

# Vergleichend-anatomische Polychätenstudien

von

Dr. Otto Storch,

Assistenten am II. zoologischen Institut der Universität Wien.

(Mit 3 Tafeln und 8 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Juli 1913.)

## Einleitung.

Für die vorliegende Arbeit, die ich hiermit zu einem vorläufigen Abschluß gebracht habe, habe ich die erste Anregung meinem verehrten Chef, Herrn Hofrat Hatschek, zu verdanken, der mich auf das Vorkommen eines interessanten Polychäten, des Amphinomiden *Hermodice carunculata*, in den Küstenregionen von Cerigo, dem antiken Kythera, einer der Jonischen Inseln, und von Kreta aufmerksam machte, wo dieser auf der »Pola«-Expedition aufgefunden wurde. Die Amphinomiden haben in den nördlichen Meeren nur sehr wenige Vertreter, während sich ihr Formenreichtum vor allem auf die tropischen Meere zu beschränken scheint. Dies ist wohl der Hauptgrund, weshalb sie in bezug auf ihre anatomischen Verhältnisse bis heute noch keiner eingehenden Untersuchung gewürdigt worden sind, obwohl schon ihre äußere Morphologie darauf hinzuweisen schien, daß hier außerordentlich interessante Probleme in morphologischer wie auch embryonalgeschichtlicher Hinsicht aufzudecken wären.

Ich habe es der hohen Munifizienz der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien zu verdanken, daß sie es mir durch Gewährung von Subventionen ermöglichte, auf zwei Reisen nach Cerigo im Sommer 1910 und Frühjahr 1911

das nötige Material dieses interessanten Meereswurmes mir in genügender Menge zu verschaffen, wie auch das Tier lebend zu studieren, wobei ich auch Gelegenheit fand, die übrige reiche Polychätenfauna der Küstenregionen kennen zu lernen. Ich erlaube mir, auch an dieser Stelle der hohen Kaiserlichen Akademie nochmals meinen Dank dafür auszusprechen.

Meine ursprüngliche Absicht, *Hermodice* in monographischer Weise zu behandeln, mußte ich im Laufe der Untersuchungen fallen lassen, da sich herausstellte, daß wir in den Amphinomiden einen in anatomischer Beziehung völlig neuen Polychäentypus vor uns haben. Ich habe es deshalb für die erste und wichtigste Aufgabe gehalten, diesen Typus in Zusammenhang mit den übrigen, schon bekannteren Polychätenformen zu bringen, wozu eingehende Untersuchungen vergleichend-anatomischer Natur sich als notwendig erwiesen. Ich habe dazu zwei Organsysteme, das metamere Nervensystem und den podialen Apparat, verwendet, auf deren große systematische Bedeutung ich erst durch das Studium von *Hermodice* aufmerksam geworden bin. Sie sind bis heute fast ganz unberücksichtigt geblieben. Die Natur dieser Untersuchungen bringt es mit sich, daß ich in ausführlicher Weise auf die schon vorhandene Literatur über die Anatomie der Polychäten zurückgreifen mußte. Ich habe diese deshalb, soweit sie nicht auf spezielle, sondern auf vergleichende Anatomie der Polychäten Bezug hat, im ersten Kapitel eingehend und kritisch im Zusammenhang durchgesprochen und dabei auch Gelegenheit genommen, vor allem auf das interessante Problem der Stellung der Archianneliden zurückzukommen, das sich nach meiner Ansicht immer mehr klärt und wohl auf eine baldige endgültige Lösung Aussicht hat.

Durch die Untersuchungen über den Bau der Podien auf ihre Wichtigkeit aufmerksam geworden, fand ich es notwendig, auch ihre Funktion näher kennen zu lernen, die Lokomotionsweise zu studieren, wozu schon durch die Arbeiten Eisig's und Bohn's ein bedeutender Anfang gemacht war. Ich ging zu diesem Zwecke im Sommer 1912 nach Lissa in Dalmatien, wo ich einige schöne und ergebnisreiche Wochen im Leuchtturmwärterhaus auf dem Scoglio Hoste verbrachte und die

mir gesetzte Aufgabe zur Ausführung bringen konnte. Ich will es an dieser Stelle nicht versäumen, der Leuchtturmwärterfamilie Illič, die mir diesen idyllischen Aufenthalt in jeder Weise angenehm zu gestalten trachtete, in dankbarer Erinnerung zu gedenken.

Erwähnen will ich noch, daß nun auch *Hermodice* auf den »Najade«-Fahrten, die jährlich viermal vom »Verein zur naturwissenschaftlichen Erforschung der Adria« veranstaltet werden, von Herrn Prof. Cori an unseren heimatländischen Küsten aufgefunden wurde, und zwar in den südlichen Gebieten der Adria, bei Busi, Pelagosa, Lissa und an anderen Stellen.

Das übrige Polychätenmaterial, das ich zu meinen Untersuchungen benötigte, habe ich zum Teile schon in konserviertem Zustande, zum Teile noch in lebenden Exemplaren von der k. k. Zoologischen Station in Triest und von der Zoologischen Station in Neapel beigelegt bekommen, wofür ich auch hier meinen Dank ausspreche.

## I. Kapitel.

### Der heutige Stand der vergleichenden Anatomie der Polychäten.

Es gibt kaum eine andere Gruppe im Tierreich, die, obwohl ihre Zusammenfassung allen natürlich und unanfechtbar erscheint, dennoch in ihren Gattungen und Familien eine so große, fast unübersehbare Mannigfaltigkeit der anatomischen Ausbildung und der biologischen Verhältnisse erreicht, wie wir es bei den Polychäten finden. Es gibt frei am Meeresgrunde, auf den verschiedensten Substraten desselben, auf den mannigfaltigen Arten seines Algenteppechs umherschweifende, solche, die die verschiedensten Geheimwinkel, von Muscheln und Schwämmen, in die Felsentrümmer der Litoralregion gebohrte und von Schlamm und Detritus erfüllte Löcher bewohnen, solche, die die Kanäle von Schwämmen bevölkern, andere, die auf den reichlebigen Lithothamniengründen mit ihrer tausendfältigen tierischen und pflanzlichen Lebewelt herumirren und

in alle Ritzen, Spalten und Löcher eindringen, wieder andere, die die Schlammgründe minieren oder in Sand eingegraben oder zwischen Steingeröll vagierend ihre Lebensbedingungen finden. Dazu kommen nun noch die in mehr oder weniger striktem Sinne Sedentären, die zumeist selbstgebaute Röhren bewohnen und diese wieder an allem möglichen befestigen, auf steinigem, in schlammigem Untergrunde, auf Algen, Muschel- und Schneckenschalen und auf den Panzern lebender Crustaceen. Außerdem gibt es Arten, die ein planktonisches Leben führen, entweder durch ihre ganze Lebensdauer hindurch oder nur in bestimmten biologischen Perioden, und andere, die, obwohl am Grunde lebend und gewöhnlich kriechend, dennoch die Fähigkeit zum Schwimmen besitzen. Endlich ist noch an die teils ecto-, teils endoparasitischen Formen zu erinnern, deren immer mehr bekannt werden. Man kann sagen, daß es, wenigstens in der reicher belebten Litoralregion, kein Fleckchen, kein Winkelchen, kein wie immer geartetes Milieu gibt, wo nicht Polychäten zu finden wären.

So groß nun auch der Spielraum der ethologischen Verhältnisse der Polychäten ist, so besitzt doch jede Art ihr bestimmtes Milieu, hat ihren speziellen Wohnort. Und gerade darum zeigen diese wahren Proletarier des Meeres, die überall zu finden sind, starke adaptive Charaktere in physiologischer wie in morphologischer Beziehung, was ja ihre eng spezialisierte Lebensweise naturgemäß mit sich bringen muß. Diese Grundeigenschaft unserer Tiergruppe, die sich überall beim Studium der Polychäten hervordrängt und aufs neue erweist, macht sie zu einer der interessantesten des Tierreiches, wenn auch gerade dadurch dem wissenschaftlichen Fortschritt in der Erkenntnis, der in einem gesetzmäßigen Ordnen und Zusammenfassen der hier fast unübersehbaren Wirklichkeiten besteht, die mannigfachsten Schwierigkeiten entgegengesetzt werden.

Die Tatsache dieser Feststellung wird niemand bestreiten, der einen näheren Einblick in die umfangreiche Polychätenliteratur genommen hat. Sie spricht sich schon in dem einen Faktum klar aus, daß seit den schönen, großen Werken von Ehlers, Quatrefages und Claparède über die Meeres-

würmer, die nun fast ein halbes Jahrhundert zurückliegen, keine zusammenfassende Arbeit mehr erschienen ist. Schon die Schwierigkeiten der speziellen Systematik, die in diesen Werken eine wichtige Förderung erfahren hat, sind bei der enormen Artenzahl, die die Polychäten aufweisen, überaus große. Eine reiche Anzahl von hervorragenden Gelehrten haben seitdem weitere dankenswerte Arbeit verrichtet und sind auch heute noch damit beschäftigt, ohne daß man eine nahe Vollendung dieses Studienzweiges voraussehen könnte. Die Polychätenliteratur jedes Jahres legt dafür Zeugnis ab. Eben jetzt ist wieder eine systematische Arbeit, nur über die erranten Polychäten in Japan (A. Izuka, 1912), erschienen, in der allein 32 neue, noch unbekannte Formen beschrieben werden.

Viel mehr im argen liegen aber noch die vergleichende Anatomie der Polychäten und die Erkenntnisse, die von ihren Feststellungen abhängen, die Zuordnung und Gruppierung der verschiedenen Familien zu höheren systematischen Einheiten innerhalb der Ordnung der Polychäten und ihr mutmaßlicher phylogenetischer Zusammenhang. Nicht daß es an speziell anatomischen Arbeiten mangelte, die die Basis für diese Erkenntnisse bilden, ist der Grund für diese Negativität der Ergebnisse, sondern die Schwierigkeit, mit der es verbunden ist, die morphologisch wichtigen Organgruppen einer vergleichend-anatomischen Betrachtung zu unterwerfen, da fast überall die adaptiven Charaktere das Gepräge geben und es bis jetzt nicht gelungen ist, wie ich in diesem Kapitel nachweisen will, feste und durchgehende Gesichtspunkte für eine vergleichende Anatomie der Polychäten aufstellen zu können. Um zu einer klaren Einsicht in diese Tatsache zu gelangen, dazu soll die hier folgende kritische Durchsicht der wichtigsten vergleichend-anatomischen Literatur über die Polychäten dienen.

In anatomischer Beziehung besonders wertvoll sind die gerade in den letzten Dezennien erschienenen monographischen Arbeiten über einzelne Gattungen oder Familien, die Forscher der verschiedensten Länder zu Verfassern haben und ein reiches und außerordentlich vollständiges Tatsachenmaterial über Bau und Organisation einzelner Arten liefern. Doch gibt

es leider noch genug, nicht nur Gattungen, sondern auch Familien, über deren Anatomie wir so viel wie nichts wissen, wenn man von den für vergleichende Betrachtungen ungenügenden Angaben absieht, die über ihre äußere Morphologie in den zahlreichen faunistisch-systematischen Arbeiten niedergelegt sind. Gerade der Beschäftigung mit einer Art, die einer bis jetzt anatomisch fast gänzlich unbekanntem Familie, den Amphinomiden, zugehört, habe ich es zu verdanken, daß ich zu neuen und, wie ich glaube, aussichtsreichen Gesichtspunkten in bezug auf eine vergleichend-anatomische Betrachtungsweise der Polychäten geführt wurde, worüber das zweite und dritte Kapitel dieser Arbeit Aufschluß bringen soll. Diese meine neuen Anschauungen können sicherlich nur als provisorisch hingestellt werden, doch hoffe ich, gerade durch die Aufstellung dieser Hypothesen neuen Anstoß zu geben, daß auch die heute noch in anatomischem Belange vernachlässigten Polychätenfamilien einer eingehenden Untersuchung unterzogen werden, was ich für die nächste und wichtigste Aufgabe der Polychätenforschung bei ihrem jetzigen Stande halte.

Die systematische Gruppierung der Polychätenfamilien steht fast noch auf demselben Punkte, wo sie vor einem Jahrhundert gestanden; die Zweiteilung der Polychäten in errante und sedentäre, die fast nur auf äußere Merkmale begründet ist, ist auch heute noch die am allgemeinsten anerkannte und am häufigsten verwendete. Doch ist hervorzuheben, daß die Grenzlinie, die diese beiden Unterordnungen voneinander scheidet, keine sichere ist und nach den mehr minder subjektiven Anschauungen der Forscher mannigfache Verschiebungen erleidet. Ich will hier kurz die Gruppierungen, die an der Zweiteilung der Polychäten festhalten, aufzählen, ohne auf die Differenzpunkte der einzelnen Einteilungen einzugehen, die man leicht aus den Originalarbeiten oder zusammengefaßt bei Quatrefages (1865) ansehen kann. Übrigens deuten häufig schon die Benennungen der Unterordnungen auf die Merkmale hin, die den Autoren für besonders ausschlaggebend erschienen sind und sie bei der Gruppierung vor allem geleitet haben. So schied schon Lamarck (1812) die Polychäten in die beiden Unterordnungen der *Antennés* und *Sédentaires*, Cuvier (1817)

teilte sie in *Dorsibranches* und *Tubicoles*, Savigny (1820) in die *Néréidées* und *Scrpulées*, Audouin und Edwards (1834) in *Annélides errantes* und *sédentaires*, Oersted (1843) in *Maricolae* und *Tubicolae*, Grube (1851) in seinen »Familien der Anneliden« in *Rapacia* (Raubanneliden) und *Limivora* (Schlammfresser), Quatrefages endlich in seiner großen »Histoire naturelle des Annelés« aus dem Jahre 1865 in *Erraticae* und *Sedentaria*. Feste morphologische Gesetzmäßigkeiten sind, wie gesagt, bei diesen Einteilungen niemals in Anwendung gekommen und so vereinigen diese Unterordnungen stets mehrere organisatorisch sehr heterogene Familien, vor allem die oben stets zu zweit genannte Abteilung des sogenannten sedentären Formentypus.

Der erste Schritt, um bei der Einteilung der Anneliden und speziell der Meereswürmer anatomische Merkmale zur Anwendung zu bringen, geschah von Hatschek. Es kommen hier vor allem seine Arbeiten aus den Jahren 1878, 1881, 1888 und 1893 in Betracht. Das bedeutungsvollste Moment war die Ausscheidung einiger Familien, der *Polygordiiden*, *Protodriliden* und anhangsweise auch der *Dinophiliden* aus den Polychäten und ihre prinzipielle Gegenüberstellung zu den übrigen Anneliden als primitive Formen, wobei sie unter dem Namen Archianneliden zusammengefaßt wurden. Dieser Subklasse werden alle anderen noch deutlich gegliederten Würmer unter dem Namen *Chaetopoda* gegenübergestellt. In den Archianneliden sieht Hatschek die Urform, die Wurzel des ganzen Annelidenstammes. Als Übergangsgruppe von diesen Uranneliden zu den Polychäten im engeren Sinne faßt er die als Ordnung der *Protochaeta* bezeichnete Familie der Saccocirren auf. Dann folgen noch als zu den Chätopoden gehörig die Ordnungen der *Polychäten* und *Oligochäten* und als weitere Subklassen die *Hirudineen* und *Gephyreen*.

Als die wesentlichen morphologischen und anatomischen Merkmale, welche die niedere Stellung der Archianneliden begründen, führt Hatschek folgende an: die Abwesenheit von Parapodien und Borsten; die Homonomie der Segmente und die Tatsache, daß die Segmentation eine hauptsächlich innere ist; das Verbleiben des Ösophagus im sogenannten Buccal-

segment (Metastomium), das ontogenetisch auf den postoralen Teil der Trochophora zurückzuführen ist; die enge Verbindung des Nervensystems mit dem Ectoderm; der einfach gebaute Bauchstrang, der zu keiner Ganglienreihe differenziert ist; die Einfachheit der Stammuskulatur, die durch das Fehlen der Ringmuskelschicht ausgezeichnet ist; endlich das Vorhandensein dorsaler und ventraler Mesenterien und die einfache Organisation des Blutgefäßsystems. Demgegenüber ist die Stellung von *Saccocirrus* als Übergangsform von den Archianneliden zu den Polychäten charakterisiert durch das Vorhandensein von nur einzeilig angeordneten, primitiv gebauten Parapodien, die mit einem Borstenbündel ausgestattet sind, und durch die einsetzende Reduktion des Metastomiums, die bei den Polychäten noch weiter gedeiht und zu einer Verschmelzung desselben mit dem ersten Rumpfmeter zum sogenannten Mundsegment führt. In allen übrigen Organisationsverhältnissen weisen die Saccocirren große Ähnlichkeit mit den Archianneliden auf und stehen so auf einer sehr ursprünglichen Ausbildungsstufe.

Diese Hatschek'sche Auffassung, die sogenannte »Archiannelidentheorie«, hat in weiten Kreisen Beachtung und Anerkennung gefunden, wird aber in neuerer Zeit von einigen Seiten bekämpft. Da gerade die Motive dieser Absage gegenüber der Archiannelidentheorie mit meiner Anschauung übereinstimmen, daß die vergleichend-anatomischen Merkmale, die man heute im Kreise der Meereswürmer zur Anwendung bringt, durchaus keine sicheren und festbegründeten sind und daß vieles, was man jetzt als Organisationsmerkmal ansieht und dementsprechend in theoretischer Beziehung ausbeutet, auch, und oft mit größerer Wahrscheinlichkeit, als Anpassungsmerkmal hinzustellen geht, will ich auf die diesbezügliche Literatur hier kurz eingehen, ohne einstweilen selbst zu dem Problem Stellung zu nehmen. Doch werde ich in einem nächsten Kapitel auf diese Frage wieder zurückkommen, da mir einige interessante und deutlich sprechende Tatsachen, die dieses Thema betreffen, aus eigenen Untersuchungen vorliegen.

Wie bekannt, leben sowohl die Archianneliden, *Polygordius* und *Protodrilus* als auch die Saccocirren im Sande. Dieser Umstand ist sehr verführerisch, in den einfacheren Organisationsverhältnissen dieser Würmer Reduktionserscheinungen zu erblicken, die mit ihrer Lebensweise in Zusammenhang stehen. Und in der Tat war die Auffassung über diese Tiere eine solche (Mc Intosh, 1875; Giard, 1880) und wird neuerdings wieder von verschiedenen Forschern, die sich eingehender mit den Archianneliden beschäftigt haben, so vor allem von Goodrich (1901), vertreten. Dieser weist darauf hin, daß aus der Einfachheit im Bau der Archianneliden nicht notwendig der Schluß auf ihre Ursprünglichkeit gezogen werden kann, und unterwirft die als primitiv aufgeführten Merkmale einer näheren Betrachtung. So ist bei den kleineren Repräsentanten vieler Familien der Polychäten, und besonders bei sandbewohnenden Formen, eine allgemeine Tendenz zur Vereinfachung zu bemerken. Die kleineren Syllideen, Opheliiden, Euniciden und andere zeigen z. B. auch einen engen Zusammenhang des Nervensystems mit dem Ectoderm. Die Abwesenheit der segmentalen Differenzierung des Bauchstranges in eine Ganglienkette kann vielleicht archaisch sein; doch würde die Gegenwart von Ganglien bei Formen wie *Dinophilus* darauf hinweisen, daß diesem Merkmal keine fundamentale Wichtigkeit zuzuschreiben ist. Das Vorhandensein einer Ringmuskelschicht bei *Polygordius Vilotti* ist von Perrier (1875) ausdrücklich konstatiert worden. Bei *Protodrilus* kommt die Metamerie auch äußerlich klar durch die regelmäßig über die Segmente verteilte Bewimperung zum Ausdruck. Auch das wichtigste Merkmal, die Abwesenheit der Parapodien und Borsten, findet sich in mehr oder minder vollständiger Weise bei vielen Familien der Polychäten wieder. Man denke nur an die Scalibregmiden, Chlorhämiden, Sternaspiden und an die Opheliiden, mit welchen die Polygordiiden von manchen Forschern (Mc Intosh, Giard) gerne in Zusammenhang gebracht wurden. Außerdem wird von ihm auf *Arenicola* hingewiesen, bei welchem Wurme ein beträchtlicher Teil des Körpers sowohl der Borsten wie auch der Parapodien

ermangelt. Auch bei *Tomopteris* gibt es in den Körpersegmenten keine Borsten.

Doch begnügt sich Goodrich nicht allein mit der Zweiflung der primitiven Charaktere der Archianneliden, sondern führt als noch bedeutungsvoller die nahe Verwandtschaft an, die nach seiner Meinung unzweifelhaft zwischen den Archianneliden und Saccocirren besteht. Und zwar stehen sich besonders *Protodrilus* und *Saccocirrus* sehr nahe. Erstens besitzt sowohl *Protodrilus* wie auch *Saccocirrus* den Tentakelröhrenapparat, einen distinkt begrenzten Hohlraum, der die Tentakel der Länge nach durchläuft und im Kopf mit dem der anderen Seite durch ein queres Verbindungsstück zusammenhängt. Goodrich glaubt, daß diese spezielle »Kopfhöhle«, welche sich bei *Protodrilus* und *Saccocirrus* vorfindet, das modifizierte Cölom des ersten echten Metamers sei. Wenn diese Auslegung ihre Richtigkeit hat, würde diese Tatsache allein schon gegen die Primitivität dieser Tierformen sprechen. Einen weiteren Hinweis auf die von Goodrich vertretene Verwandtschaft zwischen *Protodrilus* und *Saccocirrus* liefern die Verhältnisse des Anfangsteiles des Darmkanals. Alle bekannten Species von *Protodrilus* sind mit einem ventralen muskulösen Pharyngealsack versehen, der unterhalb des Ösophagus gelegen ist. Nun beschreibt Goodrich auch bei *Saccocirrus papillocercus* einen gut entwickelten ventralen muskulösen Pharyngealsack mit der gleichen Lage, der sich in die Mundhöhle öffnet und sich bis ins dritte Segment erstreckt. Bisher ist der Darmkanal von *Saccocirrus* immer als einfach, ohne Ausbildung eines muskulösen Pharynx, beschrieben worden. Die Gleichheit der anatomischen Ausbildung in diesen beiden speziellen Punkten veranlaßt Goodrich zu dem Anspruch, daß *Protodrilus* in einigen wichtigen Beziehungen den Saccocirren weit näher steht als den Polygordiiden. Dann ist man aber nicht mehr berechtigt, *Protodrilus* und *Saccocirrus* im System auseinanderzureißen und die einen unter den Begriff der Archianneliden, die anderen unter den der Protochäten zu subsumieren. Werden aber alle drei Familien, *Polygordius*, *Protodrilus* und *Saccocirrus*, im System vereinigt, so können dieser Gruppe keine so zahlreichen primitiven Charak-

tere zugeschrieben werden, da dieselben den Saccocirren größtenteils fehlen.

Mit dieser bestimmten Auffassung der Archianneliden als sekundär reduzierte Tiere und der sehr nahen Verwandtschaft der *Protodrilus* mit den Saccocirren hat Goodrich bald bei anderen Forschern Unterstützung bekommen. An dieser Stelle sind vor allem die Anschauungen anzuführen, die Pierantoni, der Verfasser der großen Monographie über *Protodrilus* (1908), im Schlußkapitel über seine Verwandtschaft entwickelt. Er schließt sich nicht nur in der Zurückweisung der früher vermeintlich primitiven Charaktere den Ausführungen Goodrich's an, sondern weist auch auf seine eigenen Beschreibungen des Zirkulations- und des hämolymphatischen Systems, vor allem aber auf die Organisation des Fortpflanzungssystems bei *Protodrilus* hin, die weit entfernt von einem primitiven Zustand sind und einen hohen Grad der Kompliziertheit zeigen. Er kommt so zu dem Schlusse, daß alle diese Tatsachen »im Geiste des Beobachters berechnete Zweifel erregen müssen, ob es wirklich angezeigt ist, im Falle *Protodrilus* noch von Primitivität zu sprechen, und ob, selbst zugegeben, daß einige Organe auf Ursprünglichkeit hinweisende Charaktere beibehalten haben, bei der Interpretation dieser Gruppe der höhere Wert jenen Eigenschaften beizulegen ist, welche primitiv sind, oder aber den anderen, welche hochentwickelt und kompliziert gebaut sind« (p. 222). Weiters: »Die Verwandtschaft zwischen *Protodrilus* und *Polygordius* reduziert sich auf außerordentlich wenig, wenn man von einigen gleichen Zügen in der Anordnung der inneren Höhlen, die in derselben Weise auch anderen Anneliden zukommt, und von jenen Charakteren absieht, die, wie das zentrale Nervensystem, sich ziemlich häufig wiederholen und noch dazu diffus ausgebildet sind. Die Analogie der äußeren Form, die mehr als alles andere die alten Beobachter dazu brachte, die beiden Tiere im selben Genus zu vereinigen, ist erklärlich durch die Gemeinsamkeit des Milieus. Und so bleibt immer noch gut begründet die Behauptung Goodrich's, daß eine größere Ähnlichkeit zwischen *Protodrilus* und *Saccocirrus* existiert als zwischen jenem und *Polygordius*« (p. 223). Zum Schlusse spricht sich Pierantoni, auf

diese Ausführungen gestützt, noch gegen die Aufrechterhaltung des Archianellidenbegriffes im alten Sinne aus.

Der einzige unter den neueren Forschern, der sich mit dem Studium der zu den Archianneliden gehörigen Wurm-gattungen beschäftigt hat und an ihrer Theorie der Ursprünglichkeit nicht irre geworden ist, ist W. Salensky (1907). Doch müssen seine theoretischen Folgerungen unklar und verworren genannt werden. Wohl kommt er durch seine Untersuchungen, welche die tatsächlichen Angaben Goodrich's im großen und ganzen bestätigen, zu dem Schlusse, daß »*Saccocirrus* allerdings viel mehr Anknüpfungspunkte an *Protodrilus* darstellt als an *Polygordius* und dem ersten mehr verwandt als dem letzten zu sein scheint«. Weiter unten sagt er dann (p. 260): »Aus dieser kurzen Übersicht des Baues der in Vergleich stehenden Anneliden darf der Schluß gezogen werden, daß, obwohl *Protodrilus* und *Saccocirrus* in mehreren Beziehungen viele Ähnlichkeit aufweisen, doch keine genügenden Gründe vorhanden sind, um einen von diesen von dem anderen abzuleiten, denn andererseits knüpft durch den Bau einiger Organe der *Saccocirrus* an den *Polygordius* an. Wie diese eigentümlichen Verwandtschaftsverhältnisse erklärt werden können, das läßt sich vorderhand nicht entscheiden; offenbar wurden in der Evolution der in Betracht stehenden Gattungen eine Reihe der Vorgänge eingeschaltet, welche auf Grund der gegenwärtig vorliegenden Tatsachen einstweilen sich nicht enthüllen lassen.« Solche und ähnliche Aussprüche besitzen wohl einen gewissen Mangel an Klarheit. Außerdem ist es merkwürdig, daß Salensky, trotzdem er unerschütterter bei der Festhaltung der Primitivität der Archianneliden verharret, nähere Beziehungen von *Protodrilus* und *Saccocirrus* mit den Serpuliden aufstellen will. Er homologisiert nämlich den Tentakelröhrenapparat jener mit dem Kiemenskelett dieser und findet einen zweiten Anknüpfungspunkt zwischen ihnen in dem strickleiterförmigen Bauchmark. Diese Homologie zugegeben, die erst noch genauer zu erweisen wäre, ist es erst recht nicht angängig, bei der Überzeugung von der Ursprünglichkeit der Archianneliden zu verbleiben und ihnen die nach allgemeinem Urteil hochspezialisierten und gewöhnlich am Ende des

Systems der Polychäten eingereihten Serpuliden gleichsam enge anzuschließen. Eine solche erwiesene oder auch nur vermutete Verwandtschaft müßte vielmehr zu dem Schlusse führen, daß man gerade umgekehrt in *Protodrilus* und *Saccocirrus* erst recht reduzierte Tiere vor sich hat. Endlich spricht Salensky noch die Vermutung aus, daß eine Homologie der Tentakelröhren mit dem Ambulakralsystem der Echinodermen aufgestellt werden kann und daß seiner Meinung nach diese Verhältnisse auf verwandtschaftliche Beziehungen der Archianneliden und des *Saccocirrus* zu den Enteropneusten hinweisen, so daß wir als Zentralgruppe die Archianneliden, als den einen Seitenzweig die Serpuliden, als den anderen die Enteropneusten und Echinodermen hätten.

Hempelmann (1906) geht in seiner ausführlichen anatomischen Arbeit über *Polygordius* auf das Archiannelidenproblem nicht ein, sieht sich aber ebenfalls zur Frage veranlaßt, wie es sich nun, nachdem er eine Anzahl von Komplikationen im Bau desselben aufgedeckt hat, mit seiner Stellung zu den anderen Anneliden verhält.

Wichtig für unser Problem sind noch zwei kleine Arbeiten. Die eine rührt von Moore (1904) her, der einen neuen Polygordiiden beschreibt, den er *Chaetogordius canaliculatus* nennt. Er ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß er an den letzten 10 bis 12 Segmenten Borsten trägt. Nach Moore's Ansicht überbrückt *Chaetogordius* einigermaßen den Abstand zwischen *Polygordius* und den übrigen Polychäten und stützt die Anschauung von McIntosh (1875), daß die nächsten Verwandten von *Polygordius* in den Opheliiden zu suchen sind.

Schon Goodrich (1901) hat auf die Wahrscheinlichkeit hingedeutet, daß das erste Segment von *Saccocirrus* aus zwei verschmolzenen Segmenten gebildet sei. Pierantoni (1906) kommt nun in seinen Studien über die Entwicklung von *Saccocirrus* zur Überzeugung, daß dieses erste Segment aus zwei Teilen hervorgeht, aus einem hinteren mit Borsten ausgestatteten, der dem ersten, echte Borsten tragenden Metamer entspricht, welches an der Larve erscheint, und einem anderen vorderen Teile, der durch Fusion der beiden vordersten Larvensegmente entsteht, welche mit Pseudoborsten versehen sind. Danach

würde also das erste definitive borstentragende Segment von *Saccocirrus* aus der Concrescenz von drei larvalen Segmenten hervorgehen und damit die Annahme Hatschek's von dem wenig gestörten homomeren Bau im Vorderende der Protochäten und, wenn man der so vielseitig vertretenen Anschauung von der nahen Verwandtschaft der Protodrilien mit den Saccocirren beipflichtet, eventuell auch der Protodrilien hinfällig werden. Doch ergibt sich das letztere nicht ohne weiteres als bloße Konsequenz der Verwandtschaft, sondern müßte erst speziell bewiesen werden.

Am Schlusse dieser Übersicht will ich noch eine erst jüngst erschienene Arbeit von Goodrich (1912) erwähnen. Er beschreibt darin *Nerilla antennata*, einen kleinen Polychäten, der den Syllideen äußerlich sehr ähnlich sieht, Augen, drei Kopftentakel, Palpen, Parapodien mit je zwei Borstenbündeln, einen Parapodialcirrus und zwei Analcirren besitzt. So sehr die äußere Form auch an die Syllideen erinnert, steht es für Goodrich doch außer Zweifel, daß diese Ähnlichkeit auf keiner Verwandtschaft basiert und daß *Nerilla* nicht zu den echten Polychäten, sondern in die als Archianneliden zusammengefaßte Gruppe zu stellen ist. Diese seine Anschauung stützt er auf mannigfache Punkte, in denen eine Übereinstimmung im Bau von *Nerilla* mit den verschiedenen übrigen Archiannelidengattungen besteht, und kommt zu dem Ergebnis, daß die Archianneliden eine degenerierende Reihe bilden, die nur auf diese eine Weise interpretiert werden können. Doch schließe diese Gruppe möglicherweise drei solche Reihen in sich, die von einem gewöhnlichen Chätopoden nahen ihren Ausgang nehmen und in der das Genus *Chaetogordius* und *Polygordius* die eine, *Saccocirrus* und *Protodilus* die zweite und *Nerilla*, *Dinophilus* und *Histriobdella* die dritte Reihe bilden.

Wie aus dieser Literaturübersicht hervorgeht, ist das Archiannelidenproblem heute in ein arg kritisches Stadium getreten. Und wenn auch eine definitive Antwort einstweilen noch nicht gegeben werden kann, so muß man doch zugestehen, daß die vielen neuen Tatsachen, die über die hier in Betracht kommenden Wurmart in der jüngsten Zeit bekannt wurden,

wohl eher danach angetan sind, für eine sekundäre, durch Rückbildung erlangte Organisation derselben als für ihre Ursprünglichkeit das Wort zu reden. Ich bin hier auf dieses überaus interessante Thema näher eingegangen, weil sich gerade auf diesem enge begrenzten und von so zahlreicher Seite bearbeiteten Gebiete am besten aufweisen läßt, wie wenig gefestigt, wie vage und angreifbar alle bis heute aufgestellten vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte sind, die man für die Polychäten in Anwendung brachte, wie leicht bei näherem Zusehen vermeintliche Organisationsmerkmale als Anpassungsmerkmale aufgefaßt werden können und so der Polychäentypus von Adaptationen und Spezialisierungen überwuchert erscheint, wodurch jede bestimmte Handhabe zu einer natürlichen Ordnung der hierher gehörigen Organismen verloren geht. Von einer gut fundierten Vorstellung, was für Merkmale wir in dem so überaus formenreichen Aufbau der Meereswürmer als primitiv zu betrachten haben, sind wir bis jetzt noch weit entfernt.

Ganz ähnlich verhält es sich in bezug auf die Organsysteme, die schon eine genauere vergleichend-anatomische Bearbeitung erfahren haben. Auch hier wird sich zeigen, daß sich aus diesen Untersuchungen noch keine festen Gesichtspunkte haben herauskristallisieren können, die für eine phylogenetische Gliederung der Polychäten von Wert geworden sind, da hier in gleicher Weise Adaptationen und Spezialisierungen das Tonangebende sind und eine phylogenetische Entwicklungsreihe derselben sich deshalb sehr schwer herauslesen läßt.

Am genauesten in dieser Hinsicht ist das Nephridialsystem untersucht. Hier sind vor allem die berühmten Arbeiten von Goodrich (1893, 1895, 1897, 1898, 1900, 1910) und die von Fage (1906) sowie das Referat von Meisenheimer (1910) anzuführen. Es ist bekannt, daß die Polychäten in bezug auf den Bau des Nephridiums in zwei Hauptgruppen zerfallen. Die eine besitzt geschlossene »Protonephridien«, die mit Solenocyten ausgestattet sind, die zweite ist mit Nephridien versehen, die sich mit einem Trichter ins Cölom öffnen. Dieser zweite Typus kann wieder untergeteilt werden in eine Gruppe solcher Würmer, bei welchen der Genitaltrichter eine selbständige

Öffnung nach außen besitzt, und anderer, bei denen diese Öffnung verloren gegangen ist. Auch in dieser letzten Gruppe lassen sich wieder mehrere Typen aufstellen je nach dem Ausmaß der Fusion zwischen dem Genitaltrichter und dem Nephridium, das allmählich sein eigenes Nephrostom vollständig verliert. Nun ist wohl zu betonen, daß der Bauplan des Nephridialsystems innerhalb einer Familie sehr konstant bleibt, wenn auch die Nephridien der einzelnen Species einer Familie gut charakterisierte Unterschiede aufweisen. Und wenn, wie Fage gezeigt hat, die Unterschiede bei Zugehörigen zu einer Familie auch ganz beträchtliche sein können, wie beim Genus *Glycera* und *Goniada*, die beide zu den Glyceriden gestellt werden, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die Goniadiden, deren Organisation, so wenig man sie kennt, doch schon in manchen anderen Punkten ebenfalls abweichend gefunden wurde, als eine Familie für sich aufgefaßt werden müssen.

Auf jeden Fall steht aber fest und ist sowohl von Goodrich wie von Fage betont worden, daß die Reihen, die man nach dem Bau des Nephridiums aufstellen kann, eine sehr schwache Stütze für die Konstruktion eines natürlichen Systems der Polychäten bilden und keine phylogenetische Wertung beanspruchen dürfen. Es kommt sehr häufig vor, daß man bei vermuteten primitiven Formen ein sehr hoch entwickeltes Nephridialsystem antrifft, während es andererseits bei organisatorisch sicher hochentwickelten Formen noch auf dem primitiven Stadium des geschlossenen Nephridiums sich befindet. Man mag z. B. das birame oder das unirame Parapodium für ursprünglicher halten, so findet man in beiden Fällen, wie Fage erwähnt, Formen mit den sicher ursprünglicheren, geschlossenen, mit Solenocyten versehenen und solche mit offenen Nephridien ausgestattet (Nephthyiden — Nereiden, Phyllodociden — Euniciden). Fage kommt darum zum Schlusse, daß das Segmentalorgan bei den verschiedenen Familien der Anneliden, unabhängig von ihrer zoologischen Verwandtschaft, eine spezielle Entwicklung durchgemacht hat. Wir können uns dieser Feststellung von Fage ohne weiteres anschließen und sie noch weiter dahin präzisieren, daß wir in den Polychäten einen Tierstamm vor uns haben, in dem schon

frühzeitig verschiedene Organe begannen, eigene Entwicklungswege einzuschlagen, und bei dem im Laufe der Zeiten gerade durch die stets fortschreitende Spezialisierung der Lebensweise und die dadurch hervorgerufene Adaptation immer neue Organe in mehr oder weniger selbständiger Weise zu einer Veränderung geführt wurden. Dadurch erscheinen die heterogensten stammesgeschichtlichen Stadien in den einzelnen Familien vereinigt, es treten in der einen Organgruppe offenbar primitive, in einer anderen entschieden hochkomplizierte Charaktere auf und es ist in dem Gesamtkomplex der Eigenschaften einer Familie, der wohl mit Recht als ein Kompositum der verschiedenwertigsten phylogenetischen Stadien der Einzelorgane genannt werden kann, überaus schwer, eine einigermaßen natürliche Stellung derselben im System abzuschätzen.

Diese für die theoretische Erkenntnis unserer Tiergruppe sehr unerfreuliche Tatsache spricht sich nicht nur in dem eben behandelten Falle der Segmentalorgane aus, sondern es lassen sich dafür noch zahlreiche andere Belege anführen. Einige sehr deutlich sprechende haben wir schon bei der Behandlung des Archiannelidenproblems kennen gelernt. Ich will hier vor allem die ectodermale Lage des Nervensystems erwähnen, die in einigen Fällen als primitiv angesprochen wird, sich jedoch bei Vertretern der verschiedensten Familien vorfindet. Ein ähnlicher Fall liegt in den segmentalen Wimperkränzen vor, die z. B. bei *Protodrilus* und *Nerilla anteuunata*, dann bei dem Euniciden *Ophryotrocha puerilis* und bei verschiedenen Phyllocociden konstatiert wurden und über deren Wert als primitive Organe, wie sie häufig aufgefaßt wurden, auch noch keine Klarheit herrscht. Wir werden noch im weiteren Verlauf eine Anzahl ähnlicher Tatsachen kennen lernen.

Daß der Stamm der Polychäten schon seit uralten Zeiten existiert und deshalb die Ansicht von der Entwicklungsdivergenz der einzelnen Organe diskutabel ist, ist eine von niemandem bestrittene Anschauung, die auf den sichersten theoretischen Erwägungen beruht. Nur die schlechte Eignung dieser Tiere zur Fossilisation bringt es mit sich, daß wir erst so wenige und noch dazu fast unleserliche Reste derselben kennen gelernt haben. Übrigens ist hier zu verzeichnen, daß

erst jüngst von Walcott (1911) eine Anzahl von Polychäten — es sind sechs Genera mit mehreren Arten — in ziemlich gut erhaltenem Zustande aufgefunden wurden, die aus mittelcambrischen Schichten stammen. Schon hier finden wir eine große Differenz der äußeren Gestaltung, die sicherlich damals schon mit einer entsprechenden inneren einhergegangen sein wird.

Wir wollen uns nun einem dritten Kapitel der vergleichenden Anatomie der Polychäten zuwenden, das deshalb von besonderem Interesse erscheint, weil eine Anzahl von Forschern gerade hier Gesetzmäßigkeiten aufgefunden zu haben glaubt. Doch scheint es mir, ist es nicht schwer, wenn schon nicht das Gegenteil nachzuweisen, so doch das Ergebnis auf ein natürliches Maß herabzusetzen und zu zeigen, daß die ganze Frage noch weit von einem Abschluß entfernt ist und zu einer Exploitation in theoretischer Beziehung noch nicht die nötige Reife erlangt hat.

Mit besonderer Liebe haben alle Forscher, welche sich mit der speziellen Anatomie irgendeiner Polychätenart beschäftigt haben, stets das Cerebralganglion, Gehirn, Supraösophagealganglion oder wie es sonst noch genannt wird, untersucht und sind im allgemeinen zur Überzeugung gekommen, daß man in demselben drei Teile unterscheiden kann, die bei den verschiedenen Vertretern als einander homolog aufgefaßt werden. Racovitza (1896) hat dann in einer zusammenfassenden und bekannten Arbeit dieses Thema vom vergleichend-anatomischen Gesichtspunkt aus am eingehendsten behandelt und ist, ähnlich wie viele Forscher vor ihm, zu folgenden Resultaten gelangt. Er spricht den Polychäten ein dreiteiliges Gehirn zu, das sich aus dem Vorderhirn mit dem Palpenganglion, aus dem Mittelhirn mit den optischen und Antennenganglien und dem Hinterhirn mit dem Nuchalganglion zusammensetzt. Diese drei Teile seien, mehr oder weniger gut entwickelt, bei allen Polychäten aufzufinden und in ihren entsprechenden Partien als homolog aufzufassen. Nun ist es eine bekannte Tatsache und auch von Racovitza hervorgehoben worden, daß das Polychätengehirn eine große Variabilität in bezug auf die Zahl und Größe der einzelnen Ganglien (Augen-, Antennenganglion etc.) besitzt.

Diese Ganglienmassen sind mit den speziellen Sinnesorganen aufs engste verknüpft und verschwinden, wenn diese fehlen. Ein Tier mit zahlreichen Kopfanhängen wird ein kompliziert gebautes, mit verschiedenen Ganglien versehenes Gehirn aufweisen, während ein Polychät ohne solche Anhänge ein glattes einfaches Cerebralganglion besitzen wird. Wenn man sich die tatsächlichen Verhältnisse des Gehirnaufbaues unserer Tiere vor Augen hält, wird man wohl zugeben, daß es unter solchen Verhältnissen überaus schwer ist, Homologien zwischen den einzelnen Teilen aufzustellen, besonders dann, wenn die zu diesen gehörigen Sinnesorgane, wie z. B. Augen oder Antennen, fehlen, was auch Racovitza betont.

Um nun die Homologisierung dieser einzelnen Teile unter diesen Umständen durchführbar zu machen, schlägt Racovitza folgenden Weg ein. Er sagt: Wenn die spezialisierten Ganglien bei solchen Polychäten, welche keine Augen und Kopfanhänge besitzen, verschwinden, so bleibt nichtsdestoweniger eine Nervenmasse im Kopflappen zurück. Diese Masse läßt sich klar in drei Teile scheiden: 1. in zwei symmetrische, vorn und ventral gelegene, die in Kontinuität mit der Epidermis stehen, an der Stelle, wo die Palpen bei solchen Formen, welche diese Anhänge besitzen, inserieren; 2. in eine unpaare oder schwach geteilte zentrale Masse, die dorsal gelegen ist und mit der Epidermis der Dorsalseite in Verbindung steht, und 3. in ein Paar symmetrische, hinten und dorsal gelegene Massen, die mit der Epidermis der Hinterseite des Kopfes an jener Stelle in Verbindung stehen, welche mit dem Ursprungsort der Nuchalnerven korrespondiert. Um nun diese drei Gehirnregionen bei den verschiedenen Familien der Polychäten homologisieren zu können, muß man sich an die drei fundamentalen Nervenmassen und nicht an die speziellen Ganglien der Sinnesorgane halten, da jene viel primitiver sind und allen Polychäten gemeinsam zukommen. Diese Nervenmassen stehen nun, wie erwähnt, an ganz bestimmten Stellen mit der Epidermis in Verbindung. Diese besitzt an den Berührungsstellen eine große Anzahl von Sinneszellen bei allen Polychäten. Man kann daher diese Berührungsstellen, diese »aires«, wie sie Racovitza nennt, als diffuse Sinnesorgane betrachten und um so mehr

deshalb, als die verschiedenen Sinnesorgane als vollkommenerer Spezialisierungen bestimmter Punkte der entsprechenden Epithelien zu betrachten sind. Es sind demnach diese Sinnesepithelien, diese »aires sensibles«, welche die drei fundamentalen Nervenmassen des Gehirns erzeugen, und sie allein gestatten es, echte Homologien zwischen den differenten Gehirnregionen der Polychäten aufzustellen und nicht die spezialisierten Sinnesorgane, die sekundäre Bildungen sind. Der Kopflappen der Polychäten ist demnach in drei Regionen unterzuteilen, welche durch die primären Sinnesepithelien mit ihren spezialisierten Sinnesorganen und durch die Nervenmassen gebildet werden, welche von jenen erzeugt werden. Diese Regionen haben ihren eigenen anatomischen und physiologischen Charakter. Man muß also unterscheiden: 1. die Palpenregion mit dem Palpsinnesepithel (»aire palpaire«) und dem Vorderhirn, die taktile und Geschmacksfunktionen besitzt; 2. die zentrale Region mit der »aire sincipitale« und dem Mittelhirn, der optische und taktile Funktionen zukommen, und 3. die Nuchalregion mit der »aire nucale« und dem Hinterhirn, die Geruchsfunktionen besitzt.

So interessant diese Argumentation auch sein mag, die auf den Beweis der Homologie der einzelnen Gehirnteile ausgeht, so wird es doch schwer fallen, im Angesichte der tatsächlichen Verhältnisse ihre Stichhaltigkeit zu erweisen. Vor allem wird eine klare Abtrennung der »fundamentalen Nervenmassen« von den speziellen Ganglien, welche von den jeweils auftretenden Sinnesorganen gebildet werden, und ebenso der einzelnen Nervenmassen des Gehirns untereinander nicht gar so leicht durchführbar sein. Hier bleibt die Tür für eine subjektive Interpretation weit offen, was jeder Forscher zugeben wird, der sich in der Analyse eines Polychätengehirnes nach den gebräuchlichen Konservierungs- und Färbungsmethoden einmal versucht hat. Und es ist bis heute noch nicht gelungen, die spezifischen Nervenfärbungsmittel bei diesen Untersuchungen mit günstigem Erfolge in Anwendung zu bringen, mit ganz wenigen Ausnahmen, was allein zu sicheren Resultaten führen könnte. Welches ist das Kriterium, das die »fundamentalen Nervenmassen« mit Sicherheit von den sekundären speziellen

Ganglienausbildungen und die drei Teile voneinander unterscheiden läßt? So wenig leicht schon diese Unterscheidung im speziellen Falle zu treffen sein wird, so wird man auch bei dem zweiten Satze Racovitza's, in dem er die These von den drei Sinnesregionen ausspricht, berechnigte Bedenken nicht leicht unterdrücken können. Diese drei Sinnesregionen sollen vor allem funktionell wesentlich differieren. Wenn man von dem Hinterhirn mit seinem Sinnesorgan (Wimpergrube, Carunkel etc.) absieht, dem nach allgemeinem Übereinkommen Geruchsfunktion zugeschrieben wird, wofür eigentlich auch noch kein strikter Beweis erbracht wurde, haben wir in den beiden vorderen Partien Regionen vor uns, die wohl schwerlich als durch eine spezifische Rezeptivität ausgezeichnet hingestellt werden können. Der einen wie der anderen eignet die Empfänglichkeit für Berührungsreize und beide bringen es zur Ausbildung entsprechender Sinnesorgane (Palpen, Kopftentakel). Über den Geschmackssinn, der der spezifische Sinn der vordersten Kopfsphäre sein soll, wissen wir bei den Polychäten sehr wenig und auch Racovitza geht über eine genauere Darlegung dieser seiner Aufstellung hinweg. Die Palpen ohne näheren Nachweis als Geschmackssinnesorgane hinzustellen, ist wohl nicht gut angängig, noch dazu, wenn diese Aufstellung dann als wichtiges Glied in einer Hypothese verwendet werden soll, wenn ich auch durchaus zugebe, daß diese Möglichkeit nicht von vornherein von der Hand zu weisen ist. Ebenso wenig ist mir etwas von einer Beschreibung spezifischer Geschmackssinnesorgane am Kopflappen der Polychäten bekannt. Das einzige, was man von solchen Organen weiß, sind die Papillen, die am Rüssel einiger Polychäten als nervöse Organe nachgewiesen wurden, wie z. B. von Oppenheimer (1902) bei *Rhynchobolus dibranchiatus*, die aber keineswegs als dem Kopfsegment zugehörig angesehen werden können, da sie mit dem stomatogastrischen Nervensystem in Verbindung stehen. Ihnen wird man wohl ohne weiteres Geschmacksfunktion zuschreiben können.

Dann bleibt noch die spezifische Funktion der mittleren Gehirnregion zu besprechen, die in dem optischen Sinne gelegen sein soll. Wie variabel die Ausbildung der Sehorgane

in den verschiedenen Gruppen ist, wird wohl bekannt sein. bedeutet aber wenig gegen Racovitza's Auffassung. Auf jeden Fall kann von einer strengen Lokalisation dieses Sinnes bei den Polychäten nicht die Rede sein. Ich will hier nur kurz an *Polyophthalmus* erinnern, wo Augenflecken sich an den Seiten vieler Segmente wiederholen, an Tiere, wie *Fabricia*, wo sie am hinteren Körperende auftreten, und an einige Serpuliden (z. B. *Branchiomma*), wo man kompliziert gebaute Augen an den Tentakeln konstatiert hat. Freilich treten Augen am häufigsten auf dem Kopfe auf, wie dies, da es der führende vorderste Körperteil ist, leicht verständlich erscheint.

Racovitza hat für seine Folgerungen ein verhältnismäßig spärliches Untersuchungsmaterial herangezogen. Von den sogenannten erranten Formen hat er nur drei Familien, die Amphinomiden, Palmyriden und Lycoriden studiert, von den sedentären, die sich vor allem durch Formenmannigfaltigkeit auszeichnen und sich fast aus lauter »aberranten« Typen zusammensetzen, nur eine, die Maldaniden. Diese sind nun auch in bezug auf die optischen Sinnesorgane aberrant ausgebildet, wie überhaupt bei den Sedentären die bezüglichen Verhältnisse sehr variabel sind, wie die oben angeführten Beispiele zeigen. Bei den Maldaniden liegen die Augenflecken, wenigstens zum Teile, an einer Stelle, die dem ersten Segment zuzurechnen ist. Racovitza macht deshalb eine Unterscheidung zwischen mehrzelligen Augen, die sich immer auf dem Kopflappen in inniger Verbindung mit dem Gehirne befinden, und zwischen den einzelligen Augen, die in Gruppen oder isoliert vorkommen. Die ersten zeigen eine große Konstanz in ihrer Stellung bei den Polychäten, die andere Kategorie tritt irgendwo immer am Wurmkörper auf und kann bei morphologischen Interpretationen vollständig vernachlässigt werden. Diese Aufstellung Racovitza's ist jedoch auch keine undurchbrochene Regel. So kommen am Kopfe verschiedener Polychäten, wie z. B. bei den Spioniden, solche einzellige Augen vor. Auf jeden Fall ist auch die These von der speziellen Gesichtssinnesfunktion des Mittelhirnes nicht auf festen Grund gebaut und anfechtbar.

Wir können daher das Resumé ziehen, daß sowohl die Abtrennung der fundamentalen Nervenmassen des Polychätengehirnes wie auch die Einteilung des Kopflappens in drei spezifische Sinnesregionen keine gut verwertbaren Begriffe sind und daß die von Racovitza aufgestellte Homologie der einzelnen Gehirnteile noch kein sicheres Fundament besitzt. Ich will nicht bestreiten, daß sich, wie es Racovitza's Vorstellung ist, tatsächlich eine Trennung in drei spezifische Sinnessphären am Kopflappen und eine Homologie dieser Teile bei den verschiedenen Gruppen wird nachweisen lassen, wenn auch dazu heute nur ein hindeutender Anhalt gegeben ist. Aber auf jeden Fall ist diese Homologie, wenn der Ausdruck gestattet ist, nur eine »diffuse«, im strengen vergleichend-anatomischen Sinne schwer zu verwendende und gibt erst recht eine sehr günstige Basis ab, auf der sich die verschiedensten, einstweilen nur als spezielle und adaptive Organe zu bezeichnenden Bildungen entwickeln können. Ich will hier nachdrücklich darauf hinweisen, daß unsere Kenntnisse über den morphologischen Wert vor allem der Kopfanhänge, wie der Tentakel und der Palpen, noch sehr im argen liegen und darüber durchaus keine einheitliche Meinung existiert. Ich will, nur um dafür ein Beispiel zu geben, erwähnen, daß Hempelmann (1911) bei seinen eingehenden Untersuchungen über *Nercis dumerilii* zur Vermutung geführt wurde, daß wir in dem Nerv, der die Palpe derselben innerviert, möglicherweise einen Rest eines früheren Parapodialnerven vor uns haben und daß deshalb die Palpe kein Kopflappenorgan ist, sondern auf eine Umbildung eines Parapodiums zurückzuführen wäre. Er führt weiter als Stütze seiner Auffassung an, daß für die Segmentnatur des die Palpen tragenden Abschnittes sehr junger Larven die bis dorthin reichende geräumige Leibeshöhle und die Lage des Mundes zwischen den Palpen spricht. Bei Bestätigung dieser Auslegung würde die Meinung, daß das Palpenhirn ein ursprünglicher Hirnteil sei, hinfällig werden.

In diesem Zusammenhange will ich auch noch darauf hinweisen, wie unsicher und morphologisch schlecht definiert bis heute noch die verschiedenen Kopfanhänge der Polychäten sind. Um dies nur an einem Beispiel anzuzeigen, will ich darauf

aufmerksam machen, daß man die als Palpen bezeichneten, bei mehreren Familien vorkommenden Kopfanhänge als homologe Organe betrachtet und, wie wir gesehen haben, ihnen auch einen eigenen Gehirnteil zuschreibt. Ich habe nun, einstweilen wohl nur in einer vorläufigen Mitteilung (1912), darauf hingewiesen, daß diese Organe keineswegs gleichen Ursprungs sein können, da sie eine ganz verschiedene Innervierung bei den einzelnen Familien erhalten. Man kann zum mindesten drei Typen von Palpen aufstellen, die keineswegs alle auch nur als Gebilde des Kopfes sich zu erkennen geben. Ich habe einstweilen unterscheiden können: 1. die Palpen von *Hermodice carunculata* und den Euniciden, die basale Bildungen des Kopfes sind und die durch eine große Anzahl von Nerven von der Basis des Gehirnes her eine diffuse Innervierung erhalten, und sie »Lippenwülste« oder »präorale Lippen« genannt (Taf. I, Fig. 3 und 4, *L*); 2. die Palpen der Aphroditiden, die aus einem Teile des ersten Segmentes hervorgegangen zu sein scheinen, ihre Innervierung aber vom Gehirne, und zwar jederseits einen Nerven von der Lateralseite desselben, beziehen (Textfig. 5, p. 939); wahrscheinlich sind sie homolog mit dem pericephalen Ectodermwulst, den ich bei *Hermodice* beschrieben habe und der in gleicher Weise innerviert wird (»Palpen« i. e. S.) (Taf. I, Fig. 3, *pW* und Textfig. 3, *N. ect*, p. 916); und 3. die Palpen der Spioniden, die direkt als das umgewandelte erste Segment zu betrachten sind und nicht vom Gehirne, sondern vom ersten Podialganglion ihren Nerv erhalten (»Palpoden«) (Textfig. 7, p. 941). Auch daraus geht wohl hervor, daß von einem Palpenganglion, das durch eine ganze Reihe von Polychäten homolog sein soll, schwerlich die Rede sein kann.

Als Ergebnis dieser Betrachtungen über den Kopflappen und das Gehirn der Polychäten will ich hervorheben, daß wir, ebenso wie die Zurückführung des Kopfes der ausgewachsenen Tiere auf die Trochophora noch eine strittige Angelegenheit ist, auch in bezug auf die Morphologie des erwachsenen Kopfes noch zu keiner Klarheit vorgedrungen sind. Was bis jetzt allein deutlich geworden ist und mit Sicherheit ausgesprochen werden kann, ist, daß wir es auch im Polychätenkopfe oder besser im Vorderende mit einer Gruppe von Organen zu tun haben, die

von festen Organisationsmerkmalen wenig erkennen lassen und zu einer Ausnützung in systematisch-phylogenetischem Sinne sich bis jetzt wenig tauglich erwiesen haben, daß vielmehr auch hier alles den Stempel von sekundären, speziellen, adaptiven Charakteren trägt.

Wir wollen es mit dieser Durchsicht der anatomischen Verhältnisse genug sein lassen. Ich glaube, den Beweis für meine anfängliche Behauptung nicht schuldig geblieben zu sein, daß nämlich die Polychäten, wie sie sich in biologisch-physiologischer Beziehung außerordentlich different verhalten und jede Art, an ein bestimmtes Milieu angepaßt, eine spezifische Lebensweise führt, so auch in morphologischer Beziehung eine außerordentliche Breite der Formenmannigfaltigkeit zeigen, in der feste, in vergleichend-anatomischer Beziehung auswertbare Organisationsmerkmale schwer und spärlich sich finden, dafür aber spezialisierte Familiencharaktere alles überwuchern, morphologische Charaktere also, die man wohl mit Recht als adaptive wird bezeichnen können, wenn auch die Aufweisung des Zusammenhanges zwischen Form und Funktion hier noch kaum in Angriff genommen ist. Ich habe diese Tatsache durch die Besprechung unserer Vorstellungen von dem primitiven Polychätentypus, des Nephridialsystems und des Gehirnes nachzuweisen versucht. Ich will zu meinen eigenen Untersuchungen übergehen, die, wie ich glaube, einen neuen Weg eröffnen, die Polychäten nach festen vergleichend-anatomischen Prinzipien zu behandeln und zu gliedern.

## II. Kapitel.

### Das metamere Nervensystem der Polychäten.

#### I.

Wie wir gesehen haben, hat man von jeher auf das Studium des Nervensystems der Polychäten viel Arbeit verwendet, in der Hoffnung, hierbei zu morphologischen Gesetzmäßigkeiten zu gelangen. Man ist aber dabei enttäuscht geblieben. Es wurde fast ausnahmslos nur das Nervensystem des Kopfes genauer untersucht, des Kopfes, der selbst noch ein morphologisches

Rätsel ist und von dieser Seite her auch noch keine Aufklärung erfahren hat. Dem Nervensystem des metameren Wurmkörpers hat man bis jetzt noch keine genaue Aufmerksamkeit geschenkt, es meistens nur ganz cursorisch beschrieben.

Auf meinen beiden Reisen nach der griechischen Insel Cerigo, die ich im Sommer 1910 und im Frühjahr 1911 mit Unterstützung der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien unternommen habe, war es mein spezieller Zweck, mir ein reiches Material von *Hermodice carunculata* Pall. zu verschaffen, einem Polychäten, der zu der bis jetzt in anatomischer Beziehung fast noch ganz unbekanntem Familie der Amphinomenen gehört. Bei der Bearbeitung dieses Tieres schenkte ich zuerst auch dem Gehirn meine besondere Aufmerksamkeit, ohne zu klaren Resultaten zu kommen, bis ich durch eigenartige und interessante Befunde am metameren Nervensysteme davon abgelenkt und zu einem eingehenden Studium dieses angeregt wurde.

Wie bekannt, galt bis heute als ausnahmsloser Organisationstypus des Nervensystems der Polychäten wie überhaupt der Anneliden ganz allgemein das Vorhandensein eines Cerebralganglions, der Schlundkommissur, die in das Subösophagealganglion einmündet, und des Bauchmarks, eines ventralen paarigen Nervenstranges, der segmental mit dem ebenfalls paarigen Bauchmarksganglion versehen ist. Von diesem Ganglion gehen in jedem Segment die Parapodialnerven quer ab, die der Innervation der Parapodien dienen. Um diesen Organisationstypus des Nervensystems, wie er nach der allgemeinen Anschauung bei den Polychäten vorkommen soll, mit einem kurzen Terminus festhalten zu können, will ich ihn als den **dineuren** Typus (**Dineurie**) bezeichnen deshalb, weil er durch ein Paar von Längsnerven, die den ganzen Wurmkörper durchziehen, durch den Bauchmarkstrang, charakterisiert ist.

Zu meiner Überraschung fand ich bei der Untersuchung von *Hermodice* einen Typus des Nervensystems vertreten, der ein neuartiger, bei den Anneliden noch vollständig unbekannter ist. Es gehen nämlich vom Cerebralganglion nicht ein, sondern zwei Paare von Längsnerven ab, die sich bis ans Hinterende des Wurmkörpers erstrecken. Außer dem Bauchmark-

strang, der ein paariger ist und in jedem Segment mit einem Paar von Bauchmarksganglien versehen ist, ist noch ein zweites Paar von Längsnerven vorhanden, die seitlich und ventral an der Grenze zwischen der eigentlichen Körperhöhle und dem podialen Cölom verlaufen und die ich als podiale Längsnerven (Textfig. 1, *Lpu*) bezeichnen will. Ich nenne diesen Typus deshalb den **tetraneuren** Typus des Nervensystems (**Tetraneurie**).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Da in der ganzen neueren Literatur über die *Amphinomiden*, von Ehler's (1864 bis 1868) angefangen, und auch in der Spezialliteratur über einzelne Vertreter dieser Familie, so vor allem bei Racovitza (1896), nirgends auch nur eine Hindeutung auf den tetraneuren Typus des Nervensystems dieser Gruppe aufzufinden war, war ich bis jetzt der Meinung, diese Entdeckung meinen Untersuchungen zuschreiben zu können. Durch einen Zufall während der Drucklegung dieser Arbeit aufmerksam geworden, habe ich nun die ältere und schwer zugängliche diesbezügliche Literatur einer genauen Durchsicht unterzogen und bin nun in der Lage, feststellen zu können, daß die Tetraneurie schon von Stannius (1831) bei *Amphinome rostrata* aufgefunden und kurze Zeit darauf auch von Grube (1837) bei *Pleione carunculata* beschrieben wurde. Beide Beschreibungen sind im großen und ganzen zutreffend, abgesehen davon, daß die Darlegung der Verhältnisse im Vorderende etwas mangelhaft erscheint, was leicht daraus verständlich wird, daß die Untersuchung nur durch Sektion vorgenommen werden konnte. So läßt z. B. Grube den podialen Längsnerv nicht vom Cerebralganglion, sondern erst vom ersten Podialganglion aus nach hinten abgehen. Entsprechend diesen Untersuchungen gibt Grube (1851) in seinen »Familien der Anneliden« folgende Charakteristik des Nervensystems der *Amphinomiden*: »Die Hälften des Nervenstranges eng aneinander liegend, in jedem Segment anschwellend, jederseits noch eine Reihe Ganglien, welche der Länge nach untereinander, durch Querschnitte mit den Anschwellungen des Hauptstranges verbunden sind, die Schenkel des Mundringes unmittelbar hinter der Mundöffnung noch durch eine Brücke vereinigt.«

Daß diese Ergebnisse späterhin keine Beachtung fanden, ist wohl auf Quatrefages zurückzuführen, der in seiner »Histoire naturelle des Annelés« (1865) in der Einleitung (p. 83) über die Seitennerven folgendes in wörtlicher Übersetzung aussagt: »Die Fußnerven sind immer die stärksten. Bevor sie in die Fußhöhle eindringen, bilden sie immer Verstärkungsganglien (des ganglions de renforcement), deren Zahl variiert. Von diesen Verstärkungsganglien gehen Nerven ab, die in das unmittelbar davor gelegene Segment eindringen und mit anderen Nerven anastomosieren, die diesem letzteren zugehören. So bilden sich laterale Stränge, die man mit Unrecht als Ganglienkette betrachtet hat, welche von gleicher Bedeutung wie die zentrale Kette sind«. Und demgemäß schreibt er auch in der allgemeinen Charakteristik der *Amphinomiden* (p. 385): »Zu der gewöhnlichen ventralen Nervenkette kommen



anderem Zusammenhange geben. Zum Verständnis des metameren Nervensystems werden diese Angaben genügen.

Um eine Übersicht über das metamere Nervensystem zu gewinnen, ist es vorteilhaft, die verschiedenen zusammengehörigen Bestandteile desselben mit bestimmten Termini zu bezeichnen. Ich unterscheide deshalb erstens das zentrale Nervensystem der Metameren, zu dem das Bauchmark-connectiv mit dem Bauchmarkganglion, dann der podiale Längsnerv, der segmental ebenfalls mit einem Ganglion versehen ist, dem Podialganglion (Fußganglion), und die Querkommissur zu rechnen sind, die jederseits das Bauchmarkganglion mit dem Podialganglion verbindet. Ich nenne alle diese Bestandteile zusammen das zentrale Segmentalnervensystem, weil sie nirgends mit Rezeptiv- und Effektivorganen in direkter Verbindung stehen und so wohl überwiegend Schaltneuronen enthalten dürften. Demgegenüber steht das segmentale periphere Nervensystem, das zwei Ursprungszentren hat und dem auch zwei verschiedene Verbreitungsgebiete zugehören, weshalb ich zwei Arten desselben unterscheide. Das eine ist das periphere Nervensystem des Podiums, das seinen Ursprung im Podialganglion findet und zur Innervierung der podialen Apparate, der Parapodien, der Borstenbündel, Parapodialcirren und der Kiemen, dient. Die zweite Kategorie von peripherem Nervensystem, die ich als das periphere Nervensystem des Hautmuskelschlauches oder des Stammes bezeichne, hat ihren Ursprung vor allem im Bauchmarkganglion. Es ist hauptsächlich durch die Ringnerven repräsentiert, die subepithelial verlaufen und typisch in der Dreizahl vorhanden sind, und das noch feinere Nervennetz mit der gleichen Lage. Ich glaube, daß diese Einteilung des metameren Nervensystems nicht nur bei *Hermodice* anwendbar ist, sondern für alle Polychäten zutrifft, wenn sich auch verschiedene Modifikationen der einzelnen Kategorien desselben bei den verschiedenen Gruppen nachweisen lassen (Textfig. 1 und 2).

Der genauere Verlauf der einzelnen Bestandteile des metameren Nervensystems ist folgender. Zum **zentralen System** gehört vor allem das Bauchmark. Das Längsconnectiv desselben erscheint in die beiden Stränge getrennt, die nahe neben-

einander verlaufen. Zwischen ihnen, also genau in der Medianebene gelegen, findet man noch einen dritten unpaaren Nervenstrang, wie es schon bei mehreren Polychäten bekannt ist. Dieser besitzt einen viel kleineren Querschnitt, sein Durchmesser beträgt ungefähr ein Viertel derjenigen der paarigen Stränge. Alle drei verlaufen so eng nebeneinander, daß sie sich berühren. Jeder einzelne besitzt sein eigenes Neurilemma. Sie sind von Längsmuskelsträngen umgeben und von Blutgefäßen, liegen, vom Hypoderm emanzipiert, frei in der Leibeshöhle und stehen nur durch ein Aufhängeband mit der Ventralwand in Verbindung. Im hinteren Drittel jeden Segmentes gehen sie in die Bildung des Bauchmarkganglions ein, das eine ziemliche Größe besitzt. Gleich an dieser Stelle will ich eine spezifische Eigentümlichkeit des Nervensystems von *Hermodice* erwähnen. Dieses ist nämlich überall, sei es, daß es subepithelial liegt oder in die Leibeshöhle hineingerückt ist, im darunterliegenden Hypoderm von einem Pigmentkanal begleitet. Dieser steht in bezug auf Größe der Ausbildung in Relation mit der Stärke der Nervenstränge. Der stärkste Pigmentkanal verläuft nun, entsprechend dem Bauchmarkstrange, in der Medianlinie der Bauchwand, wo er als ziemlich starker, braunschwarzer Streif imponiert und leicht für ein Blutgefäß gehalten werden könnte (Taf. 1, Fig. 2). Bei mikroskopischer Untersuchung findet man, daß er zwischen den Hypodermiszellen, der Basis derselben näher, liegt, sie auseinanderdrängt und von einem zarten Endothel begrenzt ist. Er erscheint mit großen Zellen gefüllt, die verschiedenartige größere oder kleinere körnige Einlagerungen besitzen. Der Füllungs Zustand dieses Kanals mit den Zellen variiert ziemlich stark und es ist an manchen Stellen, wo diese Zellen nicht vorhanden sind, schwer, den Kanal nachzuweisen. Doch verläuft er sicher ununterbrochen den ganzen Bauchmarkstrang entlang. Seine Bedeutung ist mir rätselhaft, es ist auch nichts Ähnliches bei anderen Polychäten bekannt. Dieser Pigmentkanal begleitet, wie gesagt, auch die anderen, zarteren Nerven im Epithel. Am Tiere selbst kann man die stärkeren dieser Kanäle, vor allem auf der wenig pigmentierten Ventralseite, sehr gut erkennen, da sie durch das Epithel hindurchschimmern (Taf. II, Fig. 6).

Vom Bauchmarkganglion geht der quere Kommissurenerv, die laterale Segmentalkommissur, jederseits zum Podganglion ab. Sie verläßt das Bauchmarkganglion in seiner Mitte an der lateralen Seite und begibt sich in nach unten schwach konvexem Bogen dahin. Eine kurze Strecke verläuft sie oberhalb der Längsmuskelzüge, die in einer ziemlich beträchtlichen Lage die Ventralwand entlang verlaufen, dringt dann allmählich immer tiefer in diese ein, bis sie zuletzt zwischen Längs- und Ringmuskelschicht zu liegen kommt, und geht dann knapp an der Stelle, wo die eigentliche Segmenthöhle aufhört und die Podhöhle beginnt, jedoch noch im Bereiche der ersteren, in die Bildung des Podialganglions ein. Auf diese Weise kommt der starke ventromediale Längsmuskelstrang, der sich bei *Hermodice* vorfindet, ventral, der ventrolaterale starke Längsmuskel dorsal von der Kommissur zu liegen. Von einem Aufhängeband wird sie nicht begleitet, dafür lassen sich feine Bündel von Muskelfasern nachweisen, die sich vorne und hinten zu ihren Seiten vorfinden. Ungefähr in der Mitte ihres Verlaufes gibt die Lateralkommissur ein zartes, mit einem Neurilemma versehenes Nervenästchen ab, das zum Hypoderm absteigt und eine Strecke weit subepithelial zu verfolgen ist. Es löst sich wohl in das allgemeine Nervennetz daselbst auf. Ähnliche zwei absteigende Nerven werden noch im weiteren Verlauf an das Hypoderm abgegeben. Die Lateralkommissur ist ebenfalls von einem starken, an der Ventralseite des lebenden Tieres gut sichtbaren, im Epithel korrespondierend verlaufenden Pigmentkanal begleitet (Taf. 3, Fig. 11).

Die Kommissur ist in ihrem Verlaufe immer weiter caudalwärts gerückt, so daß das Podialganglion nun ganz nahe an das hintere Dissepiment zu liegen kommt. Das Podialganglion ist durch ein Mesenterium mit dem ventralen Hypoderm in Verbindung. Wir wollen nun nach Sagittalschnitten dasselbe beschreiben. Kurz vor dem Eingehen in das Podialganglion hat sich innerhalb des Neurilemmas der Kommissur ein schwacher Faserzug an der ventralen Seite emanzipiert, der dann austritt und sich in zwei Äste spaltet, von welchen der eine caudalwärts, in die Nähe der segmentalen Einschnürung zieht, während der andere nach vorn geht, dem Hypoderm sich

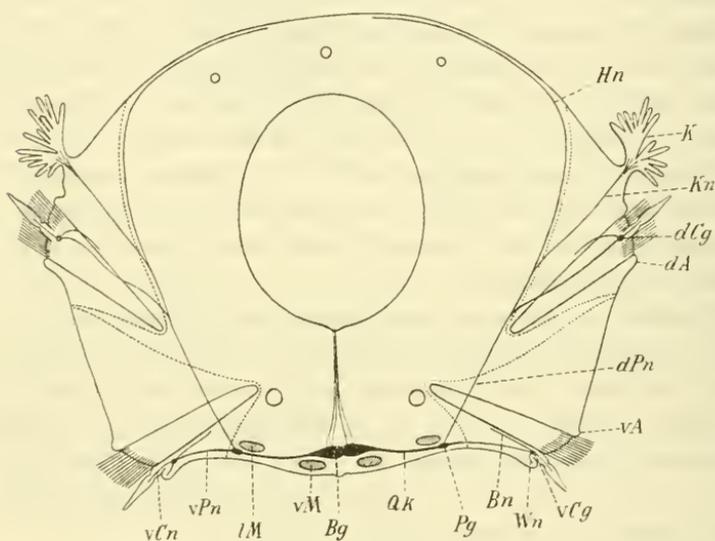
anlegt und eine Strecke weit in seinem subepithelialen Verlaufe nach vorn nachzuweisen ist. Die Nervenfasern haben sich in Punktsubstanz umgewandelt, welcher ventral eine Schichte Ganglienzellen anliegt. Wenige Schnitte lateralwärts treffen wir auf den nach vorn und hinten austretenden podialen Längsnerven. Im Ganglion selbst bemerkt man einen durchgehenden Faserzug desselben, der die Punktsubstanz in eine dorsale und ventrale Partie teilt. Nur die ventrale Partie zeigt einen Ganglienzellenbelag. Lateral von den Austrittsstellen des podialen Längsnerven ziehen sich die Ganglienzellen an der Vorder- und Hinterseite hinauf, die Dorsalseite bleibt frei bis auf ihre Mitte, wo sich eine Gruppe von Ganglienzellen zeigt, die immer weiter ventralwärts sich ausdehnt und sich endlich mit denen der Ventralseite verbindet. Hier zeigt sich die Punktsubstanz in zwei Teile geteilt, eine vorn und eine hinten gelegene Partie. Aus der vorderen Punktsubstanz geht der ventrale Parapodialnerv hervor, während aus der hinteren Partie der dorsale Parapodialnerv entspringt. Hervorzuheben ist, daß auch vom Podialganglion einige zarte Nerven an die Hypodermis treten, die ebenfalls an der Bildung des peripheren Nervensystems des Hautmuskelschlauches mitwirken.

Der aus dem Podialganglion nach hinten austretende Seitenlängsnerv durchbricht die Ringmuskelschicht und die Basalmembran an der intersegmentalen Einschnürung, liegt hier also subepithelial, verläßt aber diese Lage sofort, nachdem er die Einschnürung passiert hat, um frei in der Leibeshöhle zu dem im nächstfolgenden Segment liegenden Podialganglion zu ziehen. Dabei kommt er ganz nahe am Ausführungskanal des Nephridiums vorbei, und zwar lateral von diesem. Ganz kurz bevor er ihn passiert, glaube ich, ein kleines Ganglion bemerken zu können, das ich seiner Lage wegen »prä-nephridiales Ganglion« nennen will. Es zeichnet sich kaum durch andere Merkmale als durch eine Gruppe von Ganglienzellen aus, die dem Nerven dorsal aufliegen. Es scheint hier ein schwacher Nerv abzugehen, der zum Nephridium zieht. Etwas Ähnliches ist mir bei keinem Polychäten bekannt (Taf. 3, Fig. 11 und 12, und Textfig. 1 und 4a, p. 922).

Wir gehen nun zur Beschreibung des **peripheren Nervensystems des Podiums** über. Der aus der vorderen Partie der Punktsubstanz des Podialganglions austretende ventrale Parapodialnerv nimmt einen ziemlich einfachen Verlauf. Er zieht, von Muskelbündeln begleitet, frei in der Parapodialhöhle seitwärts, rückt dabei nahe der Ventralwand des Parapodiums immer mehr gegen die Mitte desselben zu, bis er unter das Niveau der hinteren Kante des Borstensackes gelangt. An der Stelle, wo der Borstensack mit dem Hypoderm in Verbindung steht, und zwar an der caudalen Seite, tritt der Nerv heran und bildet ein kleines Ganglion, das ich mit dem Namen »ventrales Cirrusganglion« belegen will. Von diesem strahlen drei Nerven aus. Der eine geht ventralwärts ab und dringt in den Ventralcirrus ein, ein zweiter ist eine Strecke weit in dem den Borstensack einhüllenden Bindegewebe verfolgbar und verliert sich später; er dient der Innervierung des Borstensackes. Der dritte verläuft subepithelial in der Rinne zwischen dem Borstensack und dem diesen wallartig umgebenden Hautwulst nach aufwärts, ist aber nur eine kurze Wegstrecke gut nachweisbar. Man kann diese drei Nerven als den ventralen Cirrusnerv, den ventralen Borstensacknerv und den ventralen Parapodialwulstnerv bezeichnen (Textfig. 2).

Viel komplizierter verhält sich der dorsale Parapodialnerv, der aus der hinteren Partie des Neuropils des Podialganglions entspringt. Er läuft in dem hinteren Winkel zwischen der lateralen Körperwand und dem Dissepiment dorsalwärts, liegt in die Ringmuskulatur eingebettet und ist von einem starken Pigmentkanal der Hypodermis begleitet, der auch beim lebenden Tiere gut sichtbar ist. Ungefähr in mittlerer Höhe des Segmentes, zwischen ventralem und dorsalem Parapodium, teilt er sich in zwei Äste und mit ihm der Pigmentkanal. Der eine Ast dringt in den dorsalen Parapodialkegel ein, bis er dessen Mitte erreicht und unter den Borstensack zu liegen kommt. Er stellt den dorsalen Parapodialnerv s. str. dar. Der andere behält einstweilen seine Lage im Winkel zwischen der lateralen Körperwand und dem Dissepiment bei. Der dorsale Parapodialnerv s. str. begibt sich dann an die Wurzel des dorsalen Parapodialcirrus, der vom Borstensack U-förmig

umwallt ist und auf seiner caudalen Seite seinen Ursprung besitzt. Hier bildet er, ähnlich wie der ventrale Parapodialnerv, ein kleines Ganglion, das »dorsale Cirrusganglion«, und entsendet zwei Äste, einen rückläufigen absteigenden, der in dem den Borstensack einhüllenden Muskel- und Bindegewebe eine Strecke weit zu verfolgen ist, und einen aufsteigenden Ast, der



Textfig. 2.

**Schema des metameren Nervensystems von *Hermodice carunculata*, auf die Querebene projiziert.**

*dA* dorsaler Ast des Podiums; *dCg* dorsales Cirrusganglion; *dPn* dorsaler Parapodialnerv; *Hn* Hautnerv; *K* Kieme; *Kn* Kiemennerv; *vA* ventraler Podialast; *vCn* ventraler Cirrusnerv. Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfig. 1.

in den Cirrus geht. Der zweite Ast, der Hautkiemennerv, der im Winkel zwischen Parapodialwand und Dissepiment verläuft, zweigt später einen Nerv ab, der zum Ursprung der Kieme geht und, hier sich vielfach aufspaltend, in die einzelnen Kiemenäste eindringt. Der im Winkel zurückbleibende Nerv verläuft, seine Lage beibehaltend, an die Dorsalwand und ist fast bis in die Mitte der Rückenwand nachweisbar. Er geht in das periphere Nervensystem des Hautmuskelschlauches über (Textfig. 2).

Als letztes ist noch das **periphere Nervensystem des Hautmuskelschlauches** oder des **Stammes** zu besprechen. Wie schon oben bemerkt, hat dieses seine vorwiegende Ursprungsstelle im Bauchmarkganglion. An sagittalen Längsschnitten sieht man, wenn sie durch die Mittelebene geführt sind, das Bauchmark der Länge nach durchschnitten. An den der Medianebene zunächst liegenden Schnitten nehmen die Ganglienzellen im Bauchmarkganglion nur die ventrale Seite ein, während dorsal ein starker, das Ganglion durchziehender Längsfaserstrang liegt. Die ventral liegende Ganglienzellenmasse nun gibt eine Anzahl von absteigenden Nervenästchen ab, die im Mesenterium verlaufen und zu dem ventralen medianen Hautwulst gehen, den das Epithel bildet. Die aus dem hinteren Ende des Ganglions ausstrahlenden Ästchen gehen ziemlich vertikal nach abwärts, während die weiter vorn abzweigenden einen immer schrägeren Verlauf nehmen, so daß der Hautwulst durch diese fächerförmige Ausstrahlung die Nervchen in ziemlich gleicher Verteilung erhält. Von diesen Nervenästchen nun zeichnen sich der vorderste und der hinterste durch bedeutendere Stärke aus. Die Fortsetzungen dieser beiden Nerven bilden dann die Ringnerven. Es sind deren danach in jedem Segmente zwei vorhanden, ein vorderer und ein hinterer, die in der Nähe der intersegmentalen Einschnürungen liegen. Doch scheint sich der hintere Ringnerv öfter zu spalten, so daß man dann im Sagittalschnitt drei starke Nervenquerschnitte antrifft. Diese Ringnerven befinden sich zwischen den Strängen der Ringmuskulatur eingebettet. Sie behalten ihren ganzen Verlauf hindurch ungefähr dieselbe Lage und scheinen in der Mitte des Rückens ineinander überzugehen. Die Ursprungsnerven dieser Ringnerven wie auch die zum Hautwulst tretenden Ästchen sind paarig (Textfig. 1 und Taf. 2, Fig. 6).

Ob nun wirklich diese drei Ringnerven die einzigen in einem Segmente sind, ist schwer zu sagen, da sich feinere fortlaufende Nervenäste nach der von mir angewandten Methode nicht haben verfolgen lassen. Doch muß ich hervorheben, daß ich verhältnismäßig häufig auch an anderen Stellen Nervenquerschnitte konstatiert habe, die jedoch durch ihre wechselnde Lage eher auf einen subepithelialen Nervenplexus schließen

lassen, eine Annahme, welche ja die Befunde an vielen Würmern zu ihrer Stütze hat.

Das Allerwichtigste von dem hier über das Nervensystem von *Hermodice* Vorgebrachten ist der tetraneure Typus desselben, der das metamere zentrale System auszeichnet. Ein solches ist noch bei keinem Polychäten bekannt geworden. Dagegen werden wir sehen, daß die beiden Kategorien des peripheren Nervensystems, das des Parapodiums und das des Stammes, bei einer ziemlich großen Zahl von Polychäten nachweisbar ist.

Es ist notwendig, an dieser Stelle noch die Verhältnisse des metameren Nervensystems im Vorderende zu besprechen. Ehe wir jedoch darauf eingehen können, ist es unumgänglich, zuerst die allgemeinen morphologischen Verhältnisse im Vorderende von *Hermodice* kennen zu lernen. Die heute geltende Annahme geht dahin, daß nur die primitiven Anneliden, die Archanneliden und Protochäten, auch im Vorderende ihren homomeren Bau erhalten haben, während er bei den Polychäten gestört erscheint. Danach ist bei diesen eine Reduktion des Kopfes und eine Verschmelzung des ersten oder der vorderen Rumpfmeteren mit dem Kopfe zum sogenannten Mundsegment eingetreten. Gleichzeitig damit kommt es zu einer Modifikation der Parapodien, sie reduzieren oder verlieren ihre Borstenbündel, werden untauglich für die Bewegungsfunktion und bringen ihre Tastorgane, die Cirren, zu stärkerer Ausbildung, welche dann Fühlercirren genannt werden. Diese Veränderungen üben auch auf das Nervensystem insofern eine Rückwirkung aus, als dadurch eine Conrescenz der vordersten Bauchmarkganglien, die Bildung eines Subösophagealganglions, herbeigeführt wird, von dem aus nun mehrere vordere Segmente ihre Innervierung erhalten.

Demgegenüber ist hervorzuheben, daß von alledem bei *Hermodice* nichts zu bemerken ist. Alle Metamere, vom ersten angefangen, zeigen dieselbe typische Gestalt und differieren nur in bezug auf die Größe und Lage zur Körperachse. Auch die vordersten Segmente besitzen ein vollständiges zweigespaltenes Podium mit Ventral- und Dorsalcirrus und dorsaler Kieme, nur fehlt den ersten vier derselben das Nephridium. Ihre Lage

zur Körperachse und ihre Größe wird wohl durch die eigenartigen Verhältnisse beeinflusst, die am Vorderende von *Hermodice* wie von allen Amphinomiden herrschen und durch welche die systematische Abgrenzung dieser Polychätengruppe vornehmlich begründet ist. Wie bekannt, ragt das Geruchsorgan, die sogenannte Carunkel, die dorsal auf dem Kopflappen entspringt, bei den Amphinomiden über mehrere Segmente auf dem Rücken hinaus und der Mund hat auf der Ventralfläche eine eigentümliche Verschiebung nach rückwärts erfahren, wobei er mehrere (bis fünf) der vordersten Segmente scheinbar ventral und median durchtrennt. Dadurch wird die radiäre Stellung der Hälften der vier ersten Metameren bedingt und auch bewirkt, daß, vom fünften angefangen, ihre Größe nach vorn zu abnimmt (Taf. 1, Fig. 3 und 4).

Die geschilderten Verhältnisse finden sich bei allen Amphinomiden. So geht, um einige Beispiele zu nennen, bei *Chloëia flava* die Carunkel bis zum Beginn des vierten Segmentes, der hintere Mundrand ist von demselben Metamer begrenzt, bei *Chloëna atlantica* reicht die Carunkel bis mindestens zum vierten, der Mund bis zum zweiten Segment, bei *Notopygos megalops* die Carunkel bis zum fünften, der Mund bis zum dritten Segment, bei *Amphinome rostrata* die Carunkel bis zum zweiten, der Mund zum dritten, bei *Eurythoë pacifica* die Carunkel zum vierten, der Mund ebenfalls bis zum vierten Segment (Mc Intosh, 1885), bei *Euphrosyne racemosa* die Carunkel bis zum vierten, die Mundspalte sogar bis zum sechsten Segment (Ehlers, 1864). Bei *Hermodice carunculata* liegen die entsprechenden Verhältnisse so, daß sich die Carunkel bis an den Hinterrand des vierten Segmentes ausdehnt, während die Mundspalte zwischen die ersten fünf Segmente zu liegen kommt.

Es ist nun hier die wichtige Frage aufzuwerfen, wie sich das Verhältnis des Kopflappens zu diesen vordersten Segmenten stellt, ob tatsächlich, wie es der Augenschein sagt, eine Durchtrennung derselben durch die Mundspalte zustande kommt oder ob diese in normaler Stellung, zwischen Kopflappen und erstem Segment, verharrt und die medianen Partien dieser Metameren zurückgedrängt hat. Racovitza (1896) hat

es nun versucht, diese seltsamen Relationen zwischen Kopf und den ersten Körpersegmenten bei den Amphinomiden mit den entsprechenden Verhältnissen bei den übrigen Polychäten in Übereinstimmung zu bringen. Wenn auch die typische Lage des Mundes bei den Polychäten noch strittig ist, Hatschek (1891) sie zwischen Prostomium und Metastomium auch beim erwachsenen Tiere annimmt, die zusammen das Prosoma bilden, während ihnen der metamere Körper als Metasoma gegenübergestellt wird, Racovitza dagegen den Mund zwischen den Kopfklappen, der ungefähr dem Prosoma Hatschek's entspricht, und das erste Segment verlegt, so wird der Mund doch immer vor das erste Segment zu liegen kommen. Diesen beiden Annahmen widerspricht aber seine Lage bei den Amphinomiden und ist deshalb der Aufklärung bedürftig.

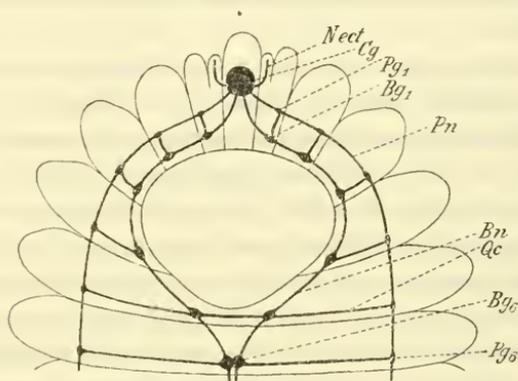
Racovitza, der *Eurythoë borealis* und *Euphrosyne Audouinii* studiert hat, sagt in dem bezüglichen Kapitel (p. 185) über *Eurythoë*: Bei diesen Tieren ist, wie bei allen übrigen Polychäten, das Nuchalorgan auf der hinteren Seite des Kopfklappens gelegen und überschreitet nicht die Grenze des ersten Segmentes. Der Mund liegt unterhalb des Kopfklappens und sein hinterer Rand ist wie immer vom ersten Segment gebildet. Es ist nur schwer, auf den ersten Blick die normalen Beziehungen bei *Eurythoë* aufzufinden, denn die Hälften der beiden vordersten Segmente seien nach vorn gedreht. Ihre mittleren Partien aber, sowohl die dorsale als auch die ventrale, sind auf ihrem Platze verblieben, dabei aber beträchtlich in die Länge gezogen worden und konturieren so die Mundöffnung wie auch die hintere Partie des Nuchalorgans. Diese verdünnte, in die Länge gezogene mediane Partie sehe man sehr gut auf der Rückenseite des zweiten Segmentes. Sie ist weniger ausgesprochen für das erste Segment. Auf der Ventralseite sind die beiden Medianpartien der beiden ersten Metameren in das Innere des hinteren Bodens des Mundvorraumes hineingedrängt worden. Ähnlich wie über *Eurythoë* ist Racovitza's Anschauung über *Euphrosyne* (l. c., p. 197). Nur sei in diesem Falle die Schwierigkeit eine noch viel größere. Es hätten auch hier die ersten drei Segmente dieselbe Modifikation erlitten, doch in einer viel vollständigeren Weise. Zum Beweise für seine Auffassung der Verhältnisse

bei *Euphrosyne* fügt er noch hinzu, daß alle diese Metameren von dem mächtigen Subösophagealganglion ihre Innervierung empfangen, das aus der Verschmelzung mehrerer Ganglien entstehe, eine Tatsache, die nicht möglich wäre, wenn wirklich die Segmente in der Mittellinie nur unterbrochen wären. Daher sei es für ihn sicher, daß die Mundöffnung ihre gewöhnlichen Beziehungen zum Kopflappen bewahrt habe und daß sie, wie stets, auch bei den Amphinomiden vorn durch die Palpenregion und hinten durch den Vorderrand des ersten Segmentes begrenzt sei.

Ich muß gleich hier diesen Ausführungen Racovitza's gegenüber betonen, daß die tatsächlichen Befunde, die ich bei meinen diesbezüglichen Untersuchungen an *Hermodice* gemacht habe, mich zu einem anderen Ergebnisse geführt haben. Die Figuren (Taf. 1, Fig. 3 und 4), die genau nach der Natur gezeichnet sind, zeigen die äußeren Beziehungen der betreffenden Organe. Die Carunkel scheint hier bis an die Hintergrenze des vierten Segmentes sich zu erstrecken, ist aber nur bis ungefähr zum Hinterrande des dritten Metamers mit der Rückenseite verwachsen. Wohl ist richtig, daß die ersten, vor allem die drei vordersten Segmente, eine starke Knickung in der Mitte erleiden, so daß die Segmentalhälften um die Carunkel radiär angeordnet erscheinen, aber schon der Verlauf der segmentalen Einschnürungen, wie er in Taf. 1, Fig. 3, zu sehen ist, gibt keinen Hinweis für die Auffassung, daß die in Betracht kommenden Metameren, vom ersten angefangen, sich median ausziehen und um das Hinterende der Carunkel herumgehen.

Am deutlichsten sprechen für meine Auffassung die Verhältnisse des metameren Nervensystems im Vorderende, wie sie schematisch in Textfig. 3 dargestellt sind. Die Tatsachen, welche Racovitza über die Innervierung der vorderen Segmente bei *Euphrosyne* anführt, daß sie nämlich von einem mächtigen, hinter der Mundspalte gelegenen, durch Verschmelzung mehrerer Bauchmarkganglien entstandenen Subösophagealganglion aus geschehe, finden bei *Hermodice* keine Bestätigung. Es findet sich bei *Hermodice* überhaupt keine Ganglienmasse, die den Namen Unterschlundganglion verdiente. Die Schlundkommissur, wie sie sich bei diesem Amphinomiden

vorfindet, ist keine bloße Kommissur, welche die Verbindung des Gehirnes mit dem Bauchmark darstellt, sondern repräsentiert selbst einen Teil des Bauchmarkes. Sie steht in großem Gegensatz zu dem, was bis jetzt als Schlundkommissur beschrieben und gleichsam allen Polychäten als gesetzmäßig zukommend gedacht wurde. Die Schlundkommissur von *Hermodice* ist nichts anderes als der durch die Mundspalte in ihre beiden Hälften getrennte, beiderseits in jedem Metamer mit einem



Textfig. 3.

**Schematische Darstellung des Nervensystems im Vorderende von *Hermodice carunculata*.**

*Bg*<sub>1</sub> erstes Bauchmarksganglion; *Bn* Bauchmarkconnectiv; *Cg* Cerebralganglion; *N. ect* Nerv des Ectodermwulstes des ersten Segmentes; *Pg*<sub>1</sub> erstes Podialganglion; *Pn* podialer Längsnerv; *Qc* Querkommissur.

Bauchmarksganglion versehene Bauchmarkstrang, der sich hinter dem Munde, erst im fünften Segment zu dem von hier an als einheitlich imponierenden, paarig gebauten gewöhnlichen Bauchmark vereinigt. Und in diese sogenannte Schlundkommissur sind jederseits metamer Ganglien eingelagert, die nichts anderes als Bauchmarksganglien sind und alle ihre Lage in der auf obig beschriebene Art abgegrenzten Segmenthälfte haben. Die beiden Bauchmarksganglionhälften des ersten Segmentes liegen, wie es deutlich die Textfigur zeigt, noch vor der Mundspalte, wie auch die beiden Hälften des ersten Metamers vor derselben liegen. Die Lagebeziehungen der übrigen Bauchmarksganglien soweit sie der Schlundkommissur angehören, sind ähnlich wie

die ihrer korrespondierenden Metameren, zu Seiten der Mundspalte. Hervorheben will ich noch, was ja ohne weiteres aus dieser Schilderung wie aus der beigegebenen Figur hervorgeht, daß für *Hermodice* der Begriff »Schlundkommissur« ebenso wenig anwendbar ist, wie man auch kein Bauchmarkganglion als »Subösophagealganglion« bezeichnen kann. Diese Begriffe sind, wie sich später noch klarer erweisen wird, überhaupt keine vergleichend-anatomischen, sondern höchstens topographische.

Wie das Bauchmarkconnectiv mit dem Bauchmarkganglion jedem einzelnen der vorderen Segmente in typischer Weise zukommt, so auch die übrigen Teile des metameren Nervensystems, sowohl des zentralen wie des peripheren. Jedes Segment, vom ersten angefangen, besitzt sein Podialganglion mit der Querkommissur, das gesamte periphere Nervensystem des Podiums und auch sein Hautmuskelnervensystem. Es ist wohl dadurch allein schon der Nachweis erbracht, daß die Mundspalte die vordersten Segmente durchtrennt und sie nicht in ihren Medianten nach rückwärts verschiebt, daß also die Schilderung Racovitza's nicht den Tatsachen entspricht.

Da mir aber diese Verhältnisse von besonderer Wichtigkeit erscheinen, will ich es bei dem oben Angeführten nicht allein bewenden lassen, sondern noch einen strikteren Beweis versuchen. Sowohl an Quer- wie an Sagittalschnitten habe ich diese Region eingehend untersucht. Die Dissipimente ziehen wohl nicht ununterbrochen von einer Seite zur anderen. Vor allem an der Lateralseite gut ausgebildet, verlieren sie sich gegen die Leibeshöhle des Stammes zu, wodurch die Bildung eines einheitlichen Cöloms um den Anfangsteil des Darmes, den Rüssel, herum verursacht wird. Diese Verschmelzung der Segmenthöhlen am Vorderende ist eine leicht verständliche Notwendigkeit, um den ausstülpbaren Rüssel seine Bewegungsfreiheit zu bewahren. Die dorsalen Längsmuskeln, die in kontinuierlichem Zuge vom ersten Segment an durch den Körper verlaufen, sind paarige, in einzelne Stränge aufgelöste Züge, welche die Segmentgrenzen deutlich erkennen lassen; da sie aber die medianen Partien freilassen, die durch die Rückziehmuskeln der Carunkel eingenommen sind, können auch sie nicht zum Zeugnis angerufen

werden, daß die einzelnen Hälften der vorderen Segmente noch an der Verwachsungsstelle der Carunkel mit dem Rücken ineinander übergehen. Doch können als einwandfreier Beweis für meine Auffassung die Ringnerven des peripheren Nervensystems, von deren fast intersegmentaler Lage wir oben gehört haben, herangezogen werden. Es zeigt sich sowohl an Quer- wie an Sagittalschnitten deutlich, daß der hintere Ringnerv des ersten und der vordere des zweiten Segmentes, die beide einen der Segmentgrenze parallelen und ihr sehr genäherten Verlauf nehmen, zusammen mit ihren Pigmentkanälen an die Verwachsungsstelle der Carunkel herantreten, dann aber in den mächtigen Faltungen der Carunkel und den zahlreichen Nervenzügen derselben nicht weiter verfolgbar sind. Dasselbe Verhalten habe ich bei den Ringnerven, die in der Nähe zwischen dem zweiten und dritten und ebenso zwischen dem dritten und vierten Segmente verlaufen, beobachten können.

Daraus geht wohl eindeutig hervor, daß Racovitza's Auffassung, als ob bei den Amphinomiden die Carunkel die ganze Länge ihrer Verwachsung auf dem Kopflappen zugehörigen Partien aufsäße und die vorderen Metameren dadurch gezwungen sind, median in schmale Bänder ausgezogen um das weit nach hinten gerückte Ende des Kopflappens herumzugehen, unrichtig ist. Die Verhältnisse liegen vielmehr so, wie sie der Augenschein lehrt; die Carunkel ist mit der Rückenfläche der vordersten Segmente verwachsen, deren Hälften unter der Carunkel ineinander übergehen, wenigstens bei *Hermodice*, und es ist wohl anzunehmen, daß die Tatsachen bei den übrigen Amphinomiden nicht anders liegen.

Mit ebenso bestimmtem Ergebnis läßt sich der Beweis über die Lagebeziehungen der Mundspalte zu den vorderen Segmenten erbringen (Taf. 2, Fig. 5). An frontalen Schnitten bemerkt man deutlich, wie die ventralen Längsmuskelzüge, die knapp neben der Mundöffnung, dieselbe umrahmend, verlaufen, mit ihren sie segmentweise durchtrennenden Septen an der Wand des Mundhöhlenraumes sich festsetzen. Das zwischen dem ersten und zweiten Segment befindliche Septum trifft hier genau an der Stelle auf, die in der Verlängerung der Trennungslinie ihrer Podien liegt. Die Hälften des ersten Körpermetamers

stoßen also getrennt und mit einer ziemlich schmalen Partie an die Vorderwand des Mundhöhlenraumes. Ein ihnen irgendwie zuzusprechender Teil dieser Mundhöhlenwand, der die beiden Segmenthälften verbinden würde, der also, nach der Darstellung Racovitza's, als ein in das Innere des Mundvorraumdaches hineingedrängter Teil aufgefaßt werden könnte, ist nicht auffindbar. Das gleiche gilt für die anderen peristomalen Segmente. Der Mundspalt ist demnach vorn durch die präoralen Lippen, die zum Kopflappen gehören, zu seinen Seiten von den Segmenthälften der ersten fünf Segmente, die er durchtrennt, und hinten von der hier schon ungespaltene Scheidewand begrenzt, die zwischen dem fünften und sechsten Segment liegt.

Ich habe diese Verhältnisse im Vorderende von *Hermodice* hier einer eingehenden Betrachtung unterzogen, weil uns dadurch ein zweites fundamental wichtiges Merkmal der Amphinomiden bekannt geworden ist: ihre fast vollständige anatomische Homomerie, wie sie bis jetzt bei keinem anderen Polychäten aufgefunden wurde. Sie erscheint nur leicht gestört durch die Lage des Mundes, der nach rückwärts zwischen die ersten fünf Segmente verschoben ist, und durch die eigentümliche Hypertrophie der Carunkel. Aber alle anatomischen Details, wie sie den echten Rumpfmetameren zukommen, sind auch bei den peristomalen Segmenten vorhanden. Bei keinem anderen Polychäten ist die Abgrenzung des Kopflappens vom ersten Segmente, ist die Analyse des Vorderendes so klar und deutlich durchzuführen wie hier.

Wenn man die geschilderten Verhältnisse ins Auge faßt, wird man mir die Berechtigung nicht absprechen können, diesen Typus der Polychäten als einen neuen, gegen die übrigen Polychäten gut abgegrenzten hinzustellen. Ich bilde daher für die Amphinomiden eine eigene Unterordnung der Polychäten und stelle sie den übrigen als **Tetraneura** gegenüber. Als ihre Hauptmerkmale sind zu erwähnen: der tetraneure Typus ihres Nervensystems und ihr homomerer Bau, wovon auch die vordersten Segmente nicht ausgenommen sind. Die übrigen Merkmale der Amphinomiden betrachte ich als von sekundärer Wichtigkeit, wie die erwähnte Verschiebung des Mundes nach hinten und die enorme Entwicklung der Carunkel.

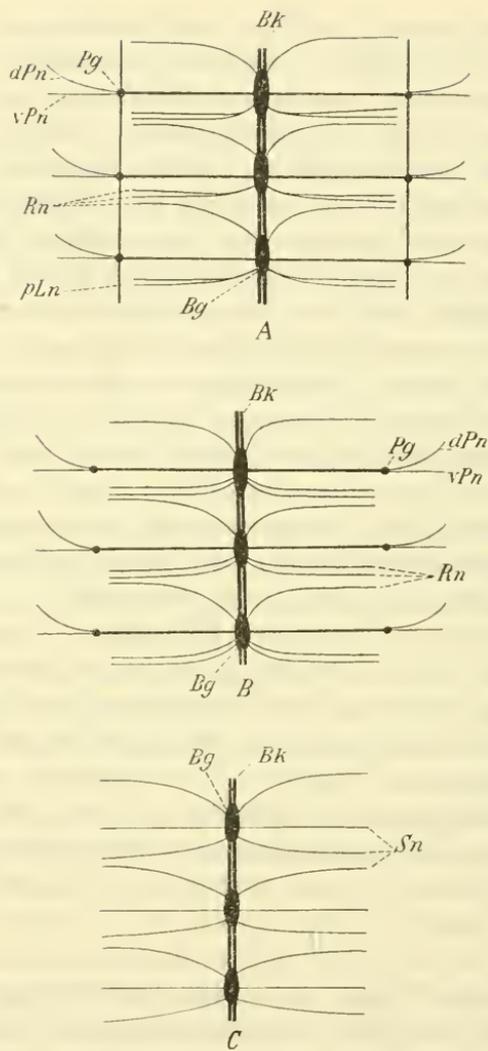
Auf eine Frage, welche die Abgrenzung der Gruppe der *Tetraneura* betrifft, ist hier noch einzugehen. Es ist nämlich noch strittig, ob die Euphrosyniden zu den Amphinomiden gerechnet oder von ihnen als eigene Familie abgetrennt werden sollen. Wenn, wie Racovitza (1896) sich an einer Stelle ausspricht, bei *Euphrosyne* tatsächlich eine Konzentration der vorderen Bauchmarksganglien zu einem Subösophagealganglion stattfindet, von denen aus die Innervierung der vorderen, peristomalen Segmente erfolgt, so wäre dadurch allein schon aller Grund vorhanden, eine systematische Lostrennung der Euphrosyniden von den Amphinomiden durchzuführen, da sie in einem sehr wichtigen anatomischen Merkmal Unterschiede aufweisen würden. Herr W. Kornfeld bearbeitet gegenwärtig diese interessante Frage in unserem Institute und ich will gleich hier, ohne auf die näheren Details einzugehen, da sie demnächst ausführlich publiziert werden sollen, erwähnen, daß *Euphrosyne* in jeder Beziehung zur Gruppe der *Tetraneura* gestellt werden muß. Sie besitzt sowohl den tetraneuren Typus des Nervensystems, der vor allem durch die podialen Längsnerven gekennzeichnet ist, wie auch die Homomerie im Vorderende. Sie hat kein Unterschlundganglion entwickelt, sondern die Bauchganglienreihe verläuft, in ihre beiden Hälften gespalten, um die Mundöffnung herum, so wie bei *Hermodice*, und die Nerverversorgung des Vorderendes erfolgt ebenfalls in gleicher Weise.

## II.

Nachdem wir im vorstehenden den Typus des Nervensystems der *Tetraneura* eingehend kennen gelernt haben, bleiben noch zwei wichtige Fragen für die Erörterung übrig. Die eine geht dahin, ob sich auch weiter bei den anderen Polychäten das metamere Nervensystem als Einteilungsprinzip anwenden läßt. Darauf wollen wir zunächst eingehen. Als zweites wird die Frage zu beantworten sein, welche morphologische Wertung wir der Tetraneurie beizumessen haben, ob sie als ein ursprünglicher oder sekundärer Typus anzusehen ist und ob Übergänge zwischen der Tetraneurie und der Dineurie vorhanden sind.

Bei den übrigen Polychäten mit Ausnahme der Amphinomeniden hat man, soweit sie bis heute anatomisch untersucht sind, keinen podialen Längsnerven aufgefunden, sie zeigen also den dineuren Typus des Nervensystems. Doch sind auch bei diesen schon Unterschiede im Aufbau desselben, und zwar gerade bei den zentralen Bestandteilen bekannt geworden, ohne daß man ihnen eine besondere Beachtung widmete. Das Nervenorgan, auf das ich hier die Aufmerksamkeit lenken will, ist das Podialganglion. Wie wohl bekannt sein wird, ist dieses bei einigen Familien ausgebildet, während es bei anderen fehlt. Ich bin nun durch eigene Untersuchung verschiedener Polychäten wie auch durch das Studium der Literatur zur Überzeugung geführt worden, daß alle jene Formen, welche sich durch den Besitz eines Podialganglions auszeichnen, als eine systematische Gruppe höherer Einheit zusammengefaßt werden müssen, und habe sie **Podogangliata** benannt. Den Typus des Nervensystems habe ich als den podogangliaten bezeichnet.

Diesen zweiten Typus des Nervensystems repräsentiert ungefähr jene Gruppe, welche heute in der Hatschek'schen Unterordnung der Rapacien oder Raubanneliden vereinigt ist. Vom podialen Längsnerven ist bei ihnen in den normalen Segmenten nichts zu bemerken. Doch besitzen sie alle die typischen Podialganglien. Außerdem sind, wie bei den tetraneuren Formen, die beiden Kategorien des peripheren Nervensystems gewöhnlich in guter Ausbildung vorhanden. Der Nerv, der bis jetzt immer bei diesen Formen als der Segmentalnerv beschrieben wurde, ist nach meiner Auffassung kein peripherer Nerv im strengen Sinne, ist als die Querkommissur, die das Bauchmarkganglion mit dem Podialganglion verbindet, dem zentralen metameren Nervensystem zuzurechnen. Das periphere Nervensystem des Podiums hat so wie bei den Tetraneuren seinen Ursprung im Podialganglion und besorgt die Innervierung der verschiedenen podialen Apparate. Und auch das periphere Nervensystem des Hautmuskelschlauches entspringt in gleicher Weise wie dort im Bauchmarkganglion und entsendet die Ringnerven. Das alleinige, wenn auch sehr wichtige und hervorstechende Unterscheidungsmerkmal zwischen den Tetraneuren und den Podogangliaten liegt also in dieser Beziehung in dem



Textfig. 4.

**Schema des metameren Nervensystems der Polychäten.**

*A Tetranœura, B Podogangliata, C Apodogangliata. Bg* Bauchmarksganglion;  
*Bk* Bauchmarkconnectiv; *dPn* dorsaler Parapodialnerv; *Pg* Podialganglion;  
*pLn* podialer Längsnerv; *Rn* Ringnerven; *Sn* Seitennerven; *vPn* ventraler  
 Parapodialnerv.

Fehlen des podialen Längsnerven bei der zweiten Gruppe (Textfig. 4*B*).

Ein zweiter, schon früher erwähnter Unterschied zwischen den beiden Gruppen ist in den Verhältnissen des Vorderendes gegeben. Die anatomische Homomerie der dem Kopf flappen folgenden Segmente ist nicht gewahrt geblieben, bei den Podogangliaten ist es zu einer Verschmelzung des ersten oder mehrerer vorderer Rumpfmeteren mit dem Kopfe gekommen und eine klare Analyse des Vorderendes desselben außerordentlich schwierig. Die Podien haben hier starke Modifikationen erlitten, sie reduzieren oder verlieren ihre Borstenbündel, werden für die Bewegungsfunktion untauglich, bringen dagegen ihre Tastorgane, die Cirren, zu stärkerer Ausbildung, welche dann den Namen Fühlercirren führen. Diese Veränderungen im Vorderende üben auch auf das Nervensystem insofern eine Rückwirkung aus, als dadurch eine Concrescenz der vorderen Bauchmarksganglien, die Bildung eines sogenannten Subösoophagealganglions, herbeigeführt wird, von dem aus nun mehrere vordere Segmente ihre Innervierung erhalten.

Den Nachweis für das zweite Hauptmerkmal, die Reduktionserscheinungen im Vorderende, werde ich wohl nicht zu erbringen brauchen, da die bezüglichlichen Tatsachen als allgemein bekannt vorausgesetzt werden können. Dagegen wird es unumgänglich sein, für den podogangliaten Typus ihres Nervensystems Zeugnisse anzuführen. Ich will mich zuerst der typischsten Familie der *Podogangliata*, den Nereiden, zuwenden, über die eine Anzahl genauer und eingehender Untersuchungen vorliegen. Es sind hier vor allem die Arbeiten von Turnbull (1876), Hamaker (1898) und Langdon (1900) über *Nereis virens* Sars zu erwähnen sowie die Untersuchungen von Izuka Akira über den japanischen Palolowurm, *Ceratocephale osawai* Iz. (1905).

Am genauesten wurde das uns hier interessierende metamere Nervensystem von Hamaker bei *Nereis virens* beschrieben. Ich will deshalb die dasselbe betreffende Stelle in extenso in wörtlicher Übersetzung hier anführen (l. c., p. 94 f.): »Fünf stärkere Nervenpaare werden von jedem (Bauchmark-) Ganglion abgegeben und außerdem einige schwächere, die nur aus wenigen Fasern bestehen. Einige von diesen ziehen ventralwärts, aber die meisten von ihnen verlassen an der

dorsalen Mittellinie den Nervenstrang und verteilen sich wahrscheinlich hauptsächlich am Darmrohr.«

»Die paarigen Nerven werden am bequemsten in Beziehung zu ihrer Lage im Segment charakterisiert. Beginnt man vorn, so findet sich nahe der intersegmentalen Einschnürung des Ganglions der erste Segmentalnerv. Dieser Nerv ist verhältnismäßig schwach und geht in rechtem Winkel vom Bauchmarkstrang ab. Er liegt nach außen von den Längsmuskeln und ist teilweise in die Hypodermis eingebettet. Er kann, ohne daß er sein Kaliber stark ändert, bis zur dorsalen Basis des Parapodiums verfolgt werden, wo er sich entweder in der parapodialen Ringmuskulatur oder im hypodermalen Plexus oder wahrscheinlich in beiden verliert.«<sup>1</sup>

»Der zweite Segmentalnerv ist der stärkste von den fünf und ist der Parapodialnerv. Er verläßt das Segmentalganglion nahe seinem hinteren Ende und geht in diagonalen Richtung nach rückwärts durch die Längsmuskeln und außerhalb derselben zum Parapodialganglion, das an der ventralen Basis zwischen den Längsmuskeln und dem Porus des Segmentalorgans liegt.«<sup>2</sup>

»Der dritte Segmentalnerv ist sehr zart. Er geht aus dem hinteren Ende des Segmentalganglions hervor und zieht diagonal nach außen und rückwärts zur hinteren Basis des Parapodiums. Wie alle paarigen Segmentalnerven liegt er seinen ganzen Verlauf hindurch in die Hypodermis eingebettet. In bezug auf Stärke dem parapodialen Strang am nächsten stehend ist der vierte Nerv. Er entspringt vom vorderen Drittel des folgenden Ganglions und verläuft weiterhin im hinteren Teil des Segmentes, nahe der Intersegmentallinie, wo die Längsmuskeln an der Hypodermis befestigt sind. Er verläuft parallel mit dem ersten Nerv des folgenden Segmentes, setzt sich aber in direktem Verlaufe um den Körper fast bis zur dorsalen Mittellinie fort.«

»Der fünfte Segmentalnerv ist sehr zart. Er liegt nahe hinter dem vierten Nerven und sehr knapp neben der Inter-

<sup>1</sup> Dieser Nerv ist dem Hautmuskelnervensystem zuzurechnen und hat sein Analogon bei *Hermodice*.

<sup>2</sup> Dieser Nerv ist die typische Querkommissur.

segmentalebene. Er erstreckt sich bis zur Basis des Parapodiums.«<sup>1</sup>

»Die Innervation des Parapodiums geschieht fast vollständig vom Parapodialganglion aus, von dem vier Nerven gegen die Peripherie ausstrahlen. Der vorderste ist sehr zart und nimmt gewöhnlich vor dem Porus des Segmentalorgans seinen Ursprung. Er geht zum Retraktor der Vorderseite des Parapodiums. Der zweite Parapodialnerv ist verhältnismäßig stark und innerviert den ventralen Ramus. Nahe dem Ganglion teilt er sich in einen vorderen und einen hinteren Ast. Der vordere verläuft längs der Vorderwand des Ventralramus zum vorderen borstentragenden Lappen. Der andere geht längs der Hinterwand zum hinteren borstentragenden Lappen, wobei er einen Ast zum Ventralcirrus und einen anderen zur unteren Ligula des ventralen Ramus abgibt.«

»Der dritte Parapodialnerv geht nach außen und aufwärts zur Hinterwand des Parapodiums. Ungefähr auf halbem Wege an der Seite des Parapodiums gibt er einen Ast zur Drüseregion der dorsalen Basis des Parapodiums ab. Andere Zweige sendet er noch zu dem vorderen borstentragenden Lappen des dorsalen Ramus, zum hinteren borstentragenden Lappen, der oberen Ligula und dem Dorsalcirrus. Ein vierter Parapodialnerv geht zur hinteren Basis des Parapodiums.«

Wir sehen hier klar das typische metamere Nervensystem eines Podogangliaten beschrieben und können die einzelnen Kategorien desselben deutlich erkennen: das zentrale Nervensystem mit Bauchmarkstrang, Querkommissur und Podialganglion, das periphere Nervensystem des Podiums in den zuletzt beschriebenen vier Parapodialnerven, das des Hautmuskelschlauches in den vier subepithelial verlaufenden Nerven, die im Bauchmarkganglion entspringen und entweder Ringnerven bilden oder zum Hautplexus beisteuern. Ich selbst habe bei *Nereis diversicolor* das Nervensystem untersucht und eine gleiche Ausbildung desselben vorgefunden.

Ein im Prinzip gleiches metameres Nervensystem wird von Ch. Gravier (1896) bei den Phyllodociden beschrieben.

<sup>1</sup> Der dritte bis fünfte Nerv sind ebenfalls dem peripheren Nervensystem des Hautmuskelschlauches zuzurechnen.

Hier finden sich ebenfalls ein Paar starke Nerven (nerfs pédieux), die zu den Podien gehen und dort ein Podialganglion (ganglion de renforcement) bilden. Aus diesem entspringt das periphere Nervensystem des Podiums, das zur Innervierung seiner Apparate dient. Außerdem sind zwei Paare von zarteren Nerven beschrieben, die aus dem Bauchmarkganglion entspringen und sicher dem Hautmuskelnervensystem zuzurechnen sind.

Weiters habe ich durch eigene Untersuchungen bei dem Aphroditiden *Lepidasthenia elegans*, bei dem Nephthyiden *Nephtlys scolopendroides*, bei dem Phyllodociden *Phyllodoce Paretti* und bei dem Hesioniden *Telamone sicula* den prinzipiell gleichen Bau des metameren Nervensystems beobachten können, wobei ich jedoch für einstweilen nur auf den Nachweis des zentralen und podialen Nervensystems Wert legte. Überall finden sich diese beiden Teile des metameren Nervensystems gut und charakteristisch ausgebildet, wie wir es oben kennen gelernt haben, und vor allem das Hauptmerkmal, das Podialganglion, ist in typischer Weise vorhanden. Es sind übrigens gegenwärtig Untersuchungen in unserem Institute über diesen Gegenstand im Gange, die, soweit sie bis jetzt gediehen sind, eine Bestätigung meiner Ansicht bringen.

Außerdem ist durch Spengel (1882) bei verschiedenen Euniciden das Vorhandensein eines echten Podialganglions nachgewiesen, so bei *Oligognathus Bonelliae*, bei *Halla*, *Drilonereis* und *Lumbriconereis*.

Es bleibt noch übrig, eine sehr wichtige und formenreiche Familie, die sicher zu den Podogangliaten zu stellen ist, einer Besprechung zu unterziehen. Es sind dies die Syllideen, bei denen das Studium des Nervensystems wegen der Kleinheit ihrer Form mit außerordentlichen Schwierigkeiten verbunden ist. Erst in jüngster Zeit hat sich Hugo Eisig (1906) bei dem auf Aalen schmarotzenden, den Syllideen verwandten *Ichthyotomus sanguinarius* der Mühe unterzogen, die bezüglichen Verhältnisse aufzuklären, doch ist ihm sein Vorhaben nicht lückenlos gelungen. Die Untersuchungen konnten nur an autotomierten Podien gemacht werden, wodurch die Verfolgung der einzelnen Nerven sehr erschwert wurde.

Eisig fand in jedem Segment jederseits drei Seitennerven, von welchen der hinterste in das Podialganglion einmündet, das er zum Unterschiede von verschiedenen anderen Ganglien, die sich im Podium vorfinden, als ventrales Podialganglion beschreibt. Von diesem geht erstens ein zarter Nerv in den Ventralcirrus, wo er in mächtigen kolbenförmigen Endorganen (Rezeptoren) endet. Zweitens geht ein Ast vom Podialganglion in vertikalem Laufe zur Basis des Dorsalcirrus, um dann in denselben einzudringen. An der Basis des Cirrus, noch im Bereich der Parapodvorhöhle bildet er zwei sehr nahe aneinandergerückte Ganglien, wozu sich noch ein drittes, höher in den Cirrus hinaufgerücktes gesellen kann. Diese Ganglien treten im ersten und zweiten Segment, wo der Dorsalcirrus noch keine so großen Dimensionen aufweist, jederseits kompakt in der Einzahl auf, so daß er ihre Mehrzahl weiterhin in der Segmentreihe als sekundäre Erscheinung auffaßt und dementsprechend allgemein von einem »dorsalen Podganglion« in der Einzahl spricht. Dieser Nerv zieht dann weiter in den tasterförmigen Anhang des Dorsalcirrus, in das Styloid, wo er in die mit Sinneshaaren besetzten Rezeptoren übergeht.

Weiters konnte Eisig einen Nerv feststellen, der im Styloid des Parapodiums mit einem mit starren Sinneshaaren besetzten Endorgane beginnt und sich in einen nach kurzem Verlauf in ein Ganglion (das laterale Podganglion) anschwellenden Nerven fortsetzt, der jedoch nur bis zur Stelle, wo Parapod und Ventralcirrus zusammenstoßen, verfolgt werden konnte. Alle Bemühungen um die Feststellung seines weiteren Verlaufes blieben erfolglos. Deshalb läßt er es dahingestellt, ob auch die Nerven des Parapodstyloids sich denjenigen der beiden Cirren zugesellen oder ob jene Teile eines von diesen und ihrem Seitennerven unabhängigen, etwa auf das Chätopodium beschränkten Reflexsystems repräsentieren. Ich glaube, auf jeden Fall mit Berechtigung annehmen zu können, daß dieser Parapodialnerv sich bis zum ventralen Podialganglion fortsetzt und in dasselbe eindringt, vor allem auch deshalb, weil von einem isolierten Nervenreflexsystem weder in den Podien noch in sonst irgendeinem Organ bis jetzt bei den Polychäten etwas bekannt geworden ist. Ist diese Auffassung richtig, welche ohne Zweifel

große Wahrscheinlichkeit besitzt, dann haben wir in dem bis jetzt besprochenen Nervensystem von *Ichthyotomus* nach meiner Nomenklatur die Querkommissur zwischen Bauchmarkganglion und (ventralem) Podialganglion und das periphere podiale System vor uns, das durch die drei Nerven (ventraler und dorsaler Cirrusnerv und Parapodialnerv) repräsentiert wäre.

Noch auf zwei Punkte in der Darstellung Eisig's ist näher einzugehen. Erstens lehnt er es ab, im Sinne von Kleinenberg (1886) von einem Parapod- oder Podganglion schlechtweg zu reden. Dieses muß als ventrales Podialganglion näher bestimmt werden, weil ja, wie wir aus der obigen Darstellung ersehen haben, nach Eisig auch dorsale und laterale Podganglien vorhanden sind. Ich glaube, die Bezeichnung dieser verschiedenen Ganglien mit einem gemeinsamen Namen ist nicht gerechtfertigt, da wir es mit prinzipiell Verschiedenem zu tun haben. Das ventrale Podganglion, das ich als Podialganglion schlechtweg bezeichne und auf dessen Vorhandensein bei gewissen Polychätenfamilien, den Podogangliaten, ich großen Wert lege, zeichnet sich dadurch aus, daß von medialer Seite her wohl nur ein Nerv in seine Bildung eingeht, daß er aber nach der Peripherie zu stets mehrere Nerven abgibt, wie auch bei *Ichthyotomus* mit Sicherheit wenigstens die beiden Cirrusnerven und wahrscheinlich auch den Parapodialnerv. Prinzipiell verschieden davon sind die von Eisig als laterales und dorsales Podganglion bezeichneten Ganglien, die nichts als eine bloße Ganglienanschwellung ein und desselben Nerven sind. Sie würden daher besser als parapodiales Stylodganglion und als dorsales Cirrusganglion bezeichnet werden.

Zweitens würde ich nicht mit solcher Bestimmtheit den dritten Seitennerven mit seinen späteren Verzweigungen für unzweifelhaft sensibel hinstellen, wie Eisig es tut, da der strikte Beweis dafür doch noch fehlt. Was durch seine Untersuchungen allein bewiesen ist, ist nur, daß dieser Teil des metameren Nervensystems sicher sensible Elemente enthält, und dies um so mehr, als es Eisig nicht gelungen ist, nach seinem eigenen Ausspruche, Fibrillen nachzuweisen, die der Innervation der Stammuskulatur dienen. Es kann sich darum in diesem Nerv recht gut um einen gemischten handeln, weshalb,

wie ich glaube, meine bloß topographische Einteilung des metameren Nervensystems vorzuziehen ist.

Noch zwei segmentale Seitennerven hat Eisig bei *Ichthyotomus* beschrieben. Der vorderste, ziemlich schwache Seitennerv versorgt, wenn auch nicht mit der Gesamtheit, so doch mit dem größten Teile seiner Fibrillen die Spinndrüse. Er soll auch mit einem der Spinndrüse als Zellenhaube aufsitzenden Spinndrüsenanglion versehen sein. Doch ist einer Aufhellung der Beziehungen zwischen Nerv, Ganglion und Drüse die außerordentliche Kleinheit der betreffenden Elemente im Wege gestanden. Er wird als sekretorischer Nerv bezeichnet. Da nun außer dem vorderen sekretorischen und dem hinteren, von Eisig als sensibel bezeichneten kein anderer als der mittlere Nerv mehr vorhanden ist, so schließt er, daß dieser motorischen Charakter haben wird. Er streicht über die seitlichen Stränge der ventralen Längsmuskulatur vorbei und weiter in die Parapodhöhle, um hier im Bereiche des Chätopodiums fächerförmig auszustrahlen. Es ist natürlich nach der bestimmt gerichteten Beschreibung Eisig's schwer, diesen beiden Nerven eine in mein Schema passende Interpretation angedeihen zu lassen. Doch glaube ich nicht sehr fehl zu gehen, wenn ich beide als dem Hautmuskelsystem zugehörig hinstelle. Wohl mit einiger Sicherheit kann dies für den Spinndrüsenerv geschehen, da diese Drüse wohl nur als eine Spezialisierung der Epidermis aufgefaßt werden kann.

Leider hat es mir bis jetzt an Zeit und Gelegenheit gemangelt, die betreffenden Verhältnisse bei den Syllideen, die sicher nicht leicht zu studieren sein werden, durch eigene Untersuchungen aufzuklären, und ich muß es hier bei der hypothetischen Interpretation der Befunde Eisig's bewenden lassen. Das Eine und für uns Wichtigste geht aber dennoch mit Bestimmtheit aus diesen hervor, daß nämlich auch *Ichthyotomus* ein echtes Podialganglion und ein typisches podiales Nervensystem zukommt, wie ich es für den podogangliaten Typus für charakteristisch halte. Das Hautmuskelnervensystem bleibt freilich noch einer eingehenden Untersuchung bedürftig.

In der großen Monographie über die Syllideen von Malaquin (1893) wird nur mit wenigen Worten der Segmental-

nerven Erwähnung getan und dabei das Vorkommen eines Podialganglions nicht hervorgehoben. Doch ist daraus sein Fehlen durchaus nicht zu erschließen. Bei so kleinen Formen bedarf es einer speziellen darauf gerichteten Untersuchung, um diese Verhältnisse aufzuklären, was bis heute noch nicht geschehen ist.

Es ist von großer Wahrscheinlichkeit, daß auch die Tomopteriden zu den Podogangliaten zu stellen sind. Nänni (1911), der die letzten eingehenden Untersuchungen über diese Familie durchgeführt hat, beschreibt einen rechts und links aus der schwachen Ganglienanschwellung des Bauchmarkes austretenden Nerv, der, ganz an der Körperoberfläche verlaufend, in die Muskulatur der Parapodien zieht. Am Grunde der letzteren bildet er oft eine kleine Anschwellung, die zwei oder drei Ganglienzellen einschließt. Neben diesen ziemlich ansehnlichen Nerven finden sich auf dem ganzen Verlaufe des Bauchmarkes noch zahlreiche kleinere Fasern, die auf beiden Seiten austreten und sich in der Muskulatur des Leibesschlauches verlieren. Außerdem scheint Nänni auch einen vollständigen Ringnerv beobachtet zu haben. Er schreibt, daß er auf einigen Querschnitten sah, wie ein Nerv vom Bauchmark aus gegen die laterale Seite zieht, und zwar in der zwischen zwei Parapodien gelegenen Körperpartie. Auf beiden Seiten wird er dann durch die von Vejdovský (78) beschriebene Alveolärschicht unterbrochen und setzt sich auf der dorsalen Seite bis zur dorsalen Mittellinie fort.

Soweit das metamere Nervensystem durch diese Untersuchungen bekannt geworden ist, stimmt es mit dem podogangliaten Typus überein. Ein wenn auch reduziertes Podialganglion ist auf jeden Fall vorhanden, ebenso wie das Hautmuskelnervensystem. Über das podiale Nervensystem selbst ist noch wenig bekannt. Daß dieses wie auch das Podialganglion schwach entwickelt ist, wird nicht nur mit der Kleinheit der hierhergehörigen Formen zusammenhängen, sondern auch mit der eigentümlichen Umbildung der Podien durch die planktonische Lebensweise, was erst durch die Ausführungen des nächsten Kapitels verständlich werden wird. Auf jeden Fall haben wir allen Grund, die Tomopteriden, die von jeher zu

den Rapacien gerechnet wurden, nun auch zu den Podogangliaten zu stellen.

Wir haben hiermit alle die Polychätenfamilien kennen gelernt, die nach unseren heutigen Kenntnissen den podogangliaten Typus des metameren Nervensystems besitzen und die ich deshalb als *Podogangliata* zusammenfasse. Es sind dies die Familien der *Euniciden*, *Nereiden*, *Nephtlyiden*, *Aphroditiden*, *Hesioniden*, *Syllididen*, *Phyllodociden* und *Tomopteriden*. Über die *Glyceriden* und *Alciopiden* liegen noch keine eingehenden Untersuchungen über das metamere Nervensystem vor, doch ist aus verschiedenen allgemeinen Gründen anzunehmen, daß sie ebenfalls den gleichen Typus besitzen und hierher zu rechnen sind. Alle diese Formen zeichnen sich außer durch die im Begriff der Rapacien schon liegenden Merkmale noch durch das stete Vorhandensein des Podialganglions und des aus diesem entspringenden podialen Nervensystems aus.

### III.

Diesen beiden durch ein klares vergleichend-anatomisches Merkmal verbundenen Gruppen der Polychäten, den *Tetranœura* und *Podogangliata*, stehen die übrigen Ordnungen der Polychäten als eine dritte Gruppe gegenüber. Es sind dies die nach dem Hatschek'schen System als *Spiomorpha*, *Drilomorpha*, *Terebellomorpha* und *Serpulimorpha* bezeichneten Ordnungen. Sie können einstweilen nur provisorisch zusammengefaßt werden, da sie sich nur durch ein negatives Merkmal in bezug auf das metamere Nervensystem charakterisieren lassen, nämlich durch den Mangel sowohl des podialen Längsnerven wie auch des Podialganglions, während das Segmentalnervensystem bei den verschiedenen Vertretern einen wechselnden Aufbau zeigt. Ich bezeichne sie deshalb als **Apodogangliata**. Wie aus der Aufzählung der hierhergehörigen Ordnungen ersichtlich ist, fallen in diesen Typus alle diejenigen Formen, die bis jetzt meistens unter der Zusammenfassung der Sedentären gingen. Im näheren kennzeichnen sie sich noch dadurch, daß der bei den ersten beiden Gruppen deutliche Unterschied zwischen Querkommissur, peripherem Nervensystem des Hautmuskel-

schlauches und dem des Podiums fast ganz verwischt erscheint. Ich bin sicher, daß weitere Untersuchungen diesen Typus noch in mehrere Unterabteilungen werden auflösen können, glaube aber dennoch, daß die von mir vorgeschlagene Zusammenfassung ihre Berechtigung hat (Textfig. 4 C).

Wir wollen nun wieder, soweit dies aus der Literatur geschehen kann, einige Typen der hierhergehörigen Formen in bezug auf ihr metameres Nervensystem kennen lernen. So hat die zu den Drilomorphen gerechnete Familie der Arenicoliden von Gamble und Ashworth (1898 und 1900) eine ausführliche anatomische Bearbeitung gefunden. Sie beschreiben das metamere Nervensystem folgendermaßen: Ein Paar von Nerven entspringt aus dem Bauchmark, entsprechend jeder Intersegmentaleinschnürung, längs welcher sie nach aufwärts verlaufen und wobei sie die Körperwand versorgen. Gegenüber den borstentragenden Regionen jedoch finden sich zwei bis vier Nervenpaare. Jeder Nerv besteht aus einem starken Faserbündel, das die Ganglienschicht am äußeren Winkel des Bauchmarkstranges durchdringt und dann seitwärts zieht zwischen der Ring- und Längsmuskelschicht, welche beide von ihnen innerviert werden. Es ist ersichtlich, daß bei diesem Bau des Nervensystems von einer Querkommissur und von einem podialen Nervensystem nicht die Rede sein kann.

Ziemlich eingehend hat auch Eisig (1887) in seiner großen Monographie der Capitelliden das metamere Nervensystem behandelt. Bei *Notomastus* z. B. beschreibt er ein Paar von Spinalnerven, wie er sie nennt, die in jedem Segment sowohl die Längs- wie die Ringmuskulatur durchbohren und noch ganz in der Nähe der Bauchfläche in scharfem Bogen umbiegen, so daß sie im weiteren, nach dem Rücken zu gerichteten Verlaufe zwischen Haut und Muscularis zu liegen kommen. Sie steigen in der den Hakenwülsten und Hakenborsten zugehörigen Höhle nach aufwärts, geben zunächst Zweige an die Haut ab und teilen sich später, wobei der eine Ast zur Kieme, der andere zu den Seitenorganen geht. Es sind noch drei weitere Paare vorhanden, die ebenfalls im Bereiche der neuralen Fläche die Längsmuskulatur durchbrechen, sodann scharf umbiegen und zwischen Ring- und Längsmuskulatur gegen den Rücken

verlaufen. Zahlreiche Äste werden dabei an die Muskulatur abgegeben; einzelne dieser Äste durchbrechen aber die Muskulatur und endigen in der Haut; besonders konstant wird ein solcher die Haut versorgender Ast nahe der neuralen Medianlinie angetroffen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei allen Capitelliden. Es entsendet bei ihnen je nach den Gattungen und je nach den Körperregionen jeder Ganglienknoten des Bauchmarkstranges zwei bis vier Paar Seitennerven. Ein Paar derselben versorgt ausschließlich die Seitenorgane und die Haut. Die übrigen Paare verzweigen sich hauptsächlich in der Muskulatur. Auch aus den Connectiven entspringen in jedem Segment je nach den Gattungen ein bis zwei Nervenpaare. Doch ist es Eisig nicht gelungen, deren Innervationsbezirke aufzudecken.

Sehr eingehende Untersuchungen über das metamere Nervensystem einiger Maldaniden, nämlich von *Axiiothea torquata* und *Clymene producta*, hat M. Levis (1898) angestellt. Bei diesen werden in jedem Körpersegment eine sehr große Anzahl von Seitennerven vom Bauchmarkstrange abgegeben. In einigen Metameren hat sie mehr als 35 auf jeder Körperseite nachweisen können. Das einzige Kennzeichen der metameren Anordnung dieser Nerven ist ihr stärkerer Umfang in der Region der Parapodien. Diese Nerven sind ohne Hülle, verzweigen sich frei und anastomosieren miteinander, so daß unter der Hypodermis ein Netzwerk von Nervenfasern zu finden ist, das eine fast ununterbrochene Schicht bildet. Sie schließt die Beschreibung mit der Bemerkung, daß diese Tatsachen auf einen undifferenzierten Zustand des Nervensystems hinweisen. Ob dieser Zustand aber primitiv oder sekundär durch Reduktion des Nervensystems entstanden ist, läßt sie unentschieden.

Ich will noch erwähnen, daß auch bei den übrigen bis jetzt untersuchten drilomorphen Formen ein entschieden apodogangliates metameres Nervensystem beschrieben wurde, so von Kükenthal (1887) bei den Opheliiden und besonders eingehend von Ashworth bei den Scalibregmiden (1901).

Über das Nervensystem der Serpuliden hat uns E. Meyer (1888) eingehend unterrichtet. Bei *Psygmodbranchus*, wo er den thorakalen Abschnitt daraufhin genauer studiert hat, beginnt

die typische Anordnung der Ganglien und Spinalnerven mit dem dritten Somiten. Von da ab entspringen aus dem vorderen und hinteren Ganglionpaar eines jeden Segmentes nach außen je ein Paar kräftige Nerven, die zwischen Haut und neuraler Längsmuskulatur nach beiden Seiten hin aufsteigen. Er betont ausdrücklich, daß sogenannte Verstärkungsganglien (unsere Podialganglien) an den Spinalnerven nirgends vorhanden sind.

Das hintere Spinalnervenpaar beugt sich in seinem Verlauf schräg nach vorn, wodurch es sich im Bereich der Seitenlinie den Parapodien von hinten nähert. In seiner unteren Hälfte gibt es einige Zweige für die untere seitliche Hautpartie und die unteren Teile der Thorakalmembran ab und teilt sich dann hinter den Chätopodien in zwei Äste. Der eine davon wendet sich gleich nach vorn und liefert für das Hakenflößchen einen neuralen und für den Borstenhöcker einen hämalen Ast. Der andere geht gerade nach oben, sendet einen Zweig an die obere Hautpartie und tritt dann selbst in den oberen Teil der Thorakalmembran ein, wo er sich stark verästelt. — Das vordere Spinalnervenpaar ist weniger nach vorn gebogen, gibt gleichfalls einige Zweige für die untere seitliche Hautpartie und die unteren Teile der Thorakalmembran ab und spaltet sich auch an der Seitenlinie in einen vorderen Chätopodialnerv und einen vorderen Rückennerv. Weiters werden noch von den beiden Ganglienpaaren ein vorderes und ein hinteres Bauchnervenpaar abgegeben, welche, sich stark verzweigend, die Bauchsilde innervieren. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den übrigen von Meyer untersuchten Serpuliden.

Über die Terrebelliden sind mir keine ausführlichen Untersuchungen des metameren Nervensystems bekannt, und wenn ihre Zuordnung zu den Apodogangliaten deshalb noch unsicher bleiben muß, so glaube ich, sie doch aus anderen Gründen, die erst im nächsten Kapitel ihre Darlegung finden werden, hierher rechnen zu müssen.

Dagegen hat erst jüngst Nilsson (1912) eine außerordentlich genaue Darstellung des metameren Nervensystems der Amphictenidae (*Pectinaria Koreni* Mlmgren.) gegeben, einer Familie, die von Hatschek mit den Terrebelliden als *Terebellomorpha* zusammengefaßt werden. Hier sind ähnlich wie in

der Arbeit von Lewis nicht nur gewöhnlich gefärbte Schnittpräparate, sondern auch mit der Methylenblaumethode behandelte überlebende Hautstücke zur Untersuchung verwendet worden. In einem Segment sind gewöhnlich drei Paare Seitenerven vorhanden, die bei Überosmiumsäurebehandlung in einen stärker und einen weniger gefärbten Strang geteilt sind. Die ersteren besitzen eine ventrale, die anderen eine dorsale Wurzel im Bauchmark. Die Fasern in der dorsalen Wurzel strahlen bald auseinander und verschwinden in den meisten Fällen, sobald sie bis zur Längsmuskulatur gekommen sind. Der Verlauf der ventralen Wurzeln, die drei Seitenerven bilden, ist mit einer außerordentlichen Genauigkeit beschrieben. Sie verlaufen zu Bündeln vereinigt außerhalb der Stammesmuskulatur ringförmig um den Körper und stehen durch längsgehende Anastomosen und einen dickeren oder feineren subepithelialen Plexus mit den angrenzenden Ringnerven im selben und nächstliegenden Segmente in Verbindung. Die dorsalen Wurzeln sollen motorischer Natur sein und die Längsmuskulatur innervieren, während die ventralen gemischten Charakter haben.

Einen regelmäßigen Zusammenschluß von Ganglienzellen unmittelbar unter oder im Parapodium hat Nilsson nicht wahrnehmen können, einzelne überall in die Nerven eingestreute Zellen findet man, wie bei den Oligochäten, recht oft. Akzessorische Ganglien kommen zwar vor, aber sie sind klein, aus höchstens 6 bis 8 Zellen bestehend, und von wechselnder Lage. Doch glaubt er, in einer Masse von großen Ganglienzellen, die unterhalb der Seitenorgane liegen, Podialganglien erblicken zu müssen, im Anschlusse an Eisig (1887), der die ähnlichen Verhältnisse bei den Capitelliden in der gleichen Weise auffaßt. Nilsson scheint dies die beste Erklärung zu sein, daß diese Podialganglien repräsentieren, welche dorsal verschoben und mit den Seitenorganen verschmolzen sind. Das gleiche soll für die Capitelliden, für *Scalibregma*, *Poecilochaetus* und die Familie der Opheliaceen gelten, wo ebenfalls keine Podialganglien beschrieben sind, während sie bei *Ampharete Lindströmi* ganz in der Nähe der Seitenorgane vorhanden, mit diesen aber nicht verschmolzen sind. — Aus meinen früheren Ausführungen wird klar hervorgegangen sein, daß diese Ganglien mit einem echten

Podialganglion nichts zu tun haben können, daß wir sekundäre Erwerbungen in ihnen erblicken müssen, die mit der Ausbildung der Seitenorgane in Zusammenhang stehen. In dem Podialganglion sehe ich ein nervöses Zentralorgan, aus dem die peripheren Nerven des Podiums entspringen, was bei diesen Ganglien sicher nicht zutrifft.

Die von Quatrefages (1850) und Pruvot (1885) bei Terbebelliden und anderen sicheren sedentären Formen beschriebenen Podialganglien sind ebenso aufzufassen, wenn überhaupt solche vorhanden sind, worüber so lange Zweifel bestehen müssen, als diese Befunde durch Nachuntersuchungen nicht ihre Bestätigung gefunden, da bei ihren primitiven Untersuchungsmethoden Irrtümer nicht ausgeschlossen sind.

Ähnlich steht es einstweilen noch mit unserer Kenntnis vom Bau des metameren Nervensystems der von Hatschek in der Ordnung der *Spionomorpha* zusammengefaßten Formen. Von neueren anatomischen Arbeiten sind hier die von Allen (1905) über *Poecilochaetus* und die von Günther über *Siphonostoma (Flabelligera) diplochaitus* (1912) zu nennen. Obwohl in diesen beiden Abhandlungen das metamere Nervensystem nur eine sehr cursorische Beschreibung erfahren hat, glaube ich doch, daß das Podialganglion eine Erwähnung gefunden hätte, wenn es vorhanden wäre. Ich selbst habe das metamere Nervensystem von *Nerine cirratulus* eingehender untersucht und ebenfalls das Vorhandensein eines echten Podialganglions nicht konstatieren können. Von einer eingehenderen Beschreibung desselben an dieser Stelle will ich einstweilen absehen, da ich hoffe, demnächst eine ausführlichere Studie über diesen interessanten Wurm zu veröffentlichen.

Im großen und ganzen wird wohl schon aus dieser kurzen Übersicht über das bis jetzt bekannte Nervensystem der zu den Apodogangliaten gestellten Formen hervorgegangen sein, daß wir es hier tatsächlich mit einem dritten Typus zu tun haben, der sich durch ein gemeinsames Charakteristikum auszeichnet, aber keinen so festen Bau wie die beiden ersten Typen besitzt. Im übrigen sind die anderen Merkmale, die diesen Formen zukommen, ja ziemlich bekannt. Wir haben es hier mit mehr oder weniger aberrant ausgebildeten Formen zu tun, die fast

niemals eine echte errante Lebensweise führen, sondern bis zur typischen Sessilität die verschiedensten Übergänge aufweisen und dadurch ihren in den verschiedensten Richtungen spezialisierten Bau erklärlich erscheinen lassen.

Am Schlusse dieser Ausführungen über die drei Typen des metameren Nervensystems bei Polychäten will ich noch auf die schematische Abbildung (Textfig. 4) hinweisen, worin die hauptsächlichsten Merkmale derselben dargestellt erscheinen. Die Behandlung ist bis jetzt eine rein topographisch-deskriptive gewesen, erst im letzten Kapitel werden wir, wenn wir noch ein zweites die einzelnen Typen spezifisch charakterisierendes Organsystem kennen gelernt haben, dasselbe von einer zweiten, mehr physiologischen Seite würdigen können. Ich glaube, nicht erst nochmals betonen zu müssen, da aus den vorausgehenden Ausführungen unsere ziemlich lückenhafte Kenntnis von der speziellen Anatomie der einzelnen Polychätenfamilien klar hervorgegangen sein wird, daß ich diese Aufstellung und Abgrenzung der drei Typen nicht für die endgültige und alles berücksichtigende halte, wenn ich auch dafür einzutreten mich berechtigt halte, daß zum mindestens sie sich im Reiche der Meereswürmer vorfinden.

#### IV.

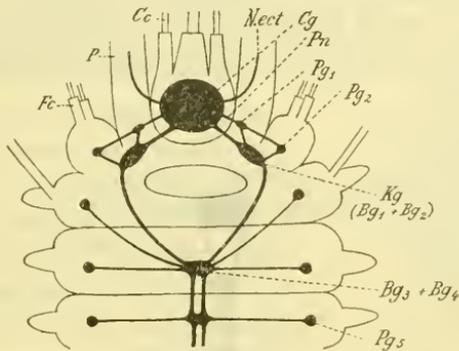
Eine wichtige Frage betrifft die morphologische Wertung des eigenartigen Typus des Nervensystems von *Hermodice*, den ich als Tetraneurie bezeichnet habe, sowohl als Typus für sich wie auch in bezug auf seinen Zusammenhang mit den dineuren Typen der übrigen Polychäten und in bezug auf seine Stellung zum Nervensystem der übrigen Zygoneuren.

Ich halte dafür, daß die Tetraneurie, wie sie uns *Hermodice* zeigt und wie sie wohl allen Amphinomiden und auch den Euphrosyniden zukommt, alle Merkmale der Ursprünglichkeit besitzt. Dafür gibt die genaue Beschreibung, die ich oben sowohl vom metameren Nervensystem selbst wie insbesondere von den anatomischen Verhältnissen im Vorderende und von den Beziehungen des Kopflappens zu den ersten Segmenten gegeben habe, ein beredtes und eindeutiges Zeugnis

ab. Die Homomerie kann in anatomischer Beziehung eine vollständige genannt werden und erleidet nur eine leichte topographische Störung durch die Verschiebung des Mundes nach hinten. Und als zweites deutliches Kennzeichen der Ursprünglichkeit ist auf die klare Abgrenzung des Kopfklappens vom ersten Metamer und auf die einfachen Cölomverhältnisse im Vorderende hinzuweisen, wie sie noch bei keinem anderen Polychäten bekannt geworden sind.

Auch die zweite Frage, ob sich Übergänge zwischen dem tetraneuren und dem dineuren Typus bei den Polychäten vorfinden, kann ich nach meinen Untersuchungen bejahen. Ich habe in einer kleinen Publikation (1912) die darauf bezüglichen Befunde schon dargelegt, will sie aber hier des Zusammenhanges halber wieder kurz anführen. Bei drei von mir untersuchten Formen, und zwar bei *Lepidasthenia elegans*, einer Aphroditide, und bei *Tomopteris kefersteini*, einer Tomopteride, die beide zu den Podogangliaten zu stellen sind, und bei der Spionide *Nerine cirratulus*, die zum apodogangliaten Typus gehört, fand ich, daß das im übrigen Körper dineure Nervensystem im Vorderende in den tetraneuren Typus übergeht. Ich will dieses Organisationsverhältnis des Nervensystems als **Prosthiotetraneurie** bezeichnen, die wohl mit dem bei den Podogangliaten und Apodogangliaten vorhandenen Cephalisationsprozeß zusammenhängt, der sich in einer Umgestaltung und Einbeziehung eines oder mehrerer Kopfsegmente in eine sekundär erweiterte Kopfregion ausdrückt. In diesen Segmenten finden wir bei den obengenannten Formen den podialen Längsnerven noch erhalten, der vom Gehirne seinen Ausgang nimmt, je nach seinem Verlaufe durch ein oder zwei Segmente ein oder zwei den Podialganglien homologe Ganglien bildet und durch eine Querkommissur in das erste oder zweite Bauchmarkganglion übergeht. In den weiter rückwärts folgenden Segmenten ist von dem podialen Längsnerven keine Spur mehr vorhanden, es findet sich da eine ausgesprochene Dineurie. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß wir es in der Prosthiotetraneurie mit einem abgeleiteten Typus zu tun haben, dem die Holotetraneurie bei den Amphinomiden als primitiver und Ausgangstypus gegenübersteht.

So gehen bei *Lepidasthenia* jederseits vom Zerebralganglion zwei Nerven nach hinten aus, von denen der eine, rückwärts gelegene der Bauchmarkstrang ist. Er bildet nach kurzem Verlaufe ein starkes Ganglion, das noch vor dem Munde liegt. Der vordere Nerv, den ich für das Homologon des podialen Längsnerven halte, bildet zwei hintereinander liegende, den Podialganglien homologe Ganglien, die durch zwei Querkommissuren mit dem starken, vom Schlundconnectiv gebildeten Ganglion in



Textfig. 5.

#### Nervensystem des Vorderendes von *Lepidasthenia elegans*, schematisch.

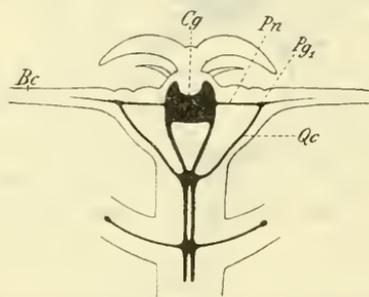
*Bg* Bauchmarksganglion; *Cc* Cerebralcirren; *Cg* Cerebralganglion;  
*Fc* Fühlercirren; *Kg* Kommissuralganglion (verschmolzenes erstes und  
zweites Bauchmarksganglion); *Nect* Palpenerv, den ich für das Homolo-  
gon des Nerven des Ectodermwulstes bei *Hermodice* halte; *P* Palpe;  
*Pg* Podialganglion; *Pn* podialer Längsnev.

Verbindung stehen. Dieser ist als eine Concrescenz der beiden ersten Bauchmarksganglien jederseits zu betrachten. Erst vom zweiten Podialganglion aus werden die Fühlercirren innerviert, so daß ein davor liegendes Segment reduziert, mit dem Kopfsegment verschmolzen sein muß (Textfig. 5).

Ähnlich, aber einfacher sind die Verhältnisse bei *Tomopteris*. Hier geht außer dem Schlundconnectiv jederseits noch ein zweiter Nerv ab, der an der Basis des Borstencirrus ein kleines Ganglion bildet; von diesem verläuft ein zweiter Nerv nach hinten zum ersten Bauchmarksganglion. Auch hier glaube ich, in den beschriebenen Nerven das Rudiment des podialen Längsnerven und die Querkommissur, in dem Ganglion an der

Basis des Borstencirrus das erste Podialganglion erblicken zu müssen. Von diesem aus findet dann die Innervierung des Borstencirrus statt (Textfig. 6).

Ganz ähnliche Tatsachen sind schon lange durch Turnbull (1876), Hamaker (1898) und Langdon (1906) bei *Nereis virens* bekannt gewesen und erst jüngst bei *Ceratocephale osawai*, dem japanischen Palolowurm, ebenfalls einem Nereiden, von Izuka (1905) und bei der Syllidee *Ichthyotomus saugui-narius* von Eisig (1906) beschrieben worden, ohne daß sie eine Erklärung haben finden können. Außerdem hat Hempelmann (1911) das gleiche bei *Nereis dumerilii* beschrieben.



Textfig. 6.

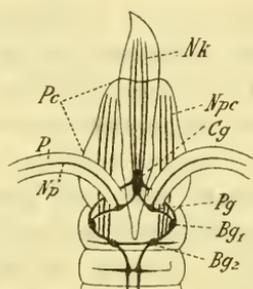
**Nervensystem des Vorderendes von *Tomopteris Kefersteini*.**

Bc Borstencirrus; Qc Querkommissur. Übrige Bezeichnungen wie in Textfig. 5.

Interessant ist, daß ich in *Nerine cirratulus* eine apodogangliate Form konstatieren konnte, die sich ebenfalls durch Prothiotetranurie auszeichnet. Auch hier findet sich wieder ein zweiter jederseits aus dem Cerebralganglion austretender Nerv, der sich nach kurzem Verlaufe und nachdem er ein kleines Ganglion passiert hat, mit dem Bauchmark vereinigt. Diese sonderbaren Verhältnisse können wohl auch nur dadurch ihre Erklärung finden, daß man den Nerv als das Rudiment des podialen Längsnerven auffaßt, das Ganglion als Podialganglion und den Verbindungsnerv als Querkommissur (Textfig. 7).

Durch diese Feststellungen findet demnach unsere Anschauung von der Ursprünglichkeit der Tetranurie eine weitere Unterstützung. Es wird dadurch die Annahme gut begründet,

daß sowohl die podogangliaten wie auch die apodogangliaten Formen von tetraneuren abstammen, von welchem Nerventypus einige noch klare Hinweise im Vorderende besitzen. Doch bleibt noch immer die Frage offen, ob die Tetraneurie überhaupt die primitivste Form des Nervensystems ist oder ob sie sich erst in der Klasse der Polychäten entwickelt und später wieder rückgebildet hat. Mit anderen Worten heißt das, ob es bei den Polychäten eine ursprüngliche Dineurie gibt, die Tetraneurie schon ein zweiter sekundärer Typus ist, der erst später aus der ursprünglichen Dineurie entstand und weiter wieder die sekundäre durch Prosthietetraneurie gekennzeichnete Dineurie herausbildete. Diese Frage hängt enge mit dem Problem zusammen, welche Stellung wir den Archianneliden und Protochäten im System der Meereswürmer einräumen; soweit sich andere Forscher mit diesem Problem beschäftigt haben, habe ich es schon im einleitenden Kapitel besprochen. Hier ist nun der Ort, auf meine eigenen Untersuchungen kurz einzugehen.



Textfig. 7.

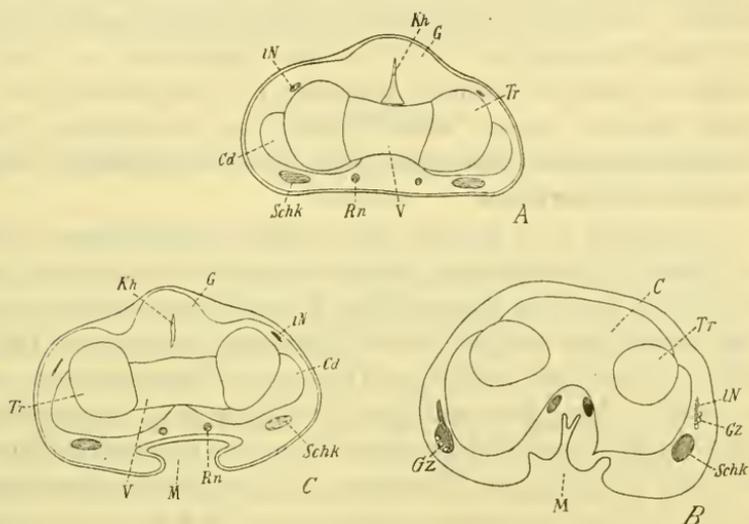
**Nervensystem des Vorderendes von *Nerine cirratulus*, schematisch.** *Nk* Nerven des Kopfstreifens; *Np* Nerv der Palpode; *Npc* Nerven der pericephalen Region; *P* Palpode; *Pc* pericephale Region. Übrige Bezeichnungen wie in Textfig. 5.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf *Saccocirrus major*, den ich von der Zoologischen Station in Neapel bezogen habe. Es ist ja bekannt, daß man diesem Wurm ein ziemlich einfaches Nervensystem im Vorderende zugesprochen hat. Alle Untersucher geben nur zwei Paare von aus dem Gehirn nach hinten austretenden Nerven an. Nun konnte ich auch bei diesem Tiere noch ein drittes Paar nachweisen. Außer den bekannten Schlundconnectiven und den Ösophagealnerven findet sich nämlich noch ein Paar, das ungefähr oberhalb derselben Stelle austritt, wo sich an der Ventralseite das Schlundconnectiv aus dem Gehirn emanzipiert, in einem schrägen nach hinten gerichteten Bogen um die Tentakelröhre herumläuft und sich später, ungefähr in der

Querebene der Mundöffnung, unter Bildung eines kleinen Ganglions, mit dem Schlundconnectiv vereinigt. Wenn wir auf den näheren Verlauf dieses Nerven eingehen wollen, müssen wir uns mit den Cölomverhältnissen im Vorderende bekannt machen. Zunächst ist das Vorhandensein des Tentakelröhrenapparates zu erwähnen, der in den Tentakeln beginnt und sich nach rückwärts über das Gehirn hinaus fortsetzt, wo die beiden Röhren durch einen Querkanal in Verbindung stehen. Nun zieht sich aber die Cölohmöhle des ersten Segmentes, die den Anfangsteil des Verdauungstraktes, den Beginn der Mundhöhle, umfaßt, jederseits an der lateralen Seite in einen spitzen Zipfel aus. Diese Cölomzipfel liegen den Tentakelröhren lateral enge an, haben Längsmuskulatur an ihrer Wand entwickelt — Salensky (1907) hat sie nur als ventrale Längsmuskel beschrieben — verbreitern sich nach hinten immer mehr, wobei sie die Röhren halbmondförmig umfassen, bis sie endlich in das Leibeshöhlen-cölom im Niveau der Mundöffnung übergehen. Vorne verläuft nun der Nerv an der dorsalen Kante dieser Cölomzipfel und senkt sich erst rückwärts weiter herab, bis er ungefähr in der Querebene, wo die Cölomzipfel sich mit der Leibeshöhle verbinden, in das hier ganz lateral verlaufende Schlundconnectiv mit Bildung eines kleinen Ganglions eingeht (Textfig. 8).

Ich glaube, auch dieses bis jetzt unbekannte Nervenpaar nicht anders interpretieren zu können denn als ein Rudiment des podialen Längsnerven. Nimmt man diese Auslegung an — und ich sehe keinen anderen Weg der Erklärung — dann haben wir den klarsten Beweis in der Hand, daß die Protochäten keine Übergangsgruppe von den Archianneliden zu den Polychäten sein können, daß sie umgekehrt als sekundär veränderte Formen hinstellen sind, die sich von echten Polychäten, und zwar von tetraneuren Formen herleiten. Dafür sprechen ja auch die vielen schon in der Literatur vorhandenen Tatsachen, die ich im einleitenden Kapitel angeführt habe; dafür sprechen vor allem aber auch die komplizierten Cölomverhältnisse im Vorderende, auf die ich oben kurz hingewiesen habe und die mit der Einfachheit derselben bei den Amphinomidern keinen Vergleich aushalten können. In den Protochäten würden wir dann apodogangliate Polychäten vor uns haben. Stimmen wir dem zu, dann können

wir auch die Archianneliden nicht mehr in ihrer primitiven Sonderstellung belassen, sondern müssen sie ebenfalls den Saccocirren nahe angliedern, da die enge Verwandtschaft zwischen Saccocirren und *Protodrilus* nach den vielen Zeugnissen als erwiesen angesehen werden muß.



Textfig. 8.

**Drei Querschnitte durch das Vorderende von *Saccocirrus major*.**

A ziemlich weit vorne gelegen, B weiter rückwärts, C in der Höhe der Mundöffnung. C Cölom; Cd Cölomdivertikel, das jederseits, lateral der Tentakelröhre angelagert, nach vorne zieht; G Gehirn; Gz Ganglienzellen; Kh Kopfhöhle; LN der laterale Nerv, der jederseits, vom Gehirne ausgehend, weiter hinten sich mit der Schlundkommissur verbindet; M Mundöffnung; Rn Rüsselnerv; Schk Schlundkommissur; Tr Tentakelröhre; V deren Verbindungsstück.

Danach kommen wir zu dem Schlusse, daß die *Tetraneura* überhaupt die primitivste heute bekannte Tiergruppe unter den Anneliden ist. Aus ihnen hat sich der dineure Polychätentypus, der jetzt der herrschende ist, erst später herausgebildet. Er ist in dieser Gruppe noch nicht immer in der reinen Form vertreten, sondern im Vorderende durch Prosthietetraneurie kompliziert, die als Übergangsstadium anzusehen ist und mit dem bei den dineuren Formen stets vorhandenen Cephalisationsprozeß in

Zusammenhang steht. In bezug auf die Dineurie sind zwei Spezialfälle zur Ausbildung gekommen, erstens der Podogangliatentypus, der sich direkt vom tetraneuren herleitet und die zweite Entwicklungsstufe der Polychäten ist. Der abgeleitete Typus endlich ist der der Apodogangliaten, der jedoch, soweit er von Polychäten repräsentiert wird, noch keine fixierte Form besitzt, sondern sich noch durch verhältnismäßig große Variationsbreite auszeichnet. Erst von den Oligochäten an durch die ganze Reihe der übrigen Anneliden und die ganzen Arthropoden hindurch ist die echte Dineurie der herrschende Bau des Nervensystems geworden, trägt hier den Charakter eines Organisationsmerkmals.

Es erhellt wohl klar aus allen diesen Ausführungen, daß wir gerade im metameren Nervensystem ein Organsystem vor uns haben, das eine gesetzmäßige Entwicklung bei den Anneliden genommen hat, das in ihrer niedersten Gruppe, den Polychäten, wo es noch kein festes Organisationsmerkmal war, wo es noch den Weg gesetzmäßiger Umbildung ging, gerade deshalb in vergleichend-anatomischem Sinne von besonderem Interesse und für die große Gliederung der Polychäten verwertbar ist. Es wird nun die weitere Aufgabe sein, im Kreise dieser drei Typen die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Familien kennen zu lernen. So glaube ich, durch diese Untersuchungen Anhaltspunkte gewonnen zu haben, durch welche die Verwandtschaftsverhältnisse der Meereswürmer untereinander besser aufgezeigt werden als durch die Kriterien, die man bis jetzt für die systematische Einteilung derselben verwendet hat.

Zum Schlusse möchte ich noch auf folgendes hinweisen. Die Polychäten gehören, wie überhaupt die Articulaten, zum großen Tierkreise der *Zygoneura*. Die beiden anderen großen Untergruppen derselben, die Scoleciden und die Mollusken, besitzen durchwegs, um mich so auszudrücken, polyneuren Typus. Bei den Scoleciden sind sechs Längsnerven typisch, bei den Mollusken mindestens vier oder, wie bei den Conchiferen, sechs. Nur bei den Articulaten waren bis jetzt bloß zwei Längsnerven bekannt. In dieser Beziehung ist es interessant, daß sich nun auch bei den ursprünglichsten Formen unter den Articulaten, bei den Meereswürmern, eine Familie gefunden hat,

die Amphinomiden, welche ebenfalls polyneur sind. Sie besitzen vier Längsnerven und, wenn wir die Schlundnerven mitrechnen, was ja angängig ist, da die Articulaten segmentierte, die Scolecciden und Mollusken ungegliederte Tiere sind, sechs. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß den *Zygoneura* überhaupt Polyneurie als Organisationsmerkmal zukommt und daß wir in den sechs Längsnerven homologe Organe zu erblicken haben.

### III. Kapitel.

#### Der Podialapparat der Polychäten, sein Bau und seine Funktion.

In dem vorhergehenden Kapitel haben wir das metamere Nervensystem der Polychäten rein topographisch kennen gelernt. Es wird aber wohl nicht entgangen sein, daß die drei Typen, die wir davon aufgestellt haben, vor allem in bezug auf das podiale Nervensystem ihre schärfsten Unterschiede zeigen. Es liegt daher nicht ferne, an eine Beziehung desselben mit der Ausbildung des Podiums und seiner Apparate zu denken. Der Frage, ob solche Relationen zwischen dem metameren Nervensystem und dem Bau und der Funktion der Podien vorhanden sind, soll dieses Schlußkapitel gewidmet sein.

Die Formenmannigfaltigkeit, die in den Podien, ihren Nebenapparaten und Anhangsorganen herrscht, ist eine überaus große. Man kann sagen, daß jeder Familie ein bestimmter Typus derselben zukommt und daß die Speciesunterscheidung fast immer mit auf den Variationen dieses Organkomplexes und in manchen nicht gar zu geringen Fällen überhaupt nur auf solchen beruht. Diese große Formenmannigfaltigkeit hat schon frühzeitig dazu geführt, die einzelnen Ausbildungsarten der Podien nach einem bestimmten System zu ordnen und zu benennen. Von einem geschichtlichen Überblick der hierher gehörigen Arbeiten will ich absehen und gleich zu Hatschek's Darlegungen übergehen, die deshalb von besonderer Bedeutung sind, weil er sein System der Polychäten im engeren Sinne (das sind also, wie wir gesehen haben, die Polychäten mit Ausschluß der Archianneliden und Protochäten) vor allem auf die Morphologie der Podien aufgebaut hat (1888, 1893).

Als Ausgangspunkt der mannigfachen Parapodienformen betrachtet Hatschek das komplette Parapodium. Dieses ist zweiästig und mit dorsalem und ventralem Cirrus sowie mit dorsaler Kieme versehen. Es findet sich in einfachster Ausbildung bei der von Hatschek aufgestellten Unterordnung der Spiomorphen, zu denen von ihm die Familien der Spioniden und Ariciiden und anhangsweise die der Chätopteriden, Pherusiden und Opheliiden gestellt wurden. Diese Unterordnung faßt Hatschek als Übergangsgruppe von den Protochäten zu den eigentlichen Polychäten auf, da er die großen Fangtentakel der Spioniden als den Primärtentakeln der Archianneliden und Protochäten homolog erachtete. Nun habe ich (1912) nicht nur nachgewiesen, daß die Fangtentakel von *Nerine cirratulus*, einer echten Spionide, keine Kopfanhänge, sondern auf das umgewandelte erste Metamer zurückzuführen sind und deshalb auf keinen Fall unter den Begriff Primärtentakel fallen, sondern auch gezeigt, daß diese Form sich durch ihre Prothiotetraneurie als sekundär umgestalteter Typus erweist und deshalb nicht als Ausgangsform der übrigen Polychäten angesehen werden kann (siehe Textfig. 7, p. 941). Ich habe es weiter für sehr wahrscheinlich gemacht, daß die gesamte Gruppe der Spiomorphen zu den sehr abgeleiteten Apodogangliaten zu stellen sind und werde später zeigen, daß der Bau ihres Podiums nicht als ursprünglich betrachtet werden kann.

Die zweite Unterordnung Hatschek's, die *Amphinomorpha*, enthält nur die Familie der Amphinomiden und zeichnet sich ebenfalls durch den steten Besitz eines kompletten Parapodiums aus, das also zweiästig und mit Cirren und dorsaler Kieme versehen ist, nur einfache Borsten besitzt und im Gegensatz zur nächstfolgenden Unterordnung der Stützborsten entbehrt. Die dritte Unterordnung, in die eine lange Reihe von Familien eingestellt ist, sind die Rapacien (*Nereidopoda*), bei denen die Podien eine höhere Ausgestaltung aufweisen. Sie sind hier mächtig entwickelte Anhänge, stets mit Aciculen versehen, neben einfachen kommen zusammengesetzte Borstenformen vor, die dorsalen und ventralen Cirren sind meistens vorhanden und manchmal mächtig ausgebildet und die Kiemen können größere Komplikationen zeigen. Mit

dieser Tendenz zu einer höheren Differenzierung des einen Teiles geht Hand in Hand eine Reduktion anderer; so finden wir bei den Rapacien neben den seltener auftretenden vollständig zweiästigen zumeist inkomplette Parapodien in den mannigfaltigsten Modifikationen. Diesen fehlt der eine oder andere Teil der zu dem Typus des normalen kompletten Parapodiums gehörenden Organe.

Im Gegensatz dazu treten bei den übrigen drei Unterordnungen, den *Drilomorpha*, *Terebellomorpha* und *Serpulimorpha*, diese Organe in Form der geteilten Parapodien auf. Diese sind dadurch charakterisiert, daß der Parapodialstamm hier derart verkürzt erscheint, daß die beiden Äste als selbständige Anhänge des Körpers imponieren, ebenso wie die Parapodialkieme, wenn eine solche vorhanden ist. Die Ausbildungsform der Äste wird entweder als »Borstenhöcker« bezeichnet, wenn sie in kegelförmiger Gestalt auftreten, oder als »Borstenvülste«, wenn sie quer ausgezogen sind. Diese geteilten Parapodien sind nie komplette, da hier stets die Cirren fehlen. Die dorsalen und ventralen borstentragenden Anhänge können beide vorhanden sein (zweizeilige Anordnung) oder es ist nur einer von beiden ausgebildet (einzeilige Anordnung). Aciculae fehlen hier durchwegs.

Diese so klare und morphologisch zutreffende Einteilung der Podienformen hat in die Spezialliteratur keinen Eingang gefunden. Dagegen steht dort noch die ältere und ungenauere Einteilung in Verwendung, die in neuerer Zeit von Pruvot und Racovitza (1895) weiter ausgearbeitet wurde. Man unterscheidet danach distiche Parapodien, das sind zweiästige Parapodien, deren beide Äste getrennt auf dem Körperstamme aufsitzen, von den monostichen, die zweiästig oder einästig sein können. Nur gehen die beiden Äste, wenn solche vorhanden sind, von einer gemeinsamen Basis, dem Podialstamm, ab. Die monostichen Podien werden danach wieder untergeteilt in birame, wenn sie zweiästig sind, und in unirame, wenn sie nur einen Ast besitzen. Die beiden Autoren unterscheiden noch Zwischenstufen zwischen diesen beiden Ausbildungsformen, die sie subbirem und sesquirem nennen. Dieser Einteilung haftet der große Nachteil an, daß in den distichen

Parapodien zwei grundverschiedene Ausbildungsformen subsumiert sind, die kompletten Parapodien, wie sie sich vor allem bei den Amphinomiden finden, und die in Bau und Funktion durchaus heterogenen der sedentären Typen. Dieser Unterschied ist ein durchgreifender, alle speziellen Organe betreffender, wie wir später noch im Detail erfahren werden, und es wird wohl das beste sein, den in dieser Weise gefaßten Begriff des distichen Podiums vollständig fallen zu lassen.

Hier will ich noch eine kurze Erwähnung über die mir sehr trefflich erscheinende Nomenklatur einschalten, die Eisig (1906) für die Annelidenextremität und ihre Teile eingeführt hat, da ich mich ihrer von jetzt an ausschließlich bedienen werde. Für die gesamte Annelidenextremität schlägt er den Namen Annelidenpodium oder kurz Podium vor. Ein solches Podium besteht typisch aus folgenden Teilen: 1. aus dem Parapodium, d. i. aus jenem vom Hautmuskelschlauch gebildeten Auswuchs der Körperwand mit eventuell speziellen Anhängen, wie Lippen, Styloid etc., der insbesondere dem Begriff Fußstummel zugrunde lag; bei zweiästiger Anordnung hat man dann ein dorsales und ein ventrales Parapodium zu unterscheiden; 2. aus dem Chätopodium oder, wo mehrere vorhanden sind, den Chätopodien, welche sich ihrerseits wieder aus den Borstendrüsen, Borsten und eventuell der Acicula zusammensetzen; 3. aus den Cirren und Kiemen.

Den Podien der Polychäten ist bis jetzt fast nur in bezug auf ihre externe Morphologie Beachtung geschenkt worden. Man beschrieb genau die dasselbe zusammensetzenden Bestandteile, berichtete über Form und Größe der Anhangsorgane und studierte bis ins Detail die Gestalt der Borsten. Das Podium als anatomisches und funktionelles Ganze wurde eines eingehenderen Studiums nicht für wert erachtet. Eisig (1906) ist der erste, der in seiner großen Monographie über *Ichthyotomus sanguinarius* dem Podium dieses Wurmes ein ausführliches und wichtiges Kapitel widmet, das die eingehendsten Details desselben in anatomischer Beziehung zur Darstellung bringt. Es wird hier nicht nur, wie wir schon oben gesehen haben, das podiale Nervensystem in seinen einzelnen Bestandteilen und in dem mutmaßlichen Zusammenhang derselben mit den

Effektorganen analysiert, sondern auch das überaus wichtige podiale Muskelsystem einer genauen Behandlung gewürdigt. Eisig kam hierbei zu ganz überraschenden Ergebnissen. Er schreibt (p. 74): »Es mag wohl paradox erscheinen, daß gerade bei einem parasitisch lebenden Ringelwurme das Verhalten der podialen Muskulatur zur Einsicht geführt hat, daß unsere bisherigen Kenntnisse über den lokomotorischen Apparat der Annelidenextremität durchaus lückenhaft und zum großen Teil unzutreffend sind.«

Als Resultat seines eingehenden Studiums ergab sich das Vorhandensein einer durchaus unabhängigen Muskulatur 1. für den Fußstummel, also für das Parapodium s. str., 2. für die Acicula, 3. für die Borstendrüsen, respektive für ihre Borstenbündel und 4. für die Cirren. Diese den verschiedenen Komponenten des Podiums eigenen Muskeln sind folgende: Dem Parapodium kommt ein Vorwärts- und Rückwärtszieher sowie ein Heber und ein Senker zu; dem Chätopodium im engeren Sinne, also den Borstendrüsen ohne Acicula, Protractoren, Retractoren und Borstenspreizer und endlich der Acicula ebenfalls Protractoren und Retractoren. Es kann demnach dank diesen so verschiedenartigen Muskelversorgungen erstens das Parapodium vorwärts und rückwärts gezogen, gehoben und gesenkt, es kann zweitens das Chätopodium s. str. vorgestreckt und zurückgezogen und gespreizt und es kann endlich drittens der Borstenfächer des ausgestreckten Chätopodiums vermittle der Aciculaprotractoren unabhängig vom Parapodium ebenfalls vorwärts und rückwärts gezogen sowie gehoben und gesenkt werden.

Angeregt durch diese interessanten anatomischen Befunde am Podium von *Ichthyotomus*, hat sich Eisig mit der Funktion dieses komplizierten Apparates näher beschäftigt, vergleichende Untersuchungen darüber bei verschiedenen Polychäten angestellt und in einem ausführlichen Kapitel seiner Monographie über die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Lokomotion der Anneliden Bericht erstattet. Er kam dabei zu ganz bestimmten Gesetzmäßigkeiten, doch ist es wichtig, sich dabei von vornherein vor Augen zu halten, daß alle seine Objekte, die er sich zum Studium der Lokomotion gewählt hat, einer einzigen

Unterordnung der Polychäten nach dem Hatschek'schen System zugehören, den Rapacien, eine Gruppe, die auch wir im vorhergehenden Kapitel nach dem Bau des metameren Nervensystem als nahe zusammengehörig kennen gelernt haben. Es sind lauter podogangliate Formen. Ich will hier nur kurz die Familien aufzählen, auf die sich Eisig's diesbezügliche Studien erstreckt haben. Es sind dies: die Syllideen, Nephthyiden, Nereiden, Euniciden, Aphroditiden, Hesioniden, Glyceriden, Phyllocociden und Alciopiden.

Als Hauptresultate seiner Untersuchungen lassen sich zwei Tatsachen hervorheben, deren fundamentale Wichtigkeit für die Annelidenlokomotion Eisig ausdrücklich betont. Vor allem weist er nach, daß bei allen diesen Tieren die Podien an der Bewegung aktiven Anteil nehmen und sich in gesetzmäßiger Weise bewegen. Die Stellung der Podien eines Segmentes ist bei der Lokomotion nach seinem Terminus eine opponierte (paddelnde), was besagen will, daß die beiden Podien eines Segmentes sich gleichzeitig in entgegengesetzter Richtung bewegen. Schlägt das Podium der einen Seite nach rückwärts, so geht das der anderen Seite gleichzeitig nach vorne. Diese podiale Bewegung ist gewöhnlich eine gruppenweise alternierende, es bewegen sich in der Regel die gleichseitigen Podien mehrerer aufeinanderfolgender Segmente in gleichem Sinne. Die zweite wichtige Feststellung ist, daß mit dieser podialen Bewegung stets eine laterale Undulation des Körperstammes Hand in Hand geht. Es entspricht dabei einer Halbwelle jederseits eine Gruppe gleichsinnig paddelnder Podien. Und zwar führen die auf der konvexen Seite der Halbwelle, auf der Seite der Spannung des undulatorischen Bogens befindlichen Podien den Rückschlag aus, welcher allein der wirksame ist, die auf der konkaven Seite, auf derjenigen der Entspannung des Bogens befindlichen Podien, den Vorschlag.

Großes Gewicht legt Eisig dabei auf die Anschauung, daß die opponierte Podienstellung und der wirksame Rückschlag auf der konvexen Seite der Bögen nur durch die laterale Undulation möglich, lediglich als ihre notwendige Folge begreiflich wird. Die undulatorische Komponente ist nach seiner Ansicht als die ursprünglichere anzusehen,

von der die podiale durchaus beherrscht wird. Das Undulieren und Paddeln der auf festem Grunde sich bewegenden Würmer, das sonst schwer verständlich wäre, lasse sich nur daraus erklären, daß ihre Vorfahren ursprünglich Schwimmer waren. Bei der Schwimmbewegung ist nämlich die Undulation, die sich hier durch die beträchtlichere Länge und die größere Amplitude der Wellen sowie durch die vermehrte Intensität ihrer Schwingungen auszeichnet, das vorwiegend ausschlaggebende. Die erst später erworbene podiale Bewegung ist daher seit jeher unter dem Einfluß der undulatorischen gestanden und läßt ihn auch heute noch überall mehr oder minder gut erkennen. Eine rein podiale Bewegung kommt, eben wegen ihrer Verkettung mit lateraler Undulation, bei den Polychäten nicht vor, ebensowenig wie die rein lateral-undulatorische Lokomotion wegen des Vorhandenseins der Podien.

Ich habe hier die podial-undulatorische Lokomotion (das Paddeln, den Schwimgang, das podial-undulatorische Schwimmen) der Polychäten nach der Analyse Eisig's genauer dargestellt, weil er gerade diese Progressivbewegung als die für die Anneliden typische hält. Alle übrigen Lokomotionsmodi, wie sie bei den Anneliden sonst noch vorkommen — das sind nach Eisig die vertikale Undulation (Respirationsbewegung), die rein peristaltische und podial-peristaltische Lokomotion (Kriechgang), die mastigoide Lokomotion (peitschenförmige Schwimmbewegung), die geometride Lokomotion (spannerraupenähnliche Ortsbewegung) und die kryptoide Lokomotion (Ortsbewegung zum Behufe des Sicheingrabens) —, sind als nicht primitiv, sondern sekundär infolge besonderer Adaptation erworben zu betrachten.

Das Wichtigste an dieser Arbeit Eisig's, das ich hier nochmals betonen will, ist, daß er zur Aufstellung einer bestimmten Gesetzmäßigkeit der Bewegung bei einer begrenzten Anzahl von Polychätenfamilien gelangt ist. Diese Gesetzmäßigkeit der Lokomotion ist von ihm nur in physiologischer Richtung festgelegt worden. Ob diese physiologische Übereinstimmung der Bewegung gewisse gemeinsame morphologische Data zur Grundlage hat, auf diese Frage ist Eisig nicht eingegangen. Diese Frage, auf eine größere Gruppe von Poly-

chäten ausgedehnt, wird uns im weiteren Teile dieses Abschnittes beschäftigen.

Noch eine zweite Arbeit, die im gleichen Jahre mit der von Eisig erschienen ist und von Georges Bohn (1906) herührt, handelt über die Bewegung der Anneliden. Der Verfasser geht vom psycho-physiologischen Standpunkt an die Untersuchung heran und kommt so zu ganz anderen Resultaten. Das Hauptobjekt bilden auch für ihn die Polychäten, die er in weiterer Ausdehnung als Eisig zum Studium heranzog. 84 Species aus 20 Familien geben das Tatsachenmaterial für seine Folgerungen ab, errante wie sedentäre Typen sind in gleicher Weise berücksichtigt.

Bohn teilt die Polychäten nach dem ethologischen Prinzip, nach ihrem Habitat, in zwei Gruppen, in solche, die vorwiegend Felsbewohner sind — dazu zählt er die Hesioniden, Lycoriden, Aphroditiden, Phyllodociden und Euniciden —, und in solche, die im Sande eingegraben leben, das sind die Neriniden, Nephthyiden, Glyceriden, Ariciiden, Arenicoliden, Maldaniden und Capitelliden. Der letzten Gruppe schließt er die ausschließlich in Röhren lebenden Pectinariden, Terebelliden und Serpuliden an.

Anneliden mit		
sinusoidaler Bewegung	Bewegung beider Arten	peristaltischer Bewegung
Anneliden der Felsen und des Sandes		
Hesioniden	Phyllodociden	Euniciden
Lycoriden		
Aphroditiden		
Anneliden des Sandes		
Neriniden	Glyceriden	} Arenicoliden
Nephthyiden	Ariciiden	
		} Capitelliden
		} Pectinariden
		} Terebelliden
		Serpuliden

Als die beiden wesentlichen Lokomotionsmodi der Polychäten betrachtet Bohn erstens die laterale Undulation

(locomotion par ondulations sinusoïdales latérales) und zweitens die peristaltische Bewegung (locomotion par élongations et raccourcissements alternatifs de certains régions). Beide Bewegungsarten finden sich in beiden ethologischen Gruppen, wenn auch meistens nur eine derselben für eine bestimmte Familie charakteristisch ist. Diesbezüglich stellt er vorstehende Tabelle (p. 952) auf.

Außer den Untersuchungen über die Bewegungsweise enthält die Arbeit noch zahlreiche Beobachtungen, welche den Einfluß der mechanischen, physikalischen und chemischen Agenzien des äußeren Milieus sowie den Einfluß des Lichtes auf Physiologie und Morphologie der Meereswürmer zum Gegenstande haben und den Nachweis der mannigfaltigsten Adaptionen derselben liefern. Für unser Thema haben besonderes Interesse die Schlüsse, die Bohn in bezug auf die Anpassungen gezogen hat, welche durch die speziellen Bewegungs- und Lebensarten hervorgerufen werden. Ich will sie darum in getreuer Übersetzung in extenso hier wiedergeben (p. 133 f.):

»Die Anneliden der ersten Kategorie (mit sinusoidaler Bewegung) erwerben rasch eine spezielle Physiognomie; während bei den Phyllodociden die Parapodien noch einfach sind, sieht man bei den Hesioniden einen dorsalen Ramus sich differenzieren und bei den Lycoriden, Aphroditiden, Neriniden und Nephthyiden sind die Parapodien mehr oder weniger differenziert.

Bei den Anneliden, welche den ersten Bewegungsmodus für den zweiten (peristaltischen) aufgeben, modifizieren sich die Parapodien, die ursprünglich biram sind: die beiden Rami streben sich zu fusionieren.

In der zweiten Gruppe (also mit peristaltischer Bewegung) sind unter dem Namen Euniciden alle jene Formen vereinigt, welche einfache Parapodien besitzen; alle übrigen Formen sind durch Differentiation von Hakenwülsten charakterisiert. Bei den Maldaniden und Arenicoliden sind die terminalen Regionen aktiv; sie funktionieren nach dem Sinne der Bewegung; bei den Terebelliden und Serpuliden ist der Thorax die aktive Region, welches auch immer der Sinn der Bewegung sei; diese

Region besitzt, außer den mächtigen Hakenwülsten noch die drüsigen Bauchschilde, welche eine vollständige Adhärenz an das Substrat erlauben.

Die Differentiation der biramen Parapodien scheint in Relation zu der sinusoidalen Bewegung zu stehen; die der Hakenwülste steht in Beziehung zu dem Vor- und Rückwärtsschieben, das durch die Kontraktion und Dilatation gewisser Segmente hervorgerufen wird.

Der Einfluß des Wohnortes auf die Bewegungsweise und als deren Folge auf die Form ist offenbar. Wenn die Anneliden zwischen Felsen leben, ist ihre Bewegung schlangenförmig; im Sande verschwindet diese Bewegung bald und die zweite Art siegt über die erste.

Nach den von mir angestellten Untersuchungen kann man keine genealogischen Reihen aufstellen, aber man kann solche Aufstellungen zertrümmern; ich habe weiter oben gezeigt, warum die Euniciden nicht als der Ursprung der übrigen Anneliden des Sandes betrachtet werden dürfen. Die Physiologie hat das Nützliche, daß sie uns klar die Illusionen aufzeigt, die durch die adaptativen Ähnlichkeiten hervorgerufen werden.«

Bohn, der selbst nicht Morphologe ist und in die umfangreiche anatomische Literatur über die Polychäten nur Einblick genommen hat, läßt sich hier zu einer Überschätzung der physiologischen Ergebnisse verleiten. So ist es auch begreiflich, daß seine Ausführungen, soweit sie sich auf morphologische Folgerungen erstrecken, der Kritik mannigfache Angriffspunkte bieten, so überaus wertvoll und ergebnisreich sie auch sind, wo sie sich auf seinem eigenen Gebiete bewegen und Tatsächliches bringen. Dadurch, daß ihn nur die Bewegung des Körperstammes interessierte und er das ethologische Prinzip bei der Einteilung der Meereswürmer voranstellte, gelangte er zu einer Auseinanderreißung morphologisch zusammengehöriger Familien. Neben den vielen Tatsachen, die diese Arbeit bringt, bleibt noch der stark betonte Hinweis auf die mannigfachen Adaptationen von großem Wert, auf die er als erster mit Nachdruck aufmerksam gemacht hat und die er

vorzugsweise auf den Einfluß der speziellen Lebensweise, des charakteristischen Milieus zurückführt.

Schon selbst durch die Befunde über das metamere Nervensystem der Polychäten darauf hingewiesen und durch die beiden eben besprochenen Arbeiten angeregt, habe ich in weiteren Untersuchungen die Anatomie und die funktionelle Leistung der Polychätenpodien dem Studium unterzogen. Nach den Ergebnissen, die ich dabei erzielt habe, kann ich die Einteilung der Polychäten in tetraneure, podogangliate und apodogangliate Formen nicht nur unverändert aufrecht erhalten, sondern bin in der Lage, diese Begriffe in vieler Beziehung inhaltsreicher zu gestalten und sie mit mannigfachen speziellen anatomischen und bewegungsphysiologischen Tatsachen in Zusammenhang zu bringen. Ich glaube, damit eine allgemein gültige Klassifikation dieser interessanten, einer auf vergleichender Anatomie basierenden Gliederung schwer zugänglichen Tierklasse geschaffen zu haben.

Wie wir gesehen haben, wurde dem Polychätenpodium bis jetzt fast nur in bezug auf seine äußere Morphologie Beachtung geschenkt und dasselbe, wo es bei der Klassifikation, wie bei Hatschek, eine Rolle spielte, auch nur in dieser Beziehung benutzt. Dahingegen verwende ich das Podium als anatomisch-physiologisches Ganze zu diesem Zwecke, was sicherlich keiner Rechtfertigung bedarf. Insbesondere von großer Wichtigkeit sind der innere Bau des Podiums, vor allem des Chätopodiums, die podiale Muskulatur und das podiale Nervensystem. Und da Bau und Funktion stets in Relation stehen, wird auch bei typisch different gebauten Podien die Funktion derselben, welche vorwiegend lokomotorischer Natur ist, bei diesen Betrachtungen von nicht geringer Bedeutung sein. Dieses Ganze, das Podium, und zwar vornehmlich das Chätopodium mit seiner Muskulatur und dem Nervensystem, will ich fürderhin der Kürze halber als Podialapparat bezeichnen, von dem wir drei prinzipiell verschiedene Typen, den drei von mir aufgestellten Polychätenunterordnungen entsprechend, werden kennen lernen.

Bei der Beschreibung des Podialapparates werden wir naturgemäß wieder mit den **tetraneuren** Formen beginnen, da

wir sie schon früher als sehr ursprüngliche Polychäten erkannt haben. Auch in dieser Beziehung habe ich nur *Hermodice carunculata* näher untersuchen können. Die Podien dieses Wurmes sind, wie wir schon oben gehört haben, nach dem Typus des kompletten Podiums gebaut. Sie besitzen zwei ganz selbständige Äste, einen ventralen (Neuropodium) und einen dorsalen (Notopodium). Die Neuropodien sitzen an der ventrolateralen Kante zu beiden Seiten jedes Segmentes, das einen ausgesprochen rechteckigen Querschnitt besitzt, und liegen in einer Längsreihe hintereinander, die Ventralseite einsäumend. Die dorsalen Äste dagegen, welche die hochgelegene dorso-laterale Ecke einnehmen, bilden eine für *Hermodice* charakteristische Zickzacklinie zu beiden Seiten der Rückenfläche. Sie stehen nämlich alternierend, das eine weiter auf der Rückenwand hineingerückt (inneres Notopodium), das im folgenden Segment derselben Seite befindliche mehr herausgeschoben und etwas tiefer an der Lateralseite herabgerückt (äußeres Notopodium), was schon Mc Intosh (1885) erwähnt und als *Hermodice* besonders auszeichnend gegenüber allen anderen Amphinomiden hervorhebt. Die beiden Notopodien eines Segmentes sitzen gewöhnlich ebenfalls alternierend; ist das linke ein herausgeschobenes tiefsitzendes, also ein äußeres, so nimmt das rechte eine mehr der Mittellinie genäherte höhere Lage ein. Dadurch erscheinen auch die Rückenstreifen der einzelnen aufeinanderfolgenden Segmente gegeneinander verschoben (Taf. I, Fig. 1).

Der eben beschriebene Fall ist nur der häufigste, der jedoch vielfache Ausnahmen zeigt. So kommt es vor, und manchmal in einer beträchtlichen Anzahl von aufeinanderfolgenden Segmenten, daß in dem einen Metamer zwei innere, in dem nächsten zwei äußere Notopodien usw. abwechseln, wodurch der eine Rückenstreifen verkürzt, der folgende verlängert erscheint (Taf. I, Fig. 1, vordere Segmente). Außerdem ist noch hervorzuheben, daß die Richtung der Achse eines inneren und äußeren Notopodiums verschieden ist. Sie steht bei den inneren ziemlich steil, fast normal zur Rückenfläche, während die äußeren tiefer sitzenden einen Winkel von ungefähr  $45^\circ$  mit derselben einschließen.

An dieser Stelle will ich noch auf eine bei *Hermodice* häufig auftretende Abnormität in der Segmentanordnung hinweisen, die vor allem durch eine einseitige Vermehrung der Podien zustande kommt. Cori (1892) hat zuerst auf diese Anomalien der Segmentierung bei Anneliden hingewiesen und in dieser Arbeit auch die entsprechenden Verhältnisse bei *Hermodice* beschrieben. Ich selbst habe unter meinem reichen Material Tiere, bei denen im Extrem einem Halbsegment der einen Seite bis zu fünf Podien der anderen entsprechen. Durch diese einseitige Anhäufung von Halbsegmenten kommt es zu einer starken Knickung des Wurmkörpers an dieser Stelle. Diese Anomalien sind wohl durch eine Verletzung hervorgerufen und weisen auf eine hohe Regenerationsfähigkeit von *Hermodice* hin. Auch mehrere Fälle von sogenannter spiraler Segmentierung habe ich bei diesem Wurm angetroffen. Ich hatte keine Gelegenheit, das sicher interessante Verhalten der inneren Organe in diesen Fällen zu untersuchen. Übrigens hat Buchanan (1893) feststellen können, daß diese Abnormitäten keine große Seltenheit bei den Polychäten sind und vor allem in der Familie der Amphinomiden in einem hohen Prozentsatz auftreten.

Es ist schon früher ausführlich darauf hingewiesen worden, daß ein Hauptmerkmal aller Amphinomiden darin liegt, daß ihre Podien in allen Segmenten in der typischen Ausbildung vorhanden sind. Ein zweites Merkmal, das *Hermodice* auszeichnet, liegt in dem klaren, prinzipiell einfachen Aufbau desselben. Es nehmen daran nur solche Organe teil, die wir als zu dem Begriffe des kompletten Podiums zugehörig kennen gelernt haben. Von den vielfachen Komplizierungen desselben, wie sie vor allem bei den podogangliaten Formen sich finden, ist keine Andeutung vorhanden. Von Wichtigkeit in dieser Beziehung scheint mir der vollständige Mangel von größeren Drüsenorganen im Podium. Solche sind bekanntlich für eine ganze Anzahl von Polychäten typisch und werden gewöhnlich als modifizierte Abgliederungen der Borstendrüsen aufgefaßt. Neuropodium und Notopodium sind von prinzipiell gleichem Bau. Sie bestehen beide aus einem mehr weniger kegelförmigen Parapodium, das keine Lappen, Styloiden, Spinndrüsen und ähnliche

Organe ausgebildet hat, dann aus dem Chätopodium (Borstensack) und besitzen je einen Cirrus. Dem Notopodium kommt noch eine Kieme zu.

Bevor wir in die Beschreibung des Podialapparates von *Hermodice* eingehen, will ich noch eine wichtige Bemerkung vorausschicken. Es ist bisher immer behauptet worden, daß das Chätopodium nur einfache Borsten besitzt und der Aciculae entbehrt. Der zweite Teil dieser Behauptung, der Mangel der Aciculae, entspricht nicht vollständig den Tatsachen. Wohl fehlen Aciculae im eigentlichen Sinne des Wortes. Doch befindet sich das Amphinomidopodium, bildlich gesprochen, auf dem Wege, solche auszubilden. Einige Borsten, sowohl des ventralen wie des dorsalen Chätopodiums, sind, wenn sie auch morphologisch immer noch unter den Begriff der gewöhnlichen Borsten fallen könnten, ihrer Funktion nach zu Stützborsten geworden. Diese Stützborsten oder Acicularborsten, wie ich sie weiterhin nennen will, sind nur in bezug auf die Größe des Querschnittes und die Länge stärker ausgebildet und stecken in weiteren Scheiden. Sonst besitzen sie den gleichen Bau wie die gewöhnlichen Borsten. Sie sind immer in größerer Anzahl, mindestens zu acht, vorhanden und auch Zwischenstadien zwischen Acicular- und gewöhnlichen Borsten fehlen nicht. Diese Acicularborsten müssen als phylogenetisches Vorstadium der echten Aciculae aufgefaßt werden, wie sie den Podogangliaten typisch zukommen und über deren Bedeutung als hochdifferenzierte, einem bestimmten Zweck zugeeignete Borstenformen kein Zweifel besteht.

Von verhältnismäßig einfachem Bau ist das ventrale Chätopodium. Die Acicularborsten, die in einer Anzahl von ungefähr zehn vorhanden sind, reichen weit in die Leibeshöhle hinein, sind ebenso wie die gewöhnlichen Borsten hohl, nur besitzen sie einen größeren Querschnitt (Taf. II, Fig. 7). Außerdem stecken sie in ziemlich weiten Röhren, die jedoch miteinander verwachsen sind, so daß die Gesamtheit der Acicularborsten eine Einheit bildet. Erst weiter distalwärts setzt sich an der ventralen Seite der Acicularborsten der gewöhnliche Borstensack an, der eine reiche Fülle von Borsten entwickelt hat (Taf. II, Fig. 8 und 9). Auch diese stecken in, wenn auch

viel engeren Röhren und diese sind untereinander ebenfalls mit ihren Längswänden verschmolzen, so daß das ganze Chätopodium gut zusammengehalten erscheint. Doch besitzt der eigentliche Borstensack den Acicularborsten gegenüber eine gewisse Beweglichkeit, was den weiten Scheiden, in welchen diese stecken, zu verdanken ist.

Das ventrale Parapodium ist eine verhältnismäßig kurze, im vorgestreckten Zustand fast zylindrische Vorstülpung des Hautmuskelschlauches. Es zieht sich in dasselbe die subepitheliale Muskelschicht hinein, doch zeigt sie hier nicht so regelmäßige Anordnung in Ring-, Schräg- und Längsmuskulatur. Die letztere ist überhaupt geschwunden, die Ringmuskellage nur stellenweise angedeutet, die allein in imponierendem Ausmaß entwickelte Hautmuskelschicht von der Schrägmuskulatur gebildet. Doch ist das Amphinomidenpodium an spezifisch differenzierten Muskeln arm. Distinkt ausgebildet ist vor allem ein Rückziehmuskel des Parapodiums, der allseitig an seinen Wänden entspringt und rings an der Ursprungsstelle desselben am Segmente sich festsetzt.

Wichtig ist, daß, ähnlich wie es Eisig (1906) für die Acicula von *Ichthyotomus* beschrieben hat, auch den Acicularborsten bei *Hermodice* eine eigene Muskulatur zukommt. Ihren inneren, proximalen Enden sitzt eine richtige Muskelkappe auf (Taf. II, Fig. 7). Zu den hier entspringenden gehört vor allem eine Muskelgruppe, die nach allen Seiten fächerförmig ausstrahlt. Eine Partie geht nach vorn an die laterale Segmenteinschnürung, eine zweite korrespondierende in gleicher Weise an die hintere laterale Segmenteinschnürung. Eine dritte Partie zieht nach abwärts und inseriert zerstreut an der Ventralwand in der ganzen Ausdehnung des zugehörigen Halbsegmentes, vom Raum knapp neben dem Bauchmark angefangen bis zum Beginn des Parapodiums, vom vorderen bis zum hinteren Dissepiment. Ein viertes korrespondierendes Bündel begibt sich aufwärts, findet, ebenfalls weit ausstrahlend, längs der Lateralwand und in der Umgebung des dorsalen Parapodiums Festheftungspunkte und sendet sogar einige Stränge bis zur Rückenwand. Alle diese zu den vier Seiten des Chätopodiums liegenden Muskelgruppen gehen ineinander über ohne

besondere Abgrenzung. Ihre funktionelle Leistung wird verschieden, von ihrem peripheren Ansatzpunkte und dem verschiedenen Zusammenwirken mehrerer einen verschiedenen Verlauf nehmender Muskelgruppen abhängig sein. Die Kontraktion aller seitlich ihre Insertion findenden Muskeln wird ein Vorstoßen der Acicularborsten (Protractoren), die der medialwärts ansetzenden ein Rückziehen derselben (Retractoren) bewirken. Die an der Rücken- und Bauchwand inserierenden werden, für sich in Aktion gesetzt, als Senker und Heber dienen. Endlich werden die an der Kante zwischen vorderem Dissepiment und Lateralwand ihren peripheren Befestigungspunkt besitzenden Muskeln, allein kontrahiert, einen Rückschlag des Chätopodiums verursachen (Rückwärtszieher), die in gleicher Weise hinten ansetzenden zu einem Vorschlag führen (Vorwärtszieher). Es ist demnach schwer, die einzelnen Muskeln nach ihrer funktionellen Leistung zu benennen, weshalb ich es bei dieser allgemeinen Beschreibung der acicularen Muskulatur bewenden lasse.

Eine gleichfalls selbständige Gruppe ist die Muskulatur des ventralen Borstensackes. Vom inneren Ende der Acicularborsten geht noch eine fünfte Muskelpartie ab, welche parallel mit diesen ihren Verlauf nimmt und sich an der Basis des Borstensackes festsetzt. Ihre Wirksamkeit wird ein Einziehen des Borstensackes zur Folge haben (Retractor des Borstensackes), vermöge der Verschiebbarkeit desselben auf den Acicularborsten, welche ihren weiten Röhren zu verdanken ist. Eine zweite Muskelpartie geht von der Basis des Borstensackes, ungefähr in Form eines Kegelmantels, zur Lateralwand des Parapodiums. Sie wird, da ihr distaler Fixpunkt von weichen Partien gebildet wird, wohl eine Retraktion des parapodialen Lippenringes, der die Durchbohrungsstelle des Borstensackes umgibt, besorgen und so zu einer stärkeren Freilegung desselben, vielleicht auch zu seiner Spreizung führen. Der Protractor des Borstensackes ist der interessanteste des ganzen Chätopodiums. Wie wir gehört haben, liegen die Acicularborsten in einem leichten Bogen oben und etwas vorn in einfacher Lage, während unten und gegen hinten zu die gewöhnlichen Borsten in mehreren Reihen sich gelagert finden. Der

Protractor hat seinen distalen Ansatz an der Stelle, wo die Acicularborsten die Parapodialwand durchbrechen und ist hier zum Teil an den Acicularborstenscheiden, zum Teil an der Parapodialwand festgeheftet. Er besteht aus dicht aneinandergelagerten feinen Muskelfasern, die parallel den Acicularborstenscheiden und ihnen eng anliegend einwärts ziehen bis in die Gegend der Basis des Borstensackes. Hier biegen sie um, lösen sich in ihre einzelnen Fasern auf und sind in das Hüllgewebe eingewachsen, das, eine Fortsetzung des Scheidengewebes, in breiten Brücken zwischen den Terminalenden der Borsten entwickelt ist (Taf. II, Fig. 8). Die Wirksamkeit dieses Muskels hat man sich folgendermaßen vorzustellen. Bei seiner Kontraktion werden die gewöhnlichen Borsten vorgeschoben, die Basis des Borstensackes der Lateralwand genähert. Die Acicularborsten, die am Innenende durch Muskulatur fixiert sind, bleiben bei dieser Protraktion des Borstensackes in Ruhe, nur ihre Röhren werden dabei in Mitleidenschaft gezogen, die proximalen Partier, soweit sie einwärts vom Borstensack liegen, erfahren eine Dehnung. Durch die Wirksamkeit dieses Muskels kommt es wohl auch zu einer Spreizung des Borstensackes, da er die Proximalenden der Borsten einander näher bringt.

Noch ein weiteres interessantes Muskelsystem ist am Borstensack ausgebildet. Den Borstenscheiden sind nämlich spiralgig verlaufende Muskelfasern enge angelagert. Deren Kontraktion wird ein enges Aneinanderdrücken der einzelnen Borsten zur Folge haben. Vielleicht dienen sie dazu, um den vorgeschobenen Borstensack an den Acicularborsten zu fixieren.

Einen im Prinzip gleichen, aber etwas komplizierteren Bau weist das Notopodium auf. Über seine Lage haben wir schon gesprochen. Seine Bestandteile sind dieselben wie beim Neuropodium, nur daß noch die Kiemenbüschel hinzukommen. Auch das dorsale Chätopodium hat Acicularborsten entwickelt, deren es mindestens acht gibt. Sie ragen weit in die Leibeshöhle hinein, jedoch verschieden, je nachdem es sich um innere oder äußere Notopodien handelt (Taf. II, Fig. 8 und 10). Die Acicularborsten der inneren reichen weniger tief ins Cölom hinunter als die der äußeren. Sie kommen bei beiden zwischen die segmentale Einschnürung der lateralen Darmwandung zu liegen. Sie

stehen in der Längsachse des Wurmkörpers hintereinandergereiht, jedoch in einem Bogen angeordnet, dessen konvexe Seite nach vorne gerichtet ist. Ihre Merkmale sind die gleichen wie bei den ventralen, sie sind die stärksten Borsten und besitzen ebenfalls weite, bindegewebige Hülsen. In einiger Entfernung vom proximalen Ende setzt sich erst der eigentliche Borstensack um die Acicularborsten herum, und zwar an der Vorderseite derselben, so daß hier das ganze Chätopodium einen U-förmigen Querschnitt besitzt, dessen Öffnung nach hinten und etwas medialwärts gerichtet ist. Je höher dorsalwärts, desto dichter wird der die zu innerst liegenden Acicularborsten umgebende Borstenbelag und dadurch der Querschnitt immer kreisähnlicher. Doch ist es kein Vollkreis, sondern es bleibt ein Ausschnitt, der weiter oben immer mehr caudal gerichtet ist, ausgespart. Körperlich vorgestellt, ist das dorsale Chätopodium danach ein zylindrisches oder besser hochkegelförmiges, auf die Spitze gestelltes Gebilde, das von einer Längsrinne eingekerbt ist. Diese kleiden die Acicularborsten aus, die gleichsam als Führung des spulenförmig aufgesetzten Borstensackes dienen. Wo diese Rinne an die Epidermis stößt, stülpt sich der dorsale Parapodialcirrus aus, der so mitten zwischen die Borsten zu liegen kommt.

Auch die Muskulatur des Notopodiums ist von ähnlichem Bau wie beim Neuropodium. Sie läßt sich ebenfalls in die der Acicularborsten und des Borstensackes gliedern, wozu noch parapodiale Muskeln kommen. Nur ist es hier noch schwerer, unter der Fülle von Muskelzügen, die sich vorfinden, einzelne Züge zusammenzufassen und ihnen einen bestimmten Namen zu geben. Was die Acicularmuskulatur anbelangt, so finden wir deren Ansatzpunkt wieder an den inneren Enden der Acicularborsten. Die bezügliche Muskulatur ist ähnlich wie die ventrale ausgebildet, strahlt radiär aus und findet ihre periphere Insertion an der Ventral- und Dorsalwand sowie vorne und hinten an der Festsetzungslinie der Dissepimente. Ihre Wirksamkeit wird verschieden und korrespondierend mit der der ventralen sein. Eine Muskelpartie ist noch besonders zu erwähnen, die lateral und aufwärts fächerförmig ausstrahlt und an der vorderen Parapodialwand sich festsetzt. Sie wird ein

Vorstrecken der Acicularborsten zusammen mit einem Rückschlag derselben bewirken. Auch die Muskeln, die an der Basis des eigentlichen Borstensackes ansetzen, sind ähnlich wie die entsprechenden ventralen ausgebildet. Am distalen Teil des Borstensackes finden wir einen Ringmuskel um diesen herum ausgebildet, der als Constrictor dienen wird, ähnlich wie die Spiralmuskeln der Borstenscheiden. Außerdem gehen hier Radiärmuskeln zur Lippe ab, welche die Durchbruchsstelle des Chätopodiums umgibt; ihre Funktion ist in der Spreizung der Borsten gelegen. Weiters ist eine starke Retractorengruppe entwickelt für das ganze Notopodium, die ihre peripheren Ansätze findet 1. an der lateralen Wand und an der Lippe unterhalb des Borstensackes, 2. am Borstensack selbst, distal und proximal, 3. im Dorsalcirrus. Alle diese Muskeln gehen zu den medialen Partien der Ventralwand. Kieme und Cirrus haben außerdem ihre eigene Muskulatur.

Wenn man das Amphinomidenpodium als Ganzes in anatomischer Beziehung betrachtet, ist zu sagen, daß es entschieden einen ursprünglichen Typus darstellt. Dafür spricht nicht nur der gleichsam noch unausgebildete, unelegante Bau seiner Muskulatur, der vor allem bei einem Vergleich mit dem Podogangliatenpodium auffällt, sondern auch die Ausbildung der Acicularborsten, die wir als phylogenetisches Vorstadium der Aciculae kennen gelernt haben. Als wichtig und charakteristisch ist noch hervorzuheben, daß ventrales und dorsales Parapodium eine vollständige Selbständigkeit besitzen, sowohl was die Anatomie als auch die Funktion anbelangt. Als Schreitorgan ist nur der ventrale Ast ausgebildet, der im Prinzip schon den Typus des Podogangliatenpodiums vorausnimmt, wenn er auch noch einen undifferenzierteren Ausbildungsgrad besitzt. So zeigt das Chätopodium eine deutliche Differentiation in gewöhnliche und aciculare Borsten und damit im Zusammenhang ist auch die chätopodiale Muskulatur in zwei entsprechende Partien getrennt. Der Borstensack besitzt ebenfalls schon eine gewisse, wenn auch nicht übermäßig große Verschiebbarkeit den Acicularborsten gegenüber, welche den weiten Scheiden dieser zu verdanken ist.

Diese Verschiebbarkeit des Borstensackes den Acicularborsten gegenüber und die doppelte chätopodiale Muskulatur ist der Typus eines aktiv fungierenden Lokomotionsorgans bei den Polychäten. Wir werden überall dort auf diesen Typus stoßen, wo podiale Bewegung vorkommt. Durch diese doppelte Muskulatur erst wird das Chätopodium zu einem exquisiten Hebelorgan, indem die aciculare Muskulatur demselben durch ihre Kontraktion einen Fixpunkt schafft und durch die Tätigkeit der Muskulatur des Borstensackes die eigentliche Exkursion ausgeführt wird. Die Exkursionsweite kann dann in beträchtlichem Ausmaße vergrößert werden durch die Verschiebbarkeit des Borstensackes, die gewöhnlich erst am Ende des Rückschlages in Anspruch genommen wird, eine Verlängerung des Hebels herbeiführt und so zum Erfolge in wesentlicher Weise beiträgt. Wir haben demnach schon im ventralen Aste der Tetraneura, das ein exquisites Schreitorgan ist, eine Vereinigung zweier einfacher mechanischer Apparate vor uns, eines Hebelorgans, das durch die doppelte Chätopodialmuskulatur bedingt ist, und eines Stemmorgans, das die Verschiebbarkeit des Borstensackes auf den Stützborsten zur Grundlage hat. Dieser Typus des Schreitorgans besitzt gleichsam ein Gelenk, wenn dieses auch von außerordentlich primitiver Beschaffenheit ist; es ist wohl das primitivste und eigentümlichste Schreitorgan im ganzen Tierreich, wenn auch der Bau desselben immerhin schon als hochkompliziert bezeichnet werden muß und eine hohe Koordination der Bewegungsmuskeln erfordert.

Im Gegensatz zum ventralen Aste hat der dorsale bei *Hermodice*, so prinzipiell ähnlich dem Neuropodium er auch gebaut ist, mit der Lokomotion nichts zu schaffen, ist als exquisites, aktiv fungierendes Schutzorgan ausgebildet und bekundet damit vielleicht eine primäre funktionelle Wesensverschiedenheit zum ventralen Aste. Daß derselbe kein lokomotorisches Organ sein kann, geht schon aus seiner fast völlig dorsalen Lage hervor. Bau und Gliederung ist ähnlich wie beim ventralen, wir finden ebenfalls Acicularborsten und Borstensack und eine entsprechende Zweiteilung der Muskulatur, außerdem eine gewisse Verschiebbarkeit

zwischen Borstensack und Stützborsten. Besonders hervorzuheben ist noch eine dem dorsalen Chätopodium aller echten Amphinomiden typisch zukommende Borstenart, die sich in keiner anderen Polychätenfamilie mehr vorfindet. Es ist eine einfache, ziemlich starke Borste, die terminal einseitig gesägt erscheint und deren Zahnspitzen alle proximalwärts gerichtet sind. Zusammengesetzte Borsten kommen weder im Neuro- noch im Notopodium der Amphinomiden vor.

Es geht aus diesem Bau klar hervor, daß auch das dorsale Chätopodium zu zwei mechanischen Funktionen eingerichtet ist, ebensowohl als Hebel wie als Stemmorgan wirksam sein kann. Doch sind hier diese beiden Funktionen nicht so enge zu einer einheitlichen koordinierten Leistung verbunden wie beim ventralen Aste. Die dorsalen Podienäste verhalten sich gewöhnlich ruhig, selbst wenn der Wurm kriecht, und treten nur auf bestimmte Reize hin in Funktion, unter denen vor allem der Berührungsreiz in Betracht kommt. Die einfachste Reaktion auf einen solchen Reiz ist ein plötzliches Vorstrecken der der Reizstelle naheliegenden dorsalen Chätopodien, wobei sie weit vorgestoßen und die Borsten breit ausgespreizt werden, so daß sie rosettenförmig angeordnet erscheinen. Mit dieser Vorstreckung und Ausspreizung ist zugleich eine Austoßung von Borsten verbunden. Es ist der einzige Fall, wo eine willkürliche Austoßung von Borsten bis jetzt bei Polychäten bekannt geworden ist. Vermöge ihres Baues, den ich oben kurz geschildert habe, dringen die dem Amphinomidennotopodium eigentümlichen Borsten leicht in den Körper, der den Reiz ausübt, ein, ihre Spitzen brechen ab und rufen einen empfindlichen Schmerz selbst beim Menschen hervor, der vielleicht durch eine ätzende Flüssigkeit mit verursacht wird, welche sich in der Borstenhöhlung vorfindet. Ist der Reiz ein anhaltender oder sehr starker, so werden fast alle dorsalen Parapodien mit Spreizung ihrer Borsten eine Zeitlang ununterbrochen vorgestoßen und wieder eingezogen, wobei eine stete Ausstoßung von Borsten mit einhergeht. Bei Tieren, die durch das Fangen und Einsetzen in ein Aquarium in einen Erregungszustand versetzt worden sind, werden die ausgestoßenen Borsten — es sind auch gewöhnliche haarförmige dabei — durch die Bewegung zusammengeschoben

und zu einem dicken, filzigen Knäuel zusammengeballt. Nach einigen Stunden sieht man dann solche Knäuel von einem Durchmesser von mehr als 1 cm am Boden des Aquariums liegen. Durch diese Eigenschaft ist *Hermodice* der bestgefürchtete Wurm bei den Fischern. Allen übrigen stehen sie teilnahmslos gegenüber und fürchten keine Berührung. *Hermodice*, die sie öfter mit dem Parangal (der Langleine), in den Reusen, ja manchmal sogar mit den Netzen fangen, wird kein Fischer, weder in Griechenland noch in Dalmatien, mit der Hand berühren und er ist froh, der gefangenen Exemplare auf irgendeine Weise ledig zu werden. Sie steht bei ihnen im Rufe großer Giftigkeit. So sehen wir, daß tatsächlich der dorsale Ast ein exquisites, aktiv fungierendes Schutzorgan ist, wie es sonst nirgends in der ganzen Reihe der Polychäten sich vorfindet.

Was die Bewegungsweise des ganzen Wurmkörpers anbelangt, so ist folgendes hervorzuheben. Die Amphinomiden sind durchwegs plump gebaute Tiere von mehr minder rechteckigem Körperquerschnitt, ihre Lokomotionsweise ist stets ein langsames podiales Schreiten. Dabei ist die Bauchseite dem Untergrunde streng zugekehrt. Kein einziger Schwimmer ist bis jetzt unter ihnen bekannt geworden und es ist dies auch nicht zu erwarten. Die Fortbewegung besorgen ausschließlich die ventralen Äste, die sich dabei in opponierter Podienstellung befinden, wie es Eisig bei den Rapacien beschrieben hat, und zwar paddeln sie gruppenweise, mehrere in gleicher Phase auf derselben Seite. Eine laterale Undulation des ganzen Stammes begleitet diese Paddelbewegung nicht, doch geht sie mit einer leichten Undulation der ventralen Stammuskulatur einher, wie ja auch die Schreitbewegung auf die ventralen Podialäste beschränkt ist. Die dorsalen Äste, deren Funktion in Schutz und Abwehr besteht, sind vollständig selbständige, nur auf bestimmte Reize in Aktion tretende Apparate, die anatomisch und funktionell mit den ventralen Ästen nichts zu tun haben. Eine Undulation der dorsalen Stammuskulatur während ihrer Aktion konnte ich nicht feststellen. Durch diese Tatsachen wird wohl die früher angeführte Ansicht Eisig's fraglich, daß nämlich die undulatorische Komponente bei den

Anneliden die ursprüngliche sei. Gerade die Amphinomiden, die so viele Merkmale der Ursprünglichkeit an sich tragen, weisen durch den Bau ihrer Podien und ihre Bewegungsweise darauf hin, daß die ursprünglichen Polychäten keine Schwimmer waren, sondern die podiale Komponente der Lokomotion wohl zuerst besessen haben.

Ich glaube, mit dieser Duplizität der Leistung des Podialapparates der Amphinomiden, mit dieser Vereinigung zweier vollständig verschiedener Organe in demselben läßt sich am besten der bei den Polychäten einzig dastehende komplizierte Typus des metameren Nervensystems, wie es bei den tetraneuren Formen ausgebildet ist, in Zusammenhang bringen. Der komplizierte Mechanismus, welcher der Bewegung des ventralen und dorsalen Astes dient und welcher an die Muskelkoordination hohe Anforderungen stellt, hat zur Folge die Ausbildung eines nervösen Zentralorgans in jedem Podium, das die Kontraktion und Erschlaffung der Muskelzüge zweckmäßig zu regeln hat. Dieses Zentralorgan ist das Podialganglion, von dem alle peripheren Nerven des Podiums ihren Ursprung nehmen und das durch die Querkommissur mit dem Bauchmark und durch den podialen Längsnerven mit den übrigen Podialganglien und dem Gehirn in Verbindung steht. Schwieriger ist das Vorhandensein des podialen Längsnerven selbst zu erklären, doch habe ich schon im vorigen Kapitel darauf aufmerksam gemacht, daß derselbe vielleicht den Seitennerven, wie sie bei allen übrigen Zygoneuren vorhanden sind, homolog ist und sich bei den Amphinomiden, den ursprünglichsten Formen der Articulatenreihe, noch erhalten hat.

Ebenso wie die Tetraneura lassen auch die **Podogangliaten** in bezug auf ihren Podialapparat eine scharfe Charakteristik zu, die sich gleichfalls sowohl auf den Bau wie auf die Funktion bezieht. In dem Podium von *Ichthyotomus* haben wir, wenigstens was die Muskulatur anbelangt, diesen Typus nach der Beschreibung von Eisig schon kennen gelernt. Ich will es hier von einem Nereiden nach eigenen Untersuchungen darstellen, mich dabei jedoch nur auf die Teile des Podiums beschränken, die für uns von Wichtigkeit sind, also von den

vielerlei Anhangsorganen desselben, wie Cirren, Lippen, Züngelchen etc. absehen.

Das Podium der Gattung *Nereis* ist inkomplett, zweiästig, doch besitzen die beiden Parapodien eine gemeinsame Basis, den Podialstamm. Stets ist ein dorsaler und ventraler Cirrus, ebenso je ein Züngelchen und eine Lippe vorhanden, die bei den verschiedenen Species in Form und Größe variieren. In der Achse der beiden Parapodien liegt je ein Chätopodium. Das ventrale ist gebildet von einer starken Acicula und einem Paar von Borstensäcken. Die beiden Borstensäcke sind eng aneinander gelagert, haben einen halbmondförmigen Querschnitt und liegen der eine dorsal, der andere ventral von der Acicula, dieselbe so kreisförmig umschließend. Die Borsten liegen in einem dichten Gewebe der Borstendrüse eingebettet und lassen keine individuellen Borstenröhren erkennen, was im Gegensatz zu *Hermodice* hervorzuheben ist. Dadurch wird der Borstensack ein viel kompakteres Organ. Die Acicula aber ist von einer weiten Röhre umgeben (Acicularröhre), die mit den Borstensäcken mehr oder weniger verwachsen ist. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß die beiden Borstensäcke eine ausgiebige Verschiebbarkeit längs der Stützborste besitzen.

Einen ganz ähnlichen Aufbau zeigt das dorsale Chätopodium, das die Achse des dorsalen Ramus einnimmt. Es enthält ebenfalls eine Acicula, hat aber im Gegensatze zum ventralen Chätopodium nur einen Borstensack, der, im Querschnitt von halbmondförmiger Gestalt, dorsal von der Acicula gelegen ist. Die mikroskopisch-anatomischen Verhältnisse des dorsalen Borstensackes gleichen denen des ventralen. Auch die dorsale Acicula ist von einer weiten Röhre umscheidet, wodurch die Exkursionen des Borstensackes auf der Stützborste ermöglicht werden (Taf. III, Fig. 13 und 15).

Bei der Beschreibung der podialen Muskulatur will ich mich ebenfalls auf die Tatsachen beschränken, die in direktem Bezug zu unserem Thema stehen, die also die Muskularisierung des Chätopodiums betreffen. Wie Eisig bei *Ichthyotomus*, können wir auch bei *Nereis* eine Unterteilung treffen in die Muskeln, die zur Bewegung der Acicula dienen, und in diejenigen, welche für die Bewegung der Borstensäcke ausgebildet

sind. In der Gattung *Nereis* sind die beiden Podialäste morphologisch noch sehr distinkt entwickelt, während bei der Gattung *Lycastis*, ebenfalls einer Nereide, das Ruder in einästiger Ausbildung vorhanden ist. Dennoch ist auch das Podium von *Nereis* funktionell als einästig aufzufassen. Die basalen Teile der ventralen und dorsalen Acicula sind nämlich durch ein starkes, breites Muskelband verbunden und können nur in einheitlicher Weise wirksam sein.

Die aciculare Muskulatur findet ihre Insertion am breiten inneren Ende der Acicula, die so mit einer starken Muskelkappe versehen erscheint. Im distalen Teile ist die Acicula zwischen die Borstensäcke eingebettet und mit ihrem peripheren Ende in die Wand des Parapodiums eingestemmt (Taf. III, Fig. 14). Die Acicula ist gleichsam der Skelettstab des Parapodiums und ihre Bewegungen sind gleichzeitig die des Parapodiums, die durch dessen eigene Muskulatur noch unterstützt werden. Diese Beziehungen zwischen Acicula und Parapodium sind bei allen Podogangliaten sehr klare, während sie bei *Hermodice* erst angedeutet erscheinen. Die Muskulatur der ventralen und dorsalen Acicula ist ganz gleich ausgebildet. Wir können unterscheiden: 1. eine Gruppe von Protractoren der Acicula, die, an ihrer Basis inserierend, an die rostrale und caudale Seitenwand des Parapodiums fächerförmig ausstrahlen. Nur bei gleichzeitiger Kontraktion der vorderen und hinteren Protractorengruppe wird ihr Effekt in einem bloßen Vorstoßen der Acicula und damit in einer Verlängerung des Parapodiums bestehen. Bei bloßer Kontraktion einer solcher Gruppe wird damit ein Rückschlag oder Vorschlag verbunden sein; 2. kann man eine stärker entwickelte Gruppe von Retractoren der Acicula unterscheiden. Sie strahlen von der Basis der Acicula, ungefähr in der vertikalen Ebene, die sich durch diese legen läßt, in radiärer Richtung aus und setzen sich an der Wurzel des Parapodiums, wo sich dasselbe vom Stamme abhebt, fest.

Die Borstensackmuskulatur hat folgende Zusammensetzung. Wir finden einen Chätopodialretractor, der an der Basis des Borstensackes inseriert und zur Basis der Acicula verläuft. Eine zweite Muskelgruppe inseriert ebenfalls an der

Borstensackbasis und geht zur Spitze der Acicula, wo er sich festsetzt (Taf. III, Fig. 14). Er bewirkt durch seine Kontraktion die Vorstreckung der Borsten und trägt zu ihrer Spreizung bei (Protractor). Ein automatisch wirkender Spreizmuskel ist ebenfalls ausgebildet. Er geht von der Basis des Borstensackes aus und verläuft zur Mitte der Außenwand des Borstensackes. Wenn der Borstensack vorgestoßen wird, dehnen sich diese Muskelzüge und bringen das Chätopodium zum Spreizen. Mit Hilfe bei dieser Funktion werden ihm Muskelfasern leisten, die vom Lippenrande des Borstensackes zu den Wänden des Parapodiums radiär verlaufen. Außerdem ist noch ein sehr interessanter Muskel zu erwähnen, der in spiraligen Windungen an der Tubenwand der Acicula verläuft. Seine Kontraktion wird zur Folge haben, daß das Chätopodium an einer gewissen Stelle an die Acicula angepreßt und so fixiert wird. Dieser Spiralmuskel, der nur der Acicularscheide zukommt, kann als Fixator des Borstensackes bezeichnet werden. Aus dieser Schilderung wird wohl hervorgegangen sein, daß die podiale Muskulatur von *Nereis* einen viel klareren Aufbau, viel individualisiertere Muskelgruppen besitzt als *Hermodice*.

Es ist hier nicht der Platz, auf eine genauere Schilderung des Podienbaues mehrerer Podogangliaten einzugehen. Ich habe selbst mehrere Vertreter dieser Gruppe untersucht und will hier nur eine allgemeine Charakteristik ihres Podialapparates geben. Daß die Podogangliaten (Rapacien) kein komplettes Podium, sondern die Ausbildungsform besitzen, die Hatschek inkomplettes Parapodium genannt hat, haben wir schon oben gehört. Diese inkompletten Podien sind ihrer äußeren Morphologie nach dadurch ausgezeichnet, daß vor allem der dorsale Ast bei vielen Formen Reduktionserscheinungen aufweist, auf jeden Fall aber, wenn er auch noch so gut ausgebildet ist, sich mit dem ventralen zu einem gemeinsamen Podialstamm verbindet. Und wie schon äußerlich, im Gegensatze zu den Tetraneuren, die Selbständigkeit der beiden Äste hier aufgehoben erscheint, so ist dieselbe auch im inneren Bau verloren gegangen, indem durch ein Muskelband, das die ventrale und dorsale Acicula verbindet, ein enger Zusammenhang der beiden Äste hergestellt wurde und so das ganze Podium

nicht nur zu einer anatomischen, sondern auch zu einer funktionellen Einheit sich umbildete.

Der ventrale Ast besteht wieder typisch aus dem Parapodium und dem diesem axial eingelagerten Chätopodium. Dieses Chätopodium setzt sich stets aus zwei Teilen zusammen, der Acicula und dem Borstensack, worauf schon Hatschek bei seiner Charakteristik der Rapacien großes Gewicht legte. Die Aciculen sind morphologisch scharf von den übrigen Borsten unterschieden, im Gegensatz zu den Tetraneuren kommen keine Übergänge zwischen beiden vor. Die Aciculen sind stets nur in sehr geringer Anzahl, gewöhnlich nur in der Einzahl vorhanden. Der Borstensack (oder manchmal die Borstensäcke) sind wie eine Spule auf die Acicula aufgesetzt und besitzen eine sehr ausgiebige Verschiebbarkeit auf derselben, welche durch die weite Scheideröhre, in der die Acicula steckt, gewährleistet wird. Die Borstensäcke sind bei den Podogangliaten weit nicht so reich mit Borsten versehen wie bei den Tetraneuren. Der ventrale Borstensack ist typisch durch den Besitz von zusammengesetzten Borsten ausgezeichnet. Die chätopodiale Muskulatur ist ebenfalls in zwei Partien gesondert, sowohl dem Borstensack wie der Acicula kommen selbständige Anteile zu. Die podialen Muskelgruppen sind viel individualisierter als bei den Tetraneuren.

Wichtig ist hier wieder die Verschiebbarkeit des Borstensackes auf der Acicula, die in außerordentlichem Maße möglich ist. Das Ausmaß der Verschiebbarkeit geht bis zu zwei Dritteln der Länge der Acicula.

Ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt für die podiale Bewegung ist *Ophryotrocha puerilis*, bei der man dank ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit vor allem auch die Verschiebbarkeit des Borstensackes auf der Acicula unter dem Mikroskop außerordentlich gut beobachten kann. Vor allem wichtig ist dabei, daß Glas für sie einen fast natürlichen Untergrund bedeutet; sie tritt sehr häufig in den Seewasseraquarien auf und kriecht dann mit Vorliebe auf den Glaswänden herum (siehe auch Korschelt, 1894).

Wieder haben wir also einen doppelten Mechanismus im ventralen Aste vereinigt, einen Hebel- und einen Stemmapparat,

das ventrale Parapodium kennzeichnet sich also schon durch seine Organisation als ein exquisites Bewegungsorgan. Beide diese Apparate zeichnen sich aber durch eine höhere Leistungsfähigkeit im Vergleich zu den Amphinomiden aus, der Hebelapparat dadurch, daß das ventrale Parapodium im allgemeinen eine verhältnismäßig größere Länge besitzt und so eine ausgiebigere Exkursion ausführen kann, der Stemmapparat dadurch, daß die erhöhte Verschiebbarkeit des Borstensackes diesen Erfolg noch beträchtlich vergrößern kann. Im ganzen ist der ventrale Ast von ähnlichem Bau wie der der Amphinomiden, ebenfalls ein ausgesprochenes Bewegungsorgan, nur ist seine Bauart viel graziler, eleganter, differenzierter und dadurch seine Leistungsfähigkeit eine enorm gesteigerte.

Der dorsale Ast der Podogangliaten zeigt eine große Variabilität der Form und Größe. Aber niemals ist er, mag er noch so voll ausgebildet sein, ein aktiv fungierendes Schutzorgan wie bei den Amphinomiden. Schon unter den tetraneuren Formen hat er diese Funktion in der Familie der Euphrosyniden verloren. In der großen Formenmannigfaltigkeit desselben unter den Podogangliaten können einstweilen wohl gut folgende drei Typen unterschieden werden:

1. Bei den Familien der Aphroditiden und Palmyriden haben die dorsalen Äste die Form eines passiven Schutzorganes, ähnlich wie schon bei den Euphrosyniden. Die dorsalen Borsten starren bei den Aphroditiden strahlenförmig oder rosettenförmig aus den Parapodien hervor und können wohl mit Recht als passiv fungierendes Schutzorgan gedeutet werden. Diese Chätopodien besitzen noch den typischen Bau, indem sie eine (oder mehrere) Acicula ausgebildet haben, doch ist ihre Muskulatur verhältnismäßig schwach entwickelt. Das proximale Ende der dorsalen Acicula ist durch ein starkes Muskelband mit dem der ventralen verbunden und dadurch die Selbständigkeit des dorsalen Chätopodiums aufgehoben. Eine Eigenbewegung derselben konnte ich, wenigstens bei den mir zur Verfügung gestandenen Aphroditiden, niemals bemerken. Auch habe ich weder ein Vor- noch ein Ausstoßen der Borsten, wie wir sie bei den Amphinomiden kennen gelernt haben, jemals beobachten können, noch wurde sie von anderen beschrieben. Ähnlich ver-

halten sich die dorsalen Äste der Palmyriden (Chrysopetaliden), nur daß hier die entsprechenden Borsten stark verbreitert erscheinen (Paleen), ebenfalls sternförmig angeordnet sind und, parallel der Rückenfläche sich ausbreitend, derselben passiven Schutz gewähren. Die Organisation dieses Chätopodiums ist ebenfalls typisch, eine Acicula vorhanden. Auch hier ist diese durch ein Muskelband mit der ventralen zusammengekettet. Einen aktiven Anteil an der Bewegung nehmen die dorsalen Rami bei diesen Familien nicht.

2. Bei einer anderen Kategorie von Podogangliaten, zu der vornehmlich die Familien der Nereiden, Nephthyiden, Glyceriden und wahrscheinlich auch gewisse sexuelle Formen der Syllideen zu rechnen sind, sind die dorsalen Äste korrespondierend mit den ventralen Rami ausgebildet, als typische Lokomotionsorgane entwickelt und nehmen aktiv an der Bewegung Anteil. Diese Bewegung geht synchron mit der der ventralen Äste vonstatten und ist nur als eine Unterstützung derselben aufzufassen. Der innere Bau derselben gleicht bis ins Detail dem der ventralen, wie wir bei *Nereis* gesehen haben, beide sind durch ein Muskelband, das die proximalen Enden der Aciculen verbindet, zusammengekettet und so zu gemeinsamem Wirken gezwungen. Alle hiehergehörigen Formen sind fast durchwegs gute Schwimmer und durch ihre Ruder, die durch Heranziehung der dorsalen Äste zu Bewegungszwecken eine stark verbreiterte Wirkungsfläche erhalten haben, dazu besonders tauglich.

3. Die letzte Gruppe, zu der die übrigen Familien der Rapacien zu stellen sind, zeichnet sich durch eine starke Tendenz zur Reduktion der dorsalen Äste aus. Diese können weder als Bewegungsorgane noch wohl auch als passive Schutzorgane mehr in Betracht kommen. Vom dorsalen Chätopodium ist entweder die Acicula mit ganz wenigen Borsten oder die Acicula allein oder überhaupt nichts mehr vorhanden. Hier allein können die Aciculen, wo solche vorkommen, als »Stützb borsten« des Parapodiums bezeichnet werden, während sie in den vorher beschriebenen Fällen, als integrierender und wichtiger Bestandteil hochausgebildeter Lokomotionsorgane, durch diese Benennung in ihrer Wesenheit nicht betroffen werden. Die

Muskulatur des dorsalen Astes ist hier rudimentär. Das Podium ist zu einem einästigen geworden, nur mehr der ventrale Ast anatomisch gut ausgebildet und funktionell wirksam. Der dorsale Ast ist oft bis auf letzte Andeutungen geschwunden.

Die Podogangliaten sind im allgemeinen schlank gebaute Tiere, schlanker als die Amphinomiden und besitzen vorwiegend einen runden oder ovalen Körperquerschnitt. Alle zeichnen sich durch die bestimmte Art der Lokomotion aus, bei der die podiale Komponente, die vorzugsweise den spezifisch zu Schreitorganen entwickelten ventralen Ästen zufällt, eine große Rolle spielt. Mit dieser podialen Bewegung geht fast immer eine laterale Undulation des ganzen Stammes Hand in Hand, wie dies Eisig schon ausführlich dargelegt hat und wie ich es selbst auch bei meinem Aufenthalt auf Lissa beobachten konnte. Durch die vortrefflich zu diesem Zwecke gebauten ventralen Äste und die Verkettung dieser Bewegung mit der lateralen Undulation erreichen die Podogangliaten unter den Polychäten die höchste lokomotorische Leistungsfähigkeit, die unter anderem darin zum Ausdruck kommt, daß wir allein in dieser Gruppe echte Schwimmer finden. Im übrigen geht die podiale Bewegung vor sich nach dem Typus, den Eisig beschrieben hat. Die Podien eines Segmentes befinden sich in opponierter Stellung, die Bewegung ist eine paddelnde und findet gewöhnlich gruppenweise statt, indem mehrere hintereinanderliegende Podien derselben Seite gleichzeitig dieselbe Phase durchmachen.

Doch ist hervorzuheben, daß diese strikte laterale Undulation bei solchen podogangliaten Formen, welche in Sand, Schlamm oder in dem die verschiedensten Höhlungen erfüllenden Detritus ihr Habitat besitzen, nicht mehr stets rein und deutlich ausgeübt wird, was vor allem auch Bohn (1906) schon hervorgehoben hat. Damit steht im Zusammenhange, daß bei diesen Tieren die Bauchseite nicht streng die Kriechseite ist, welche stets dem Untergrunde zugekehrt wird, wie dies bei *Hermodice* und wohl allen Amphinomiden der Fall ist. Durch diese Umstände wird auch der ovale Querschnitt vieler Formen verständlich sowie die Eigentümlichkeit, daß bei ihnen das Podium

ziemlich hoch sitzt, ungefähr in der Mitte der Lateralseite inseriert. Doch besitzen sie alle podiale Bewegung.

Wie wir im vorigen Kapitel gehört haben, kommt den Podogangliaten auch ein ganz typisches metameres Nervensystem zu. Dasselbe besteht aus dem Podialganglion und der dieses mit dem Bauchmarkganglion verbindenden Querkommissur. Dagegen fehlt in den normal gebauten Segmenten ständig der podiale Längsnerv, der höchstens vorn in den zum Kopfe in nähere Beziehung getretenen erhalten ist (Prosthio-tetraneurie). Das Nervensystem hat hier schon dineuren Typus. Die Organisation des metameren Nervensystems läßt sich leicht in Beziehung zu dem Effektororgan bringen. Das Podialganglion läßt sich auch hier als das nervöse Zentralorgan des Podiums auffassen, das die peripheren Nerven in dieses ausschickt und vor allem auch die komplizierte Podialmuskulatur zu innervieren hat. An diese werden, um zu dem Effekt der so strenge regulierten, gesetzmäßig verlaufenden Bewegung der Podien zu gelangen, hohe Anforderungen in bezug auf die Koordination der einzelnen Muskeltätigkeit gestellt; diese Aufgabe fällt mit aller Wahrscheinlichkeit zum großen Teile dem Podialganglion zu. Damit stellt sich auch die Gruppe der Podogangliaten als eine in bezug auf ihren Podialapparat wohlcharakterisierte hin.

Während bei den bis jetzt behandelten Polychätengruppen immer ausnahmslos der ventrale Ast als echtes Schreitorgan ausgebildet war, wozu er vor allem durch die Differenzierung des Chätopodiums in Borstensack und Acicularborsten oder Acicula und durch eine diesen Bestandteilen selbständig zukommende Muskulatur tauglich wurde, ist bei der jetzt zu besprechenden Gruppe, den **Apodogangliaten**, von einem so hochkomplizierten Podialapparat keine Rede. Dieser zeichnet sich bei allen hiehergehörigen Familien durch eine besondere Einfachheit aus. Nach der Hatschek'schen Terminologie finden wir hier die geteilten Podien oder Meropodien, die, wohl durch Rückbildung, sehr vereinfacht erscheinen. Wo hier das Podium in einen Dorsal- und Ventralast geteilt erscheint, also zweizeilige Anordnung derselben vorhanden ist, sind die beiden Äste als völlig selbständige Anhänge des Körpers ausgebildet. Das Para-

podium erscheint außerordentlich verkürzt, ist oftmals kaum als distinkte Ausstülpung der Körperwand ausgebildet. Das Chätopodium besteht aus einem einfachen Borstensack, die Borsten selbst sind verhältnismäßig sehr kurz (Taf. III, Fig. 16 und 17). Jener ist mit einer Muskelkappe an dem inneren Ende versehen, deren Stränge radiär zur Körperwand verlaufen. Außerdem werden häufig Ringmuskeln beschrieben, die sich auf dem Borstensack vorfinden. Durch Kontraktion dieser Ringmuskeln werden die Borsten einander genähert und der durch die Wirksamkeit der Radiärmuskeln leicht vorgestoßene und gespreizte Borstensack wird dadurch geschlossen. Eine genauere Beschreibung dieser Borstensäcke findet man z. B. bei Günther (1912) von *Flabelligera diplochaitos* und bei Nilsson (1912) von *Pectinaria Koreni*.

Zusammengesetzte Borsten fehlen hier. Dagegen tritt sehr häufig eine besondere Borstenart bei diesen Formen auf, die sogenannten Hakenborsten, wie z. B. bei den Serpuliden u. a. Die bei den Apodogangliaten auftretenden Ausbildungsformen der Podialäste werden treffend, wenn sie kegelförmige Gestalt besitzen, als »Borstenhöcker«, wenn sie quer ausgezogen erscheinen, als »Borstenwülste« bezeichnet.

Ich glaube, es ist nicht notwendig, eine eingehende Schilderung des Podialapparates irgendeiner Form zu geben, da gerade hier genaue Beschreibungen in der Literatur schon mehrfach existieren. Zu den Apodogangliaten sind vor allem die Drilomorphen, Serpulimorphen und Terebellomorphen zu rechnen. Dazu kommen noch die Spiomorphen, die Hatschek an den Anfang der Polychäten stellte, da er in ihnen ursprünglichere Formen vermutete. Ich habe schon früher gezeigt, daß dies nicht der Fall sein kann, und will auch in bezug auf den Podialapparat der Spioniden, den ich ebenfalls bei *Nerine cirratus* untersucht habe, hervorheben, daß er ganz in den Typus der Apodogangliaten hineinfällt. Die Photogramme, die davon reproduziert sind (Taf. III, Fig. 16 und 17), werden dies wohl zur Genüge beweisen.

Der Podialapparat der Apodogangliaten hat an der eigentlichen Lokomotion keinen aktiven Anteil. Die Fortbewegungsweise dieser Würmer geschieht vorwiegend

durch die Muskulatur des Stammes allein und ist entweder eine helikoidale, schraubenförmige, wie ich sie vor allem bei *Nerine* gut studieren konnte, oder eine peristaltische, die durch abwechselnde, regionenweise, in Wellen fortschreitende Verlängerung oder Verkürzung des Körpers vor sich geht. Fast alle hiehergehörigen Formen sind auf allen Seiten von Substrat umgeben, sie sind entweder sand- und schlammbewohnende Tiere oder leben in Röhren. Die einfach gebauten Chätopodien sind fast nur einer Vorstoßung und Ausspreizung der Borsten fähig, ohne daß sie eine Hebel- oder Stemmwirkung ausüben können, da ihnen der Acicularapparat und die entsprechende Muskulatur mangelt und auch die Kürze der Borsten keine besondere Exkursionsweite gestatten würde. Durch die Vorstoßung der Borsten an der Verdickungswelle bei der peristaltischen Bewegung oder an der konvexen Seite bei der helikoidalen wird die betreffende Stelle fixiert, am umgebenden Substrat festgehakt und dadurch die muskuläre Leistung des Stammes erst lokomotorisch wirksam. Die Podien der Apodogangliaten sind also in funktioneller Beziehung nur mehr minder passive Hilfsapparate bei der Bewegung, diese selbst ist auf die Stammuskulatur ausschließlich übertragen.

Mit der Einfachheit in Bau und Funktion dieser Podien stimmt es vollkommen überein, daß hier das speziell podiale Nervensystem nicht mehr ausgebildet erscheint. Das Podium ist in dieser Gruppe vielfach kein Organ mehr, das dem Körperstamm gegenüber als etwas Selbständiges imponiert, sondern stellt sich viel eher als eine bloße spezialisierte Stelle des Hautmuskelschlauches dar. Ähnlich verhält es sich auch mit dem Nervensystem. Ein echtes Podialganglion kommt nicht vor. Der Nerv, den wir bei den beiden anderen Polychätengruppen als Querkommissur kennen gelernt haben und der vom Bauchmarkganglion zum Podialganglion verlief, ist hier in den allgemeinen peripheren Segmentalnerven aufgegangen, die bei den Apodogangliaten oft in Mehrzahl in einem Segment vorhanden sind und alle direkt aus dem Bauchmarkganglion entspringen. Das Zentralnervensystem ist bei diesen Formen bloß auf Cerebralganglion und Bauchmarkstrang beschränkt und so auf diese Weise der Typus des dineuren Nervensystems in strengem

Sinne hier ausgebildet, wie er sich weiter bei allen Articulaten, von den Oligochäten angefangen, wiederfindet. Alle vom Bauchmark ausgehenden Nerven sind periphere. Prosthietetraurie kommt auch bei einigen Formen dieser Gruppe noch vor (*Nerine*).

So scharf sich auch diese letzte Gruppe der Polychäten durch die Einfachheit ihres Podialapparates und das Auftreten des eudineuren Nervensystems von den beiden übrigen Gruppen abtrennen und so gut sie sich unter einheitlichen Gesichtspunkten zusammenfassen läßt, so betone ich nochmals, daß bei dieser Gruppe eine weitere klassifikatorische Gliederung notwendig ist. Gerade hier mehr als bei den zwei anderen Polychätentypen sind die adaptativen Einwirkungen des Milieus und der Lebensweise zur Geltung gelangt und haben eine große Formenmannigfaltigkeit erzeugt, da fast alle hiehergehörigen Würmer einer ausgiebigen Lokomotion entbehren und den spezifischen Einflüssen ihres beschränkten Wohnortes voll ausgesetzt sind. Dies spricht sich in den großen anatomischen Umwandlungen aus, die viele dieser Tiere betreffen. So kommt es nur bei hiehergehörigen Formen unter den Polychäten zu einer gesetzmäßigen Regionenbildung. Die vorderste Körperpartie erleidet vielfach starke Reduktionen, die mit bestimmten speziellen Differenzierungen einhergehen. Die Septen wie auch die segmentale Ausbildung innerer Organe (Nephridien) gehen häufig verloren. Wie im Bau ist auch in der Bewegungsweise eine Auflösung in mehrere spezialisierte Typen erfolgt, in welcher Beziehung schon Bohn (1906) sehr interessante Tatsachen aufgezeigt hatte und was ich selbst bei meinen Studien über die Bewegung der Apodogangliaten feststellen konnte. In Bausch und Bogen gesprochen, kommen hier vorzugsweise die peristaltische, die helikoidale und die kryptoide Lokomotion vor, doch geht diese gewöhnlich in so spezialisierter Weise vor sich, daß man sie kaum unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte betrachten kann. All dies zusammen bewirkt es, daß wir hier auf so aberrant ausgebildete, gleichsam auf sich gestellte Familien treffen, wie es z. B. die Chätopteriden, Terebelliden und Serpuliden sind, über deren engeren phylogenetischen Zusammenhang einstweilen schwer ein Urteil abzugeben ist.

Ich glaube, aus diesen Ausführungen wird mit Klarheit hervorgegangen sein, daß wir es in dem Organkomplex, den ich Podialapparat genannt habe, tatsächlich mit einem Apparat zu tun haben, der eine bestimmte Entwicklung im Kreise der Polychäten durchgemacht hat und deshalb zu einer natürlichen Einteilung dieser so formenmannigfaltigen Gruppe verwendet werden kann. Ich will, um kurz und übersichtlich zu sein, zum Schlusse die Ergebnisse in der auf umstehender Seite dargestellten Tabelle zusammenfassen.

Die drei von mir aufgestellten Untergruppen der Polychäten, die *Tetraneura*, *Podogangliata* und *Apodogangliata*, wird man wohl am besten als Unterordnungen bezeichnen. Über ihren phylogenetischen Zusammenhang will ich nur bemerken, daß wir in den Tetraneuren wohl sicher die ursprünglichsten Formen der Polychäten haben, welche Auffassung ich schon früher eingehend begründet habe. Von ihnen direkt ableitbar sind die Podogangliaten, die noch einen dem der Tetraneuren ähnlichen Podialapparat besitzen, der aber besser differenziert und eleganter gebaut ist. Ihre nahe Verwandtschaft bezeugen sie durch die häufig vorkommende Prosthio-tetraneurie. Die dritte Unterordnung der Apodogangliaten ist vielleicht ebenfalls von den Tetraneuren direkt ableitbar, doch ist es nicht ausgeschlossen, daß wir es in ihr mit einer polyphyletischen Gruppe zu tun haben. Darüber müssen noch weitere Untersuchungen Aufklärung bringen.

	<i>Tetraneura</i>	<i>Podoganglata</i>	<i>Apodoganglata</i>
Podium	komplett	inkomplett	geteilt
Chitopodium	Acicularborsten+ Borstensack	Acicula+ Borstensack	Borsensack
Chitopodialmuskulatur	zweifach	zweifach	einfach
Neuropodium	aktives Bewegungsorgan	aktives Bewegungsorgan	lokomotorischer Hilfsapparat
Notopodium	aktives Schutzorgan	I. passives Schutzorgan II. aktives, synchron wirkendes Bewegungsorgan III. reduziert	
Allgemeiner Typus des Nervensystems	Tetranurie	Dineurie, manchmala mit Prosthio-tetranurie	Dineurie, manchmal mit Prosthio-tetranurie
Metaneres Zentralsystem	Querkommissur, Podialganglion, podialer Längsnerv	Querkommissur, Podialganglion	Seitenerven
Metaneres peripheres Nervensystem	des Hautmuskelschlauches und des Podiums	des Hautmuskelschlauches und des Podiums	
Bewegungsmodus	gruppenweises Paddeln der Ventraläste mit schwacher lateraler Undulation der ventralen Stammskulptur	gruppenweises Paddeln der ventralen Äste (bei II. zusammen mit den dorsalen), verbunden mit lateraler Undulation des ganzen Stammes	helikoidal, peristaltisch etc., nur mittels Stammskulptur; stets spezialisiert

## Literaturverzeichnis.

- Allen J. E., The Anatomy of *Pocillochaetus* Claparède. Quart. Journ. micr. Sc., 48 (1905).
- Ashworth J. H., The anatomy of *Scalibregma inflatum*. Quart. Journ. micr. Sc., 45 (1901).
- Bohn G., Attitudes et mouvements des Annélides. Essai de psychophysiologie éthologique. Ann. des sciences nat., IX s., t. 3 (1906).
- Buchanan Fl., Peculiarities in the segmentation of certain Polychaetes. Quart. Journ. micr. Sc., 34 (1893).
- Cori C. J., Über Anomalien der Segmentierung bei Anneliden. Zeitschr. wiss. Zool., 54 (1892).
- Darboux Gaston, Recherches sur les Aphroditiens. Tr. Inst. Zool. Montpellier, N. S. Mém., 6 (1899).
- Ehlers E., Die Borstenwürmer. Leipzig 1864.
- Eisig H., Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna, Flora Neapel, 16 (1887).
- *Ichthyotomus sanguinarius*, eine auf Aalen schmarotzende Annelide. Fauna, Flora Neapel, 28 (1906).
- Fage L., Recherches sur les organes segmentaires des Annélides polychètes. Ann. Sc. nat., IX s., t. 3 (1906).
- Fauvel P., Recherches sur les Ampharédiens. Bull. scient. France et Belgique, 30 (1897).
- Gamble F. W. and Ashworth J. H., The habits and structure of *Arenicola marina*. Journ. micr. Sc., 41 (1899).
- — The anatomy and classification of the *Arenicolidae*. Journ. micr. Sc., 43 (1900).
- Giard A., Sur les affinités du genre *Polygordius*. Comptes rendus, 91, Paris 1880.
- Goodrich E. S., On a new organ in the *Lycoridea*. Quart. Journ. micr. Sc., 34 (1893).
- On the coelom, genital ducts and nephridia. Ibid., 37 (1895).
- On the nephridia of the *Polychaeta*. Part I; *ibid.*, 40 (1897). Part II; *ibid.* 41 (1898). Part III; *ibid.* 43 (1900).
- Notes on the nephridia of *Dinophilus* and of the larvae of *Polygordius*, *Echiurus* and *Phoronis*. *Ibid.*, 54 (1910).
- The structure and affinities of *Saccocirrus*. *Ibid.*, 44 (1901).

- Goodrich E. S., *Nerilla* an Archiannelid. *Ibid.*, 57 (1912).
- Gravier Ch., Recherches sur les Phyllolociens. Thèses Faculté des Sciences de Paris, Lille 1896.
- Grube A. E., *De Pleione carunculata*. *Dissertatio zootomica*. Königsberg 1837.
- Die Familien der Anneliden. Berlin 1851.
- Günther K., Beiträge zur Systematik der Gattung *Flabelligera* und Studien über den Bau von *Flabelligera* (*Siphonostoma*) *diplochaitos* Otto. *Jen. Zeitschr.*, 48 (1912).
- Hamaker J. I., The nervous system of *Nereis virens* Sars. A study in comparative neurology. *Bull. Mus. Harvard College*, 32 (1898).
- Hatschek B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Arb. zool. Inst. Wien*, I, 1878.
- *Protodrilus Leuckartii*. *Ibid.*, III, 1881.
- Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888.
- System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht. *Lotos*, N. F., 13 (1893).
- Hempelmann Fr., Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* Schn. und *Polygordius triestinus* Woltereck n. sp. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 84 (1906).
- Zur Naturgeschichte von *Nereis dumerilii* Aud. et Edw. *Zoologica*. H. 62 (1911).
- Mc Intosh W., Note on *Linotrypane apogon*. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, S. IV, V. 16 (1875).
- Report on the *Annelida Polychaeta*. *Rep. Voyage Challenger*, 12 (1885).
- Izuka A., On some points in the organisation of *Ceratocephale osawai* Iz. *Ann. Jap.*, V, 1905.
- The errantiate *Polychaeta* of Japan. *Journ. Coll. Science*, Tokyo, 30 (1912).
- Kleinenberg N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 44 (1886).
- Korscheit E., Über *Ophryotrocha puerilis* Clap.-Metschn. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 57 (1894).
- Kükenthal W., Über das Nervensystem der Opheliaceen. *Jen. Zeitschr.*, 20 (1887).

- Langdon F., The sense-organs of *Nereis virens* Sars. Journ. comp. Neurology, 10 (1900).
- Lewis M., Studies on the central and peripheral nervous system of two polychaete Annelids. Proc. Amer. Acad. Arts and Science, 38 (1898).
- Malaquin A., Recherches sur les Syllidiens. Lille, 1893.
- Meisenheimer Joh., Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere. Erg. und Fortschr. Zool., 2 (1910).
- Mesnil F., Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette. Trav. Inst. zool. Montpellier, N. S. Mém., 2, Paris 1891.
- Meyer E., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. zool. Stat. Neapel, 8 (1888).
- Moore J. P., A new generic type of *Polygordius*. Amer. Naturalist, 38 (1904).
- Nänni J., Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Jen. Zeitschr., 47 (1911).
- Nilsson D., Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Polychäten. Zool. Bidrag Uppsala, 1 (1912).
- Oppenheimer Adèle, Certain sense-organs of the proboscis of the polychaetous Annelid *Rhynchobolus dibranchiatus*. Proc. Amer. Acad. Arts and Science, 37 (1902).
- Perrin E., Sur un nouveau type . . . *Polygordius Schueideri*. Comptes rendus, 90, Paris 1875.
- Pierantoni Umb., Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. Mitt. zool. Stat. Neapel, 17 (1906).
- *Protodrilus*. Fauna, Flora Neapel, 31 (1908).
- Pruvot G., Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annelides Polychètes. Arch. Zool. exp., S. II, T. 3 (1885).
- Pruvot et Racovitza, Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls. Arch. Zool. exp., III s., t. 3 (1895).
- Quatrefages M. A. de, Études sur les types inférieures de l'embranchement des Annelés. Mémoires sur le système nerveux des Annélides. Ann. Sc. nat., S. III, T. 14 (1850).
- Histoire naturelle des Annélides. Paris 1865.
- Racovitza E. G., Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. Arch. Zool. exp., III s., T. 4 (1896).

- de Saint-Joseph M., Les Annélides polychètes des Côtes de Dinard. Ann. Sc. nat., VII S., T. 5 (1888).
- Salensky W., Morphogenetische Studien an Würmern. Mém. Acad. Imp. Sc. Pétersbourg, VIII S., T. 19 (1907).
- Soulier A., Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cettes. Trav. Inst. Zool. Montpellier. N. S. Mém., 2, Paris 1891.
- Stannius H., Über den inneren Bau der *Amphinome rostrata*. Isis 1831.
- Storch O., Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten. Verh. zool. bot. Ges. Wien, 1912.
- Turnbull F. M., Anatomy and habits of *Nereis virens*. Transact. Connecticut Acad., III, 1876.
- Vejdovský F., Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. wiss. Zool., 32 (1887).
- Viguier C., Études sur les animaux inférieures de la Baie d'Alger. Arch. Zool. exp., II s., t. 4 (1886).
- Walcott Ch. D., Cambrian geology and paleontology. II. No. 5. Middle cambrian Annelids. Smithsonian miscellaneous collections, 57, No. 5 (1911).
-

## Tafelerklärung.

## Tafel 1.

- Fig. 1. Farbiges Totobild von *Hermodice carunculata* nach einem in Formol konservierten Präparat, Dorsalansicht. Ungefähr natürliche Größe. Links das Vorderende, man sieht sehr gut die rotfarbige Carunkel. Die Notopodien sind alle mit einem dichten roten Kiemenbüschel versehen.
- Fig. 2. Dasselbe Tier, Ventralansicht. In der Medianlinie der Ventralseite verläuft der Pigmentkanal. Man sieht auch die queren Ausläufe desselben, die korrespondierend mit den Querkommissuren verlaufen.
- Fig. 3. Vorderende von *Hermodice carunculata*, Dorsalansicht; vergrößert. *dT* dorsolateraler Kopftentakel (paarig); *K* Kieme; *Ka* Carunkel; *Ko* Kopfklappen mit einem vorderen und einem hinteren Augenpaar; *L* präorale Lippen; *mC* medianer Kopftentakel (unpaar); *Pc* dorsaler Parapodialcirrus; *pW* pericephaler Wulst, Differenzierung des ersten Segmentes; *vT* ventrolateraler Kopftentakel (paarig), scheinbar von der präoralen Lippe entspringend, doch dem Kopfe zugehörig; *I* erstes Metamer mit dorsalem Parapodialcirrus und, wenn auch nur schwach, entwickelter Kieme; *V* fünftes Metamer. Man beachte den Verlauf der Segmentgrenzen.
- Fig. 4. Vorderende von *Hermodice carunculata*, Ventralansicht; vergrößert. *dC* dorsaler Parapodialcirrus, *vC* ventraler des ersten linken Halbsegmentes; *I* erstes rechtes Halbsegment; *L* präorale Lippe, die weiterhin als Präoralfalte bis zur Mundöffnung (*M*) reicht; diese ist weit offen mit leicht vorgestreckter Rüsselscheide; *VII* siebentes Metamer. Man beachte auch hier die Grenzen der ersten fünf Metameren. *P* Pigmentkanal, der sich weiter vorn nach links (rechts) wendet und um die Mundöffnung herumläuft.

## Tafel 2.

Alle auf Tafel II und III dargestellten Figuren sind Mikrophotogramme von Schnitten, die mit der gewöhnlichen Dreifachfärbung (Hämatoxylin, Fuchsin und Orange) gefärbt sind.

- Fig. 5. Horizontalschnitt durch das Vorderende von *Hermodice carunculata*, nicht vollständig horizontal geführt, so daß der Schnitt rechts tiefer trifft als links. In der Mitte vorne ist der Kopfklappen mit den Augen und der Gehirnmasse getroffen. Dahinter die hier weit klaffende Mundöffnung, weiter hinten ein Anschnitt der muskulösen

und der drüsigen Region des Rüssels. Die beiden ersten Halbsegmente, knapp neben dem Kopfe liegend, sind sehr klein und unentwickelt, doch ist auf der rechten Seite sehr gut ein Anschnitt der proximalen Teile des Borstensackes und vor allem das die Muskeln durchsetzende Septum zu bemerken, das bis an die Begrenzung des Mundhöhlenraumes herantritt. An den linken Segmenthälften, die höher getroffen sind, sieht man weiter sehr deutlich die Septen, die den Längsmuskel durchtrennen, zwischen dem ersten und zweiten, zweiten und dritten, dritten und vierten, fünften und sechsten Segment an die Mundhöhlenwand stoßen. Im vierten bis siebenten Segment ist auf dieser Seite auch das Podialganglion, das caudalwärts an der Basis der ventralen Parapodien liegt, seitlich vom Längsmuskel, getroffen. Im dritten Segment ist das Podialganglion leicht angeschnitten und man sieht den podialen Längsnerven aus demselben austreten und ins vierte Segment hinübergehen. Vom sechsten Segment angefangen ist auf der linken Seite auch der Querschnitt des Nephridialkanals zu bemerken, der rostralwärts an der Basis des Neuropodiums, seitlich vom Längsmuskel, liegt. Die beiden Bauchmarkstränge, die zu Seiten der Mundspalte verlaufen, sind nicht zu sehen, da sie höher liegen.

- Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch die Bauchwand und das Bauchmark von *Hermodice carunculata*. Man sieht das Bauchmark getroffen, oberhalb desselben eine Längsmuskelschicht und darüber ein Blutgefäß. Vom Bauchmarkganglion treten eine Anzahl von Nerven durch die Muskelschichten zur Hypodermis, die hier einen außerordentlich drüsigen Charakter hat. Diese Nerven sind die Ursprungsnerven des peripheren Nervensystems des Hautmuskelschlauches und gehen in die Bildung der Ringnerven und des subepithelialen Plexus ein. Die nach vorne (links) gehenden haben einen sehr schrägen Verlauf, da das Ganglion in der hinteren Hälfte des Segmentes liegt. Unterhalb, in den basalen Partien der Hypodermis, ist der hier weite Pigmentkanal deutlich zu bemerken, da fast die ganze Strecke lang mit einem kompakten Strang von den charakteristischen, dunkel gefärbten Granulazellen erfüllt ist.
- Fig. 7. Seitlicher Sagittalschnitt durch *Hermodice carunculata*. Die Acicularborsten des ventralen Chätopodiums quer getroffen. Zwischen dem intersegmental liegenden Darmdivertikel und dem ventrolateralen Blutgefäß sieht man die Querschnitte von zehn Acicularborsten mit ihren Scheiden. Alle sind hohl. Sie sind von einer starken Muskelkappe umgeben, dem Ursprung der Acicularborstenmuskulatur.
- Fig. 8. Seitlicher Sagittalschnitt durch *Hermodice carunculata*, weiter lateral geführt als in Fig. 3, ein ganzes Segment in seinen ventralen Partien treffend. Rechts das hintere Dissepiment mit einem Anschnitt des Nephridialtrichters (links davon gelegen) und einem Querschnitt durch den Nephridialkanal (rechts davon). Zwischen den längs getroffenen Längsmuskelzügen liegt der Querschnitt der Querkommissur.

Neben dem vorderen Dissepiment (rechts davon) sieht man ebenfalls den Nephridialkanal quer getroffen, der Hypodermis anliegend die Ringmuskulatur im Querschnitt. Das ventrale Chätopodium ist so getroffen, daß die Basis des Borstensackes angeschnitten wurde. Man sieht oben und vorne die in einem Bogen liegenden hohlen Acicularborsten mit ihren Scheiden, darunter die basalen Anschnitte der gewöhnlichen Borsten. In dem Zwischengewebe Muskelfasern, die also an der Basis des Borstensackes entspringen. Weiter oben, zwischen den verschiedenen Muskelanschnitten und rechts unten vom Darmdivertikel gelegen, die in einem U-förmigen Bogen gelagerten Acicularborsten des dorsalen Chätopodiums mit ihren Scheiden.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch *Hermodice carunculata*, seitlich durch die Podien geführt, den ventralen Ast zeigend. Das quergetroffene Chätopodium zeigt in der oberen Reihe die Acicularborsten mit ihren weiten Scheiden und darunter die zahlreichen, ebenfalls hohlen gewöhnlichen Borsten mit ihren verhältnismäßig engen Scheiden. Rechts in Mittelhöhe, nahe an der Hypodermis, ist der ventrale Chätopodialnerv getroffen.

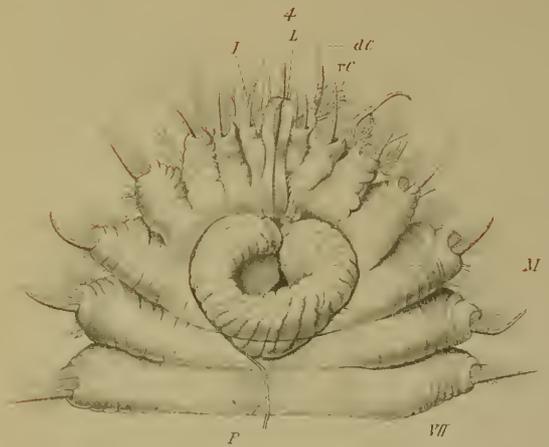
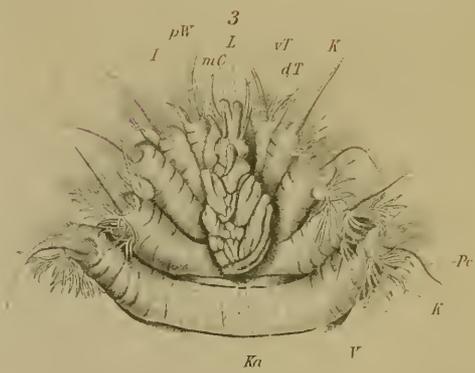
Fig. 10. Horizontalschnitt durch das dorsale Parapodium von *Hermodice carunculata*. Das Chätopodium, quer getroffen, zeigt einen U-förmigen Querschnitt. Die innerste Reihe von den starken, hohlen, in weiten Scheiden steckenden Acicularborsten gebildet, ringsherum die gewöhnlichen Borsten, die in reicher Anzahl vorhanden sind, ebenfalls Scheiden besitzen und verschiedene Stärke haben.

### Tafel 3.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch das ventrale Parapodium von *Hermodice carunculata*. Der Borstensack sehr peripher, an der Austrittsstelle aus dem Parapodium getroffen, vorn und hinten (im Bilde oben und unten) davon der Lippenwulst. An der Basis des Borstensackes, vorne (oben) ist der Nephridialkanal angeschnitten. Lateral (rechts) davon sieht man den podialen Längsnerven verlaufen. In der eigentlichen Segmenthöhle eine Anzahl von Längsmuskelzügen. Diese werden quer durchsetzt von der starken Querkommissur, die gegen das Parapodium verläuft. Sie ist vorn und hinten von einem Blutgefäß begleitet.

Fig. 12. Horizontalschnitt durch das ventrale Parapodium von *Hermodice carunculata*, höher geführt als der in Fig. 11 dargestellte. In dem linken (vorderen) Parapodium, das nur halb zur Darstellung kam, sieht man einen Schnitt durch das Podialganglion, aus dem der podiale Längsnerv ausgeht, die Segmentgrenze, wo er subepithelial liegt, durchbricht und in das hintere Segment eintritt. Weiters bemerkt man den Querschnitt des Nephridialkanals und das Podialganglion des folgenden Metamers, aus dem der ventrale Parapodialnerv austritt.

- Fig. 13. Horizontalschnitt durch das ventrale Parapodium von *Nereis cultrifera*. Das Chätopodium ist axial getroffen. Man sieht die starke Acicula, der erst weiter vorne der Borstensack aufsitzt, dann den Borstensackretractor, der vom proximalen Ende der Acicula ausgeht und an der Basis des Borstensackes inseriert. Die podiale Leibeshöhle ist von Eiern erfüllt.
- Fig. 14. Horizontalschnitt durch das ventrale Parapodium von *Nereis cultrifera*, tiefer geführt als der vorhergehende. Man sieht sehr gut den Borstensackprotractor, der an der Basis des Borstensackes beginnt und sich am peripheren Ende der Acicula festsetzt, die hier nur in ihrem distalen Teile getroffen ist.
- Fig. 15. Vertikalschnitt durch das Podium von *Nereis cultrifera*, das Podium quer getroffen. Man sieht sehr deutlich die Querschnitte durch das ventrale und dorsale Chätopodium mit ihrer Acicula. Das ventrale Chätopodium hat zwei Borstensäcke ausgebildet, die halbmondförmig die Acicula umgeben, der eine ist ihr unten eng angelagert, der zweite rechts, etwas entfernt davon.
- Fig. 16. Querschnitt durch *Nerine cirratulus*, der ventrale Borstensack nur basal angeschnitten, der dorsale schön axial getroffen. Man sieht den einfachen undifferenzierten Bau desselben. An der Basis des dorsalen Borstensackes bemerkt man die einfachen Borstensackmuskeln.
- Fig. 17. Querschnitt durch *Nerine cirratulus*, der ventrale Borstensack axial getroffen, der dorsale nur basal angeschnitten. Man sieht hier am ventralen die einfache Borstensackmuskulatur.







5



8



7

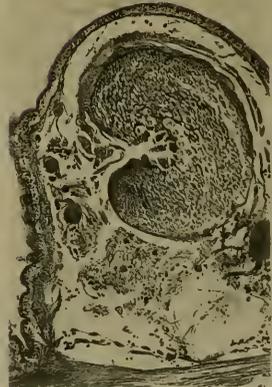


6

Storch phot.



9



10

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.





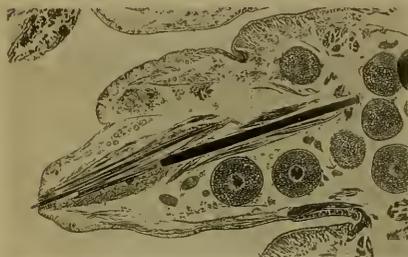
11



15



12



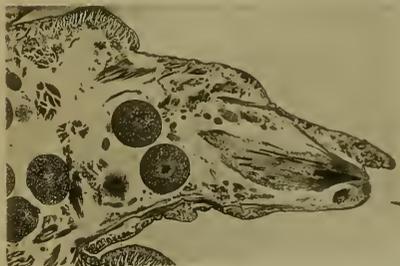
13



16



17



14

Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.

Storch phot.