neben der Analyse der Übereinstimmungen zwischen den Gefäßsystemen innerhalb der Arachnopolmonata werden auch zu den übereinstimmenden Mustern zwischen den intraganglionären Arterien und den

intraganglionären Tracheen einiger Apulmonata Hypothesen aufgestellt, wie sich diese Übereinstimmungen evolviert haben können und welche Ursachen die Ausbildung dieser Muster bedingen.

IV. Evolutionäre Analyse der Strukturen und Hypothesen über die Evolution der unterschiedlichen Organsysteme

- Mit Hilfe des Vergleichs soll basierend auf aktuellen Phylogeniehypothesen der Arachnida die Evolution der untersuchten Organsysteme nachvollzogen werden. Dazu werden Merkmale im Hämolymphegefäßsystem der Arachnida konzeptualisiert, mittels „Character-Mapping“ die Verteilung ihrer Zustände im Grundmuster der Arachnida untersucht und die Evolution des Gefäßsystems anhand der zu Grunde gelegten Phylogeniehypothesen rekonstruiert.

1.3 Ergebnisse

In den folgenden Abschnitten werden die von mir gemachten Beobachtungen bezüglich der Kreislauf- und Respirationssysteme der untersuchten Arachnidentaxa unter besonderer Berücksichtigung der Versorgung des prosomalen Ganglions vorgestellt. Zunächst werden eigene Beobachtungen zu generellen „Regeln“ (siehe unten) bezüglich der Komplexität und Abhängigkeiten zwischen Kreislauf und Respirationssystemen dargestellt. Anschließend wird einerseits die arterielle Versorgung des prosomalen Ganglions der Arachnopulmonata und andererseits die Versorgung des prosomalen Ganglions mit Tracheen und Arterien am Beispiel der Opiliones als Vertreter der apulmonaten Arachnida im Detail beschrieben, verglichen und funktionell interpretiert. Die dort beobachteten analogen Übereinstimmungen in der Versorgung des prosomalen Ganglions werden hinsichtlich der möglichen Ursachen die zu diesen Übereinstimmungen führen können diskutiert. Abschließend werden basierend auf eigenen Beobachtungen und Literaturdaten Merkmale anhand übereinstimmender Muster in den Hämolymphegefäßsystemen der Arachnida konzeptualisiert und diese im Sinne einer evolutionären Morphologie (sensu Richter & Wirkner, 2014) aber z.T. auch im phylogenetischen Kontext interpretiert. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich auf die bereits veröffentlichten bzw. sich im Druck befindenden Publikationen: Klußmann-Fricke et al., 2014 (Kapitel 2); Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016 (Kapitel 3); Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck (Kapitel 4); Franz-Guess et al., im Druck (Kapitel 5).

1.3.1 Abhängigkeiten zwischen Kreislauf und Respirationssystemen

Die in Kapitel 1.2.2 geschilderten „Gesetzmäßigkeiten“ bezüglich der Komplexität und Abhängigkeiten zwischen Kreislauf- und Respirationssystemen lassen sich auch bei den verschiedenen Arachnidentaxa beobachten. Die Arachnopulmonata zeichnen sich durch streng lokalisierte Respirationsorgane aus, die in verschiedenen Segmenten des Opisthosomas zu finden sind und mit dem Perikardialsinus, der das Herz umgibt, über pulmoperikardiale Sinus verbunden sind (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Damit einhergehend zeichnet sich das Hämolymphgefäßsystem durch einen hohen Komplexitätsgrad aus, bei dem die verschiedenen arteriellen Systeme die Hämolymphe zu den verschiedenen Organsystemen transportieren. Weiterhin ist bei allen Arachnopulmonata Hämocyanin als respiratorischer Farbstoff zu finden (Rehm et al., 2012). Auch bezüglich der Körpergröße innerhalb einzelner Taxa der Arachnopulmonata trifft die Aussage zu, dass eine geringere Körpergröße auch ein weniger komplexes arterielles System zur Folge hat. So nimmt beispielsweise bei Skorpionen die Anzahl terminaler Verzweigungen der Arteriensysteme bei nahe verwandten Taxa mit unterschiedlicher Körpergröße bei den kleineren Vertretern ab (Klußmann-Fricke et al., 2012).

Im Gegensatz zu den komplexen arteriellen Systemen der Arachnopulmonata zeichnen sich die apulmonaten Arachnidentaxa durch ein komplexes System von Tracheen aus. Mit einem solchen dezentralisierten Respirationssystem korreliert bei den apulmonaten Arachnida eine Reduzierung der Komplexität des arteriellen Systems (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013). Bei allen apulmonaten Arachnida besteht das Hämolymphgefäßsystem aus einem tubulären Herz das die Hämolymphe direkt über die anteriore Aorta zum prosomalen Ganglion transportiert. Bei den meisten Taxa (aber nicht allen z.B. Pseudoscorpiones; Beier, 1932) kommt zusätzlich zur anterioren Aorta noch eine kurze posteriore Aorta vor (z.B. Opiliones; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck), die sich aber nach einer kurzen Distanz zwischen die Mitteldarmdrüsen ergießt. Auch bezüglich des Tracheensystems ist eine Korrelation zwischen der Körpergröße und der Komplexität des Tracheensystems zu beobachten. So besitzen zum Beispiel innerhalb der Weberknechte die Taxa mit größeren Vertretern (z.B. Laniatores) ein komplexeres Tracheensystem als Taxa mit kleineren Vertretern (z.B. Cyphophthalmi) (siehe Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Auch kommen Anastomosen zwischen den Tracheen nur bei größeren Taxa wie zum Beispiel Opiliones und Solifugae (Bromhall, 1987; Höfer et al., 2000; Klann, 2009; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck; Franz-Guess et al., im Druck) vor, während solche bei kleineren Taxa

nicht beobachtet wurden (Kästner, 1932; Beier, 1932). Selbiges trifft außerdem für die sehr kleinen Cyphophthalmi innerhalb der Opiliones zu (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck).

1.3.2 Versorgung des Nervensystems der Arachnida

Das prosomale Ganglion der Arachnida wird auf zwei unterschiedliche Weisen mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt. Einerseits findet die Versorgung des prosomalen Ganglions bei den Arachnoplumonata über ein komplexes Netzwerk aus intraganglionären Arterien statt (Abb. 3; Crome, 1953; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016), die sowohl die Versorgung mit Sauerstoff als auch mit Nährstoffen übernehmen. Andererseits ist bei den apulmonaten Arachnida die Versorgung mit Sauerstoff und Nährstoffen auf zwei unterschiedliche Systeme aufgeteilt. Die Versorgung mit Nährstoffen erfolgt über die anteriore Aorta bzw. die perineurale Gefäßhülle, die das gesamte Ganglion umgibt, wohingegen die Versorgung mit Sauerstoff von einem komplexen System aus intraganglionären Tracheen besorgt wird (Abb. 4; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck).

Neben der komplexen arteriellen Versorgung des Nervensystems der Arachnoplumonata ist innerhalb der Arthropoden eine vergleichbare arterielle Versorgung des Nervensystems bisher nur für Decapoda beschrieben (Sandemann, 1967; Abott, 1971a+b; Brown & Shearwood, 1981). So beschrieb Sandemann (1967), dass die intraganglionären Gefäßnetze in der Region der optischen Neuropile bei der Strandkrabbe (*Carcinus maenas*) besonders ausgeprägt vorliegen – eine Region die besonders reich an Synapsen ist (Harzsch, 2002; Strausfeld, 2005). Eine ebenfalls intensive Versorgung der optischen Neuropile ist außerdem von Euphausiaceen bekannt (Huckstorf & Wirkner, 2012).

Auch bei Insekten beschreiben einige Autoren, dass Übereinstimmungen zwischen dem Muster von intraganglionären Tracheen und dem strukturellen Aufbau des Nervensystems zu beobachten sind (Burrows, 1980; Pereanu et al., 2007). So beschrieb Burrows (1980) das die intraganglionären Tracheen der Heuschrecke *Locusta migratoria* eine „highly matching orderliness“ mit den sie umgebenden Neuropilstrukturen (in diesen Fall die optischen Neuropile) aufweisen. Es ist also auch bei Insekten der Fall, dass synapsenreiche Regionen des Nervensystems sich durch viele intraganglionäre Tracheen auszeichnen.

1.3.3 Gefäßversorgung

Die arteriellen Versorgungsmuster des prosomalen Ganglions der Arachnoplumonata stimmen im hohen Maße mit der neuronalen Organisation des Ganglions überein (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die Lage des intraganglionären

Gefäßnetzes zwischen afferenten und efferenten Arterien innerhalb der Arachnopolmonata rechtfertigt darüber hinaus die Bezeichnung dieses Systems als *Rete mirabile* – als sogenanntes „Wundernetz“ (siehe Klußmann-Fricke et al., 2014 und darin enthaltene Diskussion). Die wichtigsten afferenten Arterien dieses Systems sind die sogenannten Mittellinienarterien (Abb. 3A-F – tga), die dem System der anterioren Aorta entspringen. In der Mittellinie des Körpers, an der Grenze zwischen zwei aufeinander folgenden Neuromeren, ziehen die Mittellinienarterien in das prosomale Ganglion und verzweigen sich terminal in kleinere intraganglionäre Arterien (Abb. 3A, H, G – ia). Diese bilden innerhalb des prosomalen Ganglions ein dichtes Netzwerk aus Arterien, die vorwiegend an der Grenzschicht zwischen den peripher angeordneten Somata und den zentral liegenden Neuripilstrukturen verlaufen (Abb. 3A, G; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Innerhalb des Neuropils finden sich an vielen verschiedenen Stellen charakteristische arterielle Schleifen, die aus dem das Neuropil umgebenden Gefäßnetz in bestimmte Neuropile ziehen und nach einer gewissen Distanz eine Schleife bilden um anschließend wieder mit dem Gefäßnetz zu anastomosieren (Abb. 3C, F – Pfeilspitzen; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die Dichte dieser arteriellen Schleifen ist bei bestimmten, besonders synapsenreichen Neuropilen am größten (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). So wird zum Beispiel das medioventrale Neuropil (Abb. 3F – mnp) der Skorpione aber auch der Amblypygi besonders intensiv mit Hämolymphe versorgt (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Bänder, 2015). Die intraganglionären Arterien vereinen sich an verschiedenen Stellen zu Sammelgefäßen (Abb. 3D – sa) in denen die Hämolymphe, nachdem sie das Nervengewebe passiert hat, zu den efferenten Arterien geleitet wird (Abb. 3A, E, H – ea; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die efferenten Arterien leiten die Hämolymphe aus dem Ganglion heraus und versorgen anschließend weitere Organsysteme mit Hämolymphe.

Weiterhin wurde für Skorpione eine den Vertebraten ähnliche „Blut-Hirn Schranke“ zwischen den intraganglionären Arterien und dem sie umgebenden Nervengewebe beschrieben (Lane et al., 1981). Lane et al. (1981) führten dies auf die Beobachtung zurück, dass die intraganglionären Arterien die kontinuierlich mit Endothel-ähnlichen Zellen ausgekleidet sind. In einer aktuellen histochemischen Untersuchung des prosomalen Ganglions von Skorpionen (Bänder, 2015) konnte gezeigt werden, dass sowohl die Arterien des anterioren Aorta Systems als auch die efferenten Arterien, die prosomale Ganglion

verlassen, mit muskulären Anteilen ausgestattet sind. Obwohl diese muskuläre Schicht bei den intraganglionären Arterien nicht nachgewiesen werden konnte, ist davon auszugehen, dass es sich bei den intraganglionären Arterien um echte Arterien handelt, da die efferenten Arterien, außer über die intraganglionären Arterien, nicht direkt mit dem verbleibenden arteriellen System verbunden ist.

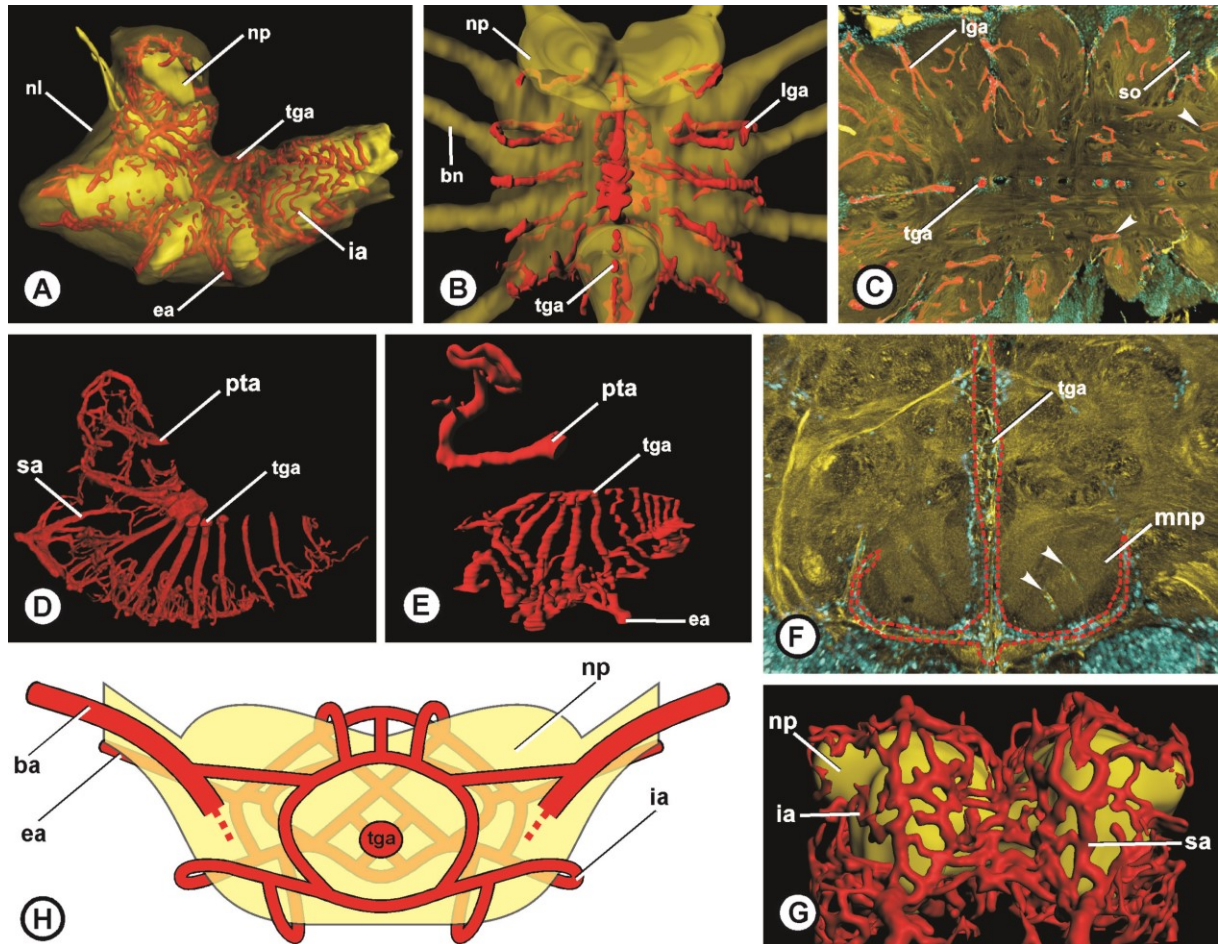


Abb. 3. Arterielle Versorgung des prosomalen Ganglions der Arachnoplumonata; neuronale Strukturen in gelb, arterielle Strukturen in rot. **A:** Übersicht der intraganglionären Arterien (ia) von *Brotheas granulatus* (Scorpiones), lateral. **B:** Übersicht der afferenten Arterien in subösophagealen Ganglion von *Damon diadema* (Amblypygi), dorsal. **C:** Histochemisch gefärbter Horizontalschnitt durch das subösophageale Ganglion von *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi). Pfeilspitzen zeigen arterielle Schleifen **D:** Mittellinienarterien von *B. granulatus*, lateral. **E:** Mittellinienarterien von *D. diadema*, lateral. **F:** Histochemisch gefärbter Querschnitt durch das subösophagealen Ganglion von *D. diadema*. Pfeilspitzen zeigen arterielle Schleifen im medioventralen Neuropil (mnp). **G:** Intraganglionäre Versorgung des protocerebralen Neuropils von *B. granulatus*, anterior. **H:** Schematische Darstellung der arteriellen Versorgung eines Neuromers eines Arachnoplumonaten. Abk.: ba, Beinarterie; bn, Beinnerv; ea, efferente Arterie; ia, intraganglionäre Arterie; lga, laterale transganglionäre Arterie; mnp, medioventrales Neuropil; nl, Neurilemma; np, Neuropil; pta, Protocerebralarterie; sa, Sammelarterie; so, Somata; tga, mediane Transganglionäre Arterie.

1.3.4 Tracheenversorgung

Im Gegensatz zu den intraganglionären Arterien der Arachnoplumonata finden sich innerhalb des prosomalen Ganglions der apulmonaten Arachnida keine Gefäße sondern intraganglionäre Tracheen (Abb. 4B, C, D, F – it; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck;

Kästner, 1932; Roma et al., 2012). Die arterielle Versorgung des prosomalen Ganglions erfolgt bei den apulmonaten Taxa ausschließlich über die perineurale Gefäßhülle, die das gesamte prosomale Ganglion umschließt (Abb. 4A – pgh, D – rote Annotation; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Bei den Opiliones ziehen ganglionäre Tracheen an verschiedenen Stellen in das prosomale Ganglion hinein (Abb. 4B, E, F – gt; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Dorsolateral des Unterschlundganglions zieht ein Paar ganglionärer Tracheen nach anterior und gibt nach medial Äste ab, die sich in feine intraganglionäre Tracheen verzweigen und in das prosomale Ganglion ziehen. Die intraganglionären Tracheolen verlaufen hauptsächlich an der Grenzschicht zwischen den peripher gelegenen Somata und dem zentral angeordneten Neuropil verlaufen (Abb. 4E – it; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Außerdem finden sich Mittellinientracheen, die das Ganglion immer an den Grenzen zwischen auf einander folgenden Neuromeren durchziehen (Abb. 4C – rote Pfeilspitzen, D – mt, lila Annotation). Die terminalen Enden der intraganglionären Tracheen ziehen zum Teil in bestimmte Neuropile des prosomalen Ganglions (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Der Verlauf der intraganglionären Tracheen der apulmonaten Arachnida stimmt dementsprechend mit der strukturellen Organisation des prosomalen Ganglions überein. Also zeigt sich hier, dass der Verlauf der intraganglionären Arterien der Arachnopulmonata mit dem der intraganglionären Tracheen bestimmter apulmonater Arachnida übereinstimmt. Interessanterweise ist ein ähnliches Muster von intraganglionären Tracheen auch bei einem Vertreter der Arachnopulmonata beschrieben – der Wasserspinne *Argyroneta aquatica* (Crome, 1953). Crome beschreibt (1953) beschreibt das Vorhandensein von Tracheen, die das Unterschlundganglion in der Mittellinie des Körpers an der Grenze zwischen auf einander folgenden Neuromeren durchziehen – ganz so wie es bei den Opiliones der Fall ist (Abb. 4C – rote Pfeilspitzen, D – mt, lila Annotation; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Leider wurden keine Angaben über den weiteren Verlauf der, zahlreich vorhandenen, zusätzlichen intraganglionären Tracheen im Bezug auf die anderen neuronalen Strukturen (Somata und Neuropile) gemacht. Auch Schmitz und Perry (2000) haben eine intensive Versorgung des prosomalen Ganglions mit Tracheen bei Springspinnen beschrieben, machten aber ebenfalls keine Angaben über deren konkreten Verlauf innerhalb des Ganglions.

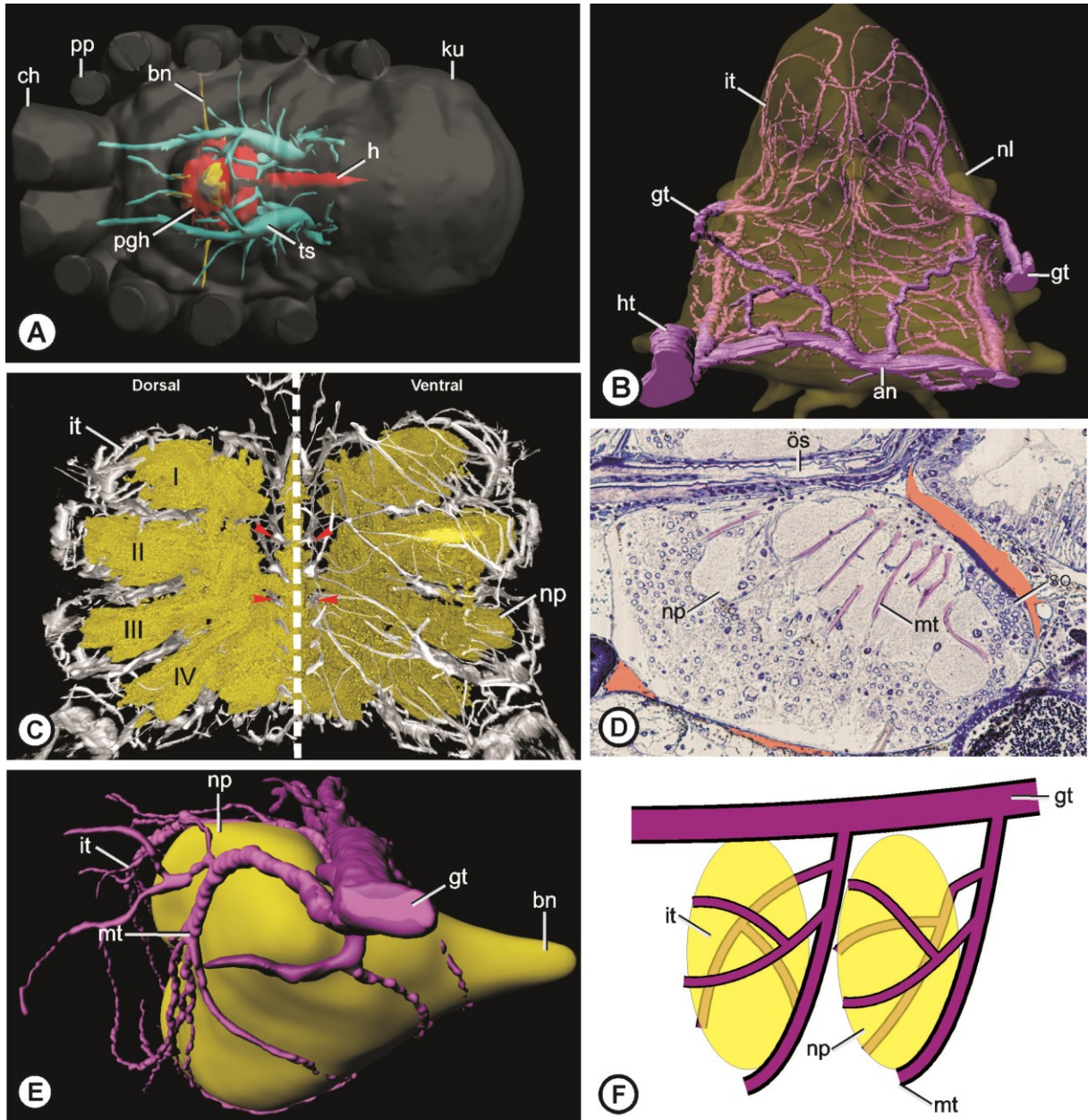


Abb. 4. Tracheenversorgung des prosomalen Ganglions der Opiliones. Intraganglionäre Tracheen in lila, neuronale Strukturen in gelb. **A:** Übersicht der Lage des Hämolympfgefäßsystems (rot), des Tracheensystems (türkies) und des Nervensystems von *Phalangium opilio* (Eupnoi), dorsal. **B:** Übersicht des intraganglionären Tracheensystems (it) von *Mitostoma chrysomelas* (Dyspnoi), posterior. **C:** Immunhistochemische Färbung eines Horizontalschnitts des subösophagealen Ganglions von *Liobunum limbatum* (Eupnoi). Pfeilspitzen zeigen die Mittellinientracheen. **D:** histologischer Saggitalschnitt durch das subösophagealen Ganglion von *M. chrysomelas*. Mittellinientracheen (mt) sind mit einer lilanen, das Lumen der perineuralen Gefäßhülle mit einer roten Annotation versehen. **E:** Intraganglionäre Tracheen um ein Bein neuropil von *M. chrysomelas*. **F:** Schematische Darstellung der intraganglionären Tracheen (it) einzelner Neuropile (np) im prosomalen Ganglion der Opiliones. Abk.: an, Anastomose; bn, Beinnerv; ch, Cheliceren; gt, ganglionäre Tracheen; h, Herz; ht, Haupttracheen; I-IV, Laufbein neuropile I-IV; it, intraganglionäre Tracheen; ku, Kutikula; mt, Mittellinientracheen; nl, Neurilemma; np, Neuropil; os, Ösophagus; pgh, perineurale Gefäßhülle; pp, Pedipalpus; so, Somata; ts, Tracheensystem.

1.3.5 Schlussfolgerungen

Aus den in Kapitel 1.2.5 beschriebenen metabolischen Eigenschaften von Nervengewebe ergibt sich, dass die Somata der Nervenzellen einen besonders hohen Bedarf an Nährstoffen (z.B. Glukose) haben, wohingegen die synaptische Transmission sich durch einen hohen Bedarf an Sauerstoff auszeichnet. Es gilt also die allgemeine Feststellung, dass im Nervensystem der Arthropoden die Regionen besonders gut versorgt mit Sauerstoff werden, die besonders synapsenreich sind. Im Hinblick auf die Intensität der Versorgung folgen die peripheren Zellsomata wohingegen die verschiedenen Trakte und Neuritenbündel, die die verschiedenen Neuropile untereinander verbinden, keine besondere Versorgung aufweisen (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck; Sandemann, 1967; Burrows, 1980; Pereanu et al., 2007; Huckstorf & Wirkner, 2012).

Für die Arachnospulmonata gilt, dass sowohl die peripheren Somata der Neurone als auch bestimmte Neuropile besonders intensiv mit Hämolymphe versorgt werden. So werden die Somata hauptsächlich durch die Gefäßnetze versorgt, die sich zwischen den Somata und dem zentral gelegenen Neuropil befinden. Zusätzlich werden bestimmte Neuropile (z.B. das medioventrale Neuropil der Scorpiones und Amblypygi; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) besonders intensiv mit Hämolymphe versorgt, was sich durch die besonders zahlreichen arteriellen Schleifen innerhalb dieser Neuropile auszeichnet. Wenn man bedenkt, dass Somata einen besonders hohen Bedarf an Nährstoffen und die Neuropile einen besonders hohen Bedarf an Sauerstoff besitzen, erklärt sich das oben beschriebene Muster der intraganglionären Arterien. Da das Hämolymphegefäßsystem der Arachnospulmonata sowohl die Verteilung der Nährstoffe als auch des Sauerstoffes bewerkstelligt, müssen die Arterien in diesem Muster vorliegen, um eine optimale Versorgung des prosomalen Ganglions zu gewährleisten.

Bezüglich der Versorgung des prosomalen Ganglions der apulmonaten Arachnida gilt, dass die Versorgung der peripheren Somata über die anteriore Aorta erfolgt. Da das prosomale Ganglion sich vollständig innerhalb der perineuralen Gefäßhülle (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) befindet, werden die peripher angeordneten Somata der Neurone permanent von frischer Hämolymphe umspült. Außerdem befindet sich das Herz der Arachnida direkt über dem Darm bzw. dessen Anhängen (den Mitteldarmdrüsen) und somit werden aus der Nahrung aufgenommene Nährstoffe direkt über die anteriore Aorta zum prosomalen Ganglion geleitet. Weiterhin bestätigt das Muster der Tracheen innerhalb des prosomalen Ganglions den erhöhten Sauerstoffbedarf der synapsenreichen Neuropile. Auch diese Versorgungsmuster lassen sich mit den oben

beschriebenen metabolischen Besonderheiten des Nervengewebes erklären. Die Verteilung von Sauerstoff und Nährstoffen ist somit bei den apulmonaten Arachnida voneinander entkoppelt und auf zwei unterschiedliche Organsysteme aufgeteilt. Das wird bei der Versorgung des prosomalen Ganglions durch die Verteilung der beiden Organsysteme (peripher Nährstoffversorgung durch das Hämolymphegefäßsystem; intern Sauerstoffversorgung durch Tracheen) besonders deutlich. Besonders bemerkenswert ist hierbei, dass bei den apulmonaten Arachnida die besondere Bedeutung des prosomalen Ganglions deutlich wird, da das Ganglion das einzige Organsystem ist das direkt von der anterioren Aorta mit Hämolymphe versorgt wird.

1.4 Diskussion: Analogie zwischen komplexen Strukturen

Nach den in den vorherigen Kapiteln besprochenen Übereinstimmungen stellt sich die zentrale Frage, was die Ursachen dieser Übereinstimmungen im Muster der intraganglionären Arterien bzw. Tracheen sind. Normalerweise fragt man bei beobachteten Übereinstimmungen zwischen Strukturen, ob diese homologen oder analogen Ursprungs sind. Da in diesem Fall die Homologie der betrachteten Strukturen (d.h. Kreislauf- und Tracheensystem) ausgeschlossen werden kann, stellt sich als nächstes die Frage, welche Mechanismen für derartige Analogien verantwortlich sind. Analogien werden ganz allgemein als jegliche Form von Übereinstimmungen definiert, die nicht auf einen gemeinsamen evolutiven Ursprung zurückzuführen sind (Riedl, 2000; Richter & Wirkner, 2014). Nach Sudhaus und Rehfeld (1992) können Analogien in zwei Subkonzepte unterteilt werden, die sich in ihren Erklärungsweisen unterscheiden. Als erstes ist hier die sogenannte Rollenanalogie (Sudhaus & Rehfeld, 1992; aber auch Richter & Wirkner, 2014) zu nennen, die Übereinstimmungen zwischen Strukturen auf Grund einer ihnen gemeinsamen biologischen Rolle (sensu Bock & von Wahlert, 1965) erklärt. Die biologische Rolle einer Struktur bezieht sich auf deren Interaktion mit der Umwelt (Bock & von Wahlert, 1965; Richter & Wirkner, 2014). Von der Rollenanalogie werden sogenannte Konstruktionsanalogien unterschieden (Sudhaus & Rehfeld, 1992; aber auch Richter & Wirkner, 2014), die sich durch den Strukturen gemeinsame Konstruktionsprinzipien auszeichnen. Bei Konstruktionsanalogien muss weiterhin unterschieden werden, ob diese durch Eigenschaften der beobachteten Struktur selbst hervorgerufen werden (intrinsische Faktoren) oder ob bestimmte, die Struktur umgebende Gegebenheiten (z.B. andere Strukturen) einen Einfluss auf die beobachteten analogen Strukturen ausüben (extrinsische Faktoren; siehe Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck für Details). Es ist anzumerken, dass Rollenanalogien generell von extrinsischen Faktoren beeinflusst werden, da die Umwelt mit der sie interagieren die Übereinstimmungen

zwischen den Strukturen bedingt. Selbstverständlich können bei bestimmten Analogien auch beide Subkonzepte eine Rolle spielen, was zu besonders detaillierten Übereinstimmungen führt (Sudhaus & Rehfeld, 1992).

1.4.1 Rollenalogie

Die biologische Rolle ist definiert als jede Interaktion einer Struktur mit der Umwelt eines Organismus die durch die Fähigkeiten (engl. „faculty“) der Struktur bedingt wird (siehe Bock & von Wahlert, 1965 für Details). Es sei darauf hingewiesen, dass „Umwelt“ hier im übertragenen Sinne verstanden werden muss und der Begriff sich in diesem Fall nicht auf die eigentliche Umwelt des Tieres bezieht, sondern auch auf die Umgebung der beobachteten Strukturen (d.h. für die intraganglionären Arterien bzw. Tracheen stellt das prosomale Ganglion einen wesentlichen Teil der Umwelt dar). Für die Tracheen bei bestimmten Insekten (z.B. *Drosophila*) ist bekannt, dass Tracheolen nach der Embryogenese in verschiedenen Geweben entlang von Sauerstoffgradienten wachsen, um diese Gewebe effektiv mit Sauerstoff zu versorgen (Centanin et al., 2010). Die Terminalzellen der Tracheolen sind hier besonders sensitiv für die Sauerstoffkonzentration im Gewebe und veranlassen das Wachstum von Seitenästen in Regionen niedriger Sauerstoffkonzentration (d.h. erhöhten Bedarfs). Im Fall des Gefäß- bzw. Tracheensystems der Arachnida ist die Fähigkeit dieser Systeme Sauerstoff gezielt in bestimmte Regionen des Körpers zu transportieren und die biologische Rolle ist die tatsächliche, optimale Versorgung des prosomalen Ganglions mit Sauerstoff, dass durch seinen Metabolismus das Muster der Tracheen bzw. Arterien beeinflusst. Diese Rolle des Gefäß- und Tracheensystems lässt nun schlussfolgern, dass die Muster der intraganglionären Tracheolen und Kapillaren durch physiologische Zwänge bestimmt werden und die übereinstimmenden Muster durch die Notwendigkeit einer optimalen Sauerstoffversorgung des prosomalen Ganglions bedingt sind. Die Verteilungsmuster der intraganglionären Tracheen bzw. Kapillaren erklären sich also durch die besonderen metabolischen Bedürfnisse (siehe Kapitel 1.2.5) des Nervengewebes und müssen um ihre biologische Rolle der optimalen Sauerstoffversorgung des prosomalen Ganglions zu gewährleisten in diesen übereinstimmenden Mustern vorliegen. Da die synaptische Transmission einen besonders hohen Sauerstoffverbrauch hat müssen die intraganglionären Tracheen der tracheaten Arachnida an genau den beschriebenen Orten positioniert sein (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck), um eine optimale Sauerstoffversorgung im prosomalen Ganglion zu gewährleisten. Und selbiges trifft auch für die intraganglionären Arterien der Arachnopulmonata zu (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke &

Wirkner, 2016). Da bei den Arachnopolmonata neben der Sauerstoffversorgung auch der Nährstofftransport über das Hämolympngefäßsystem erfolgt, müssen zusätzlich Arterien in Regionen mit hohem Nährstoffbedarf (z.B. Somata) vorhanden sein um ausreichenden Nachschub mit Nährstoffen zu gewährleisten (siehe Kapitel 1.2.5).

1.4.2 Konstruktionsanalogie

Unter Konstruktionsanalogie werden Übereinstimmungen bestimmter Strukturen verstanden, die auf gemeinsame Konstruktionsmechanismen zurückzuführen sind, die diese Strukturen dazu befähigen bestimmte Funktionen auszuführen (Sudhaus & Rehfeld, 1992). Bezüglich der übereinstimmenden Muster der intraganglionären Tracheen bzw. Kapillaren der Arachnida wäre anzunehmen, dass diese durch ähnliche architektonische bzw. genetische Mechanismen erklärt werden können (intrinsische Faktoren). Über die genetischen Grundlagen der Entwicklung von Tracheen bzw. Arterien bei Arachniden ist bis heute nichts bekannt und Hypothesen dazu müssen auf Analogieschlüssen beruhen. Es ist bekannt, dass bei Insekten und Vertebraten ähnliche genetische Mechanismen für die Tracheenentwicklung bzw. die Angiogenese verantwortlich sind (z.B. Klämbt et al., 1992; Sutherland et al., 1996; Englund et al., 1999; Metzger & Krasnow, 1999; Păreanu et al., 2007). Wenn man nun also annimmt, dass die gleichen Gene die bei einem Insekt für die Entwicklung von Tracheen verantwortlich sind, auch bei der Entwicklung von Gefäßen bei Wirbeltieren eine Rolle spielen, dann liegt es nahe anzunehmen, dass auch bei der Entwicklung von Tracheen bzw. Arterien bei Arachniden der gleiche genetische Mechanismus zu Grunde liegt. Somit liegt eine mögliche Erklärung für die übereinstimmenden Muster der intraganglionären Arterien der Arachnopolmonata und den intraganglionären Tracheen der tracheaten Arachniden in einem gemeinsamen genetischen Mechanismus bei der Ausbildung dieser Strukturen.

Wenn, im Gegensatz dazu, allerdings der zelluläre Aufbau oder die Entwicklung des prosomalen Ganglions für die Muster der Arterien und Tracheen verantwortlich sind, werden diese Muster von dem strukturellen Aufbau des prosomalen Ganglions vorgegeben (extrinsische Faktoren). Für *Drosophila* aber auch für Vertebraten ist bekannt, dass sich die intraganglionären Tracheen bzw. die intraganglionären Kapillarnetze während ihrer Entwicklung an der Verteilung von Gliazellen (*sensu* Richter et al., 2010) und deren Fortsätzen im Nervengewebe orientieren (Englund et al., 1999; Gerhardt et al., 2004; Scremin, 2004; Păreanu et al., 2007). Bezogen auf die intraganglionären Arterien bzw. Tracheen bei Arachniden lässt sich nun per Analogieschluss folgern, dass wenn im Nervensystem sowohl Tracheen als auch Kapillaren bei sehr weit entfernt verwandten Taxa sich an der Verteilung von Gliazellen orientieren, dieses wahrscheinlich auch für die

Arachniden gilt. Des Weiteren ist von malacostraken Krebsen (Jirikowski et al., 2010) und bei den Amblypygi (Weygoldt, 1975) bekannt, dass sich während der Embryogenese das Nervensystem früher als das Kreislaufsystem entwickelt. Somit kann vermutet werden, dass auch bei den pulmonaten Arachniden die Arterien bzw. bei den apulmonaten die Tracheen in die schon vorhandenen Anlagen des prosomalen Ganglions einwachsen und sich dabei an bestimmten Strukturen des selbigen orientieren.

1.4.3 Schlussfolgerungen

Es wurde erörtert, dass die beobachteten analogen Übereinstimmungen zwischen den intraganglionären Arterien der Arachnopulmonata und den intraganglionären Tracheen einiger tracheater Arachniden auf unterschiedlichste Ursachen zurückzuführen sein können. Auf Grund der unvollständigen (bis nicht vorhandenen) Datenlage zu den bei Arachniden tatsächlich vorhandenen genetischen, physiologischen und entwicklungsbiologischen Gegebenheiten, die zur Ausbildung dieser Übereinstimmungen führen, sei hier allerdings noch einmal darauf hingewiesen, dass die hier erörterten Ursachen für die übereinstimmenden Muster auf Analogieschlüssen beruhen. Um die Ursachen der in den vorigen Abschnitten besprochenen Übereinstimmungen zwischen den intraganglionären Arterien der Arachnopulmonata (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) und den intraganglionären Tracheen einiger apulmonaten Arachnida (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) zu erklären, gibt es in der Biologie verschiedene Ansätze auf unterschiedlichen Ebenen: Man unterscheidet hier zwischen den proximat und den ultimat Ursachen für bestimmte beobachtete Phänomene (Mayr, 1961; Tinbergen, 1963; Zrzavý et al., 2009). Die proximat Ursachen umfassen die unmittelbaren Erklärungen für bestimmte Phänomene und berücksichtigen in der Regel ontogenetische, morphologische sowie funktionelle Aspekte um die gemachten Beobachtungen zu erklären. Im Gegensatz dazu beziehen sich die ultimat Ursachen auf tiefer greifende Zusammenhänge, die zu bestimmten Beobachtungen führen und damit wird entweder der Bezug zu evolutionären Mechanismen und oder dem adaptiven Wert einer Beobachtung hergestellt (Zrzavý et al., 2009)

Bezogen auf die übereinstimmenden Muster zwischen den intraganglionären Arterien und Tracheen bei Arachniden wären also die in den vorherigen Abschnitten erläuterten genetischen, physiologischen und entwicklungsbiologischen Mechanismen, als proximate Ursachen anzusehen. Ultimate Ursache für die übereinstimmenden Muster der intraganglionären Arterien und Tracheen wäre weiterhin, dass all die untersuchten Taxa von

ihrem letzten gemeinsamen Vorfahren ein ihnen gemeinsames Set an Genen geerbt haben das für die Ausbildung dieser Muster verantwortlich ist.

Die hier genannten möglichen proximalen und ultimativen Ursachen für die Übereinstimmungen in den Mustern der intraganglionären Arterien der Arachnopolmonata und der intraganglionären Tracheen einiger tracheater Arachnida tragen möglicherweise alle zu den gemachten Beobachtungen (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) bei. Es ist also anzunehmen, dass sowohl die genetischen Mechanismen bei der Tracheen- bzw. Arterienentwicklung als auch der strukturelle Aufbau und die physiologischen Besonderheiten des prosomalen Ganglions diese Muster bedingen. Ob diese Annahmen bezüglich der genetischen Mechanismen der Tracheen bzw. Arterienentwicklung, der Verteilung der Gliazellen oder der Physiologie des prosomalen Ganglions tatsächlich zutreffen, kann hier nicht beantwortet werden, da all diese Aspekte bei Arachniden nicht untersucht sind.

1.5 Evolutionäre Morphologie des Hämolympfgefäßsystems der Arachnida

Um die Evolution des Kreislaufsystems der Arachnida nachvollziehen zu können, ist es notwendig, bestimmte Eigenschaften des Hämolympfgefäßsystems der verschiedenen Taxa basierend auf Homologiehypothesen als Merkmale („characters“) zu konzeptualisieren (Wirkner & Richter, 2010; Richter & Wirkner, 2014). Das heißt, dass einzelne oder mehrere zuvor beschriebene Morpheme Hypothesen über Evolutionseinheiten darstellen (Richter & Wirkner, 2014; siehe unten). Im Rahmen einer evolutionären Morphologie nach Wirkner und Richter (2010) beinhaltet dieser Vorgang sowohl die Konzeptualisierung von Merkmalen als auch von deren Merkmalszuständen („character states“). Dabei beziehen sich die Merkmale meist auf eine übergeordnete Struktur (Rahmenhomologie *sensu* Riedl, 1975), die beispielsweise auf Grund einer übereinstimmenden topographischen Lage festgelegt wird (Rieppel 1988; Rieppel & Kearney 2002). Die jeweiligen Merkmalszustände sind die in der Evolution hervorgebrachten variablen Ausprägungsformen dieser übergeordneten Struktur (z.B. Freudenstein 2005; Brower & Schawaroch 1996; Sereno 2007). Nach Sereno (2007, 2009) sollten die Formulierungen der Merkmalskonzepte (sog. „character statements“) nach einem logischen Schema aufgebaut werden. Das character statement kann einerseits in das Merkmal und andererseits in das Statement unterteilt werden, wobei das letztere die verschiedenen Zustände des ersteren darstellen. Das gesamte character statement setzt sich somit aus verschiedenen Bestandteilen zusammen („locator – L, variable – V, variable qualifier – Vq, character state – v0, v1“; siehe Sereno, 2007 für Details), so dass sich ein Merkmal nach folgendem Schema aufbaut:

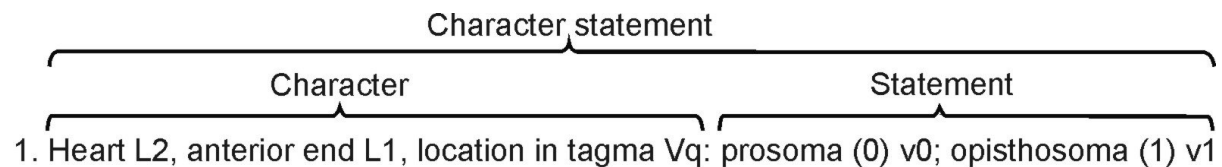


Abb. 5. Logischer Aufbau eines Merkmals, verändert nach Sereno (2007).

Des Weiteren unterscheidet Sereno (2007) zwei fundamentale Klassen von Merkmalen: neomorphe und Transformationsmerkmale. Bei neomorphen Merkmalen handelt es sich um evolutionäre Einheiten („evolutionary units“ *sensu* Richter & Wirkner, 2014), die bei manchen Taxa auftreten, bei anderen hingegen fehlen („absent/present“-Merkmale). Im Gegensatz dazu sind Transformationsmerkmale Serien von Transformationen, deren Merkmalszustände unterschiedliche Variationen einer evolutionären Einheit abbilden. Dabei wird angenommen, dass während der Evolution ein Merkmalszustand in einen anderen übergegangen (d.h. transformiert) ist. Darüber hinaus muss vor allem darauf geachtet werden, dass diese beiden Merkmalstypen nicht miteinander vermischt werden dürfen, also „absent“ nicht in einem transformationellen Merkmal auftauchen darf, und die Merkmalszustände eines Merkmals sich gegenseitig ausschließen („mutually exclusive“; siehe Sereno 2007 für Details) müssen.

Seit einigen Jahren wird in der Zoomorphologie der Mangel der intersubjektiven Nachvollziehbarkeit für morphologische Beschreibungen intensiv diskutiert (Vogt, 2009; Vogt et al., 2010; Deans et al., 2012). Vogt et al. (2010) führte dies unter anderem auf das sogenannte „linguistic problem of morphology“ zurück, da eine standardisierte Terminologie sowie eine formalisierte Methode der Beschreibung fehlt. Ein Ansatz, diese Probleme zu überwinden ist die Erstellung von Ontologien, in denen Fachbegriffe und Definitionen gesammelt und logisch mit einander verknüpft („semantic context“) werden (Ramírez et al., 2007; Dahdul et al., 2010; Harris et al., 2010; Yoder et al., 2010; Mungall et al., 2012; Costa et al., 2013). Die logische Struktur sowie deren semantischer Kontext (*via* interkonnektiver Verknüpfungen) und Maschinenlesbarkeit machen Ontologien auch für Anwendungen in der phylogenetischen Systematik brauchbar, wobei aber zu beachten ist, dass Morpheme, Merkmale und ontologische Konzepte distinkt unterschiedliche Dinge sind (siehe Göpel & Richter, im Druck für Details). Obwohl es versucht wurde (Shaban-Nejad & Haarslev, 2008), ist eine automatisierte Erstellung von Merkmalen aus Ontologien nicht sinnvoll und es ist weiterhin ein Wissenschaftler notwendig, der einschätzen muss, ob untersuchte Morpheme, die mit bestimmten ontologischen Konzepten angesprochen werden, eigenständige Evolutionseinheiten darstellen. Es sei hier darauf hingewiesen, dass die in Ontologien gesammelten Konzepte (Label + Definition) für bestimmte Morpheme zunächst ohne

taxonomischen und phylogenetischen Bezug aufgestellt werden, die Morpheme also „pure“ Beschreibungen bestimmter und (je nach verwendeter Methode) real existierender, abgrenzbarer Strukturen eines Tieres darstellen. Diese können dann allerdings in einem weiteren Schritt für verschiedenste weiterführende wissenschaftliche Fragestellungen, wie beispielsweise die Konzeptualisierung als evolutionäre Einheiten (d.h. Merkmale), verwendet werden (Richter & Wirkner, 2014 und darin enthaltene Diskussion). Um nun die für die jeweiligen Merkmale/Merkmalzustände wichtigen Morpheme eindeutig und nachvollziehbar anzusprechen, orientieren sich die im Folgenden formulierten Merkmalskonzepte an der Terminologie einer Ontologie für Morpheme des Kreislaufsystems der Arthropoden (OArCS – „Ontology of Arthropod Circulatory Systems“; Wirkner et al., unpublizierte Daten). Die für die Merkmalskonzeptualisierung verwendeten Konzepte (bzw. deren Labels) werden, wenn sie in der Beschreibung der Merkmale vorkommen, hinter dem entsprechenden Begriff in Klammern und kursiv hinzugefügt. Die detaillierten Beschreibungen der einzelnen Merkmale sowie ihrer Merkmalszustände finden sich im Appendix (Kapitel 1.7). Eine detaillierte Liste aller untersuchten Arten sowie die ihnen zugewiesenen Merkmalszustände kann Tabelle 1 entnommen werden.

Art	Autor	Taxon	Datenursprung	Merkmalszustände
<i>Androctonus amoreuxi</i>	(Audouin, 1826)	Scorpiones	own data	01103/11100/10100/10001/1011
<i>Androctonus australis</i>	(Linnaeus, 1758)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/?0001/101?
<i>Androctonus bicolor</i>	Ehrenberg, 1828	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/10001/101?
<i>Anuroctonus phaiodactylus</i>	Wood, 1863	Scorpiones	own data	0110?/1110?/?0101/?0001/1?1?
<i>Babycurus jacksoni</i>	(Pocock, 1890)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/?0001/1011
<i>Bothriurus keyserlingi</i>	Pocock, 1893	Scorpiones	own data	0110?/01100/?110?/10001/1?11
<i>Brotheas granulatus</i>	Simon, 1877	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11101/10001/1011
<i>Brotheochactas orinocensis</i>	Scorza, 1954	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/?1101/10001/1011
<i>Buthacus arenicola</i>	(Simon, 1885)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/10001/1011
<i>Centruroides exilicauda</i>	(Wood, 1863)	Scorpiones	own data	01103/11100/10100/?0001/1011
<i>Centruroides gracilis</i>	(Latreille, 1804)	Scorpiones	own data	0110?/1110?/????0/??001/1?1?
<i>Centruroides vittatus</i>	(Say, 1821)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/?0001/101?
<i>Chaerilus celebensis</i>	Pocock, 1848	Scorpiones	own data	0110?/01100/??10?/?0001/1?11
<i>Diplocentrus lindo</i>	Stockwell & Baldwin, 2001	Scorpiones	own data	0110?/01100/1?101/10001/1011
<i>Diplocentrus peloncillensis</i>	Stahnke, 1970	Scorpiones	own data	0?10?/0?10?/?1101/?0001/1?1?
<i>Euscorpium carpathicus</i>	(Linnaeus, 1767)	Scorpiones	own data	01103/01100/11101/10001/1011
<i>Hadogenes paucidens</i>	Pocock, 1896	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11101/10001/1?11
<i>Hadrurus arizonensis</i>	Ewing, 1928	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11101/10001/1011
<i>Heterometrus laoticus</i>	Couzijn, 1981	Scorpiones	own data	0110?/01100/1?101/10001/1?11
<i>Heteroscorpion opisthacanthoides</i>	(Kraepelin, 1896)	Scorpiones	own data	0110?/01100/1110?/10001/1?1?
<i>Hottentotta conspersus</i>	(Purcell, 1901)	Scorpiones	own data	0?10?/1?10?/?0??0/??001/1?1?
<i>Iomachus politus</i>	Pocock, 1896	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11101/10001/1?11
<i>Iurus kraeplini</i>	von Ubisch, 1922	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11101/10001/1?11
<i>Leiurus quinquestriatus</i>	(Ehrenberg, 1828)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/10001/1011
<i>Lychas mucronatus</i>	(Fabricius, 1798)	Scorpiones	own data	0?10?/1?100/10100/10001/1011
<i>Mesobuthus caucasicus</i>	Nordmann, 1840	Scorpiones	own data	0?10?/1?100/1010?/?0001/1?1?
<i>Mesobuthus martensii</i>	(Karsch, 1879)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/10001/1?1?
<i>Opisthacanthus rugiceps</i>	Pocock, 1897	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/?1101/?0001/1?11
<i>Opisthophthalmus boehmi</i>	(Kraepelin, 1896)	Scorpiones	own data	0110?/01100/11101/10001/1011
<i>Pandinus cavimanus</i>	(Pocock, 1888)	Scorpiones	own data	0110?/01100/11101/10001/1?1?
<i>Pandinus imperator</i>	(C.L. Koch, 1841)	Scorpiones	own data	0110?/01100/11101/10001/1?1?
<i>Parabuthus leiosoma</i>	(Ehrenberg, 1828)	Scorpiones	own data	0110?/11100/10100/10001/1?11
<i>Paruroctonus silvestrii</i>	Borelli, 1909	Scorpiones	own data	0110?/01100/11?0?/??001/1?11
<i>Pseudochactas ovchinnikovi</i>	Gromov, 1998	Scorpiones	own data	0110?/0110?/????/??0?1/1???
<i>Scorpio maurus</i>	Linnaeus, 1758	Scorpiones	own data	0?10?/0?10?/??101/10001/1?1?
<i>Serradigitus gertschi</i>	(Williams, 1968)	Scorpiones	own data	0110?/0110?/??0?/1?001/1?1?
<i>Serradigitus joshuaensis</i>	(Stahnke, 1940)	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11?0?/??001/1011
<i>Serradigitus subtilimanus</i>	(Williams, 1970)	Scorpiones	own data	0110?/0110?/??01/??001/1?1?

<i>Smeringurus mesaensis</i>	(Stahnke, 1961)	Scorpiones	own data	0?10?/0?100/11?01/?001/1?11
<i>Superstitionia donensis</i>	Stahnke, 1940	Scorpiones	own data	0110?/0110?/?0101/?0001/1011
<i>Uroctonus mordax</i>	Thorell, 1876	Scorpiones	own data + Randall, 1966	01102/0110?/?0101/10001/1011
<i>Urodacus</i> spp.		Scorpiones	Locket, 2001	0????/?0100/?001/?0001/1?1?
<i>Vaejovis coahuilae</i>	Williams, 1968	Scorpiones	own data	0110?/0110?/111??/?001/1?1?
<i>Vaejovis confusus</i>	Stahnke, 1940	Scorpiones	own data	0110?/01100/11101/10001/1?1?
<i>Vaejovis spinigerus</i>	(Wood, 1863)	Scorpiones	own data	0110?/01100/11101/10001/1011
<i>Mastigoproctus giganteus</i>	(Lucas, 1835)	Uropygi	own data	11104/00110/11110/01001/1011
<i>Thelyphonus caudatus</i>	(Linnaeus, 1758)	Uropygi	own data	11104/00110/11110/01001/1?11
<i>Typopeltis crucifer</i>	Pocock, 1894	Uropygi	own data	1?10?/0011?/?000?/?1001/1???
<i>Damon diadema</i>	(Simon, 1876)	Amblypygi	own data	01100/02110/11110/00101/1011
<i>Phrynus marginemaculatus</i>	C.L. Koch, 1841	Amblypygi	own data	0110?/02110/11110/00101/1011
<i>Phrynus exsul</i>	Harvey, 2002	Amblypygi	own data	0110?/02110/11110/00101/1011
<i>Charon grayi</i>	(Gervais, 1842)	Amblypygi	own data	01100/02110/?1?10/00101/?011
<i>Chileogovea oedipus</i>	Roewer, 1961	Opiliones	own data	??0?/?00?/0---0/0-0?/-----
<i>Cyphophthalmus duricorius</i>	Joseph, 1868	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Sadocus conspicillatus</i>	Roewer, 1913	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Metagyndes cf. innata</i>	(Roewer, 1929)	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Nemastoma lugubre</i>	(Müller, 1776)	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Paranemastoma quadripunctatum</i>	(Perty, 1833)	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Mitostoma chrysomelas</i>	(Hermann, 1804)	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Phalangium opilio</i>	Linnaeus, 1758	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Odiellus spinosus</i>	(Bosc, 1792)	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Liobunum limbatum</i>	L. Koch, 1861	Opiliones	own data	010--/07021/0---0/0-01/-----
<i>Cupiennius salei</i>	Keyserling, 1877	Araneae	Huckstorf et al., 2013	01105/06100/11000/00001/0111
<i>Araneus diadematus</i>	Clerck, 1758	Araneae	Runge & Wirkner, 2016	01105/06100/11000/00001/0111
<i>Argyroneta aquatica</i>	(Clerck, 1758)	Araneae	Crome, 1953	01106/07100/?100?/00001/0???
<i>Austrochilus forsteri</i>	Grismado, Lopardo & Platnick, 2003	Araneae	Huckstorf et al., 2015	01105/05100/11000/00001/0011
<i>Hickmania troglodytes</i>	(Higgins & Petterd, 1883)	Araneae	Huckstorf et al., 2015	01105/05100/11000/00001/0011
<i>Hypochilus pococki</i>	Platnick, 1987	Araneae	Huckstorf et al., 2015	01105/05100/11000/00001/0011
<i>Kukulcania hibernalis</i>	(Hentz, 1842)	Araneae	Huckstorf et al., 2015	01105/06100/11000/00001/0011
<i>Progradungula otwayensis</i>	Milledge, 1997	Araneae	Huckstorf et al., 2015	01105/05100/11000/00001/0011
<i>Nhandu chromatus</i>	Schmidt, 2004	Araneae	Huckstorf pers. comm.	00105/05100/11000/00001/0011
<i>Liphistius ornatus</i>	Ono & Schwendinger, 1990	Araneae	Huckstorf pers. comm.	01100/04100/11000/00001/0011

<i>Ricinoides</i> sp.	Ewing, 1929	Ricinulei	Millot, 1949	010--/0702-/0---0/0-01-/----
<i>Neocarus texanus</i>	Chamberlin & Mulaik, 1942	Acari	Alberti & Coons, 1999	000--/0802-/0---0/0-01-/----
<i>Dermacentor variabilis</i>	(Say, 1821)	Acari	Coons & Alberti, 1999	010--/0702-/0---0/0-01-/----
<i>Eukoenenia mirabilis</i>	(Grassi & Calandruccio, 1885)	Palpigradi	Börner, 1904	010--/0512-/0---0/0-01-/----
<i>Prokoenenia wheeleri</i>	(Rucker, 1901)	Palpigradi	Firstman, 1973	0?0--/0512-/0---0/0-01-/----
<i>Neobisium sylvaticum</i>	C.L. Koch 1835	Pseudoscorpiones	Beier, 1931	000--/08021/0---0/0-01-/----
<i>Galeodes caspius</i>	Birula, 1890	Solifugae	Kästner, 1931	110--/01021/0---0/0-01-/----
<i>Galeodes araneoides</i>	(Pallas, 1772)	Solifugae	Kästner, 1931	110--/01021/0---0/0-01-/----
<i>Eremobates</i> sp.	Banks, 1900	Solifugae	Firstman, 1973/ own data	110--/0?021/0---0/0-01-/----
<i>Limulus polyphemus</i>	(Linnaeus, 1758)	Xiphosura	Göpel & Wirkner, 2015	10110/01121/0-000/0001-/----
<i>Carcinoscorpius rotundicauda</i>	(Latreille, 1802)	Xiphosura	Göpel & Wirkner, 2015	10110/01121/0-000/0001-/----
<i>Pycnogonum litorale</i>	(Strom, 1762)	Pycnogonida	Firstman, 1973	000--/02021/0---0/0-01-/----

Character statements:

- Heart, anterior end, location in tagma: prosoma (0); opisthosoma (1)
- Heart, posterior aorta: absent (0); present (1)
- Cardiac arteries: absent (0); present (1)
- Cardiac arteries, anastomoses between successive pairs: absent(0); present (1)
- Cardiac arteries, number of pairs: four (0); five (1); six (2); eight (3); nine (4); three (5); two (6)
- Heart, ostia, pairwise orientation along to AP-axis: opposite (0); alternating (1)
- Heart, ostia, number of pairs: nine (0); eight (1); seven (2); six (3); five (4); four (5); three (6); two (7); one (8)
- Anterior aorta system, anterior aorta, split into aortic arches: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, cheliceral arteries, position of origin: aortic arches (0); pedipalpal artery (1); PVS (2)
- Anterior aorta system, optic arteries, position of origin : Cheliceral artery system (0); PVS (1)
- Anterior aorta system, tegumental arteries: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, anterior peribuccal arteries: absent (0); present(1)
- Pedipalpal artery system, pedipalpocoxal arteries: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, supraneural artery, length in relation to PG: long (0); short (1)
- Anterior aorta system, supracerebral artery: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, coxinternal arteries: absent (0); present (1)
- Pedipalpal artery system, subneural artery : absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, perineural artery system: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, prosomal ganglion, arterial supply: Rete mirabile (0); PVS (1)
- Anterior aorta system, median transganglionic arteries : absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, protocerebral artery: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, lateral transganglionic arteries, number of pairs: 5 (0); 6 (1)
- Anterior aorta system, arterial loops: absent (0); present (1)
- Anterior aorta system, efferent systems: absent (0); present (1)

1.5.1 Gefäßevolution

Die phylogenetische Interpretation des Hämolympphgefäßsystems gestaltet sich schwierig, da auf Grund der vielen konkurrierenden Verwandtschaftshypothesen (siehe Kapitel 1.2.1) auch entsprechend viele verschiedene evolutionäre Szenarien zur evolutiven Transformation des Hämolympphgefäßsystems innerhalb der Arachnida ergeben. Dennoch soll hier anhand von drei prominenten Hypothesen (siehe Abb. 1; Weygoldt & Paulus, 1979; Shultz, 2007; Regier et al., 2010) die Evolution des Hämolympphgefäßsystems der Arachnida nachvollzogen und interpretiert werden. Die hier relevanten Unterschiede dieser Hypothesen beziehen sich vor allem auf die Arachnopulmonata (d.h. Scorpiones, Uropygi, Amblypygi und Araneae), die in den verschiedenen Hypothesen entweder eine monophyletische (Abb. 1 C; Regier et al., 2010), eine paraphyletische (Abb. 1A; Weygoldt & Paulus, 1979) oder eine polyphyletische (Abb. 1B; Shultz, 2007) Gruppierung darstellen. Es wird hier allerdings darauf verzichtet, jedes einzelne der konzeptualisierten Merkmale in einem kladistischen Sinne zu diskutieren, da dies den Rahmen dieser einleitenden Zusammenfassung sprengen würde. Stattdessen soll hier die Evolution des Hämolympphgefäßsystems der Arachnida sowie – in gewissem Maße – auch des Tracheensystems der apulmonaten Taxa im Sinne einer evolutionären Morphologie (*sensu* Richter & Wirkner, 2014) nachvollzogen werden und das Grundmuster (d.h. die Merkmalszustände in der Stammart der Arachnida) anhand der verschiedenen Phylogeniehypothesen rekonstruiert und diskutiert werden. Es sei darauf hingewiesen, dass die Aussagen bezüglich der Evolution des Hämolympphgefäßsystems auf die Rekonstruktion ancestraler Merkmalszustände auf Grundlage von parsimoniebasierten Algorithmen (Maddison & Maddison, 2015) beruhen.

Ein besonderes Problem bezüglich des Hämolympphgefäßsystems der Arachnida ist, dass ein sich komplex verzweigendes arterielles System nur bei den Arachnopulmonata vorhanden ist und dementsprechend die Interpretation einiger Merkmale direkt von der Existenz eines komplexen Hämolympphgefäßsystems abhängen. Innerhalb der Chelicerata sind die Xiphosura das einzige weitere Taxon, das ein komplexes Hämolympphgefäßsystem besitzt (Wirkner et al., 2013; Göpel & Wirkner, 2015 und enthaltene Zitate). Bezüglich der Phylogenie von Weygoldt und Paulus (1979; Abb. 1A) muss das komplexe Hämolympphgefäßsystem innerhalb der pulmonaten Taxa als Sympleisiomorphie angesehen werden, da die Skorpione an der Basis abzweigen und die Schwestergruppe zu einem Monophylum aus Tetrapulmonata und Apulmonata bilden. Somit war ein sich komplex verzweigendes Hämolympphgefäßsystem bereits bei der Stammart der Arachnida vorhanden und wurde bei den apulmonaten Arachnida in ein weniger komplexes

Hämolympfgefäßsystem transformiert (Abb. 6, oberer Pfeil). Im Gegensatz dazu hat sich, basierend auf der Phylogeniehypothese von Shultz (2007; Abb. 1B), das Hämolympfgefäßsystem innerhalb der Chelicerata dreimal unabhängig von einem wenig komplexen zu einem sich komplex verzweigenden System evolviert (d.h. innerhalb der Tetrapulmonata, der Scorpiones und der Xiphosura; Abb. 6, unterer Pfeil). Ein ähnliches Bild ergibt sich nach der Phylogenie von Regier et al. (2010; Abb. 1C). Hier stellt das komplexe Hämolympfgefäßsystem eine Synapomorphie für die Arachnopulmonata dar. Es sei hier allerdings darauf hingewiesen, dass sich das komplexe Hämolympfgefäßsystem auch nach dieser Phylogenie zweimal unabhängig von einem wenig komplexen zu einem komplex verzweigten System evolviert hat (Abb. 6, unterer Pfeil), da die Arachnopulmonata hier als höher abgeleitetes Taxon innerhalb der Arachnida aufgelöst sind und die apulmonaten Taxa als paraphyletisch im Bezug auf die Arachnopulmonata anzusehen sind.

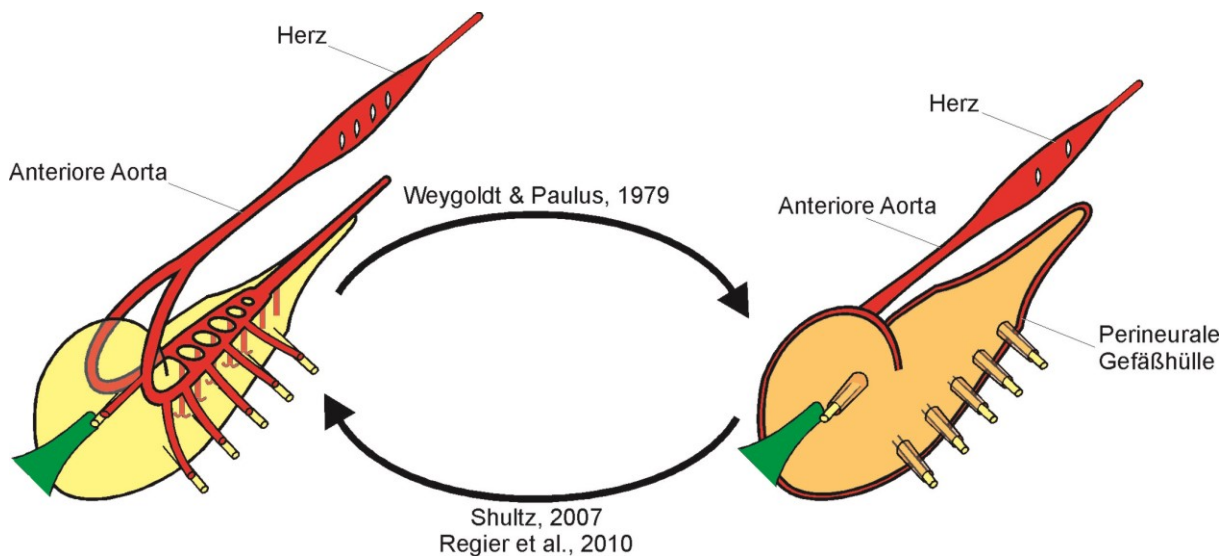


Abb. 6. Evolutionäre Transformation des Hämolympfgefäßsystems innerhalb der Arachnida basierend auf verschiedenen Phylogeniehypthesen; verändert nach Firstman (1973).

Hinsichtlich des Hämolympfgefäßsystems im Grundmuster der Arachnida ergeben sich, in Abhängigkeit der zugrunde gelegten Phylogeniehypothese (Abb. 5; Weygoldt & Paulus, 1979; Shultz, 2007; Regier et al., 2010), relativ unterschiedliche Implikationen. Die unterschiedlichen Merkmalszustände sollen anhand von parsimoniebasierten Grundmusterrekonstruktionen für die einzelnen Phylogenien sollen nun im Folgenden vorgestellt und diskutiert werden.

Das Grundmuster des Hämolympfgefäßsystems der Arachnida zeichnet sich nach der Phylogeniehypothese von Weygoldt und Paulus (1979) durch Merkmalszustände aus, die dem eines pulmonaten Arachniden entsprechen (Abb. 6A). Das vollständig im Opisthosoma lokalisierte Herz (Merkmal 1) zeichnet sich durch vier Paar Herzarterien ohne Anastomosen (Merkmal 3-5), gegenüber liegende Ostien (Merkmal 6) sowie eine posteriore Aorta

(Merkmal 2) und eine anteriore Aorta mit Aufspaltung in zwei Aortenbögen (Merkmal 8) aus. Was die Versorgung des prosomalen Ganglions (Merkmal 19) angeht sind sowohl eine Versorgung mit einem Rete mirabile als auch mit einer perineuralen Gefäßhülle gleich sparsam zu erklären. Dieser Umstand wirkt sich auch auf verschiedene andere anzestrale Merkmalszustände aus, da diese beispielsweise direkt von dem Vorhandensein einer perineuralen Gefäßhülle abhängen. So zum Beispiel, ob die optischen Arterien (Merkmal 10) von eben dieser oder von den Chelicerenarterien abzweigen. Des Weiteren waren Tegumental- und anteriore Peribuccalarterien vorhanden (Merkmal 11+12) und die Supraneuralarterie (Merkmal 14) reichte über das prosomale Ganglion hinaus. Bezüglich der Versorgung des prosomalen Ganglions wird hier allerdings davon ausgegangen, dass dieses wahrscheinlich von einem Rete mirabile versorgt wurde, da alle landlebenden Arachniden mit einem sich komplex verzweigenden Hämolympngefäßsystem ein Rete mirabile besitzen. Daraus ergibt sich, dass im Grundmuster der Arachnida das Hämolympngefäßsystem dem eines von Firstman (1973) als generalisierten, pulmonaten Arachniden beschriebenen entspricht (Abb. 2A).

Nach der Phylogeniehypothese von Shultz (2007) ergeben sich folgende Merkmalszustände im Grundmuster (Abb. 6B): Das Herz war im Opisthosoma lokalisiert (Merkmal 1), Herzarterien waren nicht vorhanden (Merkmal 2) und die zwei Ostienpaare (Merkmal 7) sind gegenüber angeordnet (Merkmal 6). Des Weiteren war eine posteriore Aorta vorhanden (Merkmal 2) und ob eine Spaltung der anterioren Aorta, wie bei den Palpigraden (Firstman, 1973), vorlag (Merkmal 8) kann nicht beantwortet werden da beide Möglichkeiten gleich sparsam zu erklären sind. Die arterielle Versorgung des prosomalen Ganglions erfolgt über eine perineurale Gefäßhülle (Merkmal 19) woraus sich auch eine Versorgung der Cheliceren und der Augen (Merkmal 9+10) über die erstgenannte ergibt. Bezüglich der weiteren Merkmale lässt sich sagen, dass diese nur in Gefäßsystemen vorkommen, die dem eines pulmonaten Arachniden entsprechen und diese für diese Grundmusterrekonstruktion nicht anwendbar sind. Nach der Phylogenie von Shultz (2007) entspricht das Hämolympngefäßsystem der Arachnida im Grundmuster also dem eines generalisierten, apulmonaten Arachniden (Abb. 2 B; Firstman, 1973).

Folgt man der Phylogenie von Regier et al. (2010) ergibt sich für das Hämolympngefäßsystem im Grundmuster der Arachnida (Abb. 6C) ein relativ ähnliches Bild wie nach der Hypothese von Shultz (2007). Die einzigen Unterschiede sind, dass das Vorhandensein oder nicht-Vorhandensein einer posterioren Aorta (Merkmal 2) gleichmäßig sparsam zu erklären ist, das Herz nur ein Paar Ostien besäße (Merkmal 7) und die anteriore

Aorta ungespalten wäre (Merkmal 8). Das Hämolympfgefäßsystem entspricht also auch in dieser Grundmusterrekonstruktion dem eines generalisierten, apulmonaten Arachniden (Abb. 2B; Firstman, 1973). Dieser Umstand ist darauf zurückzuführen, dass die Arachnoplumonata in dieser Phylogeniehypothese als höher abgeleitet aufgelöst werden und die apulmonaten Arachnida paraphyletisch im Bezug auf die Arachnoplumonata sind. Dem zufolge hat sich das sich komplex verzweigende Hämolympfgefäßsystem mit all seinen Übereinstimmungen (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Tabelle 2) innerhalb der Arachnoplumonata unabhängig zu dem komplexen arteriellen System der Xiphosura evolviert.

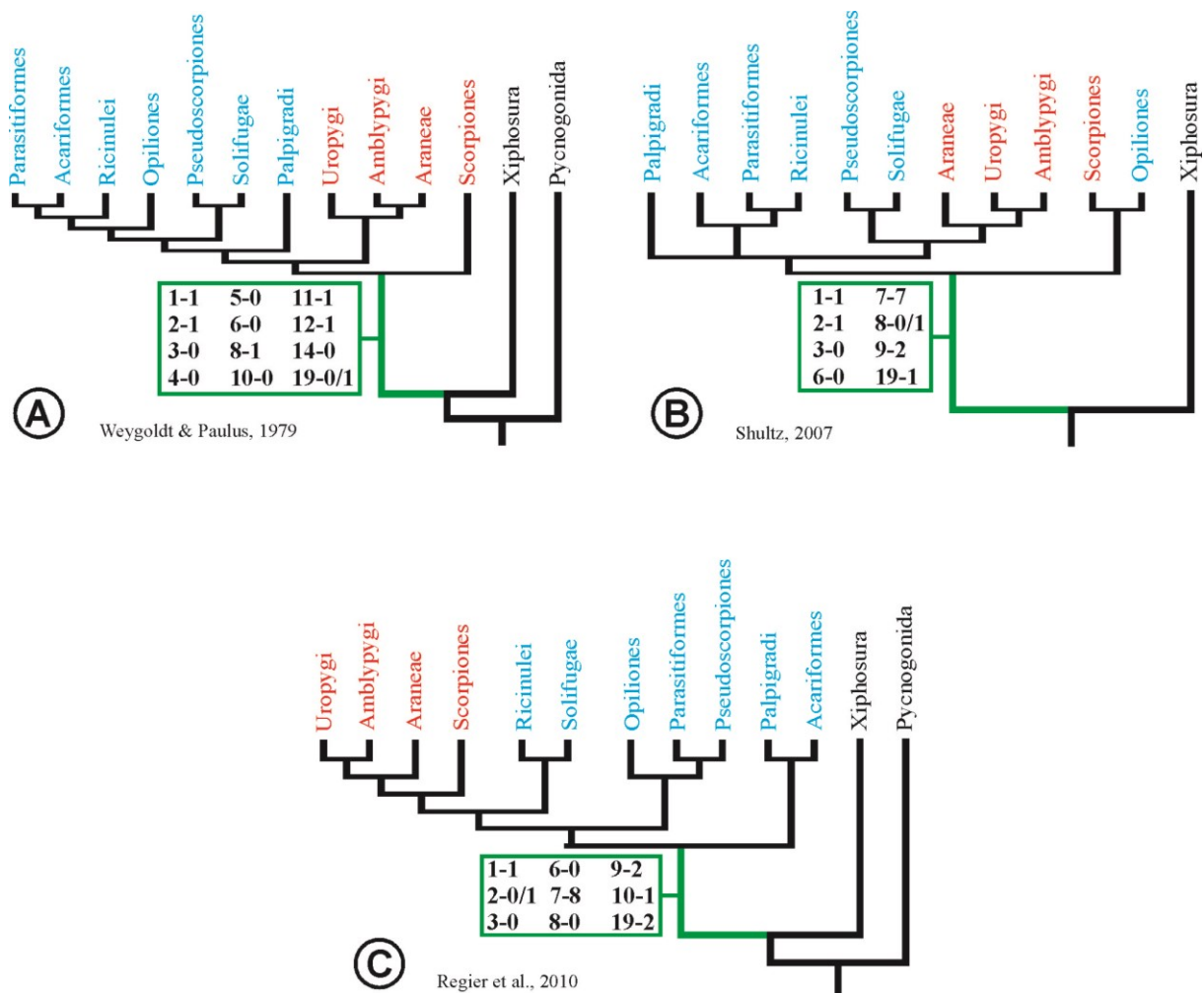


Abb. 6. Rekonstruktion des Hämolympfgefäßsystems der Arachnida im Grundmuster nach verschiedenen Autoren; pulmonate Arachnida in rot, apulmonate Arachnida in blau; Stammlinie der Arachnida in grün, rekonstruierte Merkmalszustände in grüner Box.

Darüber hinaus lassen sich bezüglich einiger Merkmale gewisse evolutionäre Tendenzen beobachten. Beispielsweise die Anzahl der Ostien innerhalb der Arachnoplumonata aber auch bei den apulmonaten Arachnida scheint tendenziell weniger zu werden. Bei beiden Gruppen scheint dieses Merkmal vor allem auch mit der Körpergröße zusammenzuhängen. So treten bei Taxa mit besonders großen Vertretern (z.B. Scorpiones und Uropygi aber auch Solifugae) die meisten Ostienpaare auf. Es sei allerdings darauf

hingewiesen, dass die Ostienanzahl dennoch taxonspezifisch ist und kleinere Vertreter dieser Taxa die gleiche hohe Anzahl an Ostienpaaren besitzen (z.B. *Superstitionia donensis*, Scorpiones; Klußmann-Fricke et al., 2012). Demzufolge scheint auch die phylogenetische Bürde (*sensu* Riedl, 1975) eine entsprechende Rolle bezüglich der Anzahl bestimmter Strukturen zu spielen. Des Weiteren scheint innerhalb der Arachnopolmonata die Anzahl der medianen transganglionären Arterien zuzunehmen. Allerdings ist diese Beobachtung darauf zurückzuführen, dass bei den höher abgeleiteten Taxa mehr freie Ganglien der ventralen Nervenketten mit dem prosomalen Ganglion verschmolzen sind und diese natürlich auch mit Hämolymphe versorgt werden müssen. Wegen Problemen mit der Injektionsmethodik wurde allerdings zu der Anzahl der medianen transganglionären Arterien kein eigenes Merkmal konzeptualisiert (siehe Appendix, Kapitel 1.7.; Merkmal 20) und es können dem entsprechend auch keine konkreten Aussagen hierzu getroffen werden.

Des Weiteren treten einige Merkmale auf, die bestimmte Gruppierungen höherer Taxa der Arachnida unterstützen (Synapomorphien) oder Autapomorphien für einzelne Taxa darstellen. Es sei hier darauf hingewiesen, dass natürlich eine Syn- oder Autapomorphie derselbe Merkmalszustand ist, hier aber von Synapomorphien gesprochen wird wenn eine Gruppierung von zwei oder mehr Taxa (z.B. Uropygi, Amblypygi und Araneae) oder aber von Autapomorphien wenn ein einzelnes Taxon (z.B. Tetrapulmonata) angesprochen wird. In diesem genannten Beispiel wären also die zwei Paar Buchlungen der Uropygi, Amblypygi und Araneae eine Synapomorphie für eine Gruppierung aus diesen drei Taxa bzw. eine Autapomorphie für die Tetrapulmonata. Eine der bereits angesprochen zentralen Fragen der Arachnidensystematik (Kapitel 1.2.1) ist, ob die Araneae mit den Amblypygi ein monophyletisches Taxon Labellata (*sensu* Weygoldt & Paulus, 1979) oder ob Amblypygi und Uropygi ein gemeinsames Taxon Pedipalpi (z.B. Shultz, 2007) bilden. Nach den hier konzeptualisierten Merkmalen ließ sich für ein Taxon Labellata keine Unterstützung finden. Im Gegensatz dazu unterstützen aber der Ursprung der Chelicerenarterien (Merkmal 9, Zustand 1) sowie die Länge der Supraneuralarterie (Merkmal 14, Zustand 1) ein Taxon Pedipalpi und stellen somit Autapomorphien für selbiges dar. Des Weiteren ist das Vorhandensein eines sechsten Paares von lateralen transganglionären Arterien eine Autapomorphie Entelegynae (Araneae), da alle weiteren Taxa der Arachnopolmonata nur fünf Paar aufweisen. Darüber hinaus kann das Fehlen der Protocerebralarterie (Merkmal 21, Zustand 0) bei den Araneae als Autapomorphie für diese angesehen werden. Innerhalb der Pedipalpi können das perineurale Arteriensystem (Merkmal 18, Zustand 1) als Autapomorphie für die Amblypygi und die Subneuralarterie (Merkmal 17, Zustand 1) als

Autapomorphie für die Uropygi angesehen werden. Die Coxinternalarterie (Merkmal 16, Zustand 1) stellt eine Autapomorphie für die Scorpiones dar und die Supracerebralarterie (Merkmal 15, Zustand 1) stellt eine Synapomorphie für die nicht-buthiden Taxa der Skorpione sowie die schräge Orientierung der Ostien (Merkmal 6, Zustand 1) eine Autapomorphie für die Buthidae innerhalb der Skorpione dar.

Abschließend lässt sich sagen, dass innerhalb Arachnopulmonata die oben genannten Übereinstimmungen so zahlreich sind, dass die Homologie dieser Strukturen schwer abzustreiten ist. Die meisten Autoren sind sich einig, dass einer der wichtigsten Hinweise auf Homologie die Komplexität von übereinstimmenden Strukturen ist (Riedl, 1975; Dohle, 1989; Wägele, 2000; Scholtz, 2002; Richter, 2005; Scholtz 2005). Die Plausibilität dieser Annahme kann am besten überprüft werden, wenn die besagte Struktur zusätzlich in Substrukturen unterteilt werden kann, die in ihrer Gemeinsamkeit ein bestimmtes Muster aufweisen (Rieppel & Kearney 2002; Szucsich & Wirkner, 2007). Darüber hinaus sollten die einzelnen Substrukturen des Musters voneinander unabhängig sein, die im besten Fall durch den Vergleich der Strukturen bei verschiedenen Taxa getestet werden können (Dohle 1989, Scholtz 2005). Dies wäre zum Beispiel der Fall, wenn einzelne der verglichenen Teilstrukturen verändert wurden oder bei einzelnen Taxa reduziert worden sind. Unter dieser Voraussetzung kann man davon ausgehen, dass diese Teilstrukturen evolutionär voneinander unabhängig sind und daraus folgt, dass die Komplexität von übereinstimmenden Strukturen ein Indiz für deren Homologie darstellt (Scholtz, 2002). Nach Szucsich und Wirkner (2007) sind Muster außerdem als homolog anzusehen, wenn das Muster einer Kombination von Merkmalen entspricht, die nach dem gemeinsamen evolutionären Ursprung entlang divergierender Linien durch „robuste Musterübertragung“ beibehalten wurde. Alle diese Aussagen treffen für das Hämolymphegefäßsystem der Arachnopulmonata zu, da diese sehr komplexen Gefäßsysteme nicht nur in der allgemeinen Komplexität übereinstimmen, sondern auch in ihren verschiedenen Substrukturen (z.B. Herz-Arterien, Rete mirabile; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die Indizien deuten darauf hin, dass die einzelnen Substrukturen unabhängig voneinander evolvieren, da beispielsweise die Anzahl bestimmter Einzelsysteme wie der transganglionären Arterien oder der Ostien bei den einzelnen Taxa der Arachnopulmonata während der Evolution verändert wurden. Das Hämolymphegefäßsystem der Arachnopulmonata erfüllt mit all seinen Übereinstimmungen zweifelsohne das Komplexitätskriterium für Homologie und darüber hinaus sind die übereinstimmenden Muster (siehe Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Tabelle 2) robust in der Evolution der einzelnen Taxa beibehalten wurden. Im Lichte der vielfältigen beschriebenen

Übereinstimmungen ist eine unabhängige Evolution des sich komplex verzweigenden Gefäßsystems der Arachnopulmonata höchst unwahrscheinlich. In einem kladistischen Kontext würde dies bedeuten, dass das komplexe Gefäßsystem in Kombination mit den Buchlungen der Arachnopulmonata entweder der apomorphe oder der plesiomorphe Zustand wäre. Das würde wiederum bedeuten, dass das Gefäßsystem in Kombination mit den Buchlungen der pulmonaten Arachnida entweder monophyletische Arachnopulmonata (Regier et al., 2010; Sharma et al., 2014a) unterstützt oder aber die pulmonaten Arachnida im Bezug auf die apulmonaten als paraphyletisch anzusehen sind (Weygoldt & Paulus, 1979). Ein Polyphylye der Arachnopulmonata, wie sie von einigen molekularen Arbeiten (z.B. Wheeler & Hayashi, 1998; Giribet et al., 2002) aber auch einigen morphologischen Studien (Shultz, 1990; 2007) postuliert wurde, scheint auf Grund der zahlreichen Übereinstimmungen im Gefäßsystem der Arachnopulmonata aber auch in der Struktur der Buchlungen (Scholtz & Kamenz, 2006) hochgradig unwahrscheinlich.

1.5. 2 Tracheenevolution

Innerhalb der Arthropoden haben sich Tracheen nicht nur in Bezug auf die Großgruppen mehrmals unabhängig evolviert (d.h. bei Insekten, Myriapoden und Arachniden), sondern selbst innerhalb der Arachnida haben sich, unabhängig von der zugrunde gelegten phylogenetischen Hypothese (Weygoldt & Paulus, 1979; Wheeler & Hayashi, 1998; Giribet et al., 2002; Shultz, 2007; Regier et al., 2010; Sharma et al., 2014a), Tracheensysteme mindestens zwei Mal (d.h. innerhalb der Araneae und den apulmonaten Arachniden), möglicherweise sogar mehrmals, unabhängig voneinander evolviert. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass innerhalb der primär tracheaten Arachnida die Tracheen in unterschiedlichen Formen (d.h. Röhren- oder Siebtracheen; Beier, 1931; Kästner, 1931a; Höfer et al., 2000; Talarico, 2008; Levi, 1967; Bromhall, 1987; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) vorkommen und diese darüber hinaus auch in verschiedenen Segmenten auftreten, erscheint eine unabhängige Evolution dieser Tracheensysteme selbst innerhalb der apulmonaten Arachnida als ein mögliches Szenario. Selbst innerhalb der Milben wird eine mehrfach unabhängige Evolution von Tracheensystemen diskutiert (Alberti & Coons, 1999).

Bezüglich des evolutiven Ursprungs von Tracheen wurden bei Spinnen zwei unterschiedlichen Hypothesen aufgestellt (Levi, 1967; Bromhall, 1987; Ramirez, 2000). Einerseits werden Tracheen als Derivate von Buchlungen und somit als von Extremitäten (bzw. deren Anhängen) abgeleitet angesehen, die entweder aus der Wand des Atriums hervorgehen (Röhrentracheen) oder tubuläre Derivate der Lamellen der Buchlungen darstellen (Siebtracheen; Schmitz, 2013 und darin enthaltene Zitationen). Im Gegensatz dazu werden die

Tracheen einiger Taxa als röhrenförmige Derivate von Apodemen angesehen, die sich tubulär in den Körper der Spinne verlängern (Levi, 1967; Forster, 1980; Ramirez, 2000).

Eigene Untersuchungen an Weberknechten (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) und Solifugen (Franz-Guess et al., im Druck) legen die Vermutung nahe, dass die Hypothesen zu den Ursprungsorganen der Tracheen bei Spinnen wahrscheinlich auch für die anderen apulmonaten Arachniden zutreffen. Wie schon erwähnt können bei den apulmonaten Arachniden zwei unterschiedliche Typen von Tracheen beobachtet werden (siehe Kapitel 1.2.4), die außerdem in unterschiedlichen Segmenten auftreten. Bei den Solifugen findet sich im Prosoma, im Segment des zweiten Laufbeinpaares, ein Paar Stigmata von dem aus voluminöse Röhrentracheen in das Prosoma ziehen (Kästner, 1931; Franz-Guess et al., im Druck). Hier ist davon auszugehen, dass sich diese Tracheen von Apodemen ableiten, da bei keinem anderen Cheliceraten prosomale Respirationsorgane bekannt sind von denen sich diese Tracheen sonst ableiten könnten. Des Weiteren finden sich bei den Solifugae im dritten und vierten Opisthosomasegment sowie bei den Opiliones im zweiten Opisthosomasegment jeweils paarige Stigmata aus denen Röhrentracheen hervorgehen (Kästner, 1931; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck; Franz-Guess et al., im Druck). Auf Grund ihres paarigen Vorkommens sowie ihrer Position posterior in den Sterniten des Opisthosomas kann man vermuten, dass sich diese Tracheen von Extremitäten oder deren Anhängen ableiten. Zusätzlich findet man bei Solifugen im fünften Opisthosomasegment noch ein weiteres unpaares Stigma, aus dem eine einzelne Trachee hervorgeht die sich aber nach einer kurzen Distanz in zwei Hauptäste aufgabelt (Kästner, 1931; Franz-Guess et al., im Druck). Ob es sich bei diesen Tracheen um eine ursprünglich unpaare Struktur handelt, was auf einen apodemalen Vorläufer dieser Tracheen schließen ließe, oder ob es sich dabei um ein Verschmelzungsprodukt einer vormals paarigen Struktur handelt, kann hier nicht abschließend beantwortet werden.

Zusätzlich zu den Röhrentracheen finden sich bei einigen Araneae (zweites Opisthosomasegment; Levi, 1967; Forster, 1980; Ramirez, 2000) sowie bei Pseudoscorpiones (drittes und viertes Opisthosomasegment; Beier, 1931; Weygoldt, 1964) und Ricinulei (sechstes Prosomasegment, dorsal!; Kästner, 1941; Millot, 1949; Talarico, 2008) sogenannte Siebtracheen, die dadurch gekennzeichnet sind, dass aus einem gemeinsamen Atrium viele, sich nicht weiter verzweigende Tracheen hervor gehen. Bei Spinnen gehen diese aus dem ersten Paar Buchlungen hervor (Ramirez, 2000). Die Lage und Position der Siebtracheen in den Sterniten des Opisthosomas der Pseudoscorpiones lässt die Vermutung zu, dass diese Siebtracheen ebenfalls von vormaligen, anders gearteten Respirationsorganen abgeleitet

sind. Vor allem da Weygoldt (1964) beschreibt, dass die Tracheen der Pseudoscorpiones in der Embryonalentwicklung seitlich an Beinknospen angelegt werden. Im Gegensatz dazu ist es schwierig, Aussagen über den evolutiven Ursprung der Siebtracheen der Ricinulei zu machen. Deren Position und Lage ist dahingehend ungewöhnlich, als das sie einerseits im Prosoma und andererseits auf der Dorsalseite des Körpers lokalisiert sind (Kästner, 1941; Millot, 1949; Talarico, 2008). Dem entsprechend ist eine Ableitung von vormaligen Buchlungen eher unwahrscheinlich, da weder prosomale noch dorsale Buchlungen/-kiemen bei einem weiteren Taxon der Chelicerata bekannt sind. Als mögliche Vorläufer dieser Siebtrachen, unter Berücksichtigung der Hypothesen die für Spinnen aufgestellt wurden, kommen also nur die genannten hohlen Apodeme in Frage. Es könnte natürlich sein, dass die Siebtracheen der Ricinulei noch auf eine weitere Bildungsweise entstehen (z.B. eine Einfaltung der Kutikula), was allerdings durch embryologische Untersuchungen bestätigt werden müsste. Wie dem auch sei, scheint es sich bei den Siebtracheen der Ricinulei um von den anderen Arachnidentaxa unabhängig evolvierte Strukturen zu handeln.

Natürlich stellt sich unabhängig von der mehrfachen oder einmaligen Evolution von Tracheen innerhalb der Arachnida die Frage, wie die Evolution von einem Organismus mit lokalisierten Respirationsorganen (und einem komplexen Gefäßsystem) zu einem tracheenatmenden Organismus vonstattengegangen ist. Besonders bezüglich der intraganglionären Versorgung des prosomalen Ganglions stellt sich hier die Frage, wie der Übergang von einem Versorgungsmodus zum anderen (also vom komplexen intraganglionären arteriellen System zum komplexen intraganglionären Tracheensystem in Verbindung mit einer perineuralen Gefäßhülle oder *vice versa*) in der Evolution abgelaufen ist. Wenn man auf der Grundlage, dass die Xiphosura die Schwestergruppe der Arachnida darstellen (z.B. Weygoldt & Paulus, 1979) annimmt, dass der letzte gemeinsame Vorfahre der Arachnida wohl ein komplexes arterielles System besessen hat, so kann man davon ausgehen, dass auch ein komplexes intraganglionäres Arteriensystem vorhanden war. Zwar besitzen die Xiphosura eine perineurale Gefäßhülle (Firstman 1973; Göpel & Wirkner, 2016 und darin enthaltene Zitationen), wie sie bei den Arachniden sonst nur bei den apulmonaten vorkommt, es ist aber dennoch anzunehmen, dass der letzte gemeinsame Vorfahre der Arachnida eine arterielle intraganglionäre Versorgung besaß, da alle terrestrischen Arachnida mit lokalisierten Respirationssystemen eine solche Versorgung des prosomalen Ganglions aufweisen (Huckstorf, 2013, 2015; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016).

Wenn man sich für die intraganglionäre Versorgung des prosomalen Ganglions zwei einfache phylogenetische Merkmale wie „tracheale ganglionäre Versorgung – vorhanden/nicht vorhanden“ und „arterielle ganglionäre Versorgung – vorhanden/nicht vorhanden“ vorstellt und diese auf der Basis von verschiedenen Phylogeniehypothesen der Arachnida (z.B. Weygoldt & Paulus, 1979; Shultz, 2007; Regier et al., 2010) optimisiert, ergeben sich unabhängig von der zu Grunde gelegten Hypothese zwei gleichmäßig sparsame Erklärungen, wie die Evolution dieser Strukturen abgelaufen sein kann. Einerseits kann der letzte gemeinsame Vorfahre der tracheaten Taxa entweder sowohl eine intraganglionäre Versorgung des prosomalen Ganglions mit Tracheen als auch mit Gefäßen besessen haben oder aber dieser Vorfahre hatte weder das eine noch das andere. Das letztere Szenario wäre nur unter der Prämisse vorstellbar, dass es sich bei diesem Vorfahren um ein sehr kleines Tier gehandelt hat, da eine optimale Versorgung des prosomalen Ganglions gewährleistet sein muss (siehe Kapitel 1.2.5). Diese Vermutung wird von der Situation in verschiedenen anderen sehr kleinen Arachnida, wie beispielsweise den Zecken (Roma et al., 2012) oder den Palpigradi (Firstman, 1973; Moritz, 1993) untermauert, bei denen weder eine tracheale noch eine arterielle intraganglionäre Versorgung des prosomalen Ganglions vorkommt. Des Weiteren kommen bei den Cyphophthalmi, die die Schwestergruppe zu den verbleibenden Opiliones darstellen, keine intraganglionären Tracheen vor, während die alle übrigen Weberknechte sich durch ein hochkomplexes intraganglionäres Tracheensystem auszeichnen (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Dementsprechend ist anzunehmen, dass beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Opiliones ebenfalls kein intraganglionäres Tracheensystem vorhanden war und es sich um einen kleinen Organismus handelte. Im Gegensatz dazu müssten bei einem größeren Organismus der Vorfahre eines Taxons mit komplexen intraganglionären Tracheensystem der Übergang von einem intraganglionären Gefäßsystem zu ersterem über ein Stadium erfolgt sein, bei dem beide Strukturen nebeneinander vorkamen. Ein Vertreter der Arachnida bei dem genau das auftritt, ist die Wasserspinne *Argyroneta aquatica* (Crome, 1953). Es sei aber darauf hingewiesen, dass es sich hier um den einzigen Organismus handelt bei dem diese Situation beobachtet wurde und es ist unklar, was die Ursachen für eine derartige Situation darstellen.

Neben den Arachnida fand die Evolution von Tracheen innerhalb der Arthropoda mindestens zwei weitere Male statt (d.h. bei Myriapoden und Hexapoden; z.B. Dohle, 2001; Richter & Wirkner, 2004). Selbst innerhalb der Myriapoda wird eine mehrfach unabhängige Evolution der Tracheen diskutiert (Dohle, 1988; Hilken, 1997, 1998). So finden sich beispielsweise bei den Chilopoda zwei distinkt unterschiedliche Formen von Tracheen

(Hilken et al., 2011). Bei den Notostigmophora kommen unpaare, sogenannte Tracheenlungen mit dorsalen Stigmen vor, die sich medial in den Tergiten einiger Rumpfsegmente befinden und von deren Atrien kurze unverzweigte Tracheen in das Perikard reichen um die Hämolymphe zu oxygenieren. Im Gegensatz dazu zeichnen sich die Pleurostigmophora durch paarige, laterale Stigmen in verschiedenen Rumpfsegmenten aus von denen Röhrentracheen in die verschiedenen Regionen des Körpers ziehen (Hilken et al., 2011).

Nun muss man natürlich anmerken, dass es sich bei Myriapoden und Insekten um völlig andere evolutionäre Linien handelt und die unabhängige Evolution von bestimmten Strukturen in zwei Linien weder ein Argument noch ein Indiz für die unabhängige Evolution derselben Struktur in einem weiteren Taxon der Arthropoden darstellt. Das Auftreten von Tracheen in einer Linie hat also keinerlei Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit, dass in einer anderen Linie auch Tracheen auftreten. Allerdings lässt das mehrfach unabhängige Auftreten von Tracheen innerhalb der Arthropoden die Vermutung zu, dass die Evolution von Tracheen für einen Organismus mit einem kutikulären Exoskelett möglicherweise als relativ „einfach zu evolvieren“ anzusehen ist. Das kutikuläre Exoskelett sozusagen eine Art Prädisposition für tubuläre, kutikuläre Respirationsorgane, die sich von Apodemen oder Extremitäten ableiten, darstellt.

Generell muss man sich die Frage stellen, was genau die Ursachen (z.B. Selektionsdruck o.ä.) für die Evolution von Tracheen sind. Für Spinnen wurden in dieser Hinsicht verschiedene Hypothesen diskutiert nach denen die Evolution von Tracheen möglicherweise von bestimmten, funktionellen Selektionsdrücken begünstigt wird (Schmitz, 2013). In der Literatur wurden als Ursachen für die Evolution von Tracheen bei Spinnen vier unterschiedliche Hypothesen formuliert (Ellis, 1944; Levi, 1967; Levi & Kirber, 1976; Anderson & Prestwich, 1975; Schmitz, 2013): 1. Tracheen sind eine Adaption zur Reduzierung des Verlusts von Wasser. Durch einen Verlust der Körpergröße während der Evolution waren die Vorfahren von bestimmten Taxa in Habitaten mit geringer Luftfeuchte von einem erhöhten Wasserverlust bedroht. Auf Grund der relativ dünnen Kutikula könnte es von daher von Vorteil gewesen sein durch die Reduktion der Buchlungen den Wasserverlust zu minimieren. 2. Tracheen wurden evolviert um einen erhöhten lokalen Sauerstoffbedarf zu decken. Tracheen versorgen die verschiedenen Organsysteme direkt mit Sauerstoff und dementsprechend können die speziellen Bedürfnisse bestimmter Organsysteme (z.B. Muskulatur und Nervensystem) differenzierter gedeckt werden. 3. als Anpassung an einen erhöhten massespezifischen Sauerstoffbedarf bei frei jagenden Prädatoren. So haben beispielsweise die sich durch ein besonders extensives Tracheensystem auszeichnenden

Springspinnen (Salticidae) einen sehr viel höheren Metabolismus als zum Beispiel Wolfspinnen (Lycosidae), die sich durch ein weniger ausgeprägtes Tracheensystem auszeichnen (Schmitz, 2004, 2005). 4. als Anpassung an die hydraulische Beinstreckung bei Spinnen. Hier wird angenommen, dass die hydraulische Beinstreckung durch die dünne Verbindung (Petiolus) zwischen Pro- und Opisthosoma begünstigt wird. Dadurch würde eine Respiration ausschließlich über Buchlungen zu einem Sauerstoffmangel im Prosoma führen, die durch Tracheen behoben werden könnte.

Bezüglich der Evolution von Tracheen bei Arachniden allgemein muss natürlich angemerkt werden, dass zumindest Hypothese 4 keine Rolle spielen kann, da die hydraulische Beinstreckung bei den apulmonaten Arachniden nicht vorkommt (Sensenig & Shultz, 2003) und darüber hinaus ein Petiolus sonst nur bei den Amblypygi vorkommt. Die Evolution von Tracheen auf die Minimierung des Verlusts von Wasser zurückzuführen scheint ein durchaus plausibles Szenario da, wie bereits diskutiert, die Vorfahren bestimmter Taxa (z.B. Opiliones) wahrscheinlich recht kleine Organismen darstellten. Gerade am Beispiel der Opiliones, deren früheste Fossilien aus dem frühen Devon (ca 410 Mio. Jahre; Dunlop et al., 2004) bekannt sind, scheint diese Hypothese besonders überzeugend zu sein, da angenommen wird, dass die klimatischen Gegebenheiten zu dieser Zeit als warm und trocken anzusehen waren (Joachimski et al., 2009). Damit könnte ein Selektionsdruck für das Evolvieren von Tracheen um den Wasserverlust zu minimieren für einen kleinen Organismus bestanden haben. Darüber hinaus sind auch die ersten Vertreter der Pseudoscorpiones, bei denen es sich ebenfalls um sehr kleine Arachniden handelt, aus ungefähr dieser Zeit bekannt (ca. 392 Mio. Jahre; Dunlop, 2010). Neben der Reduktion des Wasserverlusts kann auch bei den apulmonaten Arachnida angenommen werden, dass eine differenziertere Verteilungsmöglichkeit des Sauerstoffs ein Selektionsdruck für die Evolution von Tracheen gewesen sein könnte. Durch diese differenzierten Verteilungsmöglichkeiten ist es zum Beispiel möglich, bestimmte Organsysteme mit einem besonders hohen Sauerstoffbedarf intensiver mit Sauerstoff zu versorgen als andere. So ist beispielsweise das prosomale Ganglion der Opiliones besonders intensiv mit Tracheen durchzogen und, im Gegensatz dazu die Mitteldarmdrüsen nur sehr marginal von Tracheen versorgt (Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Des Weiteren kommen bei Solifugen innerhalb der Cheliceren Luftsäcke vor, die darauf hindeuten, dass die besonders kräftige Muskulatur der Cheliceren einen erhöhten Sauerstoffbedarf aufweist (Franz-Guess et al., im Druck). Auch ein erhöhter massespezifischer Sauerstoffbedarf von sehr aktiven Predatoren kommt als mögliche Ursache für die Tracheenevolution zumindest bei bestimmten apulmonaten Arachnida in Betracht. So besitzen die Solifugae, sehr aktive

Jäger ausschließlich arider Habitate (siehe Hypothese 1), ein besonders reich verzweigtes Tracheensystem (Franz-Guess et al., im Druck), eine Beobachtung die diese Hypothese plausibel erscheinen lässt.

1.6 Literaturverzeichnis

- Abbott, N.J., 1971a. The organization of the cerebral ganglion in the shore crab, *Carcinus maenas*. I. Morphology. *Zeitschrift für Zellforschung* 120(3), 386–400.
- Abbott, N.J., 1971b. The organization of the cerebral ganglion in the shore crab, *Carcinus maenas*. *Zeitschrift für Zellforschung* 120(3), 401-419.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P., 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology* 36(2), 199-221.
- Alberti, G. & Coons, L.B., 1999. Acari: mites. In: Harrison, F.W. (ed.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 8. Wiley-Liss: New York, pp. 515-1265.
- Alberti, G. & Thaler-Knoflach, B. 2013: Chelicerata. In: Westheide, W. & Rieger, G. (eds.): *Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere*. 3ed. Springer Spektrum, Heidelberg, pp. 493-541.
- Anderson, J.F. and Prestwich, K.N., 1975. The fluid pressure pumps of spiders (Chelicerata, Araneae). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* 81(4), 257-277.
- Arabi, J., Judson, M.L., Deharveng, L., Lourenço, W.R., Cruaud, C. & Hassanin, A., 2012. Nucleotide composition of CO1 sequences in Chelicerata (Arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution* 74(1-2), 81-95.
- Avgoustiniatos, E.S. & Colton, C.K., 1997. Effect of External Oxygen Mass Transfer Resistances on Viability of Immunoisolated Tissue. *Annals of the New York Academy of Sciences* 831(1), 145-166.
- Ax, P., 1999. *Das System der Metazoa: ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik*. 2. Fischer.
- Babu, K.S. & Barth, F.G., 1984. Neuroanatomy of the central nervous system of the wandering spider, *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneida). *Zoomorphology* 104(6), 344-359.
- Babu, K.S., 1965. Anatomy of the central nervous system of arachnids. *Zoologische Jahrbücher Anatomie* 82, 1-154.
- Bänder, A., 2015. Comparative neuroanatomy of scorpions (Scorpiones, Arachnida) with focus on intraganglionic arteries. Bachelorarbeit. Universität Rostock.
- Beier, M., 1931. 5. Ordnung der Arachnida, Pseudoscorpionidae. In: Kükenthal, W. (ed): *Handbuch der Zoologie*, pp. 117-192.
- Bock, W.J. & Von Wahlert, G., 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19(3), 269-299.
- Böhm, H., Dybek, E. & Heinzel, H.G., 2001. Anatomy and in vivo activity of neurons connecting the crustacean stomatogastric nervous system to the brain. *Journal of Comparative Physiology A* 187(5), 393-403.

- Börner C. 1904. Beiträge zur Morphologie der Arthropoden: I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. E. Nägele.
- Braddy, S.J., Aldridge, R.J., Gabbott, S.E. & Theron, J.N., 1999. Lamellate book-gills in a late Ordovician eurypterid from the Soom Shale, South Africa: support for a eurypterid-scorpion clade. *Lethaia* 32(1), 72-74.
- Brenneis, G., Ungerer, P. & Scholtz, G., 2008. The chelifores of sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) are the appendages of the deutocerebral segment. *Evolution & Development* 10(6), 717-724.
- Bromhall, C., 1987. Spider tracheal systems. *Tissue and Cell* 19(6), 793-807.
- Brower, A.V. & Schawaroch, V., 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12(3), 265-272.
- Brown, S.K. & Sherwood, D.N., 1981. Vascularization of the crayfish abdominal nerve cord. *Journal of Comparative Physiology* 143(1), 93-101.
- Brownell, P.H., 1998. Glomerular Cytoarchitectures in Chemosensory Systems of Arachnida. *Annals of the New York Academy of Sciences* 855(1), 502-507.
- Brusca, R., Brusca, G. & Haver, N.J., 2003. *Invertebrates*. Sunderland, Massachusetts.
- Burrows, M., 1980. The tracheal supply to the central nervous system of the locust. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 207(1166), 63-78.
- Centanin, L., Gorr, T.A. & Wappner, P., 2010. Tracheal remodelling in response to hypoxia. *Journal of Insect Physiology* 56(5), 447-454.
- Coons, L.B. & Alberti, G., 1999. The acari-ticks. In: Harrison, F.W. (ed.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 8. Wiley-Liss: New York, pp. 267-514.
- Costa, M., Reeve, S., Grumbling, G. & Osumi-Sutherland, D., 2013. The *Drosophila* anatomy ontology. *Journal of Biomedical Semantics* 4(1), 1.
- Crome, W., 1953. Die respirations-und Circulationsorgane der *Argyroneta aquatica* CL.(Aracae). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin* 2, 53-83.
- Dahdul, W.M., Lundberg, J.G., Midford, P.E., Balhoff, J.P., Lapp, H., Vision, T.J., Haendel, M.A., Westerfield, M. & Mabee, P.M., 2010. The teleost anatomy ontology: anatomical representation for the genomics age. *Systematic Biology* 59(4), 369-383.
- Damen, W.G. & Tautz, D., 1999. Abdominal-B expression in a spider suggests a general role for Abdominal-B in specifying the genital structure. *Journal of Experimental Zoology* 285(1), 85-91.
- Damen, W.G., 2002. Parasegmental organization of the spider embryo implies that the parasegment is an evolutionary conserved entity in arthropod embryogenesis. *Development* 129(5), 1239-1250.

- Damen, W.G., Hausdorf, M., Seyfarth, E.A. & Tautz, D., 1998. A conserved mode of head segmentation in arthropods revealed by the expression pattern of Hox genes in a spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95(18), 10665-10670.
- Damen, W.G., Saridaki, T. & Averof, M., 2002. Diverse adaptations of an ancestral gill: a common evolutionary origin for wings, breathing organs, and spinnerets. *Current Biology* 12(19), 1711-1716.
- Dannhorn, D.R. & Seitz, K.A., 1986. Ultrastructure and function of the circulatory organs of *Leiobunum limbatum* and two other species of harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Journal of Morphology* 190(1), 93-107.
- Deans, A.R., Yoder, M.J. & Balhoff, J.P., 2012. Time to change how we describe biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 27(2), 78-84.
- Doeffinger, C., Hartenstein, V. & Stollewerk, A., 2010. Compartmentalization of the precheliceral neuroectoderm in the spider *Cupiennius salei*: development of the arcuate body, optic ganglia, and mushroom body. *Journal of Comparative Neurology* 518(13), 2612-2632.
- Dohle, W., 1988. *Myriapoda and the ancestry of insects*. Manchester Polytechnic, Manchester. 28 pp.
- Dohle, W., 1998. Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. In: Fortey, R.A. & Thomas, R.H. (ed.): *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume Series 55. London, pp. 305-315.
- Dohle, W., 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name „Tetraconata“ for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. In: Deuve, T. (ed.), *Origin of the Hexapoda*. *Annales de la Société entomologique de France* 37, pp. 85-103.
- Dunlop, J.A. & Webster, M., 1999. Fossil evidence, terrestrialization and arachnid phylogeny. *Journal of Arachnology* 27, 86-93.
- Dunlop, J.A. & Braddy, S.J., 2001. Scorpions and their sister-group relationships. In: Fet, V. & Selden, P.A. (ed.): *Scorpions 2001*, pp. 1-24.
- Dunlop, J.A., Anderson, L.I., Kerp, H. and Hass, H., 2004. A harvestman (Arachnida: Opiliones) from the Early Devonian Rhynie cherts, Aberdeenshire, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 94(4), 341-354.
- Dunlop, J.A. & Penney, D., 2012. *Fossil arachnids (Vol. 2)*. Siri Scientific Press.
- Dunlop, J.A., Krüger, J. & Alberti, G., 2012. The sejugal furrow in camel spiders and acariform mites. *Arachnologische Mitteilungen* 43, 8-15.
- Dunlop, J.A., 1998. The origin of tetrapulmonate book lungs and their significance for chelicerate phylogeny. In: Selden, P.A. (ed.), *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh, pp. 9-16.

- Dunlop, J.A., 2010. Geological history and phylogeny of Chelicerata. *Arthropod Structure & Development* 39(2), 124-142.
- Edgecombe, G.D., 2010. Arthropod phylogeny: an overview from the perspectives of morphology, molecular data and the fossil record. *Arthropod Structure & Development* 39(2), 74-87.
- Ellis, C.H., 1944. The mechanism of extension in the legs of spiders. *The Biological Bulletin* 86(1), 41-50.
- Englund, C., Uv, A.E., Cantera, R., Mathies, L.D., Krasnow, M.A. & Samakovlis, C., 1999. *adrift*, a novel *bnl*-induced *Drosophila* gene, required for tracheal pathfinding into the CNS. *Development* 126(7), 1505-1514.
- Farley, R.D., 1984. The ultrastructure of hemocytopoietic organs in the desert scorpion, *Paruroctonus*. *Tissue and Cell* 16(4), 577-588.
- Firstman, B., 1973. The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite. *Journal of Arachnology* 1, 1-54.
- Foelix, R., 2011. *Biology of spiders*. OUP USA.
- Franz-Guess, S., Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S., Prendini, L. & Starck, J.M., im Druck. Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae) based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families. *Arthropod Structure & Development*.
- Freudenstein, J.V., 2005. Characters, states and homology. *Systematic Biology* 54(6), 965-973.
- Gerhardt, H., Ruhrberg, C., Abramsson, A., Fujisawa, H., Shima, D. & Betsholtz, C., 2004. Neuropilin-1 is required for endothelial tip cell guidance in the developing central nervous system. *Developmental Dynamics* 231(3), 503-509.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D., Wheeler, W.C. & Babbitt, C., 2002. Phylogeny and systematic position of opiliones: A combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18(1), 5-70.
- Göpel, T. & Richter, S., im Druck. The word is not enough: on morphemes, characters and ontological concepts. *Cladistics*.
- Göpel, T. & Wirkner, C.S., 2015. An “ancient” complexity? Evolutionary morphology of the circulatory system in Xiphosura. *Zoology* 118(4), 221-238.
- Gruner, H.E., 1993. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie begründet von Alfred Kaestner. Band. 1: Wirbellose Tiere. Teil 4: Arthropoda (ohne Insecta)*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Hammen, L., 1989. *An introduction to comparative arachnology*. SPB Academic Publishing bv.

- Hanström, B., 1928. Some points on the phylogeny of nerve cells and of the central nervous system of invertebrates. *Journal of Comparative Neurology* 46(2), 475-493.
- Harris, J.J. & Attwell, D., 2012. The energetics of CNS white matter. *The Journal of Neuroscience* 32(1), 356-371.
- Harris, J.J., Jolivet, R. & Attwell, D., 2012. Synaptic energy use and supply. *Neuron* 75(5), 762-777.
- Harris, T.W., Antoshechkin, I., Bieri, T., Blasiar, D., Chan, J., Chen, W.J., De La Cruz, N., Davis, P., Duesbury, M., Fang, R. & Fernandes, J., 2010. WormBase: a comprehensive resource for nematode research. *Nucleic Acids Research* 38(suppl 1), D463-D467.
- Harzsch, S., 2002. The phylogenetic significance of crustacean optic neuropils and chiasmata: A re-examination. *Journal of Comparative Neurology* 453(1), 10-21.
- Hilken, G., 1998. Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischem Aspekt. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 37, 5-94.
- Hilken G., 1997. Tracheal systems in Chilopoda: a comparison under phylogenetic aspects. *Entomologica Scandinavica Supplement* 51, 49-60.
- Hilken, G., Müller, C.H., Sombke, A., Wirkner, C.S. & Rosenberg, J., 2011. 7 Chilopoda–Tracheal system. In: Minelli, A. (ed.): *Treatise on Zoology, The Myriapoda*, Volume 1, 137-155.
- Hjelle, J.T., 1990. Anatomy and morphology. In: Polis, G. (ed.): *The Biology of Scorpions*, pp. 9-63.
- Höfer, A.M., Perry, S.F. & Schmitz, A., 2000. Respiratory system of arachnids II: morphology of the tracheal system of *Leiobunum rotundum* and *Nemastoma lugubre* (Arachnida, Opiliones). *Arthropod Structure & Development* 29(1), 13-21.
- Horn, A.C.M. & Achaval, M., 2002. The gross anatomy of the nervous system of *Bothriurus bonariensis* (LC KOCH, 1842)(Scorpiones, Bothriuridae). *Brazilian Journal of Biology* 62(2), 253-262.
- Huckstorf, K. & Wirkner, C.S., 2011. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in krill (Euphausiacea; Crustacea). *Arthropod Structure & Development* 40(1), 39-53.
- Huckstorf, K., Kosok, G., Seyfarth, E.A. & Wirkner, C.S., 2013. The hemolymph vascular system in *Cupiennius salei* (Araneae: Ctenidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology* 252(1), 76-87.
- Huckstorf, K., Michalik, P., Ramírez, M. & Wirkner, C.S., 2015. Evolutionary morphology of the hemolymph vascular system of basal araneomorph spiders (Araneae: Araneomorphae). *Arthropod Structure & Development* 44(6), 609-621.

- Ito, H., Kanno, I. & Fukuda, H., 2005. Human cerebral circulation: positron emission tomography studies. *Annals of Nuclear Medicine* 19(2), 65-74.
- Jeram, A.J., 2001. Paleontology. In: Brownell, P. & Polis, G.A. (ed.): *Scorpion Biology and Research*, pp. 370-392.
- Jirikowski, G., Kreissl, S., Richter, S. & Wolff, C., 2010. Muscle development in the marbled crayfish—insights from an emerging model organism (Crustacea, Malacostraca, Decapoda). *Development Genes and Evolution* 220(3-4), 89-105.
- Joachimski, M.M., Breisig, S., Buggisch, W., Talent, J.A., Mawson, R., Gereke, M., Morrow, J.R., Day, J. & Weddige, K., 2009. Devonian climate and reef evolution: insights from oxygen isotopes in apatite. *Earth and Planetary Science Letters* 284(3), 599-609.
- Kaelin, W.G. & Ratcliffe, P.J., 2008. Oxygen sensing by metazoans: the central role of the HIF hydroxylase pathway. *Molecular Cell* 30(4), 393-402.
- Kain, R., 2014. Neuroanatomy of whip spiders (Amblypygi, Arachnida). Masterarbeit. Universität Rostock.
- Kamenz, C., Dunlop, J.A., Scholtz, G., Kerp, H. & Hass, H., 2008. Microanatomy of Early Devonian book lungs. *Biology Letters*, 4(2), 212-215.
- Kästner A. 1932. 2. Ordnung der Arachnida, Pedipalpi. In: Kükenthal, W. (ed): *Handbuch der Zoologie*, pp. 1–76.
- Kästner, A., 1935. 7. Ordnung der Arachnida, Opiliones . In: Kükenthal, W. (ed): *Handbuch der Zoologie*, pp. 300-393.
- Kästner, A., 1931a. 6. Ordnung der Arachnida, Solifugae (Walzenspinnen). In: Kükenthal, W. (ed): *Handbuch der Zoologie*, pp. 193-299.
- Kästner, A., 1931b. 4. Ordnung der Arachnida, Ricinulei. In: Kükenthal, W. (ed): *Handbuch der Zoologie*, pp. 99-116.
- Kästner, A., 1941. 1. Ordnung der Arachnida, Scorpiones. In: Kükenthal, W. (ed): *Handbuch der Zoologie*, pp. 117-240.
- Keiler, J., Richter, S. & Wirkner, C.S., 2013. Evolutionary morphology of the hemolymph vascular system in hermit and king crabs (Crustacea: Decapoda: Anomala). *Journal of Morphology* 274(7), 759-778.
- Kingsley, J.S., 1885. Notes on the embryology of *Limulus*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 25, 521-576.
- Klämbt, C., Glazer, L. & Shilo, B.Z., 1992. breathless, a *Drosophila* FGF receptor homolog, is essential for migration of tracheal and specific midline glial cells. *Genes & Development* 6(9), 1668-1678.

- Klann, A.E., 2009. Histology and ultrastructure of solifuges. Dissertation. Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald.
- Klußmann-Fricke, B.J., Prendini, L. & Wirkner, C.S., 2012. Evolutionary morphology of the hemolymph vascular system in scorpions: a character analysis. *Arthropod Structure & Development* 41(6), 545-560.
- Klußmann-Fricke, B.J., Pomrehn, S.W. & Wirkner, C.S., 2014. A wonderful network unraveled-Detailed description of capillaries in the prosomal ganglion of scorpions. *Frontiers in Zoology* 11(1), 1.
- Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., 2016. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in Uropygi and Amblypygi (Arachnida): Complex correspondences support Arachnopulmonata. *Journal of Morphology* 277(8), 1084-1103.
- Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., im Druck. Same, same but different: Analogy between tracheal and vascular supply in the CNS of different arachnids. *Organisms, Diversity & Evolution*.
- Kraus, O., 1998. Elucidating the historical process of phylogeny: phylogenetic systematics versus cladistic techniques. In: Selden, P.A. (Ed.): *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh, 1997, pp. 1–7.
- Lane, N.J., Harrison, J.B. & Bowerman, R.F., 1981. A vertebrate-like blood-brain barrier, with intraganglionic blood channels and occluding junctions, in the scorpion. *Tissue and Cell* 13(3), 557-576.
- Lankaster, E.R., 1881. *Limulus* an Arachnid. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 21, 504–548.
- Laughlin, S.B., 2001. The metabolic cost of information-a fundamental factor in visual ecology. In: Barth, F.G. & Schmid, A. (ed.): *Ecology of sensing*, pp. 169-185.
- Levi, H.W., 1967. Adaptations of respiratory systems of spiders. *Evolution* 21, 571-583.
- Levi, H.W. & Kirber, W.M., 1976. On the evolution of tracheae in Arachnids. *Bulletin of the British Arachnological Society* 3(7), 187-188
- Locket, N.A., 2001. Asymmetries in the arterial system of some Australian *Urodacus* Peters, 1861 (Scorpiones, Urodacidae). In: Fet, V. & Selden, P.A. (ed.): *Scorpions 2001*, pp. 343-348.
- Loesel, R., Seyfarth, E.A., Bräunig, P. & Agricola, H.J., 2011. Neuroarchitecture of the arcuate body in the brain of the spider *Cupiennius salei* (Araneae, Chelicerata) revealed by allatostatin-, proctolin-, and CCAP-immunocytochemistry and its evolutionary implications. *Arthropod Structure & Development* 40(3), 210-220.
- Loffredo, F. & Lee, R.T., 2008. Therapeutic Vasculogenesis It Takes Two. *Circulation Research* 103(2), 128-130.

- Maddison, W. P. & Maddison, D.R., 2016. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10 <http://mesquiteproject.org>
- Masta, S.E., Longhorn, S.J. & Boore, J.L., 2009. Arachnid relationships based on mitochondrial genomes: asymmetric nucleotide and amino acid bias affects phylogenetic analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50(1), 117-128.
- Masta, S.E., McCall, A. & Longhorn, S.J., 2010. Rare genomic changes and mitochondrial sequences provide independent support for congruent relationships among the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57(1), 59-70.
- Maxwell, P.H. & Ratcliffe, P.J., 2002, February. Oxygen sensors and angiogenesis. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 13(1), 29-37
- Mayr, E., 1961. Cause and effect in biology. *Science* 134(3489), 1501-1506.
- McGaw, I.J. & Reiber, C.L., 2002. Cardiovascular system of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Journal of Morphology* 251(1), 1-21.
- McGaw, I.J., 2005. The decapod crustacean circulatory system: a case that is neither open nor closed. *Microscopy and Microanalysis* 11(01), 18-36.
- Metzger, R.J. & Krasnow, M.A., 1999. Genetic control of branching morphogenesis. *Science* 284(5420), 1635-1639.
- Meusemann, K., von Reumont, B.M., Simon, S., Roeding, F., Strauss, S., Kück, P., Ebersberger, I., Walz, M., Pass, G., Breuers, S. & Achter, V., 2010. A phylogenomic approach to resolve the arthropod tree of life. *Molecular Biology and Evolution* 27(11), 2451-2464.
- Millot, J., 1949. *Traite de zoologie: VI*. Paris: Masson et Cie, pp. 1-979.
- Mink, J.W., Blumenshine, R.J. & Adams, D.B., 1981. Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis. *American Journal of Physiology* 241(3), R203-R212.
- Mittmann, B. & Scholtz, G., 2003. Development of the nervous system in the " head" of *Limulus polyphemus* (Chelicerata: Xiphosura): morphological evidence for a correspondence between the segments of the chelicerae and of the (first) antennae of Mandibulata. *Development Genes and Evolution* 213(1), 9-17.
- Moritz, M., 1993. Unterstamm Arachnata. In: Gruner, H.-E. (ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 4.Teil: Arthropoda (ohne Insecta)*, pp. 64–442.
- Mungall, C.J., Torniai, C., Gkoutos, G.V., Lewis, S.E. & Haendel, M.A., 2012. Uberon, an integrative multi-species anatomy ontology. *Genome Biology* 13(1), 1.
- Noirot, C. & Noirot-Timothee, C., 1982. The structure and development of the tracheal system. In: King, R.C. & Akai, H. (ed.): *Insect Ultrastructure*, pp. 351-381.

- Pepato, A.R., da Rocha, C.E. & Dunlop, J.A., 2010. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology* 10:235.
- Pereanu, W., Spindler, S., Cruz, L. & Hartenstein, V., 2007. Tracheal development in the *Drosophila* brain is constrained by glial cells. *Developmental Biology* 302(1), 169-180.
- Purcell, W.F., 1909. Development and origin of the respiratory organs in Araneae. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 54 (Part 1), 1–110.
- Ramírez, M.J., 2000. Respiratory system morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *Journal of Arachnology* 28(2), 149-157.
- Ramírez, M.J., Coddington, J.A., Maddison, W.P., Midford, P.E., Prendini, L., Miller, J., Griswold, C.E., Hormiga, G., Sierwald, P., Scharff, N. & Benjamin, S.P., 2007. Linking of digital images to phylogenetic data matrices using a morphological ontology. *Systematic Biology* 56(2), 283-294.
- Randall, W.C., 1966. Microanatomy of the heart and associated structures of two scorpions, *Centruroides sculpturatus* Ewing and *Uroctonus mordax* Thorell. *Journal of Morphology* 119(2), 161-180.
- Regier, J.C., Shultz, J.W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer, R., Martin, J.W. & Cunningham, C.W., 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463(7284), 1079-1083.
- Rehm, P., Pick, C., Borner, J., Markl, J. & Burmester, T., 2012. The diversity and evolution of chelicerate hemocyanins. *BMC Evolutionary Biology* 12:19.
- Richter, S. & Wirkner, C.S., 2004. Kontroversen in der phylogenetischen Systematik der Euarthropoda. In: Richter, S. & W. Sudhaus (ed.): *Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa*. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, 43, pp. 73-102.
- Richter, S., 2005. Homologies in phylogenetic analyses – concept and tests. *Theory in Bioscience* 124, 105-120.
- Richter, S. & Wirkner, C.S., 2014. A research program for evolutionary morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 52(4), 338-350.
- Richter, S., Loesel, R., Purschke, G., Schmidt-Rhaesa, A., Scholtz, G., Stach, T., Vogt, L., Wanninger, A., Brenneis, G., Döring, C. & Faller, S., 2010. Invertebrate neurophylogeny: suggested terms and definitions for a neuroanatomical glossary. *Frontiers in Zoology* 7:29.
- Riedl, R., 2000. *Strukturen der Komplexität. Eine Morphologie des Erkennens und Erklärens*. Springer, Berlin.
- Riedl, R., 1975. *Die Ordnung des Lebendigen*. P. Parey.

- Rieppel, O., 1988. Fundamentals of comparative biology. Birkhäuser, Basel.
- Rieppel, O. & Kearney, M., 2002. Similarity. Biological Journal of the Linnean Society 75(1), 59-82.
- Roeding, F., Borner, J., Kube, M., Klages, S., Reinhardt, R. & Burmester, T., 2009. A 454 sequencing approach for large scale phylogenomic analysis of the common emperor scorpion (*Pandinus imperator*). Molecular Phylogenetics and Evolution 53(3), 826-834.
- Roma, G.C., Nunes, P.H., Remédio, R.N. & Camargo-Mathias, M.I., 2012. Synganglion histology in different stages of *Rhipicephalus sanguineus* ticks (Acari: Ixodidae). Parasitology Research 110(6), 2455-2463.
- Runge, J. & Wirkner, C.S., 2016. The hemolymph vascular system in *Araneus diadematus* with special focus on intraspecific variability in artery systems. Journal of Arachnology 44(2), 153-164.
- Sandeman, D.C., 1967. The vascular circulation in the brain, optic lobes and thoracic ganglia of the crab *Carcinus*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 168(1010), 82-90.
- Schmitz, A., 2004. Metabolic rates during rest and activity in differently tracheated spiders (Arachnida, Araneae): *Pardosa lugubris* (Lycosidae) and *Marpissa muscosa* (Salticidae). Journal of Comparative Physiology B 174(7), 519-526.
- Schmitz, A., 2005. Spiders on a treadmill: influence of running activity on metabolic rates in *Pardosa lugubris* (Araneae, Lycosidae) and *Marpissa muscosa* (Araneae, Salticidae). Journal of Experimental Biology 208(7), 1401-1411.
- Schmitz, A., 2013. Tracheae in spiders: Respiratory organs for special functions. In: Nentwig, W. (ed.): Spider Ecophysiology, pp. 29-39.
- Schmitz, A. & Perry, S.F., 2000. Respiratory system of arachnids I: morphology of the respiratory system of *Salticus scenicus* and *Euophrys lanigera* (Arachnida, Araneae, Salticidae). Arthropod Structure & Development 29(1), 3-12.
- Scholtz, G., 2002. The Articulata hypothesis—or what is a segment? Organisms Diversity & Evolution 2(3), 197-215.
- Scholtz, G., 2005. Homology and ontogeny: pattern and process in comparative developmental biology. Theory in Biosciences 124(2), 121-143.
- Scholtz, G. & Kamenz, C., 2006. The book lungs of Scorpiones and Tetrapulmonata (Chelicerata, Arachnida): evidence for homology and a single terrestrialisation event of a common arachnid ancestor. Zoology 109(1), 2-13.
- Scremin, O.U., 2004. Cerebral Vascular System. In: Paxinos, G. & Mai, J.K. (ed.): The Human Nervous System 2nd ed., pp. 1325-1348.

- Sensenig, A.T. & Shultz, J.W., 2003. Mechanics of cuticular elastic energy storage in leg joints lacking extensor muscles in arachnids. *Journal of Experimental Biology* 206(4), 771-784.
- Sereno, P.C., 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23(6), 565-587.
- Sereno, P.C., 2009. Comparative cladistics. *Cladistics* 25(6), 624-659.
- Shaban-Nejad, A. & Haarslev, V., 2008. Ontology-inferred phylogeny reconstruction for analyzing the evolutionary relationships between species: Ontological inference versus cladistics. *Proceedings of the 8th IEEE International Conference on Bioinformatics and Bioengineering, BIBE*, 1-7.
- Sharma, P.P., Kaluziak, S.T., Pérez-Porro, A.R., González, V.L., Hormiga, G., Wheeler, W.C. & Giribet, G., 2014a. Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. *Molecular Biology and Evolution*, p.msu235.
- Sharma, P.P., Schwager, E.E., Extavour, C.G. & Wheeler, W.C., 2014b. Hox gene duplications correlate with posterior heteronomy in scorpions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281(1792), 20140661.
- Shultz, J.W. & Pinto-da-Rocha, R., 2007. Morphology and functional anatomy. In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G. & Giribet, G. (ed.): *Harvestmen: the Biology of Opiliones*, pp. 14-61.
- Shultz, J.W., 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* 6(1), 1-38.
- Shultz, J.W., 1993. Muscular anatomy of the giant whipscorpion *Mastigoproctus giganteus* (Lucas)(Arachnida: Uropygi) and its evolutionary significance. *Zoological Journal of the Linnean Society* 108(4), 335-365.
- Shultz, J.W., 2007. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150(2), 221-265.
- Strausfeld, N.J., 2005. The evolution of crustacean and insect optic lobes and the origins of chiasmata. *Arthropod Structure & Development* 34(3), 235-256.
- Strausfeld, N.J., Weltzien, P. & Barth, F.G., 1993. Two visual systems in one brain: neuropils serving the principal eyes of the spider *Cupiennius salei*. *Journal of Comparative Neurology* 328(1), 63-75.
- Sudhaus, W. & Rehfeld, K., 1992. *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. G. Fischer.
- Sutherland, D., Samakovlis, C. & Krasnow, M.A., 1996. branchless encodes a *Drosophila* FGF homolog that controls tracheal cell migration and the pattern of branching. *Cell* 87(6), 1091-1101.

- Szucsich, N.U. and Wirkner, C.S., 2007. Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns. *Zoologica Scripta* 36(3), 281-289.
- Talarico, G., 2008. Ultrastructure of Ricinulei. Dissertation. Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald.
- Telford, M.J. & Thomas, R.H., 1998. Of mites and zen: expression studies in a chelicerate arthropod confirm zen is a divergent Hox gene. *Development Genes and Evolution* 208(10), 591-594.
- Tinbergen, N., 1963. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20(4), 410-433.
- Van der Hammen, L., 1989. An introduction to comparative arachnology. SPB Academic Publishing.
- Vogt, L., 2009. The future role of bio-ontologies for developing a general data standard in biology: chance and challenge for zoo-morphology. *Zoomorphologie* 128(3), 201-217.
- Vogt, L., Bartolomaeus, T. & Giribet, G., 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics* 26(3), 301-325.
- von Reumont, B.M., Jenner, R.A., Wills, M.A., Dell'Ampio, E., Pass, G., Ebersberger, I., Meyer, B., Koenemann, S., Iliffe, T.M., Stamatakis, A. & Niehuis, O., 2012. Pancrustacean phylogeny in the light of new phylogenomic data: support for Remipedia as the possible sister group of Hexapoda. *Molecular Biology and Evolution* 29(3), 1031-1045.
- Wägele, J.-W. 2000. Grundlagen der phylogenetischen Systematik. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Weygoldt, P. & Paulus, H.F., 1979. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata I. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 17(3), 177-200.
- Weygoldt, P., 1975. Untersuchungen zur Embryologie und Morphologie der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* CL Koch (Arachnida, Amblypygi, Tarantulidae). *Zoomorphologie* 82(2-3), 137-199.
- Weygoldt, P., 1985. Ontogeny of the arachnid central nervous system. In: Barth, F.G. (ed.): *Neurobiology of Arachnids*, pp. 20-37.
- Weygoldt, P., 2000. Whip spiders (Chelicerata, Amblypygi). Apollo Books.
- Wheeler, W.C. & Hayashi, C.Y., 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics* 14(2), 173-192.

- Wirkner, C.S. & Prendini, L., 2007. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in scorpions—A survey using corrosion casting, MicroCT, and 3D-reconstruction. *Journal of Morphology* 268(5), 401-413.
- Wirkner, C.S. & Richter, S., 2007. The circulatory system and its spatial relations to other major organ systems in Spelaeogriphacea and Mictacea (Malacostraca, Crustacea)—a three-dimensional analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149(4), 629-642.
- Wirkner, C.S. & Richter, S., 2010. Evolutionary morphology of the circulatory system in Peracarida (Malacostraca; Crustacea). *Cladistics* 26(2), 143-167.
- Wirkner, C.S., 2009. The circulatory system in Malacostraca—Evaluating character evolution on the basis of differing phylogenetic hypotheses. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 67(1), 57-70.
- Wirkner, C.S., Tögel, M. & Pass, G., 2013. The arthropod circulatory system. In: Minelli, A., Boxshall, G. & Fusco, G. (ed.): *Arthropod Biology and Evolution*, pp. 343-391.
- Wolf, H. & Harzsch, S., 2012. Serotonin-immunoreactive neurons in scorpion pectine neuropils: similarities to insect and crustacean primary olfactory centres? *Zoology* 115(3), 151-159.
- Yoder, M.J., Miko, I., Seltmann, K.C., Bertone, M.A. & Deans, A.R., 2010. A gross anatomy ontology for Hymenoptera. *PloS one* 5(12), p.e15991.
- Zrzavý, J., Storch, D. & Mihulka, S., 2009. *Evolution: Ein Lese-Lehrbuch*. Spektrum Akademischer Verlag.

1.7 Appendix: Merkmalskonzeptualisierung

Merkmal 1: Bei allen Cheliceraten befindet sich das tubuläre Herz (*tubular heart*) dorsal in der Mittellinie des Körpers und dessen anteriores Ende wird durch eine bindegewebige, segelartige Klappe (*aortic valve*) und das Ende des Myokards (*myocard*) markiert (z.B. Börner, 1904; Beier, 1931; Kästner, 1931a, 1935, 1941; Firstman, 1973; Moritz, 1993; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013, 2015; Göpel & Wirkner, 2015; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). An dieser Position geht das Herz in die anteriore Aorta (*anterior aorta*) über, die nach anterior in Richtung des prosomalen Ganglions verläuft. Bei den meisten Taxa der Chelicerata liegt dieser Übergang vom Herzen in die anteriore Aorta nahe der Grenze zwischen Pro- und Opisthosoma. Im Gegensatz dazu liegt bei einigen Taxa (Xiphosura, Uropygi und Solifugae) der Übergang zwischen Herz und anteriorer Aorta zum Teil weit im Prosoma. Bei den Xiphosura reicht das Herz bis zur Hälfte (d.h. bis auf Höhe der Lateralaugen) in das Prosoma hinein und weist im Prosoma vier Ostienpaare (*ostium*) auf (Göpel & Wirkner, 2015). Bei den Uropygi ist ebenfalls das anteriore Ende des Herzens in das Prosoma verschoben, so dass sich dort ebenfalls ein Paar Ostien und ein Paar Herzarterien (*cardiac artery*) befindet (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; siehe unten). Für Solifugen ist beschrieben, dass sich das Herz anterior bis zum ersten freien Tergit des Prosomas (Mesopeltidium) erstreckt, bis es in die anteriore Aorta übergeht (Kästner, 1931), was durch eigene Untersuchungen an *Eremobates* sp. bestätigt werden konnte. Nach Millot (1949) befinden sich bei Solifugen 2 Ostienpaare im Prosoma.

Heart, anterior end, location in tagma: prosoma (0); opisthosoma (1)

Merkmal 2: Die meisten Cheliceratentaxa zeichnen sich durch eine posteriore Aorta (*posterior aorta*) aus, die vom Herzen (*heart*) nach posterior zieht und die hinteren Teile des Opisthosomas mit Hämolymphe (*hemolymph*) versorgt. Im Gegensatz dazu ist das Herz bei einigen Taxa am posterioren Ende geschlossen und eine posteriore Aorta fehlt (Pycnogonida, Pseudoscorpiones, Acari, mygalomorphe Spinnen und Xiphosura; Beier, 1931; Millot, 1949; Firstman, 1973; Alberti & Coons, 1999; Coons & Alberti, 1999; Göpel & Wirkner, 2015; K. Huckstorf, persönliche Mitteilung).

Heart, posterior aorta: absent (0); present (1)

Merkmal 3: Bei allen Cheliceraten mit lokalisierten Respirationsorganen (und sich komplex verzweigenden arteriellen System) kommen paarige Herzarterien (*cardiac artery*) vor (Moritz, 1993; Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al.,

2013, 2015; Göpel & Wirkner, 2015; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) die, mit Ausnahme einiger Spinnen (z.B. *Argyroneta aquatica*; Crome, 1953) und bei Skorpionen (Randall, 1966; Wirkner & Prendini, 2007), immer mit einem Paar Ostien (*ostium*) assoziiert sind. Im Gegensatz dazu kommen bei den Cheliceratentaxa mit dezentralisierten (d.h. Tracheen; z.B. Opiliones, Solifugae) bzw. ohne spezialisierte (Pycnogonida, Palpigradi, einige Acari) Respirationsorganen nie Herzarterien vor (z.B. Beier, 1931; Kästner, 1931, 1935, 1940; Firstman, 1973; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck).

Cardiac arteries: absent (0); present (1)

Merkmal 4: Bei Xiphosuren sind aufeinander folgende Herzarterien (*cardiac artery*) untereinander über Anastomosen (*anastomosis*) mit einander verbunden. Diese sogenannte Kollateralarterie (*collateral artery*) verläuft beidseitig parallel entlang des Herzens (Göpel & Wirkner, 2015) und verbindet die vom Herz (*heart*) abgehenden Arterien (*artery*) einer Seite untereinander. Anastomosen zwischen auf einander folgende Herzarterien sind bei anderen Cheliceraten mit vorhandenen Herzarterien nicht bekannt (Huckstorf et al., 2013, 2015; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Einzig bei mygalomorphen Spinnen kommt eine Anastomose zwischen den beiden Hauptstämmen des dritten Herzarterienpaares vor (K. Huckstorf, persönliche Mitteilung), die aber zwischen den Herzarterien eines Paares und nicht auf einander folgender Paare auftritt und damit einen anderen Zustand darstellt.

Cardiac arteries, anastomoses between successive pairs: absent (0); present (1)

Merkmal 5: Die Anzahl der Herzarterien (*cardiac artery*), sofern vorhanden, variiert nicht nur zwischen den einzelnen Taxa der Chelicerata, sondern auch innerhalb der einzelnen Teilgruppen dieser Taxa. Bei Skorpionen beispielsweise kommen bei Vertretern der Buthidae acht Paare von Herzarterien vor, wohingegen zumindest bei Vertretern der Vaejovidae nur sechs Paare auftreten (Randall, 1966; Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012). Des Weiteren treten bei den Xiphosura (Göpel & Wirkner, 2015) und den Amblypygi (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) vier Paar Herzarterien auf. Bei letzteren sei allerdings darauf hingewiesen, dass in der älteren Literatur sechs Paare von Herzarterien erwähnt werden (Kästner, 1940; Weygoldt, 2000), bei eigenen Untersuchungen aber stets nur vier beobachtet werden konnten (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016 und darin enthaltene Diskussion). Bei Uropygi treten stets neun Paare von Herzarterien auf (Moritz, 1993; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) wohingegen bei Spinnen taxonspezifisch

unterschiedliche Anzahlen von zwei bis vier Paar Herzarterienpaaren vorkommen (Huckstorf et al., 2013; 2015; persönliche Mitteilung).

Cardiac arteries, number of pairs: four (0); five (1); six (2); eight (3); nine (4); three (5); two (6)

Merkmal 6: Neben den Herzarterien (*cardiac artery*) zeichnen sich die Herzen (*heart*) aller Cheliceraten durch paarige Ostien (*ostium*) aus, durch die während der Diastole die Hämolymphe (*hemolymph*) in das Herz gelangt (Wirkner et al., 2013). Die einzelnen Ostien eines Paares liegen einander bei den meisten Chelicerata entlang der anterior-posterior Achse (AP-Achse), senkrecht zu dieser stehend, direkt gegenüber. Einzig bei den Buthidae innerhalb der Skorpione sind die Ostien gegeneinander versetzt und außerdem schräg zur AP-Achse angeordnet (Randall, 1966; Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012).

Heart, ostia, pairwise orientation along to AP-axis: opposite (0); alternating (1)

Merkmal 7: Bezüglich der Anzahl der Ostien (*ostium*) ist innerhalb der Cheliceraten eine starke Variation der Ostienpaare zu beobachten. Das beschränkt sich nicht nur auf Unterschiede zwischen den einzelnen Taxa, sondern auch innerhalb bestimmter Gruppen kann die Anzahl der Ostienpaare unterschiedlich sein. So kommen bei verschiedenen Taxa innerhalb der Araneae beispielsweise fünf bis zwei Ostienpaare vor (Crome, 1953; Huckstorf et al., 2013, 2015 sowie darin enthaltende Literatur). Bei *Limulus polyphemus* (Xiphosura) wurde sogar beobachtet, dass selbst innerhalb dieser Art eine Variation zwischen acht oder neun Ostienpaaren auftritt (Göpel & Wirkner, 2015). Variationen in der Anzahl der vorhandenen Ostienpaare treten weiterhin auch bei Milben auf (so denn überhaupt ein Herz vorhanden ist), wo sich ein oder zwei Ostienpaare finden lassen (Alberti & Coons, 1999; Coons & Alberti, 1999). Des Weiteren können bei Palpigradi vier (Börner, 1904; Firstman, 1973), bei Amblypygi sechs (Börner, 1904; Kästner, 1940; Weygoldt, 2000; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016); bei Uropygi neun (Moritz, 1993; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016), bei Scorpiones sieben (Randall, 1966; Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012), bei Opiliones (Kästner, 1935; Shultz & Pinto-da-Rocha, 2006; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) und Pycnogonida (Firstman, 1973) zwei, bei Pseudoskorpionen (Beier, 1931) und Ricinulei (Millot, 1949) ein und bei Solifugae (Kästner, 1931) acht Ostienpaare beobachtet werden.

Heart, ostia, number of pairs: nine (0); eight (1); seven (2); six (3); five (4); four (5); three (6); two (7); one (8)

Merkmal 8: Anterior vom Herzen (*heart*) geht bei allen Cheliceraten die anteriore Aorta (*anterior aorta*) ab, die in nach anterior in Richtung des prosomalen Ganglions verläuft. Bei allen Arachnopulmonata (d.h. Scorpiones, Uropygi, Amblypygi und Araneae; Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke et al., 2014; Huckstorf et al., 2013, 2015; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016 sowie darin enthaltene Literatur), aber auch bei den Xiphosura (Göpel & Wirkner, 2015) und den Palpigradi (Firstman, 1973) spaltet sich die anteriore Aorta nach einer bestimmten Distanz in zwei laterale Aortenbögen (*aortic arches*) auf. Bei den Arachnopulmonata verzweigen sich diese Bögen dem prosomalen Ganglion aufliegend in die Arterien der Cheliceren, Laufbeine und Pedipalpen wohingegen bei den Xiphosura und Palpigradi die Bögen in die perineurale Gefäßhülle (*perineural vascular sheath*) münden. Bei den verbleibenden Cheliceratentaxa (z.B. Pycnogonida, Solifugae usw.) mündet die anteriore Aorta direkt in die perineurale Gefäßhülle ohne sich vorher in die Aortenbögen aufzuspalten (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013).

Anterior aorta system, anterior aorta, split into aortic arches: absent (0); present (1)

Merkmal 9: Vom anterioren Aortasystem (*anterior aorta system*) zweigen bei den unterschiedlichen Cheliceratentaxa verschiedene Arteriensysteme (*artery system*) ab, die bestimmte Organsysteme bzw. Körperregionen mit Hämolymphe (*hemolymph*) versorgen. Als erstes wären hier die Chelicerenarterien (*cheliceral artery*) zu nennen, die an unterschiedlichen Positionen vom anterioren Aortasystem abzweigen. Bei Skorpionen (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke et al., 2014) und Spinnen (Huckstorf et al., 2013, 2015) zweigen die Chelicerenarterien von den Aortenbögen (*aortic arches*) bzw. der anterioren Aorta (*anterior aorta*) selbst (einige Skorpionstaxa) posterior vom prosomalen Ganglion ab und umlaufen anschließend das supraösophageale Ganglion lateral in anteriorer Richtung in die Cheliceren. Im Gegensatz dazu zweigen die Chelicerenarterien bei den Uropygi und Amblypygi vom Pedipalpenarteriensystem (*pedipalpal artery system*) anterolateral des prosomalen Ganglions ab und verlaufen dann in anterolateraler Richtung in die Cheliceren (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Bei den apulmonaten Arachniden (Firstman, 1973; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck) sowie den Xiphosura (Göpel & Wirkner, 2015) entspringen die Chelicerenarterien der perineuralen Gefäßhülle (*perineural vascular sheath*) an der Position wo die Chelicerennerven dem prosomalen Ganglion entspringen.

Anterior aorta system, cheliceral arteries, position of origin: aortic arches (0); pedipalpal artery (1); PVS (2)

Merkmal 10: Das nächste Arteriensystem, das bei allen Cheliceraten auftritt, aber an unterschiedlichen Positionen vom anterioren Aortasystem (*anterior aorta system*) abzweigt, umfasst die optischen Arterien (*optic artery*), die die Medianaugen mit Hämolymphe (*hemolymph*) versorgen. Bei den Arachnopolmonata entspringen die optischen Arterien vom Chelicerenarteriensystem und ziehen dann zu den Medianaugen (Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Bei den Cheliceratentaxa, die sich durch eine perineurale Gefäßhülle (*perineural vascular sheath*) auszeichnen entspringen die optischen Arterien von dieser an der Position, an der die optischen Nerven dem prosomalen Ganglion entspringen und folgen den Nerven bis zu den Medianaugen (Firstman, 1973; Göpel & Wirkner, 2015).

Anterior aorta system, optic arteries, position of origin : Chelicerar artery system (0); PVS (1)

Merkmal 11: Das sich komplex verzweigende arterielle System der Arachnopolmonata zeichnet sich weiterhin durch zwei weitere Arteriensysteme (*artery system*) aus, die übereinstimmend bei allen pulmonaten Taxa direkt oder indirekt vom Chelicerenarteriensystem (*chelicerar artery system*) abzweigen. Dabei handelt es sich um die Tegumentalarterien (*tegumental artery*) sowie anterioren Peribuccalarterien (*peribuccal artery*). Die Tegumentalarterien haben ihren Ursprung bei allen Arachnopolmonata an den Chelicerenarterien, ziehen nach dorsolateral und versorgen die dorsale Muskulatur und das dorsale Tegument des Prosomas (Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013, 2015; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Bezüglich der Skorpione sind hier einige Besonderheiten in Sachen Terminologie und Homologisierung der Tegumentalarterien zu erörtern: Klußmann-Fricke et al. (2012) und Wirkner und Prendini (2007) bezeichneten die Arterien die in der vorliegenden Arbeit mit den Tegumentalarterien der Tetrapulmonata homologisiert werden innerhalb einer Teilgruppe der Skorpione (d.h. der Buthidae) als Supracerebralarterien (*supracerebral artery*) und homologisierten diese mit einer anderen Arterie, die ausschließlich bei den nicht-Buthiden Taxa vorkommt (siehe unten). Hier werden nun die Supracerebralarterien der Buthidae mit den Tegumentalarterien der verbleibenden Skorpionstaxa und den Tetrapulmonata homologisiert. Da die sogenannten Supracerebralarterien der Buthidae wie die Tegumentalarterien der verbleibenden Skorpionstaxa und der Tetrapulmonata paarig vorkommen, direkt von den Chelicerenarterien (*chelicerar artery*) abzweigen und die gleichen Strukturen mit Hämolymphe versorgen (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016), liefern also topographische Lage und Struktur überzeugende Homologieindizien. Des Weiteren wurden die Tegumentalarterien der Araneae in der Literatur nicht mit einem

bestimmten Terminus versehen sondern anhand ihrer Position und der zu versorgenden Strukturen beschrieben (z.B. „artery supplying the dorso-lateral musculature of the anterior prosoma“ in Huckstorf et al., 2015; siehe aber auch Huckstorf et al., 2013 sowie Runge & Wirkner, 2016 für Details).

Anterior aorta system, tegumental arteries: absent (0); present (1)

Merkmal 12: Die anterioren Peribuccalarterien (*peribuccal artery*) sind ebenfalls bei allen Arachnopolmonaten Teil des Chelicerenarteriensystems (*cheliceral artery system*) und versorgen die Muskulatur des vor dem prosomalen Ganglions gelegenen Saugmagen (Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Diese Arterien werden bei Skorpionen als „peribuccal arteries“ bezeichnet (Klußmann-Fricke et al., 2012), bei Uropygi und Amblypygi „anterior buccal arteries“ (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Es sei hier darauf hingewiesen, dass bei Spinnen der Teil des Magen-Darmtraktes, der vor dem prosomalen Ganglion liegt, als „Pharynx“ bezeichnet wird (Foelix, 2011; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016) und dementsprechend die Arterien, die die Muskulatur des „Pharynx“ bei Spinnen versorgen, als homolog zu den anterioren Peribuccalarterien der anderen Arachnopolmonata angesehen werden.

Anterior aorta system, anterior peribuccal arteries: absent (0); present(1)

Merkmal 13: Eine weitere Arterie (*artery*), die bei allen Arachnopolmonata mit Ausnahme der Spinnen vorkommt, ist die Pedipalpocoxalarterie (*pedipalpocoxal artery*; Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Diese paarige Arterie zweigt bei den Uropygi und Amblypygi sowie den einigen Skorpionstaxa (Scorpionoidae) von den Pedipalpenarterien (*pedipalpal artery*) ab und zieht dann nach anterolateral, tief in die Coxen der Pedipalpen und versorgt die dort gelegene Muskulatur. Bei den verbleibenden Skorpionen hat die Pedipalpocoxalarterie ihren Ursprung im Rete mirabile (*rete mirabile*; siehe unten, Klußmann-Fricke et al., 2014). Diese Arterie konnte bei den Araneae nie beobachtet werden (Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; sowie darin enthaltene Literatur).

Pedipalpal artery system, pedipalpocoxal arteries: absent (0); present (1)

Merkmal 14: Alle Arachnopolmonata zeichnen sich weiterhin durch eine Supraneuralarterie (*supraneural artery*) aus, die aus der Vereinigung der beiden Aortenbögen (*aortic arches*) hervorgeht, welche dem subösophagealen Ganglion aufliegen (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die Supraneuralarterie zieht, dem subösophagealen Ganglion aufliegend, nach posterior. Es sei darauf hingewiesen, dass die Supraneuralarterie

bei Skorpionen mit dem Terminus „ventral vessel“ versehen wurde (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012, 2014). Bei Spinnen und Skorpionen zieht die Supraneuralarterie über das prosomale Ganglion hinaus weiter nach posterior (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016), wohingegen sie bei Uropygi und Amblypygi nur bis zum posterioren Ende des prosomalen Ganglions reicht (Klußmann-Fricke & Wirkner 2016).

Anterior aorta system, supraneural artery, length in relation to PG: long (0); short (1)

Merkmal 15-18: Neben den vorher besprochenen Arteriensystemen (*artery system*) finden sich bei den Arachnoplumonata verschiedene weitere Arteriensysteme, die nur bei den einzelnen Taxa oder auch nur bei Teilgruppen der selbigen vorkommen. Dabei handelt es sich um die sogenannte Supracerebralarterie (*supracerebral artery*; siehe oben) und die Coxinternalarterie (*coxinternal artery*) der Scorpiones sowie die Subneuralarterie (*subneural artery*) der Uropygi und das perineurale Arteriensystem (*perineural artery system*) der Amblypygi (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die Supracerebralarterie *i.e.S.* (siehe oben) kommt nur bei den nicht-Buthiden Taxa der Skorpione vor und zweigt lateral von einer der Chelicerenarterien ab und biegt dann nach posterior. Sie verläuft dann medial dem supraösophagealen Ganglion aufliegend und gabelt sich kurz vor der anterioren Aorta in zwei Äste, die nach posterodorsal ins posteriore Prosoma ziehen (Wirkner & Prendini, 2007; Klußmann-Fricke et al., 2012). Wie schon erwähnt werden hier die von Wirkner und Prendini (2007) und Klußmann-Fricke et al. (2012) genannten „Supracerebralarterien“ der Buthidentaxa mit den Tegumentalarterien der verbleibenden Skorpionstaxa und den Tetrapulmonata homologisiert (siehe oben).

Die Coxinternalarterien kommen bei allen Skorpionen, nicht aber bei den Tetrapulmonata vor (Klußmann-Fricke et al., 2012; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die Coxinternalarterie zweigt von der Pedipalpocoxalarterie ab und zieht zwischen die Coxen der Pedipalpen zwischen denen sich, im sogenannten „Labrum“ (*sensu* Hjelle, 1990), horizontal ausgerichtete Muskelfasern erstrecken (Klußmann-Fricke et al., 2012).

Die Subneuralarterie kommt ausschließlich bei den Uropygi vor (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Diese Arterie zweigt anterior des prosomalen Ganglions von einer der Pedipalpenarterien (*pedipalpal artery*) ab und verläuft ventral des prosomalen Ganglions in der Mittellinie des Körpers nach posterior bis in das Opisthosoma.

Bei dem perineuralen Arteriensystem handelt es sich um eine arterielle Struktur, die bei den anderen pulmonaten Arachniden nicht vorkommt. Das perineurale Arteriensystem stellt bei den Amblypygi das efferente System des Rete mirabile (*rete mirabile*; siehe unten) dar und umschließt käfigartig das prosomale Ganglion. Es ist an vielen verschiedenen Positionen direkt mit anderen Arterien des anterioren Aortasystems (*anterior aorta system*) verbunden (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016 für Details).

Anterior aorta system, supracerebral artery: absent (0); present (1)

Anterior aorta system, coxinternal arteries: absent (0); present (1)

Pedipalpal artery system, subneural artery: absent (0); present (1)

Anterior aorta system, perineural artery system: absent (0); present (1)

Merkmal 19: Die Versorgung des prosomalen Ganglions erfolgt bei den Chelicerata auf zwei unterschiedliche Arten und Weisen. Bei allen Arachnopolmonata findet die Versorgung des prosomalen Ganglions durch ein sogenanntes Rete mirabile (*rete mirabile*; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) statt, welches ein dichtes Netzwerk von intraganglionären Arterien darstellt und durch afferente und efferente arterielle Systeme gekennzeichnet ist. Im Gegensatz dazu erfolgt die arterielle Versorgung des prosomalen Ganglions bei den verbleibenden Cheliceratentaxa durch die perineurale Gefäßhülle (*perineural vascular sheath*; Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013; Göpel & Wirkner, 2015; Klußmann-Fricke & Wirkner, im Druck). Diese stellt eine Erweiterung der anterioren Aorta dar, die das Nervensystem umgibt und sich somit das gesamte Nervensystem innerhalb einer arteriellen Struktur befindet.

Anterior aorta system, prosomal ganglion, arterial supply: Rete mirabile (0); PVS (1)

Merkmal 20: Das Rete mirabile (*rete mirabile*) ist weiterhin durch eine Reihe von Substrukturen gekennzeichnet, die bei allen Arachnopolmonata übereinstimmend auftreten. Dabei handelt es sich zunächst um die Mittellinienarterien, die das prosomale Ganglion in der Mittellinie des Körpers zwischen zwei aufeinander folgenden Neuomeren durchziehen (Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke et al., 2014; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) und sich terminal in viele kleinere intraganglionäre Arterien aufspalten. Im subösophagealen Ganglion aller Arachnopolmonata finden sich die medianen transganglionären Arterien (*median transganglionic artery*), die das Ganglion von dorsal nach ventral durchziehen (Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016;

Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016). Die medianen transganglionären Arterien treten bei allen Arachnopolmonata in unterschiedlicher Anzahl auf (Scorpiones – 9, Klußmann-Fricke et al., 2012; Amblypygi – 11/14, Uropygi – 16, Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Araneae – 10/12, Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016). Es wird hier allerdings vermieden, dieses als separates Merkmal zu konzeptualisieren, da die Anzahl selbst innerhalb einer Art unterschiedlich beobachtet wurde. Bei *Phrynus marginemaculatus* konnten bei eigenen Untersuchungen nur elf mediane transganglionäre Arterien beobachtet werden (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016), in einem histologischen Schnitt der gleichen Art von Weygoldt (2000) sind aber eindeutig vierzehn mediane transganglionäre Arterien zu sehen. Des Weiteren konnten Runge und Wirkner (2016) mehreren Individuen von *Araneus diadematus* (Araneae) unterschiedliche Anzahlen von transganglionären Arterien beobachten, führten dies jedoch auf Probleme bei der Injektionsmethodik zurück.

Anterior aorta system, median transganglionic arteries : absent (0); present (1)

Merkmal 21: Im supraösophagealen Ganglion findet sich bei allen Arachnopolmonata mit Ausnahme der Araneae (Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016) die Protocerebralarterie (*protocerebral artery*), die nach anterior in das Ganglion zieht (Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) und die dort gelegenen Neuromere (d.h. das Proto- und Deutocerebrum; siehe Kapitel 1.2.5) mit Hämolymphe versorgt.

Anterior aorta system, protocerebral artery: absent (0); present (1)

Merkmal 22: Neben den medianen transganglionären Arterien (*median transganglionic artery*) kommen bei allen Arachnopolmonata die lateralen transganglionären Arterien (*lateral transganglionic artery*) vor (Klußmann-Fricke et al., 2012; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016; Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016). Diese paarigen Arterien entspringen bei allen Taxa an der Basis einer Bein- bzw. der Pedipalpenarterie und ziehen posterior des entsprechenden Neuropils nach ventromedial in das subösophageale Ganglion. Die lateralen transganglionären Arterien wurden bei Skorpionen „postneuropiläre“ Arterien genannt (Klußmann-Fricke et al., 2014), stimmen aber sowohl in ihrem Ursprungsort als auch in ihrem Verlauf mit den lateralen transganglionären Arterien der Tetrapulmonata überein (Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Bei den meisten Arachnopolmonata kommen fünf Paar dieser Arterien vor (Huckstorf et al., 2015; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Einzige Ausnahme

bilden hier die entelegynen Spinnen, bei denen sechs Paar lateraler transganglionärer Arterien beobachtet wurden (Huckstorf et al., 2013; Runge & Wirkner, 2016).

Anterior aorta system, lateral transganglionic arteries, number of pairs: 5 (0); 6 (1)

Merkmal 23: Eine weitere übereinstimmende Struktur, die im Rete mirabile (*rete mirabile*) aller Arachnopolmonata auftritt sind arterielle Schleifen (*arterial loop*). Diese treten überall dort auf, wo Arterien direkt in ein distinktes Neuropil (z.B. ventrales Mittellinienneuropil der Amblypygi; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016) ziehen, um dieses mit Hämolymphe (*hemolymph*) zu versorgen (Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016; Klußmann-Fricke et al., 2014; Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Die arteriellen Schleifen sind bestehen aus dünnen in einander verdrehten zu- und abführenden Arterien.

Anterior aorta system, arterial loops: absent (0); present (1)

Merkmal 24: Als letzte übereinstimmende Struktur treten bei allen Arachnopolmonata efferente Systeme als Teil des Rete mirabile (*rete mirabile*) auf durch die die Hämolymphe aus dem prosomalen Ganglion geleitet wird, nachdem diese das Ganglion passiert hat. Die efferenten Systeme werden allerdings bei den einzelnen Taxa der Arachnopolmonata von unterschiedlichen Arteriensystemen realisiert. Bei Skorpionen stellen die Coxapophysenarterien (*coxapophysal artery*) und zu Teil auch die Pedipalpocoxalarterien (*pedipalpocoxal artery*) die efferenten Systeme dar, die direkt dem Rete mirabile entspringen (Klußmann-Fricke et al., 2014). Im Gegensatz dazu stellt bei den Amblypygi das perineurale Arteriensystem (*perineural artery system*; siehe oben) und bei den Uropygi die Subneuralarterie (*subneural artery*; siehe oben) das efferente System dar (Klußmann-Fricke & Wirkner, 2016). Bei den Araneae wurden in der Literatur (Huckstorf et al., 2013, 2015; Runge & Wirkner, 2016) zwar efferente Systeme erwähnt aber es wurden keine distinkten Arteriensysteme (*artery system*) die die Hämolymphe aus dem prosomalen Ganglion leiten beschrieben.

Anterior aorta system, efferent systems: absent (0); present (1)

2 Klußmann-Fricke, B.J., Pomrehn, S.W. & Wirkner, C.S., 2014. A wonderful network unraveled-Detailed description of capillaries in the prosomal ganglion of scorpions. Frontiers in Zoology, 11(1), p.1.

A wonderful network unraveled – Detailed description of capillaries in the prosomal ganglion of scorpions

Bastian J Klußmann-Fricke*, Sebastian W Pomrehn and Christian S Wirkner

Abstract

Introduction: Though it has long been known that the prosomal ganglion of scorpions is supplied by a dense system of arteries, the pattern of this network has never been described and analyzed in detail. Using MicroCT in combination with computer aided 3D-reconstruction we provide the first detailed description of the pattern of arteries in the prosomal ganglion of *Brotheas granulatus* (Scorpiones, Chactidae) and other scorpion species.

Results: The entire prosomal ganglion in scorpions is supplied by a network of arteries that branch off the major arteries of the anterior aorta system. The most prominent of these are the nine transganglionic arteries which run through the nerve mass along the midline of the body and branch terminally, i.e. below the neuropils, into smaller arteries. These arteries reticulate into a dense network between the surrounding somata and the centrally located neuropil structures of the ganglion.

Conclusions: We demonstrate the presence in the prosomal ganglion of scorpions of a capillary system made up of afferent arteries which deliver hemolymph into the ganglion and efferent arteries which transport the hemolymph out of the ganglion. Adopting the structural definition used for vertebrate circulatory systems, this capillary network can also be termed a bipolar rete mirabile (located as it is between afferent and efferent arteries) analogous to those found in vertebrates and some echinoderms. Within the rete mirabile of the scorpion prosomal ganglion, some regions (i.e. neuropils) are better supplied than others. The structural information provided here can now be used in functional neuronal studies to determine the physiological and computational significance of the various neuropils in the complex scorpion nervous system.

Klußmann-Fricke et al. *Frontiers in Zoology* 2014, 11:28
<http://www.frontiersinzoology.com/content/11/1/28>

3 Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., 2016. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in Uropygi and Amblypygi (Arachnida): Complex correspondences support Arachnopulmonata. Journal of Morphology, 277(8), pp.1084-1103.

Comparative Morphology of the Hemolymph Vascular System in Uropygi and Amblypygi (Arachnida): Complex Correspondences Support Arachnopulmonata

B.-J. Klußmann-Fricke* and C.S. Wirkner

ABSTRACT Although the circulatory system of arthropods has long been considered as rather simple, recent studies have demonstrated that in certain arthropod taxa, such as Malacostraca, some Chilopoda and also many Chelicerata, the vascular systems in particular are rather complex. Furthermore, a recent study has revealed that the prosomal ganglion of scorpions and spiders is supplied by an intricate network of arteries, the complexity of which bears a close resemblance to that of vertebrate capillary systems. In this study, we analyzed the hemolymph vascular systems of various species of Pedipalpi (i.e., Amblypygi and Uropygi). By combining modern techniques, such as MicroCT and cLSM, with computer-based 3D-reconstruction, we were able to produce comprehensive visualizations and descriptions of the vascular systems. Despite the lack of well corroborated phylogenetic hypotheses on arachnid relationships and the controversial assertion of relationships between the pulmonate arachnids, we aim to elucidate the evolution of complex vascular systems in Arachnida. By comparing these highly complex vascular systems not only with each other, but also with other pulmonate arachnids, we found numerous detailed correspondences in the general branching pattern as well as in the supply patterns of the prosomal ganglion. We argue that these numerous and detailed correspondences by their absence in other arachnids i.e. aplumonates, support Arachnopulmonata.

Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., 2016. Comparative morphology of the hemolymph vascular system in Uropygi and Amblypygi (Arachnida): Complex correspondences support Arachnopulmonata. *Journal of Morphology*, 277(8), pp.1084-1103.

DOI 10.1002/jmor.20559

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jmor.20559/full>

**4 Klußmann-Fricke, B.J. & Wirkner, C.S., im Druck. Same, same but different:
Analogy between tracheal and vascular supply in the CNS of different arachnids.
Organisms, Diversity & Evolution.**

Same, same but different: Analogy between tracheal and vascular supply in the CNS of different arachnids

Klußmann-Fricke, Bastian-J. & Wirkner, Christian S.

Allgemeine & Spezielle Zoologie, Institut für Biowissenschaften, Universität Rostock, Germany

Keywords: cs, rs, morphology, evolution, analogy, opiliones, scorpiones

Abstract

A yet unprecedented structural and functional analogy of on the one hand the tracheal supply of the prosomal ganglion in opilionids and on the other hand an arterial supply of the prosomal ganglion in pulmonate arachnids is described. Within Arachnida two different modes of respiration can be observed which are the so-called book lungs and tube-like tracheae. However, these different respiratory modes are always correlated with a particular set up concerning the complexity of the circulatory system. This fact has a particular influence on the supply of certain organ systems like the central nervous system. It has recently been shown, that pulmonate arachnids possess a highly complex pattern of intraganglionic arteries. Here we show that Opiliones possess a complex tracheal system which supplies the different organ systems with oxygen and only a relatively simple vascular system consisting only of a short heart and an anterior aorta which runs directly to the prosomal ganglion. Using a variety of modern and classical morphological methods, we studied the vascular, tracheal and nervous systems of different representatives from all higher taxa of Opiliones. We show that the prosomal ganglion is extensively supplied with intraganglionic tracheae. What is especially surprising is the high degree of correspondence between the pattern of these ganglionic tracheae in harvestmen and the pattern of capillaries in the prosomal ganglion of pulmonate arachnids. Here we aim at mechanistic causal explanations of these analogous patterns through the deconstruction of the concepts of analogy into role analogy and constructional analogy. This in turn may set the starting point for future research programs with the aim of establishing the circulatory system as a model organ system.

Introduction

Besides the Hexapoda, the Arachnida (Chelicerata) are the most successful terrestrial arthropod group in terms of species number, abundance of individuals and ecological diversity. The key adaptation necessary for a terrestrial lifestyle is always the change from external respiratory structures (i.e. gills) to internalized respiratory structures such as lungs or tracheae. Both latter types of respiration can be found among arachnids. On the one hand, there are the

Arachnopulmonata (*sensu* Sharma et al. 2014; i.e. Scorpiones, Uropygi, Amblypygi, and Araneae) which are characterized by the possession of book lungs in combination with a complex vascular system (Klußmann-Fricke et al., 2014; Huckstorf et al., 2012; Wirkner et al., 2013). And on the other hand non-pulmonate taxa (e.g. Opiliones, Solifugae, Acari, Pseudoscorpiones) that are characterized by a tracheal system. However, the possession of tracheae is correlated with a reduction in the complexity of the hemolymph vascular system which consists only of a heart and short aortae in combination with a dilatation of the anterior aorta which envelops the prosomal ganglion of these taxa (Firstman, 1973; Wirkner et al., 2013). Also harvestmen are characterized by a complex tracheal system in combination with a relatively simple vascular system that consists only of a heart and two short aortae (Firstman, 1973, Dannhorn and Seitz, 1986; Shultz and Pinto-da-Rocha, 2006). As in all other primarily tracheate arachnids also harvestmen possess a so-called perineural vascular sheath (*sensu* Göpel et al., 2015) which envelops the whole prosomal ganglion and also the emanating nerves (Firstman, 1973; Shultz and Pinto-da-Rocha, 2006). However, besides the perineural vascular sheath the prosomal ganglion of harvestmen is also intensively supplied with tracheae.

From an evolutionary point of view the tracheal system of harvestmen is of particular interest as it is already known from fossils that are 400 million years old (Dunlop, 2010). These fossils are the oldest known evidence for air-breathing through tracheae in arthropods, and those harvestmen possessed a tracheal system that was very similar to the system of the modern species. Harvestmen are therefore an interesting study group with respect to the evolution of tracheal systems. It has several times been stated that in arachnids an evolutionary trend to reduce the book-lungs and elaborated vascular systems in favor of a tracheal system in combination with a simplified vascular system has taken place several times independently (Levi, 1976, Weygoldt and Paulus, 1979; Weygoldt, 1979, Bromhall 1987, Coddington 2004).

It has recently been shown, that the prosomal ganglion in Arachnopulmonata (*sensu* Sharma et al. 2014) is extensively supplied by a complex arterial network called *rete mirabilis* (Klußmann-Fricke et al., 2014; Huckstorf et al.,

2012). However, in the older literature Kästner (1935) described that the prosomal ganglion in opiliones is, besides the perineural vascular sheath, extensively supplied with intraganglionic tracheae. Because of the lack of modern comparative 3D-data, we studied the morphology of representatives from all higher opilionid taxa concerning their vascular, tracheal, and, to some extent, nervous systems using a combination of different morphological methods. We were able to show that the pattern of intraganglionic tracheols display a surprisingly high degree of correspondence between the pattern of ganglionic tracheae in harvestmen and the pattern of capillaries in the prosomal ganglion of arachnopulmonates (Klußmann-Fricke et al., 2014; Huckstorf et al., 2012). As homology can be excluded as the reason for the correspondence between the pattern of the intraganglionic tracheal and vascular systems because these structures belong to completely different organ systems we discuss what are the reasons for the correspondences between these patterns. We discuss different mechanisms which might be responsible for the correspondences between non-homologous structures. This is of particular interest as we highlight gaps of knowledge concerning the development of the studied organ systems and the dependencies between the tracheal, vascular, and nervous systems. According to Love (2006) one central role of morphology in an evolutionary theory is the conceptualization and operational identification of the targets of explanation. This shows that there are cases where morphology necessarily leads rather

than follows. And since causal interactions among features at higher levels of organization must be understood before granting or denying them causal efficacy in an evolutionary context, any explanation lacking this morphological component is necessarily deficient. Therefore, we point out why it is necessary to study model organ systems over a broad spectrum of taxa because only a comparative approach using different morphological methods in combination with modern molecular approaches like next generation sequencing or Evo-Devo can fill the gaps of knowledge to a comprehensive understanding of organ system evolution.

Materials and Methods

Materials

Several specimens from Eupnoi were collected around the zoological institute of the Universität Rostock, Germany by BJKF. Specimens from the taxon Dyspnoi were collected during a collection trip near the city Waren (Müritze), Germany by BJKF. Representatives of Laniatores and Cyphophthalmi (Pettalidae) were collected during a field trip to Chile by CSW. Additional specimens of *Metagyndes cf. innata* were ordered from a German pet supply ([www.http://thepetfactory.de](http://thepetfactory.de)). Specimens of *Cyphophthalmus duricorius* were provided by Günther Rasputnig from the University of Graz, Austria. Additionally various scorpion species have been studied in a previous study (see Klußmann-Fricke et al., 2014 for details). For details see Table 1.

Table 1. Studied species and applied methods

<u>Species</u>	<u>Individuals</u>	<u>Taxon</u>	<u>µCT</u>	<u>Histology</u>	<u>IHC</u>	<u>SEM</u>
<i>Chileogovea oedipus</i>	3	Cyphophthalmi- Pettalidae	+	+	-	-
<i>Cyphophthalmus duricorius</i>	4	Cyphophthalmi- Sironidae	-	-	+	-
Gonyleptidae gen. sp.	5	Laniatores - Gonyleptidae	+	-	-	-
<i>Metagyndes cf. innata</i>	2	Laniatores - Gonyleptidae	+	-	-	-
<i>Nemastoma lugubre</i>	6	Dyspnoi - Nemastomatidae	+	-	-	-
<i>Paranemastoma quadripunctatum</i>	1	Dyspnoi - Nemastomatidae	+	-	-	-
<i>Mitostoma chrysomelas</i>	3	Dyspnoi - Nemastomatidae	+	+	-	-
<i>Phalangium opilio</i>	4	Eupnoi - Phalangiidae	+	-	+	-
<i>Odiellus spinosus</i>	3	Eupnoi - Phalangiidae	+	-	-	+
<i>Liobunum limbatum</i>	1	Eupnoi - Sclerosomatidae	-	-	+	-

Histology

Whole animals were fixed in Bouin's fixative. The animal were dehydrated in ethanol and, after an intermediate step of epoxypropane, embedded in Araldit epoxy resin under vacuum. Serial semi-thin sections (1 μm) were made with a Leica Ultracut UCT ultra-microtome using glass or diamond knives. The sections were stained with a mixture of 1% azure II and 1% methylene blue in an aqueous 1% borax solution for 40 – 50 sek. at 80-90°C (see detailed information in Pernstich et al., 2003).

Vibratome sectioning

Specimens chosen for vibratome sectioning first underwent a dilution series from their storage medium into PBS. Then they were put on a glass plate, patted dry with a tissue, and covered by a drop of Poly-L-Lysin (Sigma Aldrich, St. Louis, MO: N_ P8920) to increase the affinity to the embedding medium. After a few seconds in Poly-L-Lysin, specimens were patted dry again and completely sunken in 4% agarose. The hardened block was cut off the glass plate with a razor blade and glued onto the working disk of a Leica vibratome (Leica Microsystems). Vibratome sections between 50 and 150 μm thick were cut in transverse, horizontal, and sagittal planes, removed with a soft brush, and stored in PBS at 4 °C until needed for immunolabeling. For scanning electron microscopy a bouin fixed specimen were washed in 70% ethanol and then hydrated in a decreasing ethanol series. The specimens were then embedded in 4% agarose and sectioned.

Immunohistochemistry

Vibratome sections were pre-incubated overnight in PBT (0.1 mol l-1 PBS (pH 7.4) with 0.5% bovine serum albumin (Merck 1120180025), 0.3% Triton X-100, and 1.5% dimethylsulfoxide) at 4 °C. Specimens were then incubated in a solution with the primary antibodies overnight at 4 °C. The specimens were labelled with a monoclonal mouse anti-Drosophila synapsin "SYNORF1" antibody (1:10 in PBTX; provided by E. Buchner, Universität Würzburg, Germany; Klagges et al., 1996). After incubation in a solution with the primary antibody, tissues were washed in several changes of PBS for 4 h at room temperature and incubated with a Cy-3-coupled secondary goat antibody (anti-mouse IgG (H β L), Jackson/Dianova, Hamburg, Germany: N115-001-003 [dilution 1:200]) overnight at 4 °C. Nuclei in preparations were stained with Sytox (4,6-diamidino-2-phenylindoldihydrochloride) according to standard procedures (Invitrogen Molecular Probes). Additionally, sections were stained Alexa A546-conjugated phalloidin (Invitrogen Molecular Probes) to visualize F-actin in the myocard of the heart in several specimens.

μCT

X-ray imaging was performed with a Phoenix nanotom® (Phoenix|x-ray, GE Sensing & Inspection Technologies) High-resolution MicroCT system, in high-resolution mode, using the program datos|x acquisition (Target: Molybdenum, Mode: 0–1; Performance: ca. 8–13 W; Number of projections: 1080–1440; Detector-Timing: 1000–1500 ms; voxelsize ca. 2–10 μm). A volume-file was generated using the software datos|x reconstruction and a stack of virtual sections exported with the software VGStudio max.

SEM

Vibratome sections were dehydrated in an increasing ethanol series and afterwards chemical dried using HMDS (see Nation, 1983 for details). The dried sections were placed on EM-stubs and then sputter-coated with gold using a Leica SCD500 sputter coater (Leica Microsystems). The sections were studied using a Zeiss DSM 960A at the EMZ Rostock.

Light-microscopy

Some large specimens of Laniatores were dissected under a Zeiss Discovery.V12 and photographed with a Zeiss AxioCam ICc 1 CCD camera using AXIOVision 4.7.1 software. In each case, a z-stack, comprising ca. 30 - 50 images, was used to generate a fully focused image (Mode: Wavelets; Quality: very high). Serial histological sections were digitized using a digital camera (Axio Cam ICc3) mounted on a microscope (Zeiss Axio Imager.M1).

cLSM

Stained vibratome sections were mounted in Mowiol 4-88 (Roth, Karlsruhe, Germany: No. 0713) between two cover slips, enabling scanning from both sides. A DMI 6000 CS confocal laser scanning microscope (Arg/Kr: 488 nm, HeNe: 543 nm) equipped with a TCS SP5 II laser scanning unit (Leica Microsystems) at 0.4-0.7 μm step sizes was used to scan the stained vibratome sections.

3D-reconstruction

Stacks of virtual sections produced by MicroCT or serial histological sections were used for 3D-reconstruction with Imaris 7.0.0 software (Bitplane©). A scene was created in the program module "Surpass", and the volume-rendering function chosen to visualize the entire data set. The contours of organs studied were marked with polygons on each virtual cross-section, using the "Surfaces" function. Different functions ("Isoline" and "Distance") were used for segmentation. Stacks of polygons were visualized by surface renderings.

Image-processing

Figures were arranged and prepared into plates using Corel® Graphics Suite X3. Bitmap images were embedded into Corel Draw X3 files and digitally edited with Coral Photo Paint X3.

Results

The circulatory system

All studied Opiliones possess a short tubular heart which is located in the dorsal midline of the Opisthosoma (h; Fig. 1 a, b, e). Hearts are equipped with 2 pairs of incurrent ostia (os; Fig. 1 c, d, f, h, i; white arrowheads) which are positioned in the lateral heart wall and allow the hemolymph to enter during the diastole. The shapes of the hearts differ between the different studied species. In the studied Laniatores and Eupnoi the heart is more elongated (Fig. 1 a, b, d) while in the studied Nemastomatidae and Cyphophthalmi the heart is stouter (Fig. 1 c, e-g). The heart is composed of the myocard (mc; Fig. 1 f, h, i), which represents the contractile parts of the heart, and a layer of connective tissue which surrounds the myocard and is called epicard which is continuous with the anterior and posterior aortae (see Dannhorn and Seitz, 1986 for details on ultrastructure). The epicard and the membranes of the anterior and posterior aortae are characterized by elongated nuclei (epN; Fig. 1 c; black arrowheads; Fig. 1 g; 2 b+d). The myocard is composed of semicircular cardiomyocytes (arrowhead; Fig. 1 h) which are tilted against the horizontal plane and are shifted against each other on the dorsal and ventral midline of the heart (dashed line; Fig. 1 h). Ostia are composed of two flaps protruding into the lumen of the heart (os; Fig. 1 h). Each flap is made up of 4 - 5 myocytes. Apart from transversally arranged myocytes the heart is equipped with longitudinal fibers running along the ventral side of the heart which display a clear phalloidin stain (green arrowheads; Fig. 1 i).

The short posterior aorta (pa; Fig. 1 d, f, Fig. 2 d) is separated from the heart by a dorsoventrally oriented "slit-valve" which is characterized by a thickening of the myocard at the posterior end of the heart (sv; Fig. 2 d). The posterior aorta runs between the diverticles of the posterior digestive glands (pa; Fig. 2 d) and opens into the posterior body cavity. Anteriorly, the heart is separated from the anterior aorta (ao; Fig. 1 e-g, Fig. 2 a-c, e) by a flap-like valve (fl; Fig. 2 b). The anterior valve consists of a long dorsal sheath and a ventral bulge (fl, bu; Fig. 2 b). The sheath hangs down into the lumen of the anterior aorta. The anterior aorta, which is triangular in cross-section (not shown), emanates from the heart anteriorly and runs in antero-ventral direction to the prosomal ganglion (*sensu* Klußmann-Fricke et al., 2012; Fig. 2 a-c, e). Near the esophagus, which pervades the prosomal ganglion from anterior to posterior (es; Fig. 2 a, e, f, Fig. 4 g, h), the aorta widens into the so-called perineural vascular sheath (*sensu* Göpel et al., (2014), pvs; Fig. 2 c). The perineural vascular sheath envelops the whole prosomal ganglion (Fig. 2 a, c, f) and attaches to the epistome (*sensu* Shultz, 2007) which is located directly anterior to the prosomal ganglion. In larger species (*Metagyndes* cf. *innata*, *Paranemastoma quadripunctatum*,

Phalangium opilio, *Odiellus spinosus*), the perineural vascular sheath is more voluminous than in smaller species. In small species (*Chileovogea* cf. *oedipus*, *Mitostoma chrysomelas*, *Nemastoma lugubre*) the arterial wall of the perineural vascular sheath sits closely on the neurilemma (which means that it lies more or less directly on the neurilemma) while in the former species the prosomal ganglion is situated in a more or less voluminous cavity. The wall of the perineural vascular sheath is composed of an outer (ol) and an inner layer (il) which encloses a layer of cells (cl; Fig. 2 g). The wall of the perineural vascular sheath is also continuous at the nerves that emanate from the prosomal ganglion (e.g. the leg nerves). Thus, the whole nervous system is enveloped by the vascular system.

The tracheal system

General morphology

All Opiliones possess two pairs of spiracles which are located on the ventral side of the 2nd opisthosomal segment. The overall pattern of the tracheae is similar in all studied opilionid taxa showing only minor differences in the overall branching pattern. The tracheal system is bilaterally symmetric and consists of two stem trachea, each beginning at one of the spiracles (Fig. 3 a-d). In Palpatores, the spiracles are positioned in a furrow between the coxae of the 4th pair of limbs and the opisthosomal sternites. In Cyphophthalmi and Laniatores, the spiracles are positioned at the ventral cuticle and are covered with spines and setae. The two stem tracheae protrude directly into the prosoma. The cuticular lining is stabilized by taenidia that are less distinct in fine tracheae (not shown). The two stem tracheae curve in anterior direction and run anterodorsomedially into the prosoma (Fig. 3 a-d). In Palpatores the first emanating tracheae are supplying the genitalia which emanate from the ventral-most point of the atrium (gt; Fig. 3 g, h). In Cyphophthalmi and gonyleptids, on the other hand, the tracheae supplying the genitalia emanate from the stem tracheae after some distance on the ventral side of the stems (Fig. 3 f). The stem tracheae dorsally give rise to visceral tracheae which run in posterodorsal direction and branch into finer tracheae (vt; Fig. 3 e-h) that ramify between the posterior digestive glands. After the gut tracheae have branched off the main trunks run further into the prosoma giving laterally rise to the leg tracheae (tl-IV; Fig. 3 e-h). In smaller species (Cyphophthalmi, *Nemastoma lugubre*, *Mitostoma chrysomelas*) one trachea runs in each leg. In larger species (*Metagyndes* cf. *chilensis*, *Phalangium opilio*, *Odiellus spinosus*) two or more tracheae run into the legs. Three tracheae run into the strong hind-legs of gonyleptids (tlV; Fig. 3 f). Slightly posterior to the endosternite the two main trunks of the tracheae ventrally give rise to a pair of tracheae which run a short distance in anterior direction (Fig. 3 e, Fig. 4

a) and then branch into the tracheal bridge (tb; Fig. 3 e-h, Fig. 4 a-c, g) and a pair of ganglionic tracheae (gnt; Fig. 3 e, h, Fig. 4 a-c, e). After the ganglionic tracheae have branched off, the stem tracheae run further anteriodorsally into the prosoma giving laterally rise to additional tracheae supplying the limbs. Anteriorly to the prosomal ganglion the stem tracheae branch into the tracheae of the pedipalps and chelicerae.

The tracheal bridge interconnects the two main trunks, running horizontally posterior to the endosternite. Instead of a tracheal bridge two tracheae could be observed in *Chileovogea cf. oedipus* at the position where the tracheal bridge is positioned in the other studied taxa. These tracheae cross each other in the body midline and run contralaterally around the prosomal ganglion (arrowhead; Fig. 3 e). In the studied Palpatores, a pair of tracheae branch off from the tracheal bridge. In *M. chrysomelas* these tracheae ramify into small tracheols (i.e. tracheae with a diameter less than 2 μm) that run between the anterior digestive glands (arrowheads; Fig. 3 c). However, in *P. opilio* this pair of tracheae runs bilaterally alongside the prosomal ganglion in anterior direction into the pedipalps (arrowhead; Fig. 3 h). The pair of ganglionic tracheae runs slightly anteromedial alongside the subesophageal ganglion. On their way the ganglionic tracheae give rise to side branches which run into the neuropile ramifying into smaller intraganglionic tracheols (see below). In Palpatores, an additional pair of ganglionic tracheae emanates from the stem tracheae at the position where the esophagus leaves the prosomal ganglion (see below).

Intraganglionic tracheae

For a better understanding of the described pattern of the intraganglionic tracheae we firstly provide a gross morphological description of the prosomal ganglion. The general description and terminology of the prosomal ganglion follows the work of Breidbach and Wegerhoff (1993). The prosomal ganglion comprises a supra- and a subesophageal ganglion that are connected by broad circumesophageal connectives. Its nervous tissue consists of densely packed peripherally located somata (so; Fig. 4 b, g, h) and centrally located neuropile structures (np; Fig. 4 b, f-h) made up of the axons and synapses of the neurons. The supraesophageal ganglion consists of the protocerebrum receiving the optic nerves and the deutocerebrum receiving the cheliceral-nerves. On the anterior side of the supraesophageal ganglion two clusters of globuli cells can be observed (see 3D content in Fig. 4 b). These globuli cells are associated with the so-called mushroom-bodies (Richter et al., 2010). The subesophageal ganglion is built up by the neuromeres of the pedipalps (i.e. the tritocerebrum), of the neuromeres of the four pairs of limbs (I-IV; Fig. 4 d) and the remaining neuromeres that are fused in the subesophageal

ganglion (pnp; Fig. 4 d). The pedipalpal neuropile gives rise to two pairs of nerves which innervate the pedipalps and the suction stomach (not shown). The neuromeres of the limbs give rise to the respective limb nerves. The opisthosomal ganglia are fused and incorporated into the prosomal ganglion forming a posteroventrally located neuropile. The posterior neuropile give rise to a pair of abdominal nerves and an unpaired nerve innervating the genitals (arrowheads; Fig. 4 b). The whole prosomal ganglion is surrounded by a multilayered neurilemma which consists of connective tissue and modified glia cells (nl; Fig. 4 c; see Richter et al., 2010 for details).

The prosomal ganglion in harvestmen is characterized by fine tracheols (i.e. tracheae with a diameter less than 2 μm) that run in a complex pattern into the nervous tissue (it; Fig. 4 c). In all studied Opiliones, at least one pair of ganglionic tracheae (gnt) can be observed. The 1st pair of ganglionic tracheae (gnt; Fig. 3 e, f - arrowhead, h, Fig. 4 a-c, e) emanates from the tracheal main trunks at the same position as the tracheal bridge and run laterally alongside the prosomal ganglion, giving medially rise to side branches that ramify into smaller tracheols (see 3D content in Fig. 4 b). These fine tracheols run into the nervous tissue but always on the border between adjacent neuromeres. The tracheols of a lateral branch of the ganglionic tracheae encompass the neuropil tissue of a hemineuromere (Fig. 4 d, e). Moreover, we observed tracheols that run through the subesophageal ganglion in the body midline. These midline tracheae emanate from both sides of the side branches of the first pair ganglionic tracheae. The side branches of the ganglionic tracheae give rise to the midline tracheols in an alternating pattern. The midline tracheols run medially to the dorsal midline of the subesophageal ganglion and then run in anteroventral direction into the neuropil (red arrowheads; Fig. 4 d, f, g). These midline tracheols also run at the border between adjacent neuromeres, pervading the whole subesophageal ganglion to the point where ventral somata of the prosomal ganglion are located.

The supraesophageal ganglion is supplied by another pair of ganglionic tracheae which emanate from the tracheal main trunks posteriorly of the supraesophageal ganglion (gnt2; Fig. 3 g, h, Fig. 4 b, c). It runs a short distance in anteromedial direction and then enters the prosomal ganglion posterolaterally (Fig. 4 b, c). Every one of these tracheae splits into three main branches. The first two branches supply the supraesophageal ganglion, the third one the anterior regions of the subesophageal ganglion (see 3D content in Fig. 4 b). The first branch runs along the posterior side of the supraesophageal ganglion and afterwards curves into the neuropile. The branches of both sides turn anterodorsally and run through the ganglion forming a pair of supraesophageal midline tracheae (black arrowheads; Fig. 4f, g). The second branch

runs laterally around the ganglion where it runs between the frontal somata and the neuropil tissue medially. There it turns into posterodorsal direction and then runs into the ganglion. The third branch runs in anteroventral direction laterally around the prosomal ganglion. The branch splits after a short distance and then runs in around the ganglion. It is mainly associated with the neuromere of the pedipalps.

Discussion

Corresponding patterns of central nervous system supply

The tracheal supply to the central nervous system in Opiliones is highly complex. When comparing this pattern to the arterial supply of the prosomal ganglion in arachnospulmonates a perplexing correspondence is evident (Fig. 5). The prosomal ganglion in arachnospulmonates is supplied by a dense network of arteries (Fig. 5 b+d; Klußmann-Fricke et al., 2014; Huckstorf et al., 2012). The most prominent of these are the transganglionic arteries which run through the nerve mass along the midline of the body (Fig. 5 b; red annotation; h) and branch terminally. These arteries reticulate into a dense network between the surrounding somata and the centrally located neuropil structures of the ganglion (Fig. 5 d, g; Klußmann-Fricke et al., 2014).

There are two major aspects of structural correspondence between the tracheal system in the prosomal ganglion in opilionids and the vascular system in the prosomal ganglion in Arachnospulmonata (*sensu* Sharma et al. 2014; i.e. Scorpiones, Uropygi, Amblypygi, and Araneae). On the one hand, the midline arteries in arachnospulmonates and the midline tracheae in harvestmen are in exactly the same position as they pervade the ganglion in the body midline from dorsal to ventral at the border between adjacent neuromeres (Fig. 4 d, f, g, Fig. 5 a - purple annotation, e). There is also a pair of supraesophageal midline tracheae positionally corresponding to the esophageal arteries in e.g. scorpions (see Klußmann-Fricke et al., 2014 for details). Secondly, in both Opiliones and Arachnospulmonata neuropiles are supplied by networks of either tracheae or arteries that run mostly at the border between the centrally located neuropile and the surrounding somata cluster (Fig. 5 c+d, f).

The highly matching patterns in the tracheation of the prosomal ganglion in harvestmen on the one hand and vascular systems in the prosomal ganglion of taxa with an elaborated vascular system, i.e. arachnospulmonates on the other lead to the question why these non-homologous structures display such analogous patterns. Such analogies have already inspired Lorenz in his Nobel Price lecture in 1973 (Lorenz 1974).

How did the highly congruent patterns of ganglionic tracheae in opilionids and the ganglionic vessels in arachnospulmonates evolve? Analogy as a source of knowledge.

As shown above, there are highly corresponding patterns in the intraganglionic tracheae in Opiliones and the intraganglionic capillaries in arachnospulmonates. To our knowledge such a congruence of two completely different organ systems is unmatched in the animal kingdom! The dominant question is therefore what causes the correspondence in the patterns of these different structures. For the compared structures homology can be ruled out as they belong to completely different organ systems, i.e. the tracheal system and the vascular system. The supplied tissue, i.e. the prosomal ganglion is on the other hand definitely homologous in the compared arachnids.

Both structures (i.e. complex intraganglionic arteries and tracheae with corresponding patterns) are present in the diving bell spider *Argyroneta aquatica* (Crome, 1953) which would either indicate, that there is a direct influence of arteries on the tracheae or, that there are corresponding mechanisms which lead to these particular patterns. Our findings in Opiliones indicate that there is no direct influence from the arteries to the tracheae, because the intraganglionic tracheae exhibit this particular pattern although there is no complex vascular system. Therefore further explanations are necessary to explain these analogous patterns. So far analogy has been subdivided into two complementary concepts (see e.g. Sudhaus and Rehfeld 1992). The first subconcept of analogy is termed role analogy ("Rollenanalogie" in Sudhaus and Rehfeld, 1992; see also Richter and Wirkner 2014), referring to a similar biological role (*sensu* Bock and von Wahlert, 1965) as explanation of the compared analogous features. The biological role refers to the actual use of a certain structure in the natural environment (Bock and von Wahlert, 1965, Richter and Wirkner 2014). Examples of role analogy are the homophone sounds produced by male grasshoppers and male reed warblers (Sudhaus and Rehfeld 1992). Both songs are produced in a different way. Grasshopper males rub a row of cuticular teeth on their hind legs against a special wing vein, while reed warblers produce it with their syrinx. However, both analogously produced songs serve the same biological role in attracting females for reproduction.

The biological role of structures is directly correlated to the faculty of a structure (*sensu* Bock and von Wahlert, 1965) which is in our case the ability of the vascular and tracheal systems to transport oxygen to certain regions of the animal body. In this manner it is possible to assume that the patterns of intraganglionic tracheols and capillaries are dictated by physiological constraints, which are in our case an optimal oxygen supply of the prosomal ganglion. For vertebrates (Mink et al., 1981; Aiello and Wheeler, 1995) and flies

(Laughlin et al., 1998) it has been stated, that nervous tissue is, by the nature of its biological role, “expensive tissue” which consumes a high amount of the available energy. Based on this it seems reasonable to assume that the energy demand of the central nervous system of arachnids is high and thus an effective supply with oxygen is crucial. It seems reasonable that, in fulfilling the biological roll of oxygen supply of the prosomal ganglion the tracheols as well as the capillaries have to be in that exact position to provide an optimal oxygen supply of the ganglion.

The second subconcept of analogy is termed constructional analogy (“Konstruktions-analogie” in Sudhaus and Rehfeld, 1992; see also Richter and Wirkner 2014). Examples for constructional analogies are the spindle shape of aquatic animals, suction discs in e.g. fish lice (Branchyura) and octopus. Here not the same biological role but two different aspects can be seen as the explanatory approaches which are responsible for the compared analogous structures: i) the architecture of a structure and ii) its ontogenetic development. Both aspects are difficult to separate, however, as they represent the pattern and process aspect of the same phenomenon.

In our opinion a further aspect needs to be considered. This is that a structure may not only be influenced by their own architecture and development, but also by the architecture and development of other organs. We therefore introduce here the differentiation between intrinsic and extrinsic aspects. With intrinsic aspects we understand the influences posed onto compared structures through their own architecture and development, while extrinsic represents the influences posed onto compared structures through the architecture and development of other structures.

Intrinsic aspects

Unfortunately nothing is known about the underlying genetical mechanisms of vascular and tracheal development in arachnids. Therefore we can only make assumptions about the mechanisms involved in the development of the intraganglionic tracheae and capillaries in arachnids. If the corresponding patterns between tracheols and capillaries are dictated by similar genetical mechanisms then these patterns can be explained by intrinsic mechanisms that act on these structures.

However, the only arthropod in which the genetical mechanisms of the development of tracheae has been studied intensively is *Drosophila* (e.g. Klambt et al., 1992; Sutherland et al., 1996; Englund et al., 1999; Metzger and Krasnow, 1999; Pereanu et al., 2007). In *Drosophila*, FGF signaling is one of the central mechanisms that is responsible for tracheal morphogenesis and which is interestingly shared with vertebrate lung and vascular development (Metzger and Krasnow, 1999). However, if we assume, that there are

similar genetical mechanisms responsible for the pattern formation in insect tracheae and vertebrate angiogenesis, it seems also reasonable that the same mechanisms are involved in the development of tracheae and arteries in arachnids.

Extrinsic aspects

On a superficial level it first of all seems plausible to think for the integrity and functionality of certain neuropils in the prosomal ganglion these have to have their shape and position within the prosomal ganglion as is. That on the other hand would mean that a supply of these neuropils can only be between these neuropils.

More recently the tracheation of the *Drosophila* brain has been studied in detail by Pereanu and co-authors (2007). These authors concluded that, very similar to the relationship between vascular precursors and glial precursors in vertebrates, in *Drosophila* tracheae grow continuously along glial processes. It is also stated, that brain tracheae grow in direct contact with glial cells, which form a sheath around the neuropile and individual neuropile compartments. Considering that also harvestmen show intraganglionic tracheae the pattern of which resemble the structural composition of the prosomal ganglion it seems reasonable, that also the distribution of glia cells in the prosomal ganglion determine this particular pattern of intraganglionic tracheols. Furthermore it should be considered that the nervous system anlagen develop earlier during ontogenesis than the tracheal system and the vascular system as well (Pereanu et al., 2007; Jirikowski, pers. comm.) then e.g. the midline tracheae and arteries as well can only grow into the free spaces between the developing nervous system anlagen. However, if these assumptions are true, the analogous tracheal and vascular patterns in the prosomal ganglia of harvestman and scorpions are dictated extrinsically by the structure and the development of the prosomal ganglion.

Conclusions

We have shown that if a high degree of correspondence between certain structures is observed different aspects have to be considered. The first question addresses the causal explanation for the correspondence (i.e. analogy vs. homology). In this particular case homology can be excluded as the compared structures belong to completely different organ systems, i.e. the tracheal system and the vascular system. In the case of analogy one can further ask for mechanistic explanations that could lead to the observed correspondences? According to Sudhaus and Rehfeldt (1992) these could be on the one hand similar biological roles and the observed structures have to be in this particular form to fulfill this role or, on the other hand, similar constructional mechanisms of the structure itself and/or other related structures that determine the form of a certain structure. These constructional

mechanisms depend both on the development of the compared structures and in this particular case also on the development of the related structures (i.e. the spatiotemporal relations to the nervous system). Furthermore, also architectural considerations come into play as the architecture of the compared structures (i.e. the tracheal and vascular systems as branching tubular structures) and the related structures (i.e. the prosomal ganglion of arachnids) might be similar. The analogous patterns could therefore be dictated by intrinsic factors (i.e. related to the structure itself) or extrinsic factors (i.e. related to other surrounding structures).

Considering the analogous patterns of intraganglionic tracheae and intraganglionic capillaries we conclude, that all aspects of analogy contribute in the establishment of these patterns. Although nothing is known about the developmental mechanisms involved in the establishments of tracheae and arteries in Arachnida it is on the other hand eligible to assume that similar mechanisms play a role in the establishment of these patterns. In our opinion analogy is still and more than ever a remarkable source of knowledge and it is therefore important to study not only model organisms but also *model organ systems* over a broad spectrum of taxa. Furthermore, the study of analogous structures can lead to new scientific questions and whole new research programs as these analogies can show us where gaps of knowledge are present and further investigation is needed. This is especially true in this particular case as our assumptions regarding the development of tracheae and arteries, the development of prosomal ganglion itself, and the involved genetic mechanisms are also conclusions by analogy to explain analogous structures.

Acknowledgements

The authors thank Stefan Richter and the remaining lab of the Allgemeine und Spezielle Zoologie, Universität Rostock for fruitful discussions on organ system evolution and analogy. Furthermore, we thank Nikolaus Szucsich (Vienna) and Martin Ramirez (Buenos Aires) for useful comments on earlier versions of the manuscript. Günther Rasputnig (Garz) provided specimens of *Cyphophthalmus doricorius* and Gerd Fulda and the team of the EMZ Rostock provided technical assistance with SEM and critical point drying which is gratefully acknowledged. BJKF was founded by the “Landesgraduierten Stipendium” of Mecklenburg-Vorpommern.

References

Aiello, L. C. and Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, 199-221.

Bock, W. J. and von Wahlert, G. (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 269-299.

Breidbach, O. and Wegerhoff, R. (1993). Neuroanatomy of the central nervous system of the harvestman, *Rilaena triangularis* (HERBST 1799)(Arachnida; Opiliones): principal organization, Gaba-like and serotonin-immunohistochemistry. *Zoologischer Anzeiger*, 230(1-2), 55-81.

Bromhall, C. (1987). Spider tracheal systems. *Tissue & Cell*, 19(6), 793-807.

Coddington, J. A., Giribet, G., Harvey, M. S., Prendini, L. and Walter, D. E. (2004). Arachnida. In *Assembling the Tree of Life*, 296-318.

Crome, W. (1953). Die Respirations-und Circulationsorgane der Argyroneta aquatica CL.(Araneae). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universitaet Berlin* 2, II Math Nat R 3/4, 53-83.

Dannhorn, D. R. and Seitz, K. A. (1986). Ultrastructure and function of the circulatory organs of *Leiobunum limbatum* and two other species of harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Journal of Morphology*, 190(1), 93-107.

Dunlop, J. A. (2010). Geological history and phylogeny of Chelicerata. *Arthropod Structure & Development*, 39(2), 124-142.

Englund, C., Uv, A. E., Cantera, R., Mathies, L. D., Krasnow, M. A. and Samakovlis, C. (1999). *adrift*, a novel *bnl*-induced *Drosophila* gene, required for tracheal pathfinding into the CNS. *Development*, 126(7), 1505-1514.

Firstman, B. (1973). The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite. *Journal of Arachnology*, 1-54.

Göpel, T. and Wirkner, C. S. (2015). An “ancient” complexity? Evolutionary morphology of the circulatory system in Xiphosura. *Zoology*, 221-238.

Huckstorf, K., Kosok, G., Seyfarth, E. A. and Wirkner, C. S. (2013). The hemolymph vascular system in *Cupiennius salei* (Araneae: Ctenidae). *Zoologischer Anzeiger*, 252(1), 76-87.

Kästner, A. (1935). 7. Ordnung der Arachnida: Opiliones Sundevall. In *Handbuch der Zoologie*. Gustav Fischer, Jena, 300-393.

Klamt, C., Glazer, L. and Shilo, B. Z. (1992). *breathless*, a *Drosophila* FGF receptor homolog, is essential for migration of tracheal and specific midline glial cells. *Genes & Development*, 6(9), 1668-1678.

Klußmann-Fricke, B. J., Prendini, L. and Wirkner, C. S. (2012). Evolutionary morphology of the hemolymph vascular system in scorpions: a

character analysis. *Arthropod Structure & Development*, 41(6), 545-560.

Klußmann-Fricke, B. J., Pomrehn, S. W. and Wirkner, C. S. (2014). A wonderful network unraveled-Detailed description of capillaries in the prosomal ganglion of scorpions. *Frontiers in Zoology*, 11(1), 28.

Laughlin, S. B., van Steveninck, R. R. D. R. and Anderson, J. C. (1998). The metabolic cost of neural information. *Nature Neuroscience*, 1(1), 36-41.

Levi, H. W. (1967). Adaptations of respiratory systems of spiders. *Evolution* 21, 571-583.

Lorenz, K. (1974). Analogy as a source of knowledge. *Science* 19, 229-234.

Love, A. C. (2006). Evolutionary morphology and evo-devo: hierarchy and novelty. *Theory in Bioscience*, 124(3-4), 317-333.

Metzger, R. J. and Krasnow, M. A. (1999). Genetic control of branching morphogenesis. *Science*, 284(5420), 1635-1639.

Mink, J. W., Blumenshine, R. J. and Adams, D. B. (1981). Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis. *American Journal of Physiology*, 241(3), R203-R212.

Nation, J. L. (1983). A new method using hexamethyldisilazane for preparation of soft insect tissues for scanning electron microscopy. *Biotechnic and Histochemistry*, 58(6), 347-351.

Pereanu, W., Spindler, S., Cruz, L. and Hartenstein, V. (2007). Tracheal development in the *Drosophila* brain is constrained by glial cells. *Developmental Biology*, 302(1), 169-180.

Pernstich, A., Krenn, H. W. and Pass, G. (2003). Preparation of serial sections of arthropods using 2, 2-dimethoxypropane dehydration and epoxy resin embedding under vacuum. *Biotechnic and Histochemistry*, 78(1), 5-9.

Richter, S., Loesel, R., Purschke, G., Schmidt-Rhaesa, A., Scholtz, G., Stach, T., Vogt L., Wanninger A., Brenneis G., Döring C., Faller S., Fritsch M., Grobe P., Heuer C.M., Kaul S., Möller O.S., Müller C.H.G., Rieger V., Rothe B.H.,

Stegner M.E.J. and Harzsch, S. (2010). Invertebrate neurophylogeny: suggested terms and definitions for a neuroanatomical glossary. *Frontiers in Zoology*, 7(1), 29.

Richter, S. and Wirkner, C. S. (2014). A research program for Evolutionary Morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 52 (4), 338-350.

Sharma, P. P., Kaluziak, S. T., Pérez-Porro, A. R., González, V. L., Hormiga, G., Wheeler, W. C. and Giribet, G. (2014). Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. *Molecular Biology & Evolution*, msu235.

Shultz, J.W., (2007). A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150, 221-265.

Shultz, J.W. and Pinto-da-Rocha, R. (2006). Morphology and functional morphology. In *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Harvard University Press, 14-61.

Sudhaus, W. and Rehfeld, K. (1992). Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer, Stuttgart.

Sutherland, D., Samakovlis, C. and Krasnow, M. A. (1996). branchless Encodes a *Drosophila* FGF Homolog That Controls Tracheal Cell Migration and the Pattern of Branching. *Cell*, 87(6), 1091-1101.

Weygoldt, P. and Paulus, H. F. (1979). Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata I. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 17(3), 177-200.

Weygoldt, P. (1979). Cladistic versus phenetic classification-an endless debate? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 17(4), 310-314.

Wirkner, C. S., Tögel, M. and Pass, G. (2013). The Arthropod Circulatory System. In *Arthropod Biology and Evolution*. Springer Berlin Heidelberg, 343-391.

Figures

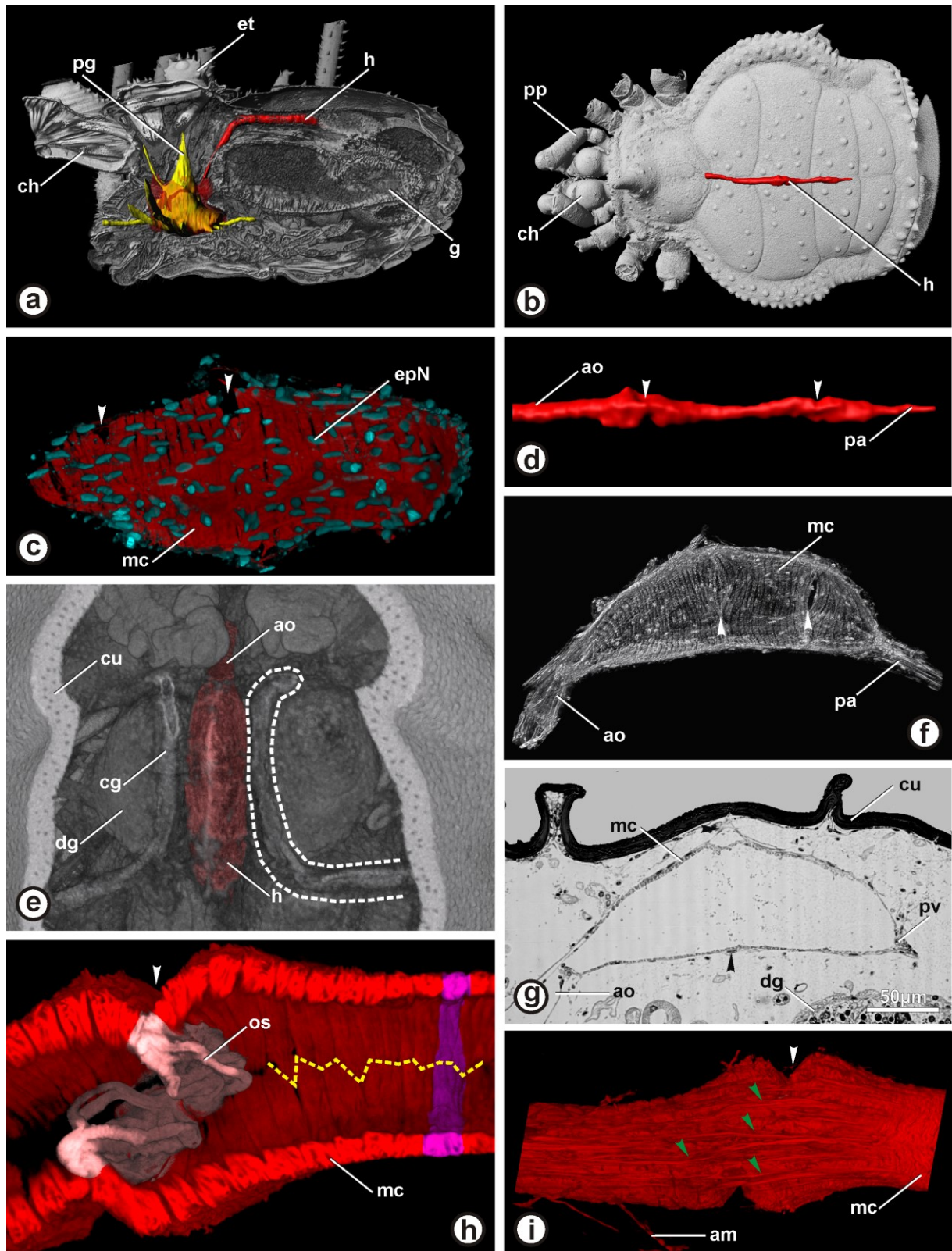


Figure 1. Hearts and associated structures in different taxa of Opiliones. **A:** lateral view of the heart (h) and the prosomal ganglion (pg) within a volume-rendering of *Phalangium opilio*, Eupnoi. The perineural vascular sheath enclosing the prosomal ganglion in transparent red. **B:** Dorsal view of the heart (h) in a volume rendering of *Metagyndes chilensis*, Laniatores. **C:** Dorsal view of a histochemical stained heart of *Cyphophthalmus doricoriscus*, Cyphophthalmi.

Arrowheads indicating the ostial openings in the myocard (mc). **D:** Dorsal view of a surface-rendering of the heart (h) in *Metagyndes chilensis*, Laniatores. Arrowheads indicating the position of ostia. **E:** Dorsal view of a volume-rendering of *Paranemastoma quadripunctatum*, Dyspnoi. The heart (h) is shown in red; dashed line indicates the position of the extensions of the coxal glands (cg) laterally to the heart (h). **F:** Lateral view of a volume-rendering of the heart of *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi. Arrowheads indicate the ostial openings in the myocard (mc). **G:** Histological sagittal section through the dorsal opisthosoma of *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi showing a medial section through the heart. Arrow indicates an epicardial nucleus (epN). **H:** Ventral view into a histochemical stained heart of *Phalangium opilio*, Eupnoi. Arrowhead indicates an ostial opening; dashed yellow line indicates the shift between myocytes; two halves of single myocytes are shown in purple. **I:** Ventral view into a histochemical stained heart of *Phalangium opilio*, Eupnoi. White arrowhead indicates an ostial opening; green arrowheads indicate longitudinal fibres on the ventral side of the heart. **Abbr.:** am, alary muscle; ao, anterior aorta; cg, coxal gland; ch, chelicerae; cu, cuticle; dg, digestive gland; epN, epicardial nucleus; et, eye tubercle; g, gut ; h, heart; mc, myocard; os, ostium; pa, posterior aorta; pg, prosomal ganglion; pp, pedipalp; pv, posterior valve.

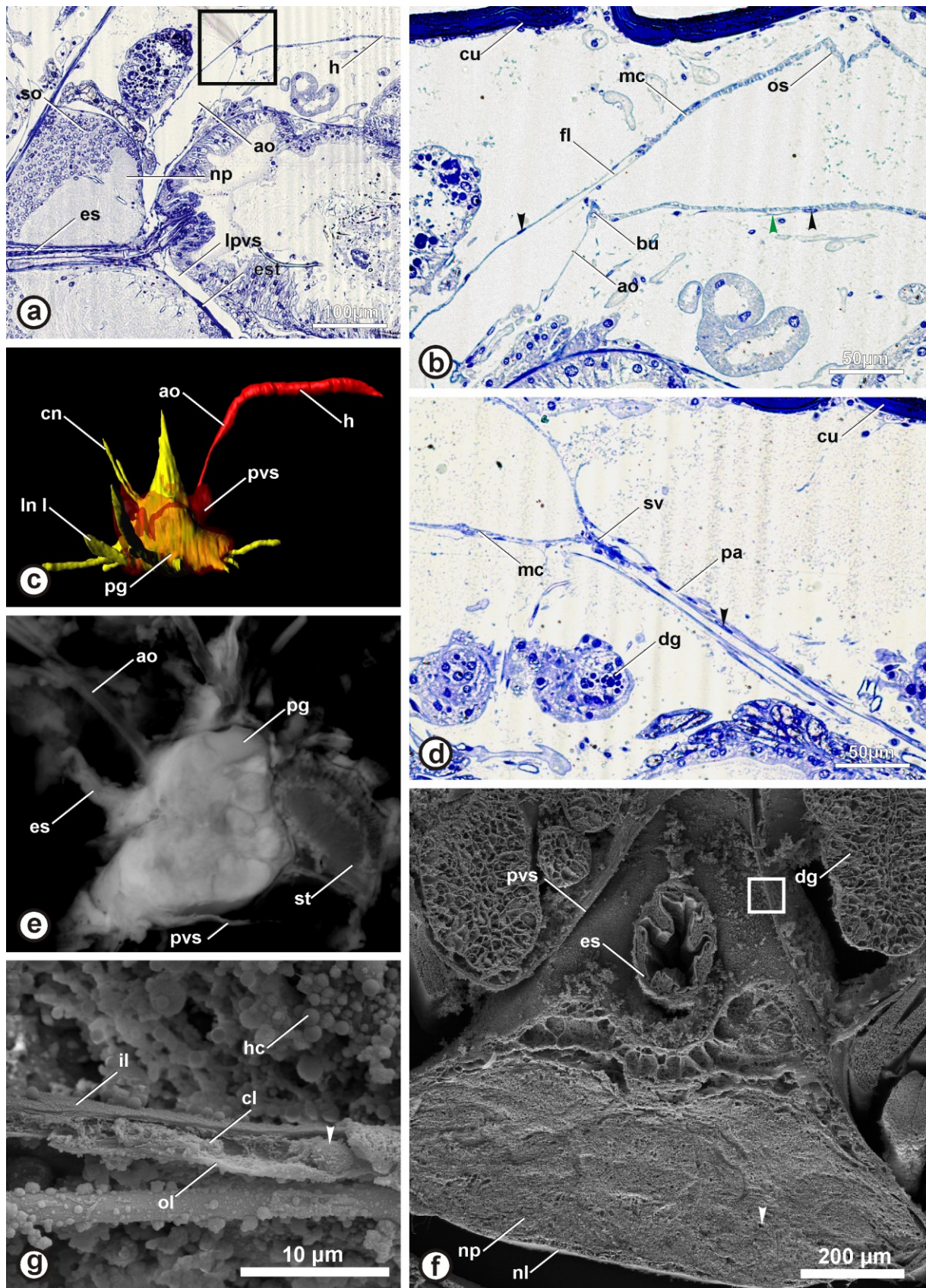


Figure 2. Heart valves and perineural vascular sheath in different taxa of Opiliones. **A:** Histological sagittal section at the transition between pro- and opisthosoma of *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi showing the transition between the heart (h), the anterior aorta (ao), and the lumen of the perineural vascular sheath (lpvs). Inset displays which area is magnified

in B. **B:** Histological sagittal section at the transition between the heart and the anterior aorta (ao) in *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi showing the anterior flap-like valve (fl + bu). Black arrowheads indicate elongated nuclei in the epicardial membrane and the aortic membrane; green arrowhead indicate parts of the epicardial membrane. **C:** lateral view of surface renderings of the heart (h) and the prosomal ganglion (pg) of *Phalangium opilio*, Eupnoi. The perineural vascular sheath (pvs) enclosing the prosomal ganglion in transparent red. **D:** Histological sagittal section at the transition between the heart and the posterior aorta (pa) in *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi showing the posterior slit-like valve (sv). Arrowhead indicates elongated nuclei in the aortic membrane. **E:** Lateral view of an in-situ preparation of *Metagyndes chilensis*, Laniatores showing the prosomal ganglion (pg) in relation to the stomach (st); anterior is right. **F:** SEM of a vibratome section in the posterior part of the prosomal ganglion of *Odiellus spinosus*, Eupnoi. Inset indicates the magnified region in G. **G:** SEM of the membrane of the perineural vascular sheath in *Odiellus spinosus*, Eupnoi showing the trilaminar organization of the membrane. **Abbr.:** ao, anterior aorta; bu, bulge; cl, cell layer; cn, cheliceral nerve; cu, cuticle; dg, digestive gland; es, esophagus; est, endosternite; fl, flap; h, heart ; hc, hemocytes; il, inner layer; ln I, leg nerve I; lpvs, lumen of perineural vascular sheath; mc, myocard; nl, neurilemma; np, neuropil; ol, outer layer; os, ostium; pg, prosomal ganglion; po, posterior aorta; pvs, perineural vascular sheath; pvs m, membrane of perineural vascular sheath; so, somata; st, stomach; sv, slit valve.

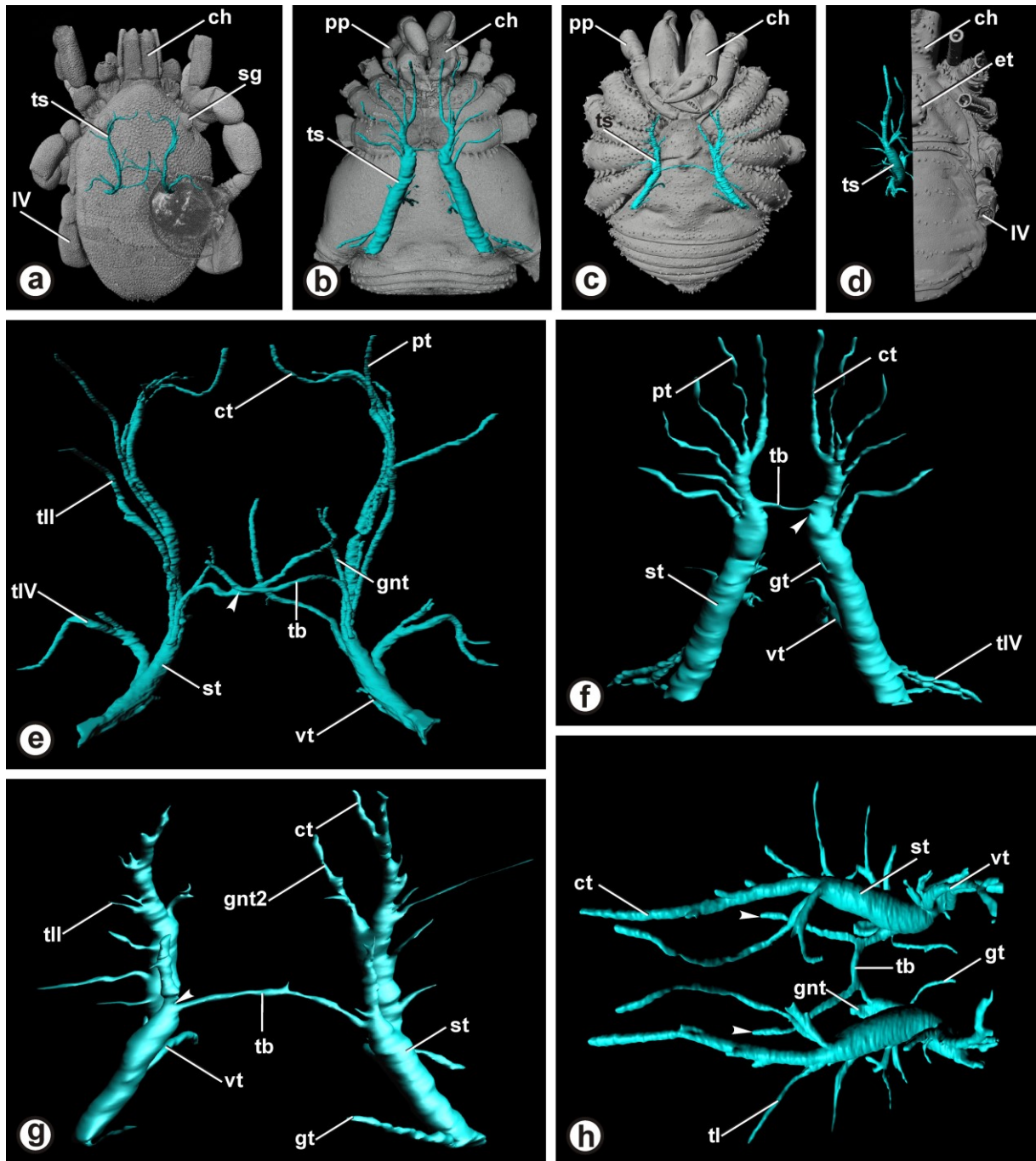


Figure 3. Tracheal system in different taxa of Opiliones. **A:** Dorsal view of the tracheal system in a volume-rendering in *Chileovogea oedipus*, Cyphophthalmi. **B:** Ventral view of the tracheal system in a volume-rendering in *Metagyndes chilensis*, Laniatores. **C:** Ventral view of the tracheal system in a volume-rendering in *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi. **D:** Dorsal view of the tracheal system in a clipped volume-rendering in *Phalangium opilio*, Eupnoi. **E:** Ventral view of the tracheal system in *Chileovogea oedipus*, Cyphophthalmi. Arrowhead indicates where the two tracheae of the tracheal bridge (tb) cross the body midline. **F:** Ventral view of the tracheal system in *Metagyndes chilensis*, Laniatores. Arrowhead indicates the origin of ganglionic tracheae. **G:** Ventral view of the tracheal system in *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi. Arrowhead indicates the origin of ganglionic tracheae. **H:** Dorsal view of the tracheal system in *Phalangium opilio*, Eupnoi. Arrowheads indicate the tracheae that branch off the tracheal bridge (tb) and run laterally alongside the prosomal ganglion. **Abbr.:** ch, chelicerae; ct, cheliceral tracheae; et, eye tubercle; gnt, 1st ganglionic tracheae; gnt2, 2nd ganglionic tracheae; gt, genital tracheae; IV, 4th walking leg; pp,

pedipalps; pt, pedipalpal tracheae; sg, scent gland; st, stem tracheae; tb, tracheal bridge; tI-tIV, tracheae of walking leg 1-4; ts, tracheal system; vt, visceral tracheae.

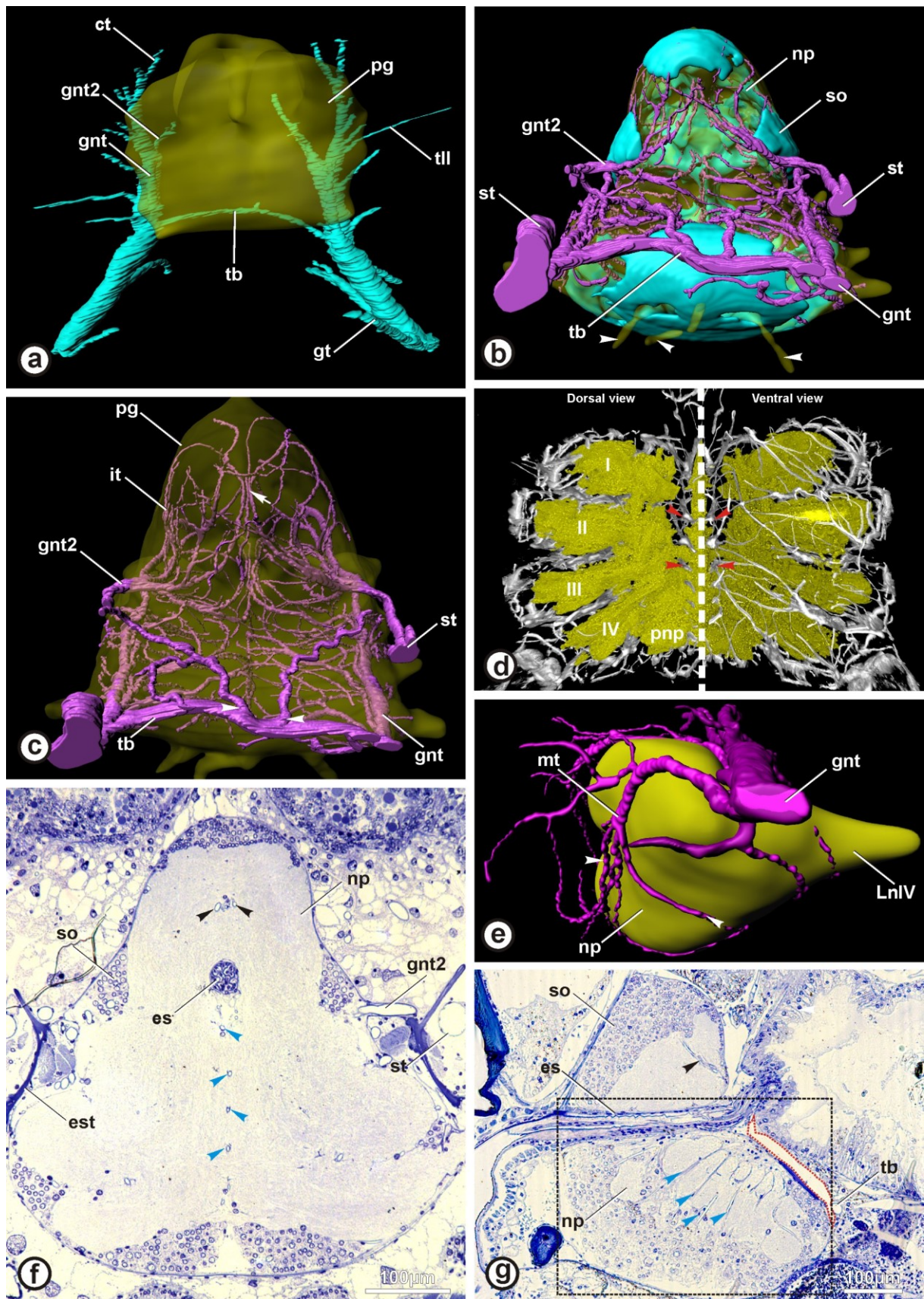


Figure 4. Intraganglionic tracheae. All figures except D belong to *Mitostoma chrysomelas*, Dyspnoi. **A:** Ventral view of surface-renderings showing the spatial relations between the tracheal system and the prosomal ganglion (pg, transparent yellow). **B:** Posterior view of surface-renderings of the prosomal ganglion and the associated tracheal system (violet).

Arrowheads indicate nerves that emanate the prosomal ganglion posteriorly. **C:** Posterodorsal view of surface-renderings of the prosomal ganglion (pg) and intraganglionic tracheols (it) showing the overall pattern of the tracheols. Arrowheads indicate the pair of tracheae that emanate the tracheal bridge. **D:** Dorsal and ventral view of a Synapsin-stained vibratome section of the subesophageal ganglion in *Liobunum limbatum*, Eupnoi, showing the surrounding intraganglionic tracheae. Red arrowheads indicate the midline tracheae. **E:** Posterior view of a single leg hemineuropil (np) and the surrounding intraganglionic tracheols (arrowheads). **F:** Histological cross section through the prosomal ganglion showing the supraesophageal midline tracheae (black arrowheads) and the midline tracheae (blue arrowheads). **G:** Histological sagittal section through the prosomal ganglion showing the supraesophageal midline tracheae (black arrowheads) and the midline tracheae (blue arrowheads). Dotted red line indicates the lumen of the perineural vascular sheath; dashed box indicates section which is magnified in Fig. 5A. **Abbr.:** ct, cheliceral tracheae; es, esophagus; est, endosternite; gnt, 1st ganglionic tracheae; gnt2, 2nd ganglionic tracheae; gt, genital tracheae; I-IV, leg neuropil I-IV; it, intraganglionic tracheols; LnIV, leg nerve IV; mt, midline tracheae; np, neuropil; pg, prosomal ganglion; pnp, posterior neuropil; so, somata; st, stem tracheae; tb, tracheal bridge; tII, tracheae of leg II.

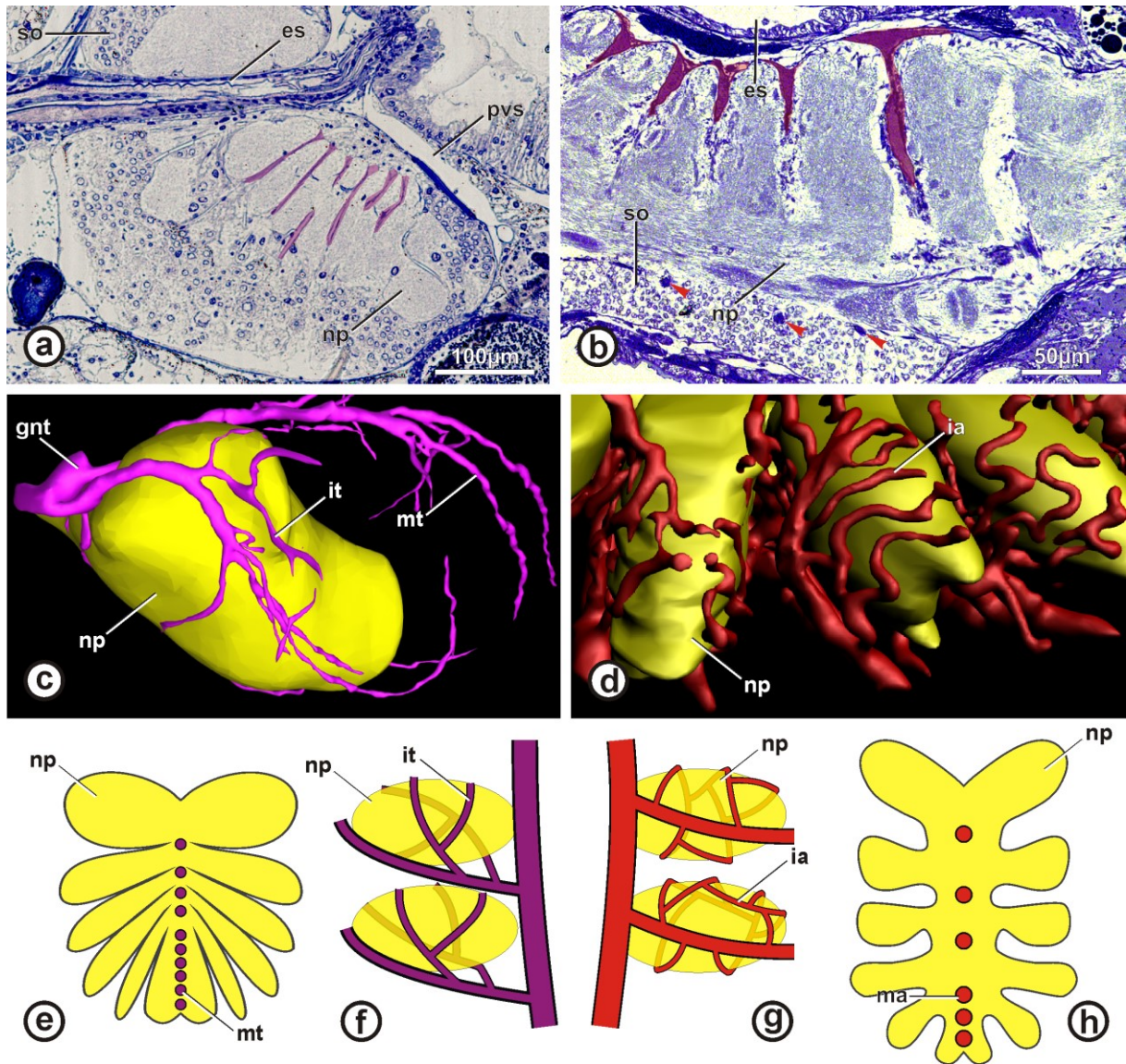


Figure 5. Correspondences between intraganglionic tracheae (Opiliones) and arteries (Scorpiones). **A:** Histological sagittal section through the subesophageal ganglion showing the supraesophageal midline tracheae (purple annotation) in *Mitostoma chrysomelas*, Opiliones. **B:** Histological sagittal section through the subesophageal ganglion showing the supraesophageal midline arteries (red annotation) in *Buthacus arenicola*, Scorpiones. Red arrowheads indicate other intraganglionic arteries. **C:** Lateral view of a single leg hemineuropil (np) and the surrounding intraganglionic tracheols (it) in *Mitostoma chrysomelas*, Opiliones. **D:** Lateral view of a leg neuropils (np) and the surrounding intraganglionic arteries (ia) in *Brotheas granulatus*, Scorpiones. **E:** Schematic drawing showing the position of midline tracheae in Opiliones. **F:** Schematic drawing showing the distribution of intraganglionic tracheols (it) with respect to neuropils (np) in Opiliones. **G:** Schematic drawing showing the distribution of intraganglionic arteries (ia) with respect to neuropils (np) in Arachnospulmonata. **H:** Schematic drawing showing the position of midline arteries in Arachnospulmonata. **Abbr.:** es, esophagus; gnt, 1st ganglionic tracheae; ia, intraganglionic arteries; it, intraganglionic tracheols; ma, midline arteries; mt, midline tracheae; np, neuropil; pvs, perineural vascular sheath; so, somata.

**5 Franz-Guess, S., Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S., Prendini, L. & Starck, J.M.,
im Druck. Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae)
based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families.
Arthropod Structure & Development.**

Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae) based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families

Sandra Franz-Guess, Bastian-Jesper Klußmann-Fricke, Christian S. Wirkner, Lorenzo Prendini, J. Matthias Starck

A b s t r a c t

We studied the tracheal system of exemplar species representing three families of Solifugae Sundevall, 1833, i.e., *Galeodes granti* Pocock, 1903, *Ammotrechula wasbaueri* Muma, 1962 and *Eremobates* sp., using mCT-imaging and 3D-reconstruction. This is the first comparative study of the tracheal system of Solifugae in 85 years and the first using high-resolution nondestructive methods. The tracheal system was found to be structurally similar in all three species, with broad major tracheae predominantly in the prosoma as well as anastomoses (i.e., connections between tracheal branches from different stigmata) in the prosoma and opisthosoma. Differences among the three species were observed in the presence or absence of cheliceral air sacs, the number of tracheae supplying the heart, and the ramification of major tracheae in the opisthosoma. The structure of the tracheal system with its extensive branches and some anastomoses is assumed to aid rapid and efficient gas exchange in the respiratory tissues of these active predators. The large diameter of cheliceral tracheae (air sacs) of taxa with disproportionally heavier chelicerae suggests a role in weight reduction, enabling solifuges to reach greater speeds during predation. The air sacs may also permit more rapid and efficient gaseous exchange, necessary to operate the musculature of these structures, thereby improving their use for predation in an environment where prey is scarce.

Franz-Guess, S., Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S., Prendini, L. & Starck, J.M., 2016. Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae) based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families. *Arthropod Structure & Development* 45 (5), pp. 440-451.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.asd.2016.08.004>

6 Eigenständigkeitserklärung der Kapitel 2 – 5

Kapitel 2:

- Die Gefäßsysteme verschiedener Vertreter aus allen höheren Taxa der Skorpione wurden von Christian S. Wirkner im Rahmen eines Forschungsaufenthalts am American Museum of Natural History (Annette Kade Fellowship; 2004) mit Kunstharz injiziert und fixiert, sowie einige rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen angefertigt.
- Die Proben wurden anschließend in Deutschland von mir getrocknet und mit dem Mikrocomputertomographen aufgenommen. Ein Teil der 3D Rekonstruktionen wurden von Sebastian W. Pomrehn im Rahmen seiner Bachelorarbeit angefertigt und ausgewertet, alle weiteren wurden von mir angefertigt und interpretiert. Die Bildtafeln wurden von mir angefertigt und mit Christian S. Wirkner diskutiert.
- Die erste Version des Manuskripts wurde vollständig von mir verfasst. Anschließend wurde das Manuskript gemeinsam mit meinem Ko-Autor Christian S. Wirkner überarbeitet und in seiner endgültigen Version verfasst. Eine Englisch-Korrektur erfolgte von einem Native Speaker (Lucy Cathrow).

Kapitel 3:

- Vertreter verschiedener Taxa der Opiliones Wurden von mir während eines Aufenthalts an der Müritz sowie in der Umgebung des zoologischen Instituts gesammelt. Weitere Vertreter anderer Taxa wurden von Christian S. Wirkner während einer Sammelreise nach Chile und Argentinien gesammelt sowie weitere von Günther Rasponig (Graz) und über einen Internetshop bezogen.
- MikroCT Scans, elektronenmikroskopische Aufnahmen, Immunhistochemische Färbungen (inkl. konfokaler Laserscanningmikroskopie) und das digitalisieren einer von Kerstin Schwandt angefertigten histologischen Schnittserie wurden von mir durchgeführt. 3D Rekonstruktionen und Bildtafeln wurden von mir angefertigt.
- Die erste Version des Manuskripts wurde vollständig von mir verfasst. Anschließend wurde das Manuskript gemeinsam mit meinem Ko-Autor Christian S. Wirkner überarbeitet und in seiner endgültigen Version verfasst. Eine Englisch-Korrektur erfolgte von einem Native Speaker (Helen Johnson).

Kapitel 4:

- Verschiedene Vertreter der Amblypygi und Uropygi wurden von Siegfried Huber, Jens Runge (Rostock) und Jonas Wolff (Sydney) zur Verfügung gestellt sowie weitere Vertreter beider Taxa über einen Internetshop bezogen. Die Injektion mit Kunstharz sowie die Fixierung der Proben wurden von mir durchgeführt.
- MikroCT Scans, Immunhistochemische Färbungen von Vibratomschnitten sowie die anschließenden Aufnahmen mit dem konfokalen Laserscanningmikroskop wurden von mir durchgeführt. 3D Rekonstruktionen und Bildtafeln wurden von mir angefertigt. Einige der 3D Rekonstruktionen der Gefäßsysteme der Amblypygi wurden von Sebastian W. Pomrehn im Rahmen seiner Masterarbeit angefertigt.
- Die erste Version des Manuskripts wurde vollständig von mir verfasst. Anschließend wurde das Manuskript gemeinsam mit meinem Ko-Autor Christian S. Wirkner überarbeitet und in seiner endgültigen Version verfasst. Eine Englisch-Korrektur erfolgte von einem Native Speaker (Helen Johnson).

Kapitel 5:

- Vertreter der Ammotrechidae und Eremobatidae (Solifugae) wurden von mir im Rahmen eines Forschungsaufenthaltes am American Museum of Natural History (Annette Kade Fellowship; 2015) über einen Internetshop bezogen und fixiert.
- Die Proben wurden mit dem MikroCT gescannt und 3D Rekonstruktionen des Tracheensystems angefertigt.
- Die Ergebnisse wurden mit den Ergebnissen von Sandra Franz-Guess (München) zu den Galeodidae verglichen und diskutiert.
- Die erste Version des Manuskripts wurde von Sandra Franz-Guess verfasst und anschließend von allen Autoren (zzgl. Christian S. Wirkner, Lorenzo Prendini und Matthias Starck) überarbeitet und in seiner endgültigen Version verfasst.

7 Selbstständigkeitserklärung

Ich versichere hiermit an Eides statt, dass die vorliegende Arbeit von mir selbständig angefertigt und ohne fremde Hilfe verfasst wurde. Ferner erkläre ich, dass keine außer den von mir angegebenen Hilfsmittel und Quellen verwendet wurden und dass keine Textabschnitte eines Dritten ohne entsprechende Kennzeichnung übernommen wurden.

Rostock, den

Bastian-J. Klußmann-Fricke

8 Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Dipl.-Biol. Bastian-Jesper Klußmann-Fricke

Anschrift: Bremer Str. 41
18057 Rostock

Tel: 0176/24844222

E-Mail: bklusmann@gmx.net

Geburtsdatum: am 24.03.1983 in Gifhorn

Familienstand: ledig, 1 Kind

Schulische Ausbildung und Wehrdienst

1994 – 1997 Goethe-Gymnasium, Stralsund

1997 – 2003 Große Stadtschule „Geschwister Scholl“ Gymnasium, Wismar

06/2003 Abitur an der Großen Stadtschule „Geschwister Scholl“ Gymnasium in
Wismar, Abschlussnote: 2,5

2003 – 2004 Wehrpflichtiger bei der Luftwaffe

Studium

Fachrichtung: Biologie (Diplom)

2004 – 2010 Studium der Biologie an der Universität Rostock; Vertiefungsrichtung:
Hauptfach: Zoologie; Nebenfächer: Tierphysiologie, Molekularbiologie
und Toxikologie

10/2009 – 07/2010 Anfertigung der Diplomarbeit mit dem Titel: „Vergleichende
Morphologie des Kreislaufsystems der Skorpione (Chelicerata) mit
phylogenetischen Implikationen“, betreut von Dr. Christian Wirkner
und Prof. Dr. Stefan Richter (Note: 1,1)

Diplom-Abschlussnote: 1,2

2011 - 2016 Promotionsstudent; Thema: „Evolutionäre Morphologie des Kreislauf
und Nervensystems ausgewählter Arachnidentaxa“

Auslandsaufenthalte

02 – 03/2008 Tropenbiologische Exkursion nach Nguti, Kamerun

10/2008 Meeresbiologische Exkursion nach Ibiza

08/2009 Meeresbiologische Exkursion „Evolutionäre Morphologie mariner
Wirbelloser“ nach Klubban, Schweden

07 – 09/2015 Gastwissenschaftler am “American Museum of Natural History”, New York City (Anette Kade Fellowship)

Förderung

04/2011 – 03/2014 Landesgraduiertenstipendium des Landes Mecklenburg-Vorpommern

Publikationen

Klußmann-Fricke, B.-J.; Prendini, L.; Wirkner, C.S. (2012). Evolutionary Morphology of the hemolymph vascular system in scorpions: a character analysis. *Arthropod Structure & Development* 41: 545-560.

Klußmann-Fricke, B.J.; Pomrehn, S.W.; Wirkner, C.S. (2014). A wonderful network unraveled – Detailed description of capillaries in the prosomal ganglion of scorpions. *Frontiers in Zoology* 2014, 11:28

Klußmann-Fricke, B.-J. & Wirkner, C.S. (2016). Comparative Morphology of the hemolymph vascular system in Uropygi and Amblypygi (Arachnida): complex correspondences indicate monophyletic Arachnophyla. *Journal of Morphology* 277: 1084-1103

Klußmann-Fricke, B.-J. & Wirkner, C.S. (im Druck). Same, same but different: Analogy between tracheal and vascular supply in the CNS of different arachnids. *Organisms, Diversity & Evolution*

Franz-Guess, S., Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S., Prendini, L. & Starck, J.M. (im Druck). Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae) based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families. *Arthropod Structure & Development*

Wirkner, C.S.; Göpel, T.; Runge, J.; Keiler, J.; Klußmann-Fricke, B.J.; Huckstorf, K.; Scholz, S.; Mikó, I.; Yoder, M.; Richter, S. (in Begutachtung): The first organ based ontology for arthropods (Ontology of Arthropod Circulatory Systems - OArCS) and a semantic model for the formalization of morphological descriptions. *Systematic Biology*

Tagungsbeiträge

Klußmann-Fricke, B.-J., Pomrehn, S.W., Wirkner, C.S.: The brain matters – comparative morphological aspects of vascular systems in the brains of pulmonate arachnids. 3rd International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM3), Berlin, 3.-7. August 2014. (Vortrag)

Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S.: Evolutionary morphology of the vascular and respiratory systems in harvestmen. 106. Jahrestreffen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, München, 13.-16. September 2013. (Vortrag)

Klußmann-Fricke, B.-J., Wirkner, C.S.: On the evolution of complex arterial systems in Arachnida – can complex structures evolve independently? XXXII. Meeting der Willi Hennig Society, Rostock, 3.-7. August 2013. (Vortrag)

Klußmann-Fricke, B.-J., Pomrehn, S.W. & Christian S. Wirkner: „Detailed description of capillarization in an arachnid: the prosomal ganglion in *Brotheas granulatus*“. 27th European Congress of Arachnology 2. – 7. September 2012, Ljubljana, Slowenien. (Vortrag)

Klußmann-Fricke, B.-J. & Christian S. Wirkner: „The supply with oxygen and nutrients of the prosomal ganglion of *Mitostoma chrysomelas* (Hermann, 1804) (Opiliones, Nemastomatidae)“. 27th European Congress of Arachnology 2. – 7. September 2012, Ljubljana, Slowenien. (Poster)

Klußmann-Fricke, B.-J. & Christian S. Wirkner: “Advances in X-ray tomography of arthropod organs”. “Scandem 2012”, Annual Meeting of the Nordic Microscopy Society 12.-15. Juni 2012, Bergen Norwegen (Vortrag; Invited Speaker).

Klußmann-Fricke, B.-J., Prendini, L. & Wirkner, C.S.: „Complexity and variation in the hemolymph vascular system in Scorpions: An evolutionary analysis“. 2nd Congress on Invertebrate Morphology”, Cambridge, Massachusetts, USA, 20.-23. Juni 2011 (Vortrag).

Klußmann-Fricke, B.-J., Prendini, L. & Wirkner, C.S.: “Comparative morphology of the circulatory system in scorpions: an evolutionary character analysis.” 103. Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 9.-22. September 2010, Hamburg, Deutschland (Vortrag)

9 Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Prof. Dr. Stefan Richter für die Möglichkeit, am zoologischen Institut der Universität Rostock zu promovieren und darüber hinaus für die umfangreiche Vermittlung von evolutionstheoretischem Wissen. Außerdem möchte ich Dr. Christian S. Wirkner für die gewissenhafte Betreuung meiner Dissertation und die vielen ausgiebigen und fachlichen Diskussionen zum Thema danken. Ihr habt mir die Möglichkeit gegeben, mich mit modernsten Methoden der Anatomie einer Tiergruppe zu widmen, die mich schon immer fasziniert hat. Neben der fundierten wissenschaftlichen Betreuung möchte ich sowohl Stefan als auch Christian auch auf persönlicher Ebene dafür danken, dass sie mir in den letzten Jahren in diesem Haus so etwas wie ein zweites Zuhause gegeben haben, in dem ich mich immer sehr wohl gefühlt habe.

Ich danke außerdem Dr. Günther Raspotnig (Universität Graz) für das zur Verfügung stellen von Individuen von *Cyphophthalmus doricorius* sowie Christian für das Sammeln von verschiedenen Vertretern der Opiliones während einer Sammelreise nach Chile. Darüber hinaus möchte ich Siegfried Huber und Dr. Jonas Wolff (University of Sydney) dafür danken, dass sie bereit waren mir verschiedene Arten der Uropygi und Amblypygi für meine Forschungen zur Verfügung zu stellen. Mein besonders herzlicher Dank gilt außerdem Dr. Lorenzo Prendini (American Museum of Natural History), der mir die Möglichkeit gab, im Sommer letzten Jahres für drei Monate das Museum in New York zu besuchen. Ich bin überaus dankbar für diese Erfahrung und die Zeit die ich dort in seiner AG arbeiten konnte. Außerdem möchte ich Sandra Franz-Guess, Prof. Dr. Mathias Starck, Lorenzo und natürlich auch Christian für die nette Zusammenarbeit an der gemeinsamen Publikation danken.

Mein weiterer Dank gilt PD Dr. Marcus Frank vom Elektronenmikroskopischen Zentrum (EMZ) für die Möglichkeit zur Nutzung des Kritisch-Punkt-Trockners und des Raster-Elektronenmikroskops. Nicht zu vergessen sind die Mitarbeiter des EMZ, allen voran Gerd Fulda und Wolfgang Labs für die technische Unterstützung an den Geräten. Kerstin Schwandt und Dr. Ole Möller sei darüber hinaus aufrichtig für die technische Unterstützung im Labor, vor allem während der Anfangszeit meiner Dissertation, gedankt. Außerdem danke ich Sebastian W. Pomrehn, Rebecca Kain und Anika Bänder für die gute Zusammenarbeit und die Hilfe bei 3D-Rekonstruktionen und einigen Laborarbeiten.

Nicht vergessen möchte ich Lucy Cathrow (Rostock) und Helen Johnson für die professionelle und pünktliche Korrektur der verfassten Publikationen.

Weiterhin danke ich dem Land Mecklenburg-Vorpommern für die Möglichkeit im Rahmen der Landes Graduiertenförderung meine Dissertation anzufertigen.

Ich bin allen derzeitigen und vormaligen Mitarbeitern der Allgemeinen und Speziellen Zoologie der Universität Rostock für die schönen Jahre und das gute Arbeitsklima zu besonderem Dank verpflichtet. Wie schon gesagt, war dieses Haus mir in den letzten Jahren ein zweites Zuhause geworden und ich werde die gemeinsame Zeit (z.B. bei Betriebsausflügen und beim Brunch) vermissen. Besonderer Dank gilt vor allem den früheren und derzeitigen Doktoranden Susi, Fritschi, Stego, Schwente, Jonas, Günther, Kathi, Jens und Torben für die vielen fachlichen Diskussionen und die Hilfe bei kleineren und größeren technischen Problemen, aber auch für den vielen Spaß und Unsinn den wir gemeinsam erlebt haben. Torben Göpel möchte ich an dieser Stelle noch einmal zusätzlich für das Korrekturlesen früherer Versionen dieser Dissertationsschrift und vertiefende Diskussionen zu Ontologien und Merkmalskonzeptualisierungen danken. Ich werde die schöne Zeit und die Erfahrungen die ich in dieser Arbeitsgruppe hier gesammelt habe nie vergessen!

Auch nicht vergessen möchte ich die befreundeten Wissenschaftler aus Greifswald Dr. Jakob Krieger, Dr. Matthes Kenning, Dr. Andy Sombke, PD Dr. Carsten Müller, Dr. Peter Michallik und Prof. Dr. Steffen Harzsch für die vielen fachlichen und weniger fachlichen Gespräche zu den verschiedenen Anlässen, bei denen wir uns über den Weg gelaufen sind – vielen Dank.

Mein unendlicher Dank gilt meinen Eltern Maren und Lars, die immer an mich geglaubt haben und die mich nicht zu Letzt phasenweise auch finanziell maßgeblich unterstützt haben. Ohne Euch wäre das Alles nicht möglich gewesen und ich bedanke mich für Alles was Ihr für mich getan habt. Auch bedanke ich mich bei meinen Großeltern Margret und Heinz Klußmann, einfach dafür, dass Sie da sind und das Vertrauen, das Sie mir entgegen gebracht haben. Nicht vergessen möchte ich meinen leiblichen Vater Harro Garen, der mir in verschiedenen schwierigen Phasen ein guter Gesprächspartner und immer mein Vorbild war – herzlichsten Dank.

Jacqueline und Willem Dubberke bin ich unendlich dankbar, dass sie diese Zeit, mit all ihren Höhen und Tiefen gemeinsam mit mir durchgestanden haben. Ihr wart diejenigen, die mich bei Verstand gehalten und die mir die nötige Kraft gegeben haben, diese Arbeit zu beenden. Danke, dass Ihr da seid. Euch möchte ich diese Arbeit widmen.