

Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms.

Von **Eduard Meyer** in Warschau.

Der vor einiger Zeit erschienene Aufsatz von C. Claus, „Zur morphologischen und phylogenetischen Beurteilung des Bandwurmkörpers“¹⁾, gibt mir Veranlassung, mit der Veröffentlichung einer von mir seit einer Reihe von Jahren gehegten und bearbeiteten Idee über den Ursprung der Metamerie bei den Anneliden, und somit auch bei den segmentierten Bilaterien überhaupt, nicht länger zu warten und dieselbe vorläufig, in allgemeinen Umrissen wenigstens, meinen Fachgenossen mitzuteilen.

Die frühere Auffassung des Bandwurmes als eines durch Strobilation entstandenen Tierstockes widerlegend, führt Claus in der zitierten Abhandlung den Nachweis, dass der gegliederte Cestodenleib von unsegmentierten Formen herzuleiten sei, indem in solchen zunächst innere Organe (Geschlechtsapparat) in metamerer Wiederholung auftraten, und dann erst eine entsprechende, äußere Gliederung erfolgte, die schließlich in der hochgradigen Individualisierung der einzelnen, zur vollkommenen Abschnürung gelangenden Teilstücke des Körpers, in der Proglottidenbildung, ihren Höhepunkt erreicht hat.

Einem ganz analogen Vorgang haben auch die Ringelwürmer meiner Ansicht nach die Metamerisation ihres Körpers zu verdanken, welche hier ebenfalls eine gewisse, nie aber vollständige Individualisierung der Segmente hervorgerufen hat und in einzelnen Fällen endlich bis zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung entartet ist.

Diese letztere Erscheinung, in welcher, falls sie bei höheren Metazoen vorkommt, ich nur einen bedeutenden Grad von Heruntergekommenheit erblicken kann, wird von den Vertretern der Lehre, dass die Segmentierung der Tiere als Knospenbildung ihren Anfang genommen habe, vielfach als ein Argument zu Gunsten dieser Hypothese verwertet. Man darf jedoch nicht vergessen, dass die Vermehrung durch Teilung unter den Anneliden entweder nur bei solchen Formen beobachtet ist, deren Habitus eine unzweifelhaft degenerative und nicht primäre Einfachheit der Gesamtorganisation erkennen lässt, oder, wo sie bei weniger vereinfachten Vertretern der Klasse auftritt, als eine fast mechanisch erfolgende Abtrennung eines größeren, durch die Anhäufung der Geschlechtsprodukte das allgemeine Gleichgewicht störenden Abschnittes der hinteren Körperstrecke erscheint; die hierbei stattfindende Neubildung des Kopfes aber kann nur als Regenerationserscheinung gedeutet werden, welche infolge der regelmäßigen, von Generation zu Generation erfolgten Wiederholung des Teilungsprozesses allmählich auf einen immer früheren Zeitpunkt

1) Arb. Z. Inst. Wien. 8. Bd. S. 313. 1889.

zurückverlegt worden war und schließlich schon zu einer Zeit beginnt, wenn die sich ablösende Körperpartie noch mit dem Muttertiere zusammenhängt.

Ferner, wäre die Metamerie bei den segmentierten Tieren ursprünglich aus einer Knospenbildung hervorgegangen, so müsste einerseits die Produktion von neuen Segmenten immer am äußersten Ende des Körpers erfolgen, oder, mit anderen Worten, das Endglied des letzteren stets das jüngsterzeugte Metamer sein, und andererseits müsste der ganze Körper nur aus vollständig gleichwertigen Folgestücken bestehen; statt dessen sehen wir aber, dass die neuen Segmente aus einer vor dem Telson gelegenen Bildungszone entstehen, dass das Telson mit der älteste Teil des Tieres ist, und dass durchaus nicht alle Teilstücke des Leibes einander entsprechen, denn weder der Kopflappen nebst Mundzone und Vorderdarm, noch das Endstück mit dem Enddarme können den dazwischen liegenden Metameren gleichgesetzt werden. Wollte man nun den Ursprung der Metamerie von einer Art Strobilation, wie sie bei den Acalephen vorkommt, herleiten, so müsste das jüngste Segment gleich auf das erste Rumpfsegment folgen, was wohl bei den gegliederten Cestoden, bei allen übrigen segmentierten Tieren aber, angefangen mit den Anneliden, keineswegs der Fall ist.

Die Heteronomie des Prostomiums, der Rumpfsegmente und des Telsons wird verständlich, ja unvermeidlich, wenn wir uns die Metameren nur auf der zwischen Kopf- und Schwanzstück gelegenen Körperstrecke, durch Gliederung dieser, also in situ entstanden denken. Wie mag sich nun aber dieser Vorgang phylogenetisch vollzogen haben?

Die Errungenschaften der neuern Zeit weisen ziemlich bestimmt darauf hin, dass alle segmentierten Tierformen, wenn wir die Cestoden hiervon ausschließen, in direkter oder indirekter Weise von den Anneliden abstammen; bei diesen also, resp. bei ihren nächsten Vorfahren wird die Metamerenbildung ihren Ursprung genommen haben. So lange man sich nun die letzteren als trochophora- oder als medusenähnliche Geschöpfe vorstellt (Hatschek, Kleinenberg), oder die Ringelwürmer, wie auch versucht worden ist (N. Wagner), von Echinodermen abstammen lassen will, so wird man wohl schwerlich der Lösung der obigen Frage näher kommen, denn stets müsste man wieder zur Knospenbildung, Strobilation oder Umschreibungen, wie: absatzweise fortschreitenden Wachstums- und Differenzierungsprozess, seine Zuflucht nehmen. Viel eher, glaube ich, gelangen wir zum Ziele, wenn wir die Anneliden von turbellarienartigen Urformen ableiten, wozu uns ihre Entwicklungsgeschichte, und da besonders die Differenzierung des Mesoderms, hinreichend Ursache gibt.

Typischer Weise finden wir bei den Anneliden als einen Hauptbestandteil des Mesoderms die beiden, von zwei Polzellen nach vorn

auswachsenden Mesodermstreifen, welche, anfangs solide Stränge bildend, nachträglich in der Rumpffregion in die paarigen, metameren Mesodermsomite zerfallen, die sich aushöhlen und so in sich die definitive Leibeshöhle entstehen lassen; es ist dieses das sogenannte sekundäre Mesoderm. Außerdem besitzen die Larven sowohl als die Embryonen der Anneliden noch ein „primäres“ Mesoderm, welches nicht nur larvale, schon vor Ausbildung der Mesodermstreifen funktionierende, sondern auch einen beträchtlichen Teil der bleibenden Organe liefert. Zu den ersteren gehören die verschiedenen einfachen Muskeln und die Exkretionsorgane der Larve, zu den letzteren auch wiederum eine Reihe von Muskeln, nämlich: die Ringmuskulatur, die Quermuskeln, die Borsten-, Dissepiment- und Mesenterienmuskeln, die spezielle Muskulatur der verschiedenen Darmabschnitte, ferner das retroperitoneale Bindegewebe, wo es überhaupt zur Ausbildung gelangt, und in gewissen Fällen die exkretorischen, von mir Nephridialschläuche benannten Teile der definitiven Nephridien. Ein derartiges Verhalten habe ich bei verschiedenen Polychätenlarven nachweisen können, und ein solches lässt sich auch aus vielen Litteraturangaben mit ziemlicher Sicherheit erschließen, wengleich in den betreffenden Quellen die resp. Deutungen vielfach andere sind. Am deutlichsten tritt der Gegensatz von dem primären Mesoderm oder embryonalen Mesenchym, wie man diese Elemente besser bezeichnen könnte, und dem sekundären oder eöломatischen Mesoderm dort hervor, wo sich zwischen Ektoderm und Entoderm eine geräumige primäre Leibeshöhle befindet, welche dann wenigstens die parietale, der Haut anliegende Mesenchympartie von den dem Darne angelagerten Mesodermstreifen scheidet; als Beispiel führe ich die *Psymmobranchus*-Larve an ¹⁾.

Zu der Zeit, wenn sich die sekundären Mesodermstreifen in die metameren Somite gliedern, haben sich die Mesenchymelemente dermaßen vermehrt, dass sie nun im Rumpfe den ganzen, von den ersteren nicht eingenommenen Raum zwischen Ektoderm und Entoderm ausfüllen, wobei sich ein Teil (die späteren Dissepiment- und Mesenterienmuskeln) zwischen die Mesodermsomite drängt, dadurch gleichsam den Zerfall der Mesodermstreifen einleitend. Zu beachten ist auch der Umstand, dass die äußere Segmentierung des Körpers erst nach jener inneren erfolgt. Auf dieser Entwicklungsstufe ist die Aehnlichkeit der Mesodermgebilde des jungen Annelids mit demjenigen

1) Vergl. hierzu meine Abbildungen auf Taf. 23 u. 24 in: Mitt. Z. Stat. Neapel, 8. Bd., 1888. Die Elemente des primären Mesoderms habe ich dort in Hinblick auf die Möglichkeit einer Zurückführung derselben auf entsprechende Gewebe der Turbellarien „Parenchym“ genannt; da jedoch mit dieser Bezeichnung der Begriff einer kompakteren Gewebsmasse verbunden ist, so ist dieselbe nicht ganz zutreffend, weshalb ich den alten Namen „Mesenchym“ wieder aufnehme.

eines erwachsenen Turbellars nicht zu verkennen: hier wie dort finden wir zwischen Darm und Haut, in einem Mesenchymgewebe eingebettet, solide oder sich aushöhlende Zellenkomplexe, hier die Geschlechtsdrüsen, dort die Mesodermsomite, von welchen in beiden Fällen die Kopffregion frei bleibt¹⁾. Meines Erachtens sind nun auch wirklich die hier verglichenen Bildungen der Anneliden und Turbellarien genetisch von einander direkt ableitbar, denn für sämtliche mesenchymatische Organe der ersteren, sowohl im larvalen als im ausgebildeten Zustande, lassen sich durchaus entsprechende Bildungen im Parenchym der letzteren namhaft machen, und die paarigen, metameren Peritonealsäcke, welche aus den Mesodermsomiten hervorgehen, die sekundäre Leibeshöhle einschließen und an bestimmten Stellen die Geschlechtsprodukte erzeugen, können als Geschlechtsfollikel mit stark vergrößerter Follikelhöhle und vielfach differenzierten Wandungen gedeutet werden²⁾. Wie in einem auf dem letzten (8.) Naturforscherkongress in St. Petersburg (Januar 1890) von mir gehaltenen Vortrage, will ich auch hier vorläufig an Stelle einer eingehenden Beweisführung meine Anschauung über die phylogenetische Entwicklung des Annelidenkörpers skizzieren.

Die Vorfahren der Ringelwürmer stelle ich mir als kräftige, räuberische Turbellarien vor, welche pelagisch lebend seiner Zeit die Meere beherrschten. Von ihren heutigen, nicht parasitierenden Stammesgenossen, den Planarien, die erst von ihnen, dann von ihren begünstigteren, jüngeren Verwandten, den Anneliden, und endlich von den Fischen und anderen raubsüchtigen Meerbewohnern in Gestein- und Pflanzenverstecke auf den Meeresboden zurückgedrängt wurden, hier eine kriechende Lebensweise führten und dadurch allmählich eine platte, breitere Leibesform mit unregelmäßigerer Anordnung der inneren Organe erhielten, unterschieden sich jene durch Gewandtheit im Schwimmen und Angreifen ihrer Beute, denn nur solche Eigenschaften konnten meiner Ansicht

1) Bei den Anneliden besitzt der Kopflappen keine eignen Mesodermsegmente, sondern erhält seine peritoneale Auskleidung, wie ich mich überall davon überzeugt habe, durch Ausdehnung der Wandungen des ersten postoralen, also Rumpfsomitenpaares nach vorn, wodurch die primäre Kopfhöhle vollständig verdrängt wird.

2) Nachdem bereits Hatschek den Gedanken ausgesprochen hatte, „die sekundäre Leibeshöhle verhalte sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüsen der niederen Formen“, versuchte R. S. Bergh die peritonealen Segmenthöhlen der Anneliden von den Geschlechtsfollikeln der Nemertinen abzuleiten, eine „Arbeitshypothese“, die er jedoch dann zu Gunsten der neuerschiedenen Kleinenberg'schen Auffassung des Mesoderms sofort vollständig aufgab. Die im Folgenden hier entworfene Anschauung hatte ich mir nun im Großen und Ganzen schon vor Veröffentlichung jener ersten Ansicht Bergh's gebildet und habe bis heute noch keinen triftigen Grund kennen gelernt, der mich hierin hätte wankend machen können.

nach eine Vervollkommnung der Organisation in aufsteigender Richtung herbeiführen. Ihr Körper war lang gestreckt, mehr rund im Querschnitt und sehr geschmeidig, wodurch die Stammeseltern der Ringelwürmer einige Aehnlichkeit mit den Nemertinen gehabt haben mögen. Doch nicht von diesen Würmern können die Anneliden abgeleitet werden, da die ersteren unstreitig einen später sehr veränderten, durch ganz eigenartige Charaktere (Rüssel, Blutgefäßsystem, Exkretionsorgane) ausgezeichneten Seitenzweig bilden, obgleich auch bei ihnen noch einige von jenen gemeinsamen, pelagischen Vorfahren übernommene, innere Organisationsverhältnisse erhalten sind, die uns für die morphologische Beurteilung des Annelidenkörpers sehr wertvolle Anhaltspunkte bieten können.

Im Körperparenchym, welches von kräftigen Muskelsystemen teils umgeben, teils durchsetzt war, befanden sich die Geschlechtsdrüsen, die ursprünglich im Jugendzustande als ein einziges Paar kompakter Zellstränge, in der Reife aber langer, hohler Schläuche erschienen und am hinteren Körperende mit einem Paar einfacher Hautporen nach außen mündeten. Es ist begreiflich, dass diese von Eiern oder Sperma strotzenden Organe zu gewissen Zeiten die Gelenkigkeit des ganzen Körpers sehr beeinträchtigen mussten; sie werden nun aber infolge eben dieser durch übermäßige Anfüllung mit Geschlechtsprodukten bedingten Starrheit den stets wiederholten Anstrengungen der Tiere, ihre gewöhnliche Beweglichkeit wieder zu erlangen, schließlich unterlegen sein und sich in kleinere Drüsen zerklüftet haben. Somit würden es also die schlängelnden Schwimmbewegungen der turbellarienartigen Vorfahren der Anneliden gewesen sein — denn nur so können wir uns die schnelle Ortsveränderung eines langen Wurmkörpers im Wasser denken —, welche den Zerfall der beiden ursprünglich einheitlichen, langgestreckten Genitalschläuche in zwei Reihen gleichgroßer Folgestücke verursacht haben. Bei diesem Vorgange mögen nun höchst wahrscheinlich auch noch gewisse, speziell jener Bewegungsart gewidmete Muskelpartien des transversalen und dorso-ventralen Systems aktiven Anteil genommen haben, indem sie durch ihre Kontraktionen die noch ungetheilten Genitaldrüsen fortwährend einschnürten. Die so entstandenen, hintereinander folgenden Geschlechtsdrüsen, die sich behufs Erhaltung des Gleichgewichtes symmetrisch zu beiden Seiten des Darmkanals anordneten, gaben nun weiter innere, metamere Zentren ab, um welche sich die übrigen, bis dahin diffus im und am Körper verteilten Organe ebenfalls metamer gruppieren. Den letzteren Prozess denke ich mir in der Weise, dass bei allmählicher Zunahme der Haut an Stärke und Festigkeit, vielleicht grade durch Ausscheidung einer nur wenig elastischen Cuticula, auch wieder infolge der schlängelnden Schwimmbewegungen,

an der Oberfläche sich Ringfurchen mit dünneren Integumentpartien bildeten; ihnen war nun von den Geschlechtsfollikeln, welche sich während der Reife ausdehnten und daher den Körper in gleichmäßigen Intervallen auftrieben, von vornherein ein ganz bestimmter Platz, nämlich zwischen zwei successiven Geschlechtsdrüsenpaaren, angewiesen. In den derart abgegrenzten, segmentalen Leibesbezirken gelangte dann je ein gewissermaßen zentral gelegenes Paar der übrigen Organe zu stärkerer Ausbildung und machte dadurch alle weiteren Homologa in seinem Segmente überflüssig, welche nach und nach der gänzlichen Rückbildung anheimfielen. Dieses war meiner Meinung nach der Ursprung der Metamerie¹⁾.

Indem nun aus den Lücken des Parenchyms, welche wahrscheinlich zunächst um den Darm herum zu einem größeren Sinus sich vereinigten, Lymphe in das Innere der paarigen, metameren Geschlechtsdrüsen, zur Ernährung der in ihnen flottierenden, sich entwickelnden Genitalprodukte, in gesteigertem Maße aufgenommen wurde, dehnten sich die Follikelhöhlen immer mehr aus und verwandelten sich auf diese Weise in die paarig und segmental gekammerte, sekundäre Leibeshöhle. In den epithelialen Wandungen behielten nur gewisse, als die späteren, eigentlichen Geschlechtsdrüsen der Anneliden erscheinende Stellen die Fähigkeit bei, Ei- oder Samenmutterzellen zu produzieren, während der übrige Teil derselben, zuerst eine Art indifferenten Follikelepithels darstellend, unter zunehmender Abflachung seiner Elemente an die inneren Organe und Gewebe angepresst wurde und diese schließlich in Gestalt eines Peritoneums umhüllte. Hierbei kamen auch, unter Einschließung eines Teils der schon früher vorhandenen dorsoventralen Parenchymmuskeln zwischen die medialen Wände eines Paares und zwischen die vordern und hintern Wände zweier aufeinander folgenden Segmenthöhlenpaare, die hämalen und neuralen Darmmesenterien und die Dissepimente zu Stande.

Von der primären Leibeshöhle, welche bei den Vorfahren der Anneliden vermutlich als ein ganz unregelmäßiges, aus Lücken und Spalten im Körperparenchym zusammengesetztes Lymphbahnsystem auftrat, wurde bei der Ausdehnung der Geschlechtsfollikel der größte Teil gänzlich ausgefüllt, und nur ein relativ geringer Rest blieb als

1) Während ich dieses schreibe, gelangt mir das neuerschienene „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere“ von E. Korschelt und K. Heider in die Hände. Hier finde ich ebenfalls die Ansicht vertreten, dass „durch terminales Längenwachstum zunächst eine ungliederte, langgestreckte Stammform erreicht wurde, worauf der Gesamtkörper durch eine Umordnung der einzelnen Organe gleichzeitig in eine größere Anzahl von Segmenten zerfällt wurde“. Die „seitlich schlängelnde Bewegung“ hat auch ihrer Meinung nach solch einen Vorgang hervorgerufen, indem sie zur „Ausbildung alternierender Regionen größerer und geringerer Beweglichkeit“ am Körper geführt haben müsse.

definitives Blutgefäßsystem übrig. Da die Cölomsäcke anfangs jedenfalls abgerundet waren, so lehnten sich ihre Wände nicht gleich mit ihrer ganzen Oberfläche an den Darm, an die Haut und an die benachbarten Homologa an, sondern es mussten ganz bestimmte Räume, nämlich: intersegmental unter dem Integument — transversale Ringbahnen, und über und unter dem Darne, zwischen den rechten und linken Mesenterienblättern — je ein mit jenen kommunizierender, medianer Längskanal frei bleiben, zu welchen sich noch der erwähnte Darm sinus gesellte. So würde die oben geschilderte Entstehungsweise der segmentierten, sekundären Leibeshöhle zugleich die Bildung und Anordnung der Hauptteile des Gefäßsystems als natürliche, aus den gegebenen Raumverhältnissen resultierende Folge mit sich gebracht haben.

Von den peritonealen Bildungen der Anneliden verdienen ein ganz besonderes Interesse die neuralen und hämalen Längsmuskelfelder infolge der Schwierigkeit, die Ursachen ihres ersten Auftretens zu erraten. Hierüber habe ich mir nun folgende, bis jetzt allerdings durchaus hypothetische Ansicht gebildet. Einen Teil der nicht produktiven Elemente der Genitaldrüsenwandung denke ich mir als Epithelmuskelzellen, deren Zellkörper im epithelialen Gefüge der Follikelwand eingereiht waren, und deren distale, tangential zur Drüsenoberfläche in zwei Enden ausgezogenen, fibrillären Teile durch ihre Kontraktion einen Druck auf den Inhalt der Follikelhöhle auszuüben hatten, sich also ursprünglich bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte thätig erwiesen. Nachdem dann die Follikelwände sich an Integument und Darm dicht angelegt und hier angeheftet hatten, konnten jene Follikelmuskeln nicht mehr als solche funktionieren und verschwanden bis auf die bekannten Längsfelder an der äußeren Körperwand, welche anfangs hier die primäre Längsmuskulatur verstärkten, um sie dann später völlig zu substituieren.

In der fertigen Organisation der heutigen Ringelwürmer werden wir demnach, vielleicht mit Ausnahme der Hirudineen, vergeblich nach einer primären, longitudinalen Stammesmuskulatur suchen, dafür aber sind gewiss alle, vom embryonalen Mesenchym stammenden Muskeln, wie sie im obigen aufgezählt wurden, unter entsprechender Umgestaltung von den parenchymatösen Ahnen übernommen worden. Hierher gehören nun auch die für die Anneliden so charakteristischen Quermuskeln, welche bei den guten Schwimmern besonders stark entwickelt sind, zur Verstärkung der Schwimmbewegungen von den intraseptalen Muskelpartien her in horizontaler Richtung in die Segmenträume hineingertücht sein mögen und dadurch eine Untereinteilung des Cöloms in Darm- und Nieren- oder Lateralkammern verursacht haben¹⁾. Aus dem Parenchym stammt ferner das bei

1) Da die sogenannten Urwirbel der Vertebraten allem Anscheine nach den Lateralkammern der Ringelwürmer entsprechen, so hätten wir somit

Anneliden allerdings nur sehr spärlich auftretende retroperitoneale Bindegewebe, welches in einzelnen Fällen in Gestalt eines knorpelartigen Stützgewebes einen durchaus parenchymatösen Charakter trägt, und schließlich wohl noch die in den Blutgefäßen, also in einem Reste der primären Leibeshöhle, schwimmenden Blutkörperchen¹⁾.

Als zum Parenchym gehörig rechnet man gewöhnlich auch das Exkretionssystem der Plathelminthen. Dass einem Teile desselben die Larvennieren der Anneliden homolog sind, wird wohl kaum noch jemand bezweifeln, doch möchte ich, wie das ja ähnlich bereits verschiedentlich gethan wurde, auch die definitiven Nephridien von jenen Organen der Turbellarien herleiten, wozu mich hauptsächlich das Vorkommen segmental angeordneter primärer Nephridien bei manchen Larven (2 Paar bei *Polygordius*, 5 Paar bei *Nereis* und *Dinophilus*, sowie die hier und da unzweifelhaft gesonderte, nicht vom Peritoneum herrührende Anlage der mittleren, exkretorischen Abschnitte der bleibenden Organe (z. B. bei *Psygmorebranchus*) bestimmt. Besonders betont sei jedoch, dass ich dabei die Angaben über vorkommende Längskanäle bei Anneliden, jene bezüglich *Polygordius*, weil sie bei allen Nachuntersuchungen von keinem noch bestätigt werden konnte, und die meinige, *Lanice* betreffend, da hier viel eher ein ganz sekundäres als ein ursprüngliches Verhalten vorliegt, gegen meine eigne frühere, wenn auch nicht veröffentlichte Ansicht, ganz aus dem Spiel lassen möchte. Dennoch glaube ich für mein Teil, trotz aller, mit ganz unnötigen und ungebührlichen Zuthaten geschmückten Bekräftigungen dieser Auffassung durch Bergh, nach wie vor, dass die Nephridialschläuche als Teilstücke eines Paares von Längskanälen, wie sie die Turbellarien haben, aufzufassen sind, in welchen infolge intersegmentaler Körpereinschnürungen die Exkretionsflüssigkeit sich staute und daher zunächst die Bildung metamerer Ausmündungen hervorrief, wonach erst eine endgiltige Zerlegung derselben in segmentale Abschnitte erfolgen konnte. Zu diesen ursprünglich noch nach innen geschlossenen, mit feineren Nebenästen und Endzellen ausgestatteten Kanälen kamen bei den Anneliden neue Bildungen in Gestalt der peritonealen Trichter hinzu, wodurch die Funktionsweise der Organe sich allmählich bedeutend, wenn auch nicht radikal änderte, und der ganze, frühere

auch deren Ursprung in letzter Instanz auf die Schwimmart der Anneliden-vorfahren, resp. auf die Ausbildung jener spezifischen, transversalen Schwimm-muskulatur zurückzuführen.

1) Einen morphologischen Gegensatz zu diesen eigentlichen Blutkörperchen bilden die im Cöloem enthaltenen Lymphkörperchen, welche vom Peritoneum herrührend, gewissermaßen als sekundäre Leukocyten erscheinen und möglicherweise genetisch mit den Geschlechtsprodukten, ähnlich wie mit diesen bei den Plathelminthen die zelligen Produkte der Dotterrüden, verwandt sind.

Endapparat als überflüssig schließlich verschwand. Was nun die ursprüngliche Bedeutung der Nephridialtrichter betrifft, so sei daran erinnert, dass die Gliederung des einst einheitlichen Geschlechtsdrüsenpaares auch das Auftreten einer den metameren Gonaden entsprechenden Anzahl paariger Ausführwege für die Geschlechtsprodukte nach sich ziehen musste. Ähnlich wie bei Nemertinen werden diese als zentripetale Aussackungen der Follikelwandungen erschienen sein; bei manchen Formen mögen sie nun, statt direkt an die Haut zu gelangen, auf die metameren Nierenschläuche gestoßen sein, sich mit diesen verbunden haben, um durch sie Eier und Sperma aus dem Körper zu schaffen und auf diese Weise zu Nephridialtrichtern geworden sein ¹⁾.

Inbezug auf die ektodermalen Bildungen möchte ich mich hier möglichst kurz fassen und mir ihre eingehendere Besprechung für meine ausführliche Arbeit vorbehalten.

Das definitive Nervensystem der Anneliden ist meiner Meinung nach unbedingt von dem bei Turbellarien vorkommenden Verhalten ziemlich direkt abzuleiten, wobei wir annehmen müssen, dass sich die Zusammensetzung der Hauptzentren aus kleineren, um gewisse Sinnesorgane entstandenen Ganglien, wie es die Ontogenie der Ringelwürmer zeigt, vermutlich schon bei den parenchymatösen Vorfahren vollzogen hatte. Das ganze larvale System aber, mit Einschluss der Wimperingnerven und seiner Ganglien, halte ich für eine besondere Modifizierung eines noch älteren ursprünglich diffusen, subkutanen Nervenzellengeflechtes. Dementsprechend würden auch die Wimperinge in meinen Augen durchaus nicht die Bedeutung haben, welche man ihnen vielfach zugeschrieben hat, sondern ebenso wie die Larvenform selbst, nur eine sekundär erworbene Eigentümlichkeit zu pelagischer Lebensweise gezwungener Embryonen sein.

Charakteristisch sind für die Anneliden die Borstenapparate, doch kommen auch schon bei Turbellaren ähnliche, wenngleich ganz oberflächlich gelegene Hautbildungen vor, wie z. B. bei der von v. Graff beschriebenen *Enantia spinifera*. Aus solchen anfangs unregelmäßig verteilten Hautbewaffnungen mögen die echten Chätopodien sich entwickelt haben. Bemerkenswert ist dabei der Umstand, dass bei *Enantia* die Cuticulabaken lateral am ganzen Körperande

1) Seiner Zeit hat Bergh die Idee ausgesprochen, dass die definitiven Nephridien der Anneliden ursprünglich von Geschlechtsfollikelwandungen herrührende Ausführungskanäle der Geschlechtsprodukte waren; meiner Ansicht nach hat dieser Gedanke nur in der obigen begrenzten Anwendung, allein mit Bezug auf die Nephridialtrichter, seine Berechtigung. Ubrigens müsste Bergh mit der Anerkennung der Kleinenberg'schen Auffassung des Mesoderms, konsequenter Weise, auch jene Ansicht aufgegeben haben, denn nach Kleinenberg gibt es keine mit den Gonaden der Nemertinen vergleichbaren Mesoderm-somite; dennoch behauptet er seine Ansicht über die Nephridien der Anneliden unverändert beibehalten zu haben, was nun freilich einer Erklärung bedürfte-

mit alleiniger Ausnahme der Kopfreion auftreten, wie denn auch die Chätopodien ganz ausschließlich dem Rumpfe der Ringelwürmer zukommen.

Die Kopftentakel und Rumpfcirren können wir uns als Ausstülpungen besonders empfindungsfähiger Integumentpartien entstanden denken. Indem in solche hohle Körperfortsätze Gefäßschlingen mit hineingezogen wurden, erhielten sie die Befähigung, dem Körper zugleich als Atmungsorgane zu dienen. Wenn nun am Rumpfe gerade die dorsalen Cirren oder Teile von ihnen sich zu echten Rückenkienem ausbildeten, so wird das darin seinen Grund haben, dass diese bei gelegentlicher Fortbewegung des Wurmes auf fester Unterlage am wenigsten Verletzungen ausgesetzt waren, also auch eine für das Atmen notwendige Verdünnung ihres Integumentes zulässig war, während die ventralen Anhänge weit mehr mit dem Substrat in Berührung kamen und daher zu Trägern eines gesteigerten Tastsinnes wurden.

Am Darmtraktus ist es vor allem der Schlundapparat der Ringelwürmer, dessen Entstehen eine besondere Erklärung zu erfordern scheint, doch gestaltet sich auch hier die Sache ziemlich einfach, wenn wir uns denselben als eine ursprünglich ringförmige, vorstülpbare Partie des Vorderdarmepithels mit radiär auf dieselbe gestellten, nach außen von muskulären Ring- und Längsfaserschichten bedeckten Muskelzellen denken, ähnlich wie wir das bei vielen Anneliden noch finden; ein solches Verhalten lässt sich unschwer vom Turbellarienschlunde ableiten. Eine Zahnbewaffnung aber und deren Verlegung in spezielle Aussackungen des Schlundes sind jedenfalls Errungenschaften einer spätern Zeit in der Stammesgeschichte unserer Würmer. Ueber die phylogenetische Entwicklung der übrigen Darmabschnitte lässt sich im Allgemeinen nicht viel sagen, nur so viel möchte wahrscheinlich sein, dass die turbellarienartigen Vorfahren der Anneliden keinen verzweigten Mitteldarm hatten, wie die heutigen Planarien, welche sich einen solchen wohl erst zugleich mit der Abplattung und Verbreiterung ihres Körpers erworben haben werden, sondern ähnlich den Nemertinen ein einfaches, hinten mit einem After endendes Darmrohr hatten.

Als eine direkte Schlussfolgerung aus der hier in allgemeinen Umrissen dargestellten Urgeschichte des Annelidenkörpers resultiert eine ganz bestimmte Auffassung von der morphologischen Bedeutung des Mesoderms, wie ich sie auch schon in meinen oben erwähnten Vortrage ausgesprochen habe.

Wenn nämlich bei den Anneliden die Peritonealsäcke nebst allen Derivaten, sowie den Segmenthöhlen in ihnen, von den Geschlechtsdrüsen ihrer Vorfahren abzuleiten sind, so wird auch den ontogenetischen Entwicklungsstadien jener, den Mesodermsomiten und Mesodermstreifen, und schließlich, konsequenter Weise, auch ganz allgemein

dem sekundären oder cölomatischen Mesoderm aller Metazoen, die ein solches besitzen, die ursprüngliche Bedeutung von einem Geschlechtsgewebe, von Gonaden, zukommen müssen¹⁾.

Doch wie könnten Bildungen, die allem Anscheine nach bald vom Ektoderm, bald vom Entoderm aus entstehen, phylogenetisch denselben Ursprung gehabt haben? Ueber diese Schwierigkeit hilft uns, bei richtiger Verwertung, die geistreiche Idee Kleinenberg's hinweg, „dass die Geschlechtszellen nicht von den Keimblättern herrühren; sie bestanden nämlich“, so sagt er weiter, „schon gesondert in den locker gefügten und von gleichartigen Zellen zusammengesetzten Vorfahren der Cölenteraten, bevor die Anordnung der Zellen in Ektoderm und Entoderm vollzogen war“. Statt „Cölenteraten“ möchte ich hier bloß „Metazoen“ setzen, da ich mir jene radiären Wesen nicht als die Urahnen der Bilaterien, sondern nur als Tierformen vorstellen kann, deren Körperbau durch frühere, fest-sitzende Lebensweise diese besondere Umgestaltung erfahren hat, wie das wohl überhaupt bei allen Tieren mit radiärer Symmetrie der Fall gewesen sein möchte.

Solche Urgeschlechtszellen nun werden die Anlagen des sekundären oder cölomatischen Mesoderms ursprünglich gewesen sein und gehören daher ebenso keinem von den beiden primären Keimblättern wirklich an, sondern sind bloß am Anfange der ontogenetischen Entwicklung der Metazoen eine Zeit lang zwischen die Elemente des einen oder des anderen Blattes einfach eingeschaltet, wo wir sie von ihrer Umgebung nur nicht zu unterscheiden vermögen. Dabei ist es einerlei, ob sie nachher als „Polzellen“ in die primäre Leibeshöhle hineinrücken oder vorläufig in ihrer ersten Umgebung verharrend, entweder von hier aus in das Blastocöl hineinwuchernde Zellkomplexe liefern oder sich in situ vermehrend zuerst epitheliale Flächenbezirke

1) Einen der besten Beweise dafür würde der Fall liefern, wo das sekundäre Mesoderm beim vollständig entwickelten Tiere in den Aufbau der Geschlechtsdrüsen ganz und gar aufginge. Solch ein Fall scheint nun thatsächlich vorzuliegen, indem nach der Darstellung von S. F. Harmer beim Männchen von *Dinophilus taeniatus*, einer neuen Art jener annelidenlarvenähnlichen Geschöpfe, zwei in der primären Leibeshöhle befindliche, den Mesodermstreifen vergleichbare, solide Zellstränge sich in den nach vorne zu zweiteiligen Hoden verwandeln, dessen geräumigen Hohlraum der Autor durchaus zutreffend als Homologon der sekundären Leibeshöhle der Anneliden betrachtet. Dagegen aber könnte die Angabe Kleinenberg's, dass bei *Lopadorhynchus* die Geschlechtsdrüsen direkt, durch Einstülpung aus dem Ektoderm entstehen, einen sehr starken Gegenbeweis abgeben, doch habe ich mich durch eigne Beobachtungen an demselben Objekte überzeugt, dass hier ein Irrtum vorliegt, und dass die besagten Organe, wie gewöhnlich, sich vom Peritoneum aus bilden.

bilden, welche sich nachträglich in toto aussacken und absehtüren¹⁾. Hiernach wird wenigstens für das cöломatische Mesoderm der Streit, ob es vom Ektoderm oder Entoderm herrührt, ganz und gar überflüssig. Da die Urgeschlechtszellen ursprünglich wohl auf der Grenze zwischen dem äußeren und inneren Blatte lagen, wo ihnen zugleich günstige Ernährungsbedingungen und die Möglichkeit geboten war, ihre Derivate auf dem kürzesten Wege ins Freie zu befördern, so konnten sie später von hier aus eben so leicht ins Ektoderm wie ins Entoderm geraten.

Nun bleibt uns noch die Erörterung der Frage nach der ursprünglichen Bedeutung des embryonalen Mesenchyms. Wiederum kann uns hier, wie mir scheint, die Entwicklungsgeschichte der Anneliden und vor Allem derjenige Bildungsmodus des primären Mesoderms auf den richtigen Weg führen, wie er bei *Lopadorhynchus* und noch manchen anderen Polychäten vorkommt. Außer der paarigen, im Ektoderm befindlichen Anlage zu beiden Seiten des Afters, welche nach Kleinenberg die Hauptneuromuskelanlage des Rumpfes für den Bauchstrang und die definitiven Mesodermgebilde darstellt, in welcher aber meiner Ueberzeugung nach zwei verschiedene, nur dicht zusammengedrückte Bildungsheerde, nämlich die des bleibenden Rumpfnervensystems und die des sekundären Mesoderms enthalten sind, gibt es hier noch eine ganze Reihe von Kleinenberg auch als Neuromuskelanlagen gedeuteter Stellen im Ektoderm, welche nach meiner Auffassung das Mesenchym, in diesem speziellen Falle allerdings nur durch Mesenchymmuskeln repräsentiert, liefern. Bei der Untersuchung der *Lopadorhynchus*-Larve fand ich nun noch mehr solcher Mesenchymanlagen als mein Vorgänger, und zwar in der Regel ungefähr dort gelegen, wo die aus ihnen hervorgehenden Elemente nachher als Muskeln ihre Anheftung am Ektoderm haben. Dieser Befund und der Umstand, dass bei anderen Formen vom primären Mesoderm außer Muskeln noch Bindegewebe, die larvalen und Teile der definitiven Exkretionsorgane, sowie der primären Leibeshöhle angehörige Wanderzellen (primäre Leukoeyten) und wahrscheinlich die echten Blutkörperchen herrühren, dass solche Wanderzellen, wie z. B. bei den Echinodermen, auch vom Entoderm aus gebildet werden können, legen uns die Schlussfolgerung nahe, dass das embryonale Mesenchym morphologisch keine einheitliche Bildung ist, sondern vielmehr die Summe von undifferenzierten Anlagen sehr verschiedener Organe

1) In ähnlicher Weise hat Rabl vor Kurzem gezeigt, wie die Cölo-divertikel des Urdarmes auf die aus Polzellen entstehenden Mesodermstreifen zurückzuführen seien, und uns somit, ob nun sein „Zahlengesetz“ zutrifft oder nicht, eine wertvolle Erklärung für die anscheinend so verschiedene Entwicklungsweise der gleichen Bildung gegeben; durchaus im Irrtum aber befindet er sich, wenn er beweisen zu können glaubt, dass das Mesoderm überall vom Entoderm seinen Ursprung nimmt.

und Gewebe vorstellt, welche ursprünglich ganz unabhängig von einander, dort wo eben nötig, vom Ektoderm oder vom Entoderm aus entstanden waren.

Nicht so leicht ist es aber sich zu erklären, woher in so vielen Fällen die Mesenchymgebilde durch Auswanderung von Zellen aus dem embryonalen Cölomepithel ihren Ursprung nehmen. Hier könnte man nun annehmen, dass die verschiedenen Bestandteile des Mesoderms sich allmählich zu einer gemeinsamen Anlage vereinigt hätten. Es könnten dabei dort, wo das ganze Mesoderm durch Aussackung oder durch Auswucherung von einem der beiden primären Keimblätter sich bildet, die mesenchymatösen und cölomatischen, ihrem Aussehen nach noch gleichartigen Embryonalelemente einfach untereinander gemengt sein; wo seine Anlage aber durch ein einziges Paar von Polzellen repräsentiert ist, müssten diese letzteren als frühzeitig in das Plastocöl hineingertückte Furchungskugeln aufgefasst werden, welche die zukünftigen Anlagen des primären und sekundären Mesoderms noch ungesondert in sich enthalten. Da das Mesenchym hier und da auch seine besonderen Polzellen hat, — denn also solche müssen wir die Whitman'schen und Wilson'schen Nephroblasten und äußeren Telo-blasten einiger Hirudineen und Oligochäten nach den neueren Beobachtungen von Bergh an Lumbricinen deuten — so könnten jene Mesoderm-polzellen, welche in der Folge das primäre und sekundäre Mesoderm liefern, früher einmal Furchungszellen gewesen sein, die durch Teilung sowohl den Mesenchympolzellen als den Polzellen des cölomatischen Mesoderms den Ursprung gaben, bei denen aber später diese Teilung unterblieb.

Die vorliegende durchaus skizzenhaft gehaltene Darstellung meiner Anschauung vom Mesoderm sei nun dahin resumiert: Aehnlich wie Kleinenberg will, ist das gesamte Mesoderm nicht als eine einheitliche, den beiden primären Keimblättern gleichwertige Bildung, sondern als ein Anlagenkomplex sehr verschiedener, einst ganz unabhängig von einander entstandener Organe zu betrachten, dagegen kommt aber einem Hauptbestandteile desselben, dem sog. sekundären cölomatischen Mesoderm oder dem peritoneo-genitalen Embryonalgewebe, wie ich es nennen möchte, im Gegensatze zum embryonalen Mesenchym, die Bedeutung eines Primitivorganes, nämlich eines ursprünglichen Geschlechts- oder Gonadengewebes zu, welches aus den keinem Keimblatte angehörigen Urgeschlechtszellen der ältesten vielzelligen Tiere hervorgegangen ist.

Warschau. April 1890.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1890-1891

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer Eduard

Artikel/Article: [Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. 296-308](#)