

# Über die Polygordiuslarve des Hafens von Triest.

Von

stud. phil. et med. Robert Janowsky.

(Mit 2 Tafeln.)

Die Literatur, die die Larve des Polygordius zum Gegenstande hat, ist so bekannt, daß es überflüssig scheint, den folgenden Zeilen, in denen ich eine Analyse der Organisationsbestandteile des Nerven- und Muskelsystems der Triester Larve zu geben versuche, einen historischen Überblick über die bisherigen Untersuchungen vorzuschicken. Ich will aus der Fülle von Details nur die Erkenntnisse kurz andeuten, die für das morphologische Verständnis unserer Larve von Bedeutung sind.

Wie uns HATSCHKE in seiner berühmten Arbeit über Entwicklung des Polygordius und Criodrilus (1878) auf Grund seiner mit den primitiven Methoden der damaligen Technik gemachten Befunde ein allgemein gültiges Entwicklungsschema der Anneliden vorgezeichnet hat, das auch durch die Ergebnisse der jüngsten Forschungen nicht tangiert, nur weiter entwickelt wird, so hat er auch den Grund für unsere Kenntnis der Organisation der Trochophora gelegt. Außerdem verdanken wir ihm folgende für das morphologische Verständnis dieser Larvenform wichtige Erkenntnisse und Befunde:

1. Die Erkenntnis, daß der Scheitelpol der Larve dem Vorderende des Annelids entspricht;
2. die Beobachtung, daß die paarigen Seitennerven die ersten Anlagen der definitiven Schlundkommissur vorstellen, und
3. die Beobachtung, daß die vier Längsmuskelbänder des Rumpfes in den Kopf des Annelids vorwachsen.

Allerdings will ich jetzt schon bemerken, daß ich aus diesen Tatsachen mit Rücksicht auf spätere Befunde Konsequenzen ziehen zu müssen glaube, die von den HATSCHESKENSchen zum Teile differieren.

HATSCHEK hat auch bereits die Übereinstimmung im Baue der Kopfniere und des ersten Segmentalorgans, die sich von den folgenden Nephridien unterscheiden, erkannt. FRAIPONTS Untersuchungen (1887) bedeuten nur insofern einen Fortschritt, als sie die Beobachtung enthalten, daß die Kopfniere gegen die Leibeshöhle geschlossen ist. Von E. MEYER (1901) wird dieselbe Beobachtung an dem ersten Segmentalorgan gemacht und so ein — wohl nur scheinbar prinzipieller — Unterschied zwischen den larvalen Nephridien (Protonephridien nach HATSCHEK) und den bleibenden Segmentalorganen (Metanephridien nach HATSCHEK) konstatiert.

Daß dieser Unterschied kein prinzipieller, mit anderen Worten, daß die Kopfniere kein Nephridium sui generis ist, wird durch die Untersuchungen GOODRICHS (1900) sehr wahrscheinlich gemacht. Der Autor hebt die große Übereinstimmung der Kopfniere mit den von ihm entdeckten geschlossenen Nephridien einiger Polychaeten (Nephtys, Glycera, Phyllodoce) hervor und beweist ferner an der Hand von Tatsachen die Möglichkeit der Umwandlung eines Protonephridiums in ein Metanephridium infolge morphologischer und funktioneller Verschmelzung des ersteren mit dem Ausführungsgang der Geschlechtsprodukte. GOODRICH kommt zu dem Schlusse, daß die Kopfniere und die folgenden Segmentalorgane eine Reihe homologer Organe vorstellen.

Die wichtigen Beobachtungen E. MEYERS (1901) scheinen ein neues Licht auf die Entwicklungsvorgänge bei den Anneliden zu werfen und neue Gesichtspunkte für die Beurteilung der Trochophora und vor allem für die Lösung der Kopffrage bei den Anneliden zu eröffnen. Dasselbe gilt teilweise auch von den „Trochophora-Studien“ WOLTERECKS (1902), der uns mit dem eigentümlichen Entwicklungsmodus einer vorher schon von METSCHNIKOFF (1870) und von RAJEWSKI (1871) beschriebenen piliidumähnlichen Polygordiuslarvenform bekannt macht. Eine Diskussion und Kritik der E. MEYERSchen Befunde sowohl als derer WOLTERECKS behalte ich mir für später vor, bis meine eigenen Untersuchungen über die Entwicklung des Polygordius zum Abschlusse gekommen sind. Hier muß nur noch die Entdeckung eines subepithelialen Ganglienzellenplexus bei der Trochophora des Polygordius erwähnt werden (WOLTERECK 1902).

Bei der Bezeichnung der Regionen der Larve gebrauche ich die HATSCHESKschen Termini: Scheitelfeld, Region der Wimperkränze, postorale Kopfregion (= Gegenfeld). Die übrigen Lagebezeichnungen — dorsal, ventral, vorn, hinten — ergeben sich daraus von selbst. Sie sind mit Rücksicht auf das ausgewachsene Annelid gewählt. <sup>1)</sup>

### Das Nervensystem der Larve.

Ich unterscheide folgende Bestandteile im Nervensystem der Trochophora:

- |   |  |
|---|--|
| 1. primäres (diffuses) Nervensystem: subepithelialer Ganglienzellenplexus | } provisorisch für die Dauer des Larvenlebens. |
| 2. sekundäres (organogenes) Nervensystem:                                 |  |
| a) 8 radiär verlaufende Nerven  | } Anlagen des definitiven Nervensystems.       |
| b) Scheitelplatte und Schlundkommissur                                    |  |

Die Scheidung eines larvalen Nervensystems von einem bleibenden hat bereits WOLTERECK in seinen Trochophora-Studien I vorgenommen; die Einteilung in ein primäres und ein sekundäres werde ich am Schlusse des beobachtenden Teiles dieser Mitteilung zu rechtfertigen suchen.

Das primäre Nervensystem besteht aus einem subepithelialen Ganglienzellenplexus. Ein solcher ist, wie oben erwähnt wurde, von

<sup>1)</sup> Die folgenden Resultate sind aus Untersuchungen des Objektes im Leben und auf Flächenpräparaten gewonnen. Ich sammelte das Material während meines 4wöchentlichen Aufenthaltes an der k. k. zool. Station zu Triest im Monate Februar dieses Jahres. Die jüngsten Stadien, die der HATSCHESKschen Fig. 22 entsprechen, sind nur in den ersten Tagen dieses Monats zu bekommen, dann treten immer ältere Stadien im Plankton auf. Schon gegen Ende Februar haben die Larven jenes Stadium erreicht, das in der Fig. 29 der HATSCHESKschen Arbeit dargestellt ist. In Umwandlung begriffene Larven fand ich nur vereinzelt und selten im Bodensatze der Planktongläser.

Bei der Untersuchung des frischen Materials erwies sich die vitale Färbung mit sehr verdünntem Bismarckbraun als vorteilhaft, indem infolge der Tinktion von Inhaltskörpern Elemente, wie Fibrillen, deutlicher hervortraten. Mit Methylenblau erzielte ich keinen Erfolg. Die Tiere wurden, nachdem sie mit Magnesiumsulfat oder Tabakrauch betäubt worden waren, meist in der FLEMMINGSchen Flüssigkeit, außerdem auch in Sublimatessig (3:1) und in KLEINENBERGS Pikrinschwefelsäuregemisch fixiert. Die Flächenpräparate wurden nach der von WOLTERECK angewandten Methode hergestellt und mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, APÄTHYS Hämatoxylin I A, Hämatoxylin nach VIALLANES gefärbt. Für praktische Winke beim Sammeln und Konservieren beziehungsweise beim Präparieren der Larven bin ich Herrn Dr. A. STEUER, Assistenten an der k. k. zoologischen Station, und Herrn Dr. W. KOLLNER sehr verbunden.

WOLTERECK bei der Nordseelarve bereits beschrieben. Dieser Autor deutet gelegentlich darauf hin <sup>1)</sup>, daß an der Bildung des Ganglienzellenplexus bei der Mittelmeerlarve 4 regelmäßig gelagerte Zellen teilnehmen, während die Verteilung der Ganglienzellen bei der Nordseelarve ziemlich unregelmäßig ist. Die 4 Ganglienzellen der Triester Larve fallen schon nach Holzessigbehandlung oder nach Imprägnation mit Eisenhämatoxylin auf. Sie liegen — je eine — in den vier Sektoren, in die das Scheitelfeld durch die gleich zu erwähnenden Nerven zerlegt wird (Fig. 1, *Gglz.* 1-4). Sie sind meist rechteckig konturiert, mit konkaven Seiten, enthalten einen großen runden Zellkern, der gewöhnlich zwei Kernkörperchen führt. An den vier Ecken sind die Zellen in Fortsätze ausgezogen. Nur die Färbung mit APATHYS Hämatein I A ermöglichte es mir, zu beobachten, daß diese Fortsätze sich immer weiter verzweigen (Fig. 11, *Gglz.* 1, 2), die Verzweigungen untereinander und mit denen der Ganglienzellen aus den benachbarten Sektoren anastomosieren und so ein Netzwerk bilden, welches das ganze Scheitelfeld umspinnt. Die Maschen des Netzes scheinen die Konturen der Epithelzellen nachzuahmen; die Kerne der Epithelzellen liegen gewöhnlich in der Mitte jener Maschen. <sup>2)</sup>

Hier will ich noch Gebilde erwähnen, die zwar nicht nervöser Natur sind, in ihrer Lage aber mit den 4 Ganglienzellen übereinstimmen. Es handelt sich jedenfalls um Drüsenzellen. In jedem der vier Sektoren des Scheitelfeldes liegt nahe den erwähnten Ganglienzellen je eine Drüsenzelle. Die Zelle ist schlauchförmig (Fig. 4, *Dr Schl*), gewöhnlich stark eingekrümmt. Der Kern ist ganz an ein Ende der Zelle gerückt, der Zelleib mit groben, gelben Körnern, wie sie die Zellen des Randwulstes enthalten, prall gefüllt. Neben dieser wurstförmigen, mit Körnern erfüllten Zelle liegt immer noch eine andere, deren ein Ende spitz zuläuft; hier liegt auch der Zellkern, am stumpfen Ende nimmt man eine helle Blase wahr. Die Bedeutung dieser Gebilde ist mir unklar. Ich fand sie auch dann, wenn an

<sup>1)</sup> 1902, S. 24. Aus einer Fußnote in dieser Arbeit (S. 7) entnehme ich, daß WOLTERECK in einer früheren Arbeit „Über den feineren Bau der Pol-Larve der Nordsee etc.“ auch die Mittelmeerlarve mitbehandelt hat. Diese Publikation ist mir leider nicht zugänglich, da sie in keiner Zeitschrift erschienen ist. Ich kann daher nur auf die Hinweise in den Trochophora-Studien 1902 Bezug nehmen.

<sup>2)</sup> Das Epithel des Scheitelfeldes und des Gegenfeldes besteht aus flachen, sechseckig und geradlinig begrenzten Zellen, deren große, meist unregelmäßig gelappte Kerne durch den Besitz je zweier Nukleolen ausgezeichnet sind; dieselbe Eigentümlichkeit fand ich auch an den Epithelzellen der Auricularia. Zellgrenzen lassen sich schon durch Einwirkung von Holzessig nachweisen.

Stelle der erstbeschriebenen Drüsenzellen zwei durch einen zarten Plasmafaden verbundene Zellen lagen („Ballon“- und „Gondel“-zellen WOLTERECKS). Einen Zusammenhang der spindelförmigen Zelle mit der Drüsenzelle konnte ich nicht nachweisen. Es ist möglich, daß sie eine Drüsenzelle vorstellt, die ihr Sekret entleert hat. Auffallend ist jedenfalls die regelmäßige Lage in der Nähe der Ganglienzellen und Radiärnerven. Ich habe manchmal auch feine Fasern des Plexus an das spitze Ende der fraglichen Zelle herantreten sehen; das könnte dafür sprechen, daß wir es mit einem larvalen Sinnesorgan zu tun haben. Damit ist natürlich nichts erklärt, ich finde keine Analogien, um auf die Funktion dieses Organs zu schließen.

Zum primären Nervensystem rechne ich auch das Trochornervensystem, das WOLTERECK bei der Nordseelarve beschreibt. Ich bin bezüglich der Innervation der Wimperkränze zu keinem endgültigen Resultate gelangt. Es glückte mir nicht, auf Flächenpräparaten oder auf Schnitten mit Sicherheit Nervenfibrillen nachzuweisen, obwohl ich am lebenden Objekte solche sah oder vielmehr zu sehen glaubte.

In der postoralen Kopfgregion fehlt ein subepithelialer Plexus.

Das Zentrum des sekundären Nervensystems unserer Larve ist die Scheitelplatte. Über ihren Bau und ihre Entwicklung gedenke ich später zu berichten. Von der Scheitelplatte aus ziehen 8 radiäre Nerven nach der Peripherie des Scheitelfeldes, die nur provisorische Bedeutung haben, ferner seitlich jederseits ein starker Nervenstrang, der einen Bestandteil des definitiven Nervensystems bildet.

Die larvalen radiären Nerven unserer Trochophora sind folgende:

Zwei ventral gegen den Wimperkranz zu beiden Seiten der Medianlinie verlaufende parallele Nerven (HATSCHEK) (Fig. 1, *N. ra.* 1, 2).

Zwei dorsal zu beiden Seiten der Medianlinie verlaufende parallele Nerven (HATSCHEK) (Fig. 1, *N. ra.* 5, 6).

Vier ventrolateral und dorsolateral verlaufende Nerven. Sie bleiben nach Behandlung mit den angegebenen Farblösungen viel blasser als andere Nervenstränge und lassen eine fibrilläre Struktur nur schwer erkennen. Sie haben das Aussehen der Verzweigungen des Plexus, sind nur viel stärker. Sie fallen vor allem dadurch auf, daß in ihren Verlauf mehrere hintereinander liegende dunkel gefärbte Kerne eingelagert sind (Fig. 1, 11, *N. ra.* 3, 4, 7, 8).

Die postorale Kopfreion ist an nervösen Elementen auch dieser Art sehr arm. Ich habe nur die zwei schon von HATSCHKE gezeichneten Nerven, die von der Rumpfanlage gegen den Ösophagus ziehen, beobachtet (Fig. 2).

Von denjenigen Bestandteilen des sekundären Nervensystems an der Larve, die Anlagen definitiver Organe vorstellen, will ich nur die beiden Seitennerven besprechen (Fig. 1, 2, 10 SC.).

Ich habe schon hervorgehoben, daß HATSCHKE (1886) als erster die Bedeutung dieser Nervenstämme als Schlundkommissuren erkannt hat. Über die Struktur der Seitennerven bekommt man erst nach Anwendung von Reagenzien eine richtigere Vorstellung. Die Beobachtung des lebenden Objektes erweckt ganz den Eindruck, als seien in den Verlauf der Nerven je vier Ganglienzellen eingeschaltet, „von denen ventrale und dorsale Ausläufer ihren Ursprung nehmen, die die weitere Verästelung des Nerven vermitteln. Jede dieser 4 Ganglienzellen hätte demnach 4 Ausläufer, von denen 2, den Hauptnervenzweig zusammensetzend, die Verbindung der Ganglienzellen untereinander und mit dem Zentralnervensystem herstellen, während die 2 anderen nach der Bauch- und Rückenseite gerichteten Ausläufer die peripherische Verästelung besorgen“. So beschreibt dies HATSCHKE (1878). FRAIPONT (1887) erkannte später die Zusammensetzung dieser Nervenstämme aus mehreren Fibrillen; auch zeichnet er an der Kreuzung der Schlundkommissuren mit den „parallelen Ringnerven“ zweierlei Fasersysteme: Längsfasern der Schlundkommissur und Quersfasern der „Ringnerven“ (l. c. Pl. 13, Fig. 9). Diese Beobachtung ist ganz richtig. Ich habe mich durch die Untersuchung von Flächenpräparaten, die mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin imprägniert waren, außerdem noch davon überzeugt, daß die erwähnten Quersfasern Zellen angehören, die der Schlundkommissur aufgelagert sind und mit dieser nichts gemein haben als die bloße Lagebeziehung. Besonders klar zeigen dies abnorme Fälle, die man nicht selten zu sehen bekommt; zwei solche Beispiele sind in den Fig. 7, 9 zur Darstellung gebracht.

Die Struktur der konzentrisch verlaufenden Zellausläufer und ihr Verhalten gegen Reagenzien ist von dem nervöser Elemente so verschieden, daß ich ihre nervöse Natur in Abrede stelle. SCHNEIDER (1868) hatte sie seinerzeit für Muskelfasern gehalten, da er ihre Kontraktion beobachtet haben will; für ihre Muskelnatur spricht sich andeutungsweise auch WOLTERECK (1902) aus. Diese Ansichten haben jedenfalls viel für sich. Die Zellausläufer werden mit Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzt und zeigen dort, wo der Plasma-

## Über die Polygordiuslarve des Hafens von Triest.

körper mit dem Kerne liegt, fibrilläre Struktur. Doch die Art und Weise ihrer Verästelung scheint mir der von Muskelfasern wenig ähnlich zu sein. Auch glaube ich nicht, daß die Falten, die man gelegentlich am lebenden Objekt längs der Ausläufer beobachten kann, durch die Kontraktion der letzteren verursacht werden; die Erklärung, die HATSCHKEK für diese Erscheinung gibt, scheint mir sehr plausibel. Die Faltungen des Epithels werden durch die Kontraktion der später zu erwähnenden Rückziehmuskel der Scheitelplatte hervorgerufen und halten sich vorzugsweise an die parallelen Zellausläufer, die gleichsam „rippenartige Verdickungen“ des Integumentes vorstellen. Ich halte diese Elemente eher für Stützsubstanzen als für Muskelzellen. In Fig. 8 ist ein gewöhnlicher Fall abgebildet. Einer gerade verlaufenden starken Fibrille ist ein Plasmahaufen aufgelagert, der nach beiden Seiten immer schmäler wird und schließlich verschwindet. In der Plasmaanhäufung liegt der große Zellkern. (In der Schlundkommissur finden sich auch Kerne, sie liegen meist vor der Kreuzungsstelle der Schlundkommissur mit den Stützfasern.) Das Plasma ist von feinen Fasern, die der starken basalen Faser parallel verlaufen, durchsetzt. Die Zellkörper liegen innen von der Schlundkommissur, letztere verläuft also zwischen ihnen und dem Integument. Die Zellausläufer verästeln sich an der Peripherie des Scheitelfeldes; proximal — mit Bezug auf den Zellkörper — senden sie keine Verzweigungen aus. An der Verzweigungsstelle ist zwischen den Zweigästen spärlich Plasma ausgespannt, wie die Schwimmhaut zwischen den Zehen eines Schwimmfußes.

### Das Muskelsystem der Larve.

Wir unterscheiden folgende Bestandteile im Muskelsystem der Trochophora:

1. primäre Muskulatur: Mesenchymmuskel (provisorisch für die Dauer des Larvenlebens);
2. sekundäre Muskulatur: epithelogener Muskel (Anlage der definitiven Muskulatur).

Die primäre Muskulatur setzt sich aus speziellen Organismuskeln (Rückziehmuskel der Scheitelplatte, Ösophagealmuskel, Ringmuskel der Wimperkränze, Aufhängemuskel der Kopfniere) und aus Muskeln, die ich als „Körpermuskel“ der Trochophora bezeichnen will, zusammen.

Die beiden Rückziehmuskel der Scheitelplatte sind die auffallendsten und am längsten bekannt. Sie enthalten mehrere Fibrillen

und ziehen durch ihre Kontraktion die Scheitelplatte einwärts, wenn das Tier irgendwie insultiert wird. An ihre Ursprungsenden sind die ventralen Hauptäste der Kopfniere befestigt (Fig. 10, *Rü. M.*).

Der Ösophagus ist der Angriffspunkt von 3 dorsalen, 4 ventralen und einigen zirkulär angeordneten Muskeln. Letztere sind schon von HATSCHKE beschrieben worden. Ihre Zellkörper liegen dem Ösophagus an und die kurzen Verästelungen inserieren sich am Integument.

Ein medianer Muskel zieht von der Scheitelplatte an den Ösophagus. Er hat einen doppelten Ursprung an der Scheitelplatte (Fig. 1, 11, *M. oe.*) und teilt sich auch vor seiner Insertion am Ösophagus wieder in zwei Äste (HATSCHKE).

Ein Muskelpaar inseriert sich dorsolateral am Ösophagus, zieht in weitem Bogen bis hinter die Seitennerven, um sich am Integument des Scheitelfeldes mittelst zahlreicher Verästelungen zu befestigen (Fig. 1).

Die ventralen Ösophagealmuskeln scheinen durch ihre Kontraktion jene Rinne am Ösophagus zu verursachen, die HATSCHKE für den letzten Rest der den meisten Annelidenlarven zukommenden neuralen Wimperrinne hält (1886). Die hinteren, längeren dieser Muskeln dürften mit dem bereits erwähnten vom Rumpfe heraufziehenden Nervenpaar in Beziehung stehen (Fig. 2).

Das Ringmuskelsystem ist stark entwickelt. Dicht vor dem Randwulste der präoralen Wimperzellen ziehen 2—3 zirkuläre Fibrillen; in Fig. 5 erscheinen sie im Querschnitt. Die zugehörigen Zellkörper liegen der Schlundkommissur an und bilden die sogenannte „5. Anschwellung“ derselben (Fig. 1). Der eigentliche Ringmuskel liegt unter den Wimperzellen und besteht aus mehreren Fibrillen (Fig. 2, 5, *pr. R. M.*). Auch der postorale Wimperkranz hat seinen Ringmuskel; Querschnitt und Flächenbild lassen die Fibrillen erkennen (Fig. 2, 3, 5, *po. R. M.*).

Von den dorsalen Ästen der Kopfniere zieht parallel zu dem medianen dorsalen Fibrillenbündel jederseits eine Muskelfaser am Integument nach vorn (Fig. 2, 10). Ich will diese Muskel als Aufhängemuskel der dorsalen Äste der Kopfniere bezeichnen; der Rückziehmuskel der Scheitelplatte übernimmt ihre Funktion beim ventralen Hauptaste der Kopfniere.

Bevor ich an die Beschreibung der „Körpermuskel“ der Larve schreite, erwähne ich einen breiten Streifen von Fibrillen, der dorsal median mitten durch die Region der Wimperkränze von der Scheitelplatte aufs Gegenfeld bis zur Basis des Rumpfkegels zieht (Fig. 1,



*M. m. po.*). Eine Kontraktion des Muskels habe ich nicht beobachtet. Er ist dadurch ausgezeichnet, daß in seinen Verlauf zahlreiche Mesenchymzellen eingestreut sind. Einen diesem jedenfalls homologen Muskel hat WOLTERECK an der Nordseelarve gefunden. Seine Bedeutung ist mir unklar.

Die 4 Körpermuskel der Larve sind trotz ihrer lebhaften Kontraktion den bisherigen Beobachtern entgangen (Fig. 2, 10, *K. M.*<sub>1-4</sub>). Durch sie erscheint die ganze Rumpfanlage am Integument des Scheitelfeldes suspendiert. Ihre Homologie mit den *Musculi suspensores* der Nordseelarve will ich jedoch nicht behaupten. HATSCHEK (1878) erwähnt und zeichnet bloß zwei mesenchymatische Muskel, die dorsal zwischen dem Integument des Scheitelfeldes und dem des Gegenfeldes ausgespannt sind; ihre Kontraktion sei gering. Letzteres ist richtig, denn die Kontraktion geht in dem unteren Teile des Muskels vor sich, der den eigentlichen Muskel vorstellt. Die Mesenchymmuskeln HATSCHEKS sind bloß die Zellkörper der beiden dorsalen Körpermuskel mit den Verzweigungen. Alle 4 Muskel inserieren an den Mesodermstreifen, die 2 ventralen dort, wo die Schlundkommissur und der Rückziehmuskel der Scheitelplatte an den Rumpfkegel herantreten, die dorsalen nahe den dorsalen Ecken der beiden Mesodermstreifen. Alle 4 Muskel sind gleich gebaut (Fig. 6). Jeder von ihnen repräsentiert nur eine Zelle. Die kontraktile Fibrille steckt in der Plasmahülle wie in einem Futteral, das sich bei der Kontraktion des Muskels in Falten legt. Der Zellkörper des Muskels zieht sich in mehrere Fortsätze aus, gewöhnlich 4, von denen 2 nach dem Scheitelfeld, 2 nach dem Gegenfeld ziehen, sich immer wieder verästeln und mit den zartesten Endzweigen am Epithel haften.

Sekundäre Muskulatur tritt erst in älteren Entwicklungsstadien der Larve auf. HATSCHEK (1886) hat, wie bereits erwähnt wurde, als erster die Beobachtung gemacht, daß die vier Längsmuskelbänder des Rumpfes in den Kopf des Annelids, d. i. in den Trochophorakörper vorwachsen. Doch erfahren seine Angaben über die Art und Weise des Verwachsens eine kleine Berichtigung. Ich habe mich an Schnitten sowohl wie an Flächenpräparaten davon überzeugt, daß die Rumpfmuskulatur an 3 Punkten in den Kopf vorwächst: die ventrolateralen Längsmuskelbänder an den dorsalen Kanten der Schlundkommissuren, die dorsolateralen Längsmuskelbänder beide gemeinsam dorsal median (Fig. 2, 11, *v. L. M.*<sub>1-2</sub>, *d. L. M.*<sub>1+2</sub>).

Diesen Beobachtungen will ich noch einige Befunde über die Anlage des ersten Segmentalorgans anschließen. Schon in Stadien,

die der HATSCHESKschen Fig. 22 entsprechen, sind zwei helle Bläschen unter dem dorsalen Aste der Kopfniere an der Stelle sichtbar, wo später die Pseudotrichter des ersten Segmentalorgans liegen. Die Bläschen haben ganz das Aussehen der hellen Endzellen der Kopfniere; die Weiterentwicklung lehrt, daß sie ihnen entsprechen. Viel später — in Stadien der HATSCHESKschen Fig. 24 — wird hinter ihnen eine zarte Flimmerung und schließlich ein deutlicher, innen flimmernder Gang sichtbar. Einen Zusammenhang des ersten Segmentalorgans mit der Kopfniere habe ich nicht beobachtet, dagegen konstatiere ich, was schon E. MEYER (1901) beschrieben hat, daß das erste Segmentalorgan wie die Kopfniere nach innen geschlossen und mit zwei Köpfchen versehen ist. HATSCHEK dürfte das eine Köpfchen, das sich vorn an den dorsalen Ast der Kopfniere anlehnt, für einen Verbindungsgang gehalten haben. Ebenso wie das erste Segmentalorgan selbständig entsteht, dürfte auch der dorsale Ast der Kopfniere selbständig angelegt werden und sekundär mit dem ventralen Hauptaste in Verbindung treten. Ich bekam nur wenige Exemplare zu sehen, an denen der dorsale Ast der Kopfniere noch nicht ausgebildet war. An der Stelle der späteren Köpfchen sah ich 2—3 Bläschen von der Beschaffenheit derer des ersten Segmentalorgans. Die Entstehung des flimmernden Ganges habe ich nicht beobachtet, in Analogie zu den Verhältnissen am ersten Segmentalorgan vermute ich, daß seine Entstehung von jenen Bläschen ausgeht. Wenn sich diese Vermutung bewahrheitet, so hat die Trochophora 4 selbständige Nierenkanälchen in ihrer Anlage, die später in der bekannten Weise miteinander sich vereinigen.<sup>1)</sup>

Zu den mitgeteilten Beobachtungen habe ich noch einige kurze Bemerkungen theoretischer Natur zu machen.

Vor allem will ich die oben durchgeführte Scheidung eines primären Nervengewebes von einem sekundären zu rechtfertigen

<sup>1)</sup> Gegen diese Auffassung könnte man die Erscheinung der ungemein reichen Verzweigung der Kopfniere des Echiurus geltend machen, die HATSCHEK in seiner Untersuchung „Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus etc.“ (Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 3, 1881) beschreibt. Doch hat HATSCHEK auch hier einen primären und einen sekundären Ast unterschieden, die sich ganz ungezwungen mit den Kopfnierenästen der Polygordiuslarve vergleichen lassen. Der Mangel der Verzweigungen an der Kopfniere der Polygordiuslarve wird verständlich, wenn wir das Endköpfchen nicht als Homologon eines Endköpfchens der Echiurus-Kopfniere ansehen, sondern eines ganzen Büschels von Endköpfchen. Die Kopfniere von Echiurus stellt einen Übergang von den selbständigen Protonephridien der Glyzeriden, Phyllozozen etc. zu der zentralisierten Form der Kopfniere der Polygordiuslarve vor.

suchen. Sie geschah in Anlehnung an die geläufige Unterscheidung eines primären und sekundären Mesoderms. In der Tat scheinen sich mir einige Vergleichspunkte zwischen primärem Mesoderm und primärem Nervengewebe einerseits und zwischen sekundärem Mesoderm und sekundärem Nervengewebe andererseits zu ergeben.

Das hauptsächlichste Merkmal, das dem primären Mesoderm und dem primären Nervengewebe gemeinsam ist, ist die diffuse Entstehung und meist auch die diffuse Verteilung beider. Ein zweites nicht minder wichtiges und für die Phylogenie der Organe und der Gewebe bedeutsames Moment ist, daß jene beiden Gewebearten bei niederen Tieren vorkommen, und zwar zum Teile allein und zeitlebens persistieren, bei höher stehenden, mit Metamorphose sich entwickelnden Tieren nur die larvalen Organe bilden, bei der Umwandlung der Larve von den sekundären Geweben gewöhnlich substituiert werden, d. h. von ihnen verdrängt werden, indem diese ihre Funktion übernehmen. Allerdings können sie auch neben den sekundären Geweben bestehen.

Die sekundären Gewebe haben das Gemeinsame, daß ihre Entstehung lokalisiert ist und sie als Organe oder Organkomplexe sich entwickeln.

Kurz: Die primären Gewebe erscheinen als Hilfgewebe der beiden primären Keimblätter, die sekundären als spezifische Organanlagen.

Die vergleichende Anatomie lehrt uns, daß die Entwicklung eines Nervensystems an die Entwicklung von Sinnesorganen geknüpft ist. Das ursprünglichste Sinnesorgan ist das ektodermale Epithel, dessen Zellen in potentia und bei niederen Formen tatsächlich sämtliche von außen kommende Reize aufzunehmen imstande sind. Einen subepithelialen Ganglienzellenplexus können wir als das Nervensystem dieses ursprünglichsten Sinnesorgans mit allgemeiner Sinnesfunktion auffassen; es wird in den meisten Fällen durch Nerven, die den Nervenzentren entstammen, ersetzt.

Die Entstehung von Nervenzentren mit allgemeiner Sinnesfunktion ist sehr unwahrscheinlich und in der Tierreihe — wie ich glaube — nirgends konstatiert. Überall ist die Entstehung von Nervenzentren an die Ausbildung von Sinnesorganen mit spezifischen Sinnesfunktionen gebunden.

Auch die Scheitelplatte ist als Nervenzentrum durch die Ausbildung von Sinnesorganen hervorgerufen worden. Viele Gründe sprechen für die Homologisierung der Scheitelplatte mit der apikalen Sinnesplatte der Ktenophoren. HATSCHEK (1888) hat die Beziehungen, die zwischen der Trochophora und den Ktenophoren bestehen,

mit Nachdruck betont. Diese Beziehungen treten nun noch klarer hervor: die 8 meridionalen Nerven der Ktenophoren finden wir in den 8 larvalen radiären Nerven der Trochophora wieder und der subepitheliale Ganglienzellenplexus der letzteren ist bei den Ktenophoren von BETHE (1895) längst nachgewiesen worden. Doch muß hervorgehoben werden, daß die Scheitelplatte durchaus bilateralsymmetrisch gebaut ist, Organe entwickelt, die sämtlich in der Zweizahl vorkommen. Auffallend ist ferner die Ausbildung von Organen — Primärtentakel<sup>1)</sup> —, die nur an Tieren können zur Entwicklung gekommen sein, welche eine kriechende Lebensweise geführt haben.

Aus diesen Erwägungen können wir folgenden Schluß ziehen: Die Scheitelplatte ist in der Form, wie sie die Trochophora besitzt, typischer Annelidencharakter, oder mit anderen Worten: der bilateralsymmetrische Bau und die Organe der Scheitelplatte sind caenogenetische Bildungen.

Man kann die Frage aufwerfen, ob nicht überhaupt der bilateralsymmetrische Bau des Annelidenkörpers aus dem radiären infolge der kriechenden Lebensweise sich entwickelt hat. Diese Frage ist um so berechtigter, als wir sehen, daß der bilaterale Bau nur die definitiven Organe der freischwimmenden Larve betrifft, während die larvalen (provisorischen) eine radiäre Anordnung zeigen (Fig. 1, 2).

Den radiären Bau der Larve bedingende folgende Organe:

1. die radiären Nerven der Scheitelplatte,
2. die 4 Ganglienzellen des Plexus,
3. die 4 Körpermuskeln (und ursprünglich wohl auch
4. die Kopfnieren).

Diese Organe sind sämtlich larvaler Natur.

Bilateral-symmetrische Anordnung zeigen folgende Organe:

1. die Scheitelplatte,
2. die Schlundkommissur und
3. die Mundöffnung.

Diese Organe gehen in die Organisation des Annelids über.

Jedenfalls deuten diese Verhältnisse unabweisbar darauf hin, daß wir die Anneliden von einer radiären Stammform abzuleiten haben, die eine freischwimmende Lebensweise geführt hat. Anzunehmen, daß zwischen dieser radiären Stammform und dem bilateralsymme-

<sup>1)</sup> Die Homologie der Primärtentakel mit den Ktenophorententakeln ist von HATSCHKE (1888) diskutiert und in Zweifel gezogen worden, da es sich in dem einen Falle um kontraktile Fangarme, im anderen um Sinneshöcker handelt.

trischen, eine kriechende Lebensweise führenden Annelid eine freischwimmende bilaterale Zwischenform — das Trochozoon — aufgetreten ist. wie HATSCHKEK will, ist im Grunde genommen dem subjektiven Ermessen anheimgestellt. Wir stehen vor der Frage: Ist es wahrscheinlicher, daß der bilateralsymmetrische Bau der Anneliden (vielleicht der Zygoneuren überhaupt) schon an einer freischwimmenden Form entstanden oder erst durch die kriechende Lebensweise bedingt ist? In letzterem Falle ist die Trochophora als ein caenogenetisches, pelagisch angepaßtes Embryonalstadium anzusehen.

Auch eine derartige Auffassung der Trochophora — sie wird unter anderen hauptsächlich von E. MEYER (1901) vertreten — ändert an den Konsequenzen der so fruchtbaren Trochophora Theorie (HATSCHKEK 1888) nichts. Keineswegs glaube ich, daß wir als Zwischenformen zwischen Ktenophoren und Anneliden die Turbellarien annehmen dürfen. Dagegen scheinen mir schon prinzipielle Unterschiede der Achsenverhältnisse zu sprechen. Ich schließe mich bezüglich der Turbellarien LANGS Ansicht an, daß die dorsoventrale Achse der Turbellarien der Hauptachse der Ktenophoren entspricht. Betreffs der Anneliden hat HATSCHKEK mit aller Klarheit nachgewiesen, daß die Hauptachse der Trochophora (= Hauptachse der Ktenophoren) der Längsachse der Anneliden entspricht. HATSCHKEK glaubt, daß die Hauptachse der Trochophora eine Knickung erfahre, wodurch eben die bilaterale Symmetrie im Bau des Annelidenkörpers hervorgerufen werde. Ich erkläre mir den bilateralen Bau der Anneliden ohne Annahme einer Knickung der Hauptachse durch periphere Konvergenz der Radiomeren (Terminus nach HATSCHKEK) gegen ein Substrat.

Da ich mit der Publikation dieser Zeilen das erstmal vor die Öffentlichkeit trete, fühle ich den Drang, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. B. HATSCHKEK, für die mannigfachen Anregungen und Unterweisungen auf dem Gebiete der vergleichenden Morphologie und der theoretischen Zoologie überhaupt meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. C. J. CORI, Direktor der zoologischen Station zu Triest, unter dessen Anleitung ich den ersten Einblick in die Schönheit und Mannigfaltigkeit der marinen Fauna gewann und der mich bei meinem wiederholten Aufenthalte an der zoologischen Station in meinen Studien außerordentlich förderte, sage ich meinen Dank.

Wien, im April 1904.

## Literaturverzeichnis.

- 1868 SCHNEIDER A., Über Bau und Entwicklung von Polygordius. In: Arch. für Anat., Physiol. etc.
1878. HATSCHKE B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. In: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. I.
1886. — Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius. In: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. VI.
1887. FRAIPONT J., Le genre Polygordius. In: Fauna und Flora d. Golf. Neapel, Bd. XIV.
1888. HATSCHKE B., Lehrbuch der Zoologie.
1895. BETHE A., Der subepitheliale Nervenplexus der Ktenophoren. In: Biol. Zentralblatt, Bd. XV.
1900. GOODRICH E. S., On the Nephridia of the Polychaeta. In: Quart. Journ. of Mikr. Sc., Vol. 43.
1901. MEYER E., Studien über den Körperbau der Anneliden. In: Mitt. Z. Stat. Neapel, Bd. XIV.
1902. WOLTERECK R., Trochophora-Studien I. In: Zoologica, Bd. XIII.

## Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit der Kamera gezeichnet.

## Abkürzungen:

- B. M.* = Bauchmark,  
*d. K. N.* 1-2 = dors. Kopfnierenäste,  
*d. L. M.* 1+2 = dors. Längsmuskelband,  
*Dr. Schl.* = Drüsenschlauch,  
*Dr. Z.* = Drüsenzelle,  
*f.* = Endfibrille,  
*Fi.* = Hauptfibrille,  
*Gglz.* 1-4 = Ganglienzelle 1-4,  
*K.* = Kern,  
*K. M.* 1-4 = Körpermuskel 1-4,  
*M. m. po.* = Musculus medianus post.,  
*M. oe.* = Musculus oesophagealis,  
*M. Z.* = Muskelzellkörper,  
*N. ra.* 1-8 = Radiärnerven 1-8,  
*po. R. M.* = postoraler Ringmuskel,  
*pr. R. M.* = präoraler Ringmuskel,  
*Rü. M.* = Rückziehmuskel,  
*S. C.* = Schlundkommissur,  
*Sch. Pl.* = Scheitelplatte,  
*spf. Z.* = spindelförmige Zelle,  
*St. Z.* = Stützzelle,  
*v. K. N.* 1-2 = ventr. Kopfnierenäste,  
*v. L. M.* 1-2 = ventr. Längsmuskelband.

In den halbschematischen Fig. 1, 2, 10 ist das Nervensystem gelb, die Muskulatur grün gezeichnet.

## Tafel I.

- Fig. 1. Scheitelfeld der Larve (halbschematisch).  
 Fig. 2. Gegenfeld der Larve (halbschematisch).  
 Fig. 3. Intertrochalraum und postoraler Wimperkranz mit Ringmuskel. Flächenpräparat, ΑΡΑΤΗΥΣ Häm. I. A. Obj. 5, Komp. Ok. 8.  
 Fig. 4. Ganglienzelle, Drüsenzelle, spindelförmige Zelle. Flächenpräparat, ΑΡΑΤΗΥΣ Häm. I. A. Obj. 7, Ok. 4.

ROBERT JANOWSKY: Über die Polygordiuslarve des Hafens von Triest.

- Fig. 5. Querschnitt durch die Wimperkränze. HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Obj. 7, Komp. Ok. 8.
- Fig. 6. Ein Körpeimuskul mit seinen Verästelungen am Epithel des Scheitelfeldes. Flächenpräparat, Hämatoxylin nach VIALLANES. Obj. 5, Ok. 4.
- Fig. 7. Normale Form des Stützzellkörpers. Flächenpräparat HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Obj. 7, Ok. 4.
- Fig. 8. Stützzellkörper (normal). Flächenpräparat, HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Obj. 7, Ok. 4.
- Fig. 9. Abnorme Form des Stützzellkörpers. Flächenpräparat, HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Obj. 7, Ok. 4.

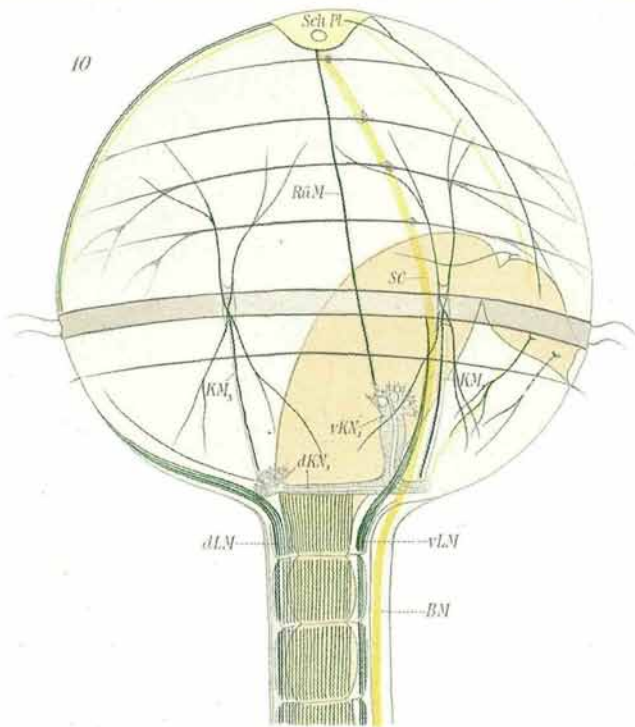
**Tafel II.**

- Fig. 10. Seitenansicht der Larve (halbschematisch).
- Fig. 11. Ganglienzellenplexus der ventralen Hälfte des Scheitelfeldes. Flächenpräparat, ΑΡΑΤΗΥΣ Hämatein I. A. Obj. 5, Ok. 4.





10



11

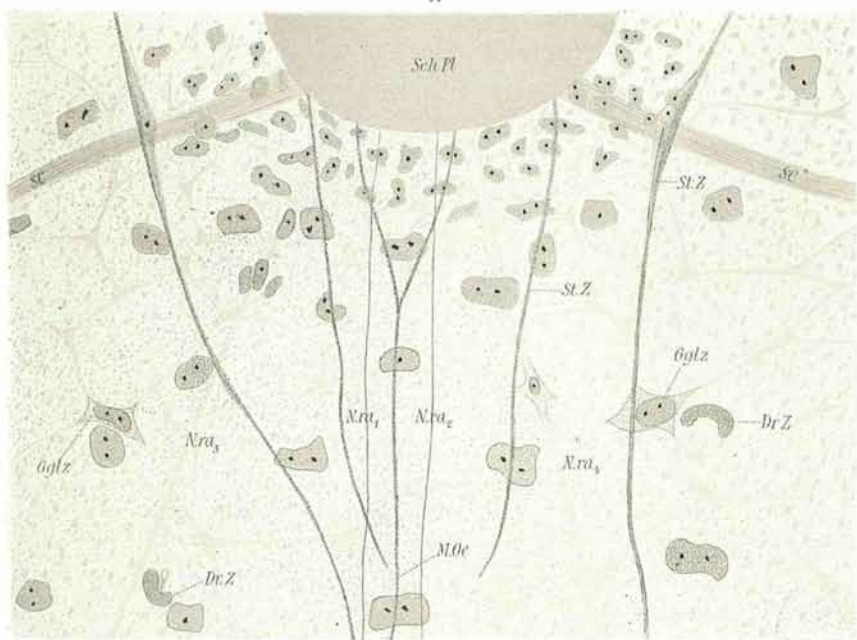
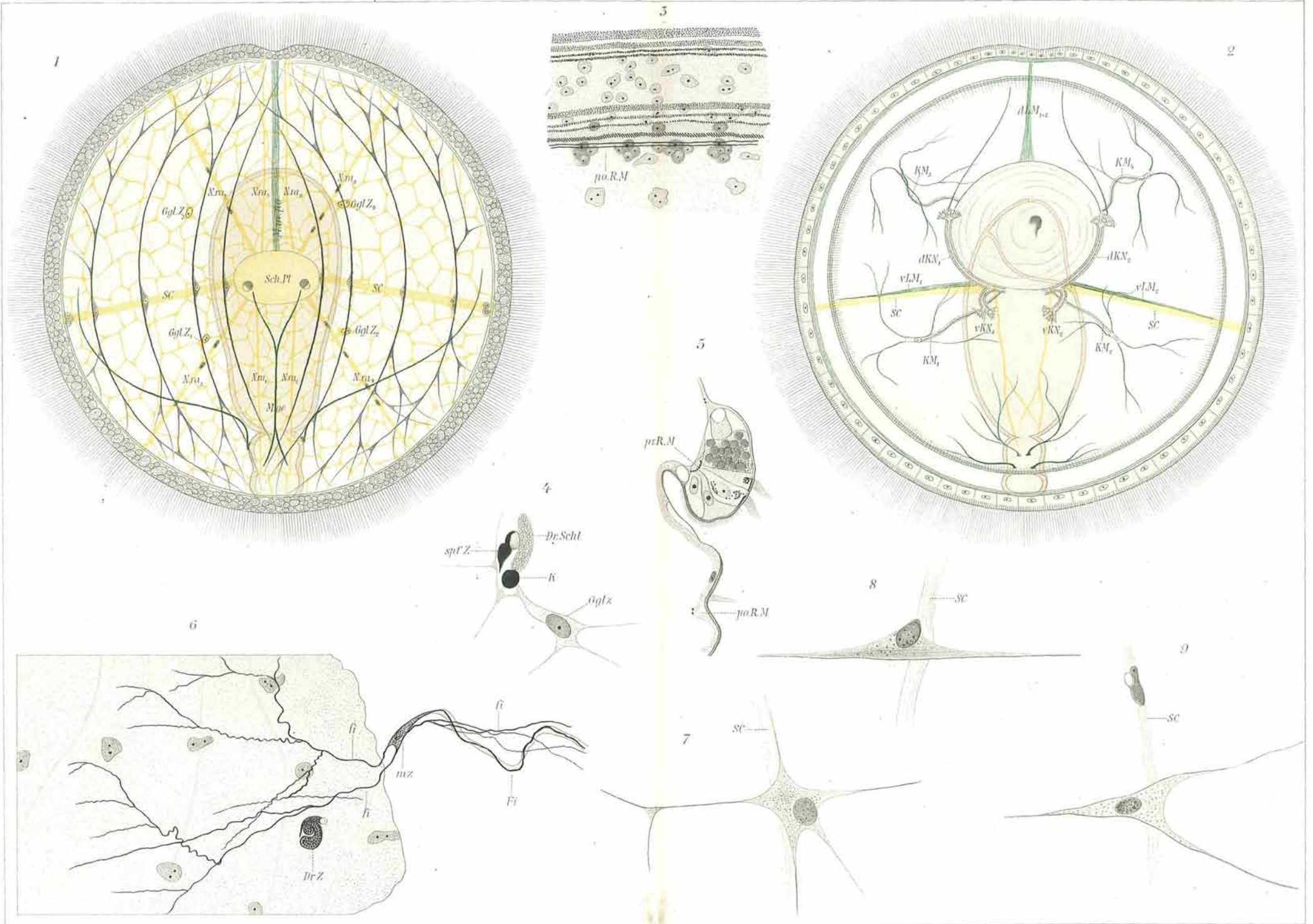


Fig. 10  
Fig. 11  
Fig. 12  
Fig. 13  
Fig. 14  
Fig. 15  
Fig. 16



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [15\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Janowsky Robert

Artikel/Article: [Über die Polygordiuslarve des Hafens von Triest. 197-212](#)