

Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius.

Von

Dr. B. Hatschek.

(Mit einer Tafel.)

In vorliegender Mittheilung bringe ich eine Ergänzung zu meinen früheren Untersuchungen über Entwicklung von Polygordius¹⁾. Es handelt sich hier um einige Entwicklungsvorgänge im Kopfe, die wenig auffallend, aber theoretisch von Bedeutung sind. Meine neuen, im Januar 1883 angestellten Beobachtungen betreffen nämlich das Nervensystem im Kopfe der Larve, und besonders die Schlundcommissur, ferner die Entwicklung der Längsmuskelfelder im Kopfabschnitt.

Beobachtungen.

In meiner früheren Arbeit konnte ich die Schlundcommissur erst nach vollendeter Metamorphose, an Querschnitten durch den jungen Polygordius, nachweisen. Jetzt habe ich dieselbe in viel früheren Stadien, nämlich schon an der ungliederten Larve, beobachtet.

Ich hatte in meiner Abhandlung zunächst das Nervensystem einer solchen Larve beschrieben, die nur erst einen kleinen Rumpfkegel besitzt, an welchem noch keine Segmentirung eingeleitet ist. Ich will das Wesentliche jener Beschreibung hier nochmals kurz hervorheben: Am vorderen Körperpole liegt die augentragende, querovale Scheitelplatte oder eigentlich das **Scheitelganglion**.²⁾ Man kann dieses Gebilde als Scheitelganglion bezeichnen, weil es histiologisch jetzt schon dieselben Charaktere wie am ausgebildeten Thiere zeigt. Das Gebilde ist eine Ektodermverdickung, welche

¹⁾ Studien über Entw. der Anneliden, diese Z., Bd. I, 1878.

²⁾ Bei Polygordius und den anderen Anneliden (z. B. Sacocirrus, Polyophthalmus, Echiurus), bei welchen das „obere Schlundganglion“ zeitlebens an seinem Entstehungs-orte im Kopflappen verbleibt, sollte man dasselbe besser als „Scheitelganglion“ bezeichnen.

aus kleinen Zellen, die zum Theile wenigstens Ganglienzellen sind, und aus Nervenfasersubstanz (Leydig'scher Punktsubstanz) besteht. Von diesem Scheitelganglion geht ein peripheres Nervensystem aus, welches sich im Bereiche des Scheitelfelds verästelt. Die peripheren Nerven entspringen zum grössten Theil von zwei Hauptstämmen, welche je einer rechts und links von den Seiten der Scheitelplatte abgehen und direct gegen den äquatorialen Wimperkranz ziehen. Diese Nerven verlaufen genau seitlich, sie theilen das Scheitelfeld in eine beinahe gleich grosse dorsale und ventrale Hälfte. In den Verlauf jedes dieser Nerven sind vier Ganglienzellen eingeschaltet und er endet am präoralen Wimperkranz mit einer fünften Anschwellung. Der Nerv verläuft im Ektoderm. Er springt wohl nach innen gegen die Kopfhöhle als Verdickung der Leibeswand etwas vor, aber er verläuft, wie günstige optische Querschnitte lehren, innerhalb der Ektodermmlamelle; er erscheint in einen Ausschnitt derselben gleichsam eingesenkt (vergl. Fig. 5). An dem postoralen Abschnitte der Larve konnte ich bei jener früheren Untersuchung keine Nerven auffinden.

Das wichtigste Ergebniss meiner neueren Untersuchung ist die Beobachtung, dass sich der seitliche Nerv auch weiter, in die postorale Region, erstreckt und dass derselbe mit der Schlundcommissur identisch ist. Die Schlundcommissur ist also zu jener Zeit schon vorhanden, wo die Anlage des Bauchmarkes noch nicht aufgetreten ist.

Wir wollen den Thatbestand bei der jungen Larve weiter verfolgen. Ich habe in Fig. 1 eine Larve abgebildet, deren postorale Fläche dem Beschauer zugewendet ist; der kurze Rumpfkegel ist durch den Druck des Deckgläschens dorsalwärts umgeschlagen. An der abgebildeten Larve waren im Rumpfe schon mehrere Ursegmente abgegrenzt, von der Anlage des Bauchmarkes war aber noch nichts zu beobachten. Bei der ungegliederten Larve verhalten sich die Nervenstämmen genau ebenso und ich habe nur deshalb die etwas ältere Larve abgebildet, weil die bedeutendere Grösse derselben der Beobachtung und Darstellung günstiger ist. Betreffs der präoralen Zone und ihrer Nerven verweise ich hier auf die Abbildung in meiner früheren Arbeit (l. c. Taf. VI, Fig. 51). In unserer Fig. 1 ist nur das Nervensystem der postoralen Region abgebildet. Wir sehen den weiteren Verlauf des seitlichen Nerven (SC) dargestellt. Derselbe setzt sich unterhalb des präoralen Wimperkranzes in die postorale Zone fort. Er kreuzt die adorale Wimperrinne und erstreckt sich weiter bis an die Basis des Rumpfkegels,

und zwar bis zu einem Punkte, der nur ein Weniges näher zur ventralen Mittellinie liegt, als zur dorsalen, demselben Punkte, wo der primäre, ventrale Längsmuskel des Kopfes seine hintere Insertion findet. Der Nerv verläuft in seiner ganzen Ausdehnung im Ektoderm; an jener Stelle, wo er den präoralen Wimperkranz kreuzt, liegt er in der Basis der Wimperkranzzellen und weiterhin ist er in dem dünnen Ektoderm in derselben Weise eingebettet, wie wir es an dem präoralen Theil des Nerven gesehen haben.

An den seitlichen Nerv schliessen sich noch periphere Nerven an. Die im Bereiche des Scheitelfeldes verlaufenden Nerven haben wir schon oben erwähnt. Ferner ist ein präoraler Ringnerv zu beobachten, wie er jüngst von Kleinenberg beschrieben wurde¹⁾ und den ich hier für die *Polygordius*larve (und auch für die Larve von *Eupomatus*) bestätigen kann. Dieser Ringnerv (Fig. 2, RN_1) verläuft in der Basis der Wimperzellen als ein hellerer Strang. Er setzt die Zellen zunächst zu einander in Beziehung; durch seine Verbindung mit der Schlundcommissur setzt er sie aber auch in Beziehung zum Nervencentrum, dem Scheitelganglion. Ich konnte diesen Ringnerven nur bei Ansicht der Larve vom hinteren Pole verfolgen; bei Seitenansicht konnte ich ihn, der dicken darüberliegenden Gebilde wegen, nicht deutlich sehen, und so war es mir nicht möglich zu entscheiden, ob der Nerv, entsprechend der doppelten Wimperzellenreihe, ein doppelter oder ob derselbe einfach sei. (Bei *Eupomatus*, wo der Nerv viel besser sichtbar ist, ist derselbe einfach, doch ist dort auch die Zellreihe des präoralen Wimperkranzes nur eine einfache.)

Von den Wimpern aus lässt sich eine feine Faserung in das Innere der Zellen bis nahe an die Basis derselben verfolgen (Fig. 2). Doch war es hier nicht möglich, einen Zusammenhang dieser hellen Fasern mit dem Ringnerven (wie bei *Eupomatus*) nachzuweisen.

Unterhalb des postoralen Wimperkranzes verläuft ein zweiter postoraler Ringnerv, der sich ebenfalls mit der Schlundcommissur verbindet (Fig. 2, RN_2). Dieser ist, entsprechend der zarteren Beschaffenheit des postoralen Wimperkranzes, viel dünner als der präorale Ringnerv. In der Region des Mundes scheint er unterbrochen; wenigstens konnte ich an dieser Stelle eine Continuität des Nerven nicht constatiren. An dieser Stelle ist auch eine Complication am postoralen Wimperkranze zu beobachten. Derselbe ist nämlich

¹⁾ N. Kleinenberg, Sull' origine del sistema centrale degli Anellidi, Reale Accademia dei Lincei, 1880—81.

hinter dem Munde durch eine kleine, nach rückwärts gerichtete, wimpernde Ausbuchtung unterbrochen. Bei den meisten Annelidenlarven — und hierin haben dieselben einen ursprünglichen Charakter bewahrt, welcher der sonst sehr ursprünglich gebauten Polygordiuslarve abgeht — setzt sich die adorale Wimperrinne nach rückwärts in eine ventrale Wimperrinne fort, welche bis zur Region des Afters verläuft. Der postorale Wimperkranz ist hinter dem Mund durch die ventrale Wimperrinne unterbrochen. Diese ventrale Wimperrinne persistirt bei *Protodrilus* zeitlebens und wird in der Rumpfregeion zur Nervenrinne. Die kleine wimpernde Ausbuchtung bei der Polygordiuslarve scheint das letzte Rudiment der bei Polygordius verloren gegangenen Wimperrinne zu sein.

Unmittelbar an dem Punkte, wo die Schlundcommissur endet, inserirt sich der primäre ventrale Längsmuskel des Kopfes mit seinem verbreiterten Hinterende (Fig. 1, v. lm I). Vielleicht findet von da aus die Innervirung des Muskels statt. Von den hinteren Endpunkten der Commissur aus zieht beiderseits je ein zarter Nerv nach vorne bis in die Gegend der Mundöffnung (Fig. 1, N); diese beiden zarten Nerven geben Zweige ab, die ventral durch Anastomosen verbunden sind. Auch diese Nerven liegen sämtlich im Ektoderm.

Der seitliche Längsnerv, welcher vom Scheitelganglion bis zur Basis des Rumpfkegels sich verfolgen liess, ist mit der definitiven Schlundcommissur identisch. Das möchte — ohne directen Nachweis durch Beobachtung — unwahrscheinlich erscheinen, denn wie die Untersuchung des jungen, aus der Metamorphose hervorgegangenen Polygordius lehrte (l. c. pag. 54, 55 u. Fig. 92, 93), verläuft bei demselben die innerhalb des Ektoderms liegende Schlundcommissur nicht seitlich, sondern der Ventralseite genähert.

Dieser Lagenverschiedenheit wegen und in Folge der Unvollständigkeit der Beobachtung konnte ich in meiner früheren Abhandlung die seitlichen Längsnerven nicht als Schlundcommissur erkennen. Die directe Beobachtung lehrt uns aber, dass wir es hier wirklich mit der definitiven Schlundcommissur zu thun haben, und durch dieselbe erklärt sich auch die Verschiedenheit der Lagerung bei der Larve und dem ausgebildeten Thiere. Die entscheidenden Beobachtungen sind an jenen Larvenstadien zu machen, wo der blasenförmig aufgetriebene Kopfabschnitt sich zu verkleinern beginnt (Fig. 3). Bei der Verkleinerung der Kopfblase verdickt sich das gesammte Ektoderm des Kopfabschnittes, und es wird dabei auch die früher sehr zarte Schlundcommissur viel

dicker. Dabei rückt dieselbe aber, ohne ihre Lage im Ektoderm aufzugeben, stetig gegen die Ventralseite vor, bis sie ihre definitive Stelle einnimmt. Dies geschieht dadurch, dass das Ektoderm der Kopfblase an der ventralen Seite sich stärker zusammenzieht als an der Dorsalseite. Am frühesten rückt das Hinterende der Commissur ventralwärts. Denn an Larven, deren Kopfblase die grösste Ausdehnung besitzt und an denen das Bauchmark schon ausgebildet ist (vergl. l. c. Fig. 29), nähert sich das Hinterende der Commissur schon sehr der Ventralseite, weil sie an dieser Stelle in den ventralen Längsfaserstrang des Bauchmarkes übergeht. Wenn man das Hinterende der Commissur in den Stadien der Fig. 1 und Fig. 3 vergleicht, so ersieht man, wie bedeutend auch am Rumpfe die Zusammenziehung des Ektoderms gegen die Bauchseite ist, wodurch eben dort die Bauchstrangverdickung entsteht. Dies ist für die Auffassung der Entwicklungsvorgänge im Rumpfe von Wichtigkeit.

Ein zweiter Punkt meiner Untersuchung betrifft die Entstehung der Längsmuskelfelder im Kopfabschnitte. In meiner früheren Abhandlung schrieb ich: „Die Mesodermzellen breiten sich immer zahlreicher an der Leibeswand der Kopfreion aus, besonders in der hinteren Kopfhälfte, wo sie schon eine continuirliche Schichte bilden. Wir finden hier, dass sich in der Mesodermis, dem Längsmuskel des Kopfes entlang, im Anschluss an das ventrale Muskelfeld des Rumpfes und als directe Fortsetzung desselben, ein ventrales Muskelfeld des Kopfes ausbildet; die Muskelfibrillen, die continuirlich in diejenigen des Rumpfes übergehen, schreiten in ihrer Entwicklung nach dem Vorderende zu fort; in dem Stadium der Fig. 30 reichen sie schon bis in die Gegend der Wimperkränze. Die früheren einfachen Muskeln des Kopfes sind daneben noch in voller Ausbildung geblieben“ (l. c., p. 50). Man vergleiche ferner l. c., p. 55.

Ich will diese Angaben hier durch die Schilderung des ersten Auftretens dieser Muskeln vervollständigen und in einigen Punkten berichtigen.

Das erste Auftreten von Muskelfibrillen, die dem ventralen Längsmuskelbande des Kopfes angehören, ist schon in viel früheren Stadien zu beobachten, als von mir angegeben wurde, nämlich schon in solchen Stadien, wo die Kopfblase noch nicht ihre grösste Ausdehnung erreicht hat, zur selben Zeit nämlich, da im Rumpfe die ersten Muskelfibrillen auftreten. Man findet als Ausläufer der ersten, im ventralen Muskelfelde des Rumpfes differenzirten Fi-

brillen (vergl. l. c., Fig. 67) jederseits eine zarte Fibrille, die eine Strecke weit in den Kopf hineingewachsen ist. Dieselbe liegt dem Ektoderm dicht an und verläuft genau längs des äusseren Randes der zarten Schlundcommissur (v. lm. II, Fig. 4 b); nach vorne läuft die Faser spitz zu. In älteren Stadien findet man, dass neue Fasern hinzugekommen sind (Fig. 4 a und Fig. 3), wodurch dieser anfangs äusserst schmale Ausläufer des ventralen Muskelfeldes von hinten her immer breiter wird, während er nach vorne weiter in die Länge wächst; da die neu hinzugekommenen Fasern ihrem Alter entsprechend kürzer sind, so läuft die Bildung nach vorne immer noch spitz zu. Nach innen gegen die Kopfhöhle sind diese Muskelfibrillen von den zugehörigen Myoblasten bedeckt, doch ist die Zellmasse kaum breiter als das Fibrillenband und nicht mit den losen Mesodermzellen zu verwechseln, die zu Ende der Metamorphose sich immer zahlreicher im Kopfabschnitte vorfinden.

Diese Anlagen der ventralen Längsmuskelbänder des Kopfes werden, da sie eng mit dem Ektoderm verbunden sind, bei der Verkleinerung der Kopfblase verkürzt und auch in derselben Weise ventralwärts verschoben, wie die neben demselben verlaufende Schlundcommissur.

In ganz ähnlicher Weise, nur etwas später, treten die dorsalen Längsmuskelbänder des Kopfes als Ausläufer der dorsalen Längsmuskelbänder des Rumpfes auf (Fig. 3, d. lm. II).

In Bezug auf das weitere Verhalten im jungen *Polygordius* verweise ich auf meine früheren Angaben.

Die Muskelbänder des Kopfes treten demnach als von einander gesonderte Bildungen auf, sie wachsen vereinzelt als Ausläufer der entsprechenden Gebilde des Rumpfes in den Kopf hinein.

Theoretische Bemerkungen.

In meinen früheren Abhandlungen über Entwicklung der Anneliden hatte ich die erste Anlage des Nervensystems folgendermassen dargestellt: Zuerst entstände eine vordere Ektodermverdickung, die Scheitelplatte. Von dort schreite der Bildungsprocess nach rückwärts fort, indem sich die Ektodermverdickung weiter in Form zweier Stränge zu beiden Seiten des Mundes erstreckte; diese bilden die Anlage der Schlundcommissur. Dann schreite der Verdickungsprocess continuirlich weiter nach hinten fort und bilde in der Rumpfregeion die beiden „Seitenstränge“ des Bauchmarks. Diese Auffassung knüpfte sich besonders an die Beobachtungen, die ich an *Criodrillus* angestellt hatte.

Gegen diese Anschauung trat *Kleinenberg*¹⁾ auf, welcher angab, dass das obere Schlundganglion und das Bauchmark (bei *Lumbricus*) als vollkommen gesonderte Bildungen auftreten, ohne in irgend einem Zusammenhang mit einander zu stehen. Die Schlundcommissur soll nicht als Ektodermverdickung auftreten, sondern erst secundär von dem bereits gesonderten oberen Schlundganglion auswachsen. Der Darstellung *Kleinenberg's* schloss sich zunächst besonders lebhaft *Balfour* an, der derselben, wie es scheint, eine tiefe theoretische Bedeutung beilegte.²⁾

Gegen die *Kleinenberg-Balfour'sche* Anschauung lässt sich vor Allem ein schlagender Beweis anführen in den vergleichend anatomischen Thatsachen, denn bei den niederen Annelidenformen bleibt die Schlundcommissur zeitlebens als eine Verdickung des Ektoderms mit dem äusseren Epithel in Zusammenhang.³⁾

Wir wollen die Sache aber auch vom ontogenetischen Standpunkte betrachten. Wir müssen dabei zweierlei auseinanderhalten. Zunächst ist die Frage des thatsächlichen Vorganges und sodann die theoretische Deutung zu erörtern.

Ich habe Gelegenheit gehabt, meine Präparate von *Criodrilus*, die noch sehr gut erhalten sind, wieder durchzusehen und muss nach erneuter Prüfung meine früheren Angaben vollständig aufrechterhalten. Meine neueren Beobachtungen über *Polygordius* stimmen nun auch vollkommen zu diesen Ergebnissen.

Auch bei *Echiurus* liegen ähnliche Verhältnisse vor. Ich hatte dort beobachtet, dass der Faserstrang der Commissur in seiner ganzen Ausdehnung im Ektoderm liegt und schon wohl ausgebildet ist, während vom Bauchmark nur erst die früheste Anlage vorhanden ist. Ich verweise hier speciell auf Fig. 3 u. 24 jener Abhandlung.⁴⁾ Es wäre bei erneuten Untersuchungen auch noch besondere Aufmerksamkeit auf etwas jüngere Stadien zu richten.

Ich bin der Meinung, dass bei der freien Entwicklung durch Metamorphose in den meisten (vielleicht in allen) Fällen die Commissur schon vor Bildung des Bauchmarkes vorhanden sei, nur ist in vielen Fällen die Beobachtung des anfangs sehr zarten Gebildes recht schwierig.

Und nicht nur bei den Anneliden, auch bei der Trochophora-

¹⁾ *Kleinenberg*, Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*, Napoli 1878.

²⁾ *Balfour*, Handb. d. vergl. Embryologie.

³⁾ Man findet dies beispielsweise in meiner Darstellung des Nervensystems von *Protodrilus* (diese Zeitschr., Tom. III. 1880) im Detail nachgewiesen.

⁴⁾ Ueber Entw. v. *Echiurus*, ebend. Tom. III, 1880.

larve der Mollusken wird sich, wie ich vermuthe, dasselbe erweisen. So vermuthe ich, dass z. B. bei *Teredo* einer der zarten Nerven des Scheitelfeldes (vergl. Entw. v. *Teredo*, Fig. 23) sich in die postorale Region bis zum Ganglion wird verfolgen lassen, als Anlage der Schlundcommissur.

Bei directer Entwicklung mag es vielleicht in einzelnen Fällen vorkommen, dass die Schlundcommissur erst secundär Bauchmark und Scheitelplatte verbindet. Aber auch da vermuthe ich, dass die Commissur stets in ihrer ganzen Ausdehnung zwischen Scheitelplatte und Bauchmark im Ektoderm selbst entstehe. Ich muss meinen eigenen Erfahrungen nach die Angabe Kleinenberg's bezweifeln.

Wenn wir aber auch annehmen, dass der von Kleinenberg beschriebene Entwicklungsmodus wirklich vorkomme, so ist weiter die Frage in Betracht zu ziehen: Ob der von mir mehrfach beobachtete Vorgang, oder jener andere, welchem von Kleinenberg und Balfour so tiefe Bedeutung beigelegt wird, der ursprüngliche, oder — um mich des Haeckel'schen Terminus zu bedienen — palingenetische sei.

Ich gehe davon aus, dass die phylogenetische Entstehung getrennter Nervencentra, die mit einander nicht durch Nervenverbindungen zusammenhängen, als im höchsten Grade unwahrscheinlich zu betrachten sei. Und von diesem Gesichtspunkte müssen wir den bei *Polygordius* beobachteten ontogenetischen Vorgang für den palingenetischen halten, der den phylogenetischen Vorgang annähernd wiederholt.

Kleinenberg hat diese Schwierigkeit in letzter Zeit selbst gefühlt und er versucht den Ringnerven zur Erklärung derselben herbeizuziehen: „In conseguenza a posteriori mutamenti della forma del corpo, del modo di vivere, del moto ecc., il significato fisiologico dell' antico organo centrale diminuiva a tal grado da rendere utile la sua soppressione nell' animale perfetto, ma nello sviluppo ontogenetico dei Policheti esso fu conservato ancora, come organo mediatore per la formazione dei organi di sostituzione, il ganglio cefalico e i gangli ventrali. Nello sviluppo d' altri Anellidi p. e. Oligocheti e Irudinei, i quali non hanno stadi larvali liberi e non formano un organo vibratile, non s'incontra più il nervo circolare, ma l'evoluzione del sistema centrale da acceni isolati che secondariamente debbono riunirsi, indica chiarissimamente la soppressione di un antico organo mediatore“ etc.¹⁾ — Mit Rücksicht darauf, dass

¹⁾ Sull origine del sistema nerv. centr. degli Anellidi, l. c. p. 11.

der Ringnerv jederseits nur an einem Punkte, nämlich der Kreuzungsstelle, mit der Commissur zusammenhängt, ist diese Erklärung Kleinenberg's als eine gezwungene zu bezeichnen.

Dabei schildert Kleinenberg die Entstehung der Commissur selbst in seiner letzten Arbeit schon anders, als in seinen früheren Angaben, da er sie jetzt im Ektoderm in situ entstehen lässt.

Ein anderer Punkt, den ich nicht unerwähnt lassen kann, ist folgender. Es wird von Balfour mehrfach hervorgehoben, dass Kleinenberg zuerst den morphologischen Gegensatz von Kopfganglion und Bauchmark erkannt hätte. Es werden damit meine Angaben entweder unterdrückt oder als irrthümlich betrachtet. Ich muss nun hervorheben, dass ich den morphologischen Gegensatz von „Scheitelplatte“ und Bauchmark an 's Entschiedenst betont und denselben namentlich Semper gegenüber zuerst verfochten habe. Ich habe aber die morphologische Bedeutung der Scheitelplatte mit Rücksicht auf ihre Lage richtiger erkannt als Kleinenberg, denn ich habe stets hervorgehoben, dass dieselbe dem vorderen Körperpole angehört, während Kleinenberg wenig zutreffend von einer dorsalen Anlage des oberen Schlundganglion („*piastrina dorsale*“) spricht.

In einer neueren Arbeit hat auch Goette¹⁾ die gesonderte Anlage von Kopfganglion und Bauchmark angegeben. Er citirt meine Angaben (l. c. p. 102), er scheint dieselben aber unrichtig, ja entgegengesetzt aufgefasst zu haben, wie dies nur durch eine sehr flüchtige Benützung meiner Arbeit erklärbar ist. Neuerdings hat auch Salensky²⁾ die Beobachtung der getrennten Anlage mehrfach wiederholt, ja bei *Aricia* gibt er an, dass selbst nach der Verwandlung noch gar kein Zusammenhang zwischen Kopfganglion und Bauchmark bestünde. Auch diese beiden Angaben führe ich auf die Schwierigkeit des Nachweises der anfangs sehr zarten Schlundcommissur zurück.

Ueber einen anderen controversen Punkt, ob nämlich im Rumpfe bei Vereinigung der paarigen Seitenstränge zum medianen Bauchmark die Nervenrinne sich durch Einstülpung betheilige oder nicht, — darüber will ich mich erst dann aussprechen, wenn mir neue Beobachtungen zu Gebote stehen.

¹⁾ Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, Leipzig 1882.

²⁾ W. Salensky: Étude sur le développement des Annelides. Arch. de Biologie, T. III u. IV., 1882 u. 1883.

Die vorliegenden Beobachtungen über das Verhalten des Nervensystems in der Trochophora-Larve werden die Vorstellungen über die entsprechende phylogenetische Form, das Trochozoon, ergänzen helfen. Das Trochozoon besass demnach zwei seitliche Längsnerven, die vom Scheitelganglion bis nahe zur Analregion reichten, und die der Schlundcommissur der Anneliden, Mollusken etc. entsprechen. Wir finden entsprechende Längsnerven vom oberen Schlundganglion ausgehend bei den Rotatorien und auch die Seitennerven der Turbellarien sind der Schlundcommissur zu vergleichen.¹⁾ Die Entdeckung der Ringnerven an den Flimmerkränzen, welche wir Kleinenberg verdanken, gestattet noch eine wichtige Vervollständigung unserer Vorstellung des Nervengerätes des Trochozoon.

Kleinenberg wird vielleicht in meiner Beobachtung eines zweiten, postoralen Ringnerven eine Bestätigung seines Vergleiches mit den Medusen finden und in demselben die von der Subumbrella gelieferte Hälfte des Medusen-Ringnerven erblicken. Ich will an anderer Stelle die Gründe anführen, welche mich veranlassen, diese Ringnerventheorie Kleinenberg's für irrig zu halten.

Zugleich mit der phylogenetischen Entwicklung des Rumpfes, werden sodann die zwei seitlichen Nerven sich längs der ventralen Flimmerrinne verlängert haben. Sie übertreffen im Zusammenhang mit der mächtigen Muskelentwicklung, die im Rumpfe auftritt, alsbald die Schlundcommissur an massiger Ausbildung. Die Stufe, die damit erreicht ist, wird bei den meisten Anneliden durch ein vorübergehendes ontogenetisches Stadium repräsentirt. Bei den niedersten Annelidenformen aber bleibt das Nervensystem auf dieser Stufe stehen, wie ich dies an *Protodrilus Leuckartii* nachgewiesen habe.

Ich will darzulegen versuchen, wie die Entwicklung der Mesodermbildungen des Kopfes theoretisch zu deuten sei, — welchem phylogenetischen Entwicklungsgang die bei *Polygordius* beobachteten ontogenetischen Vorgänge entsprechen mögen.²⁾

¹⁾ Ich vergleiche die Seitennerven bei diesen Thieren nur mit der Commissur, weil ich der Ansicht bin, dass der ganze Körper der Rotatorien etc. nur dem Kopfe der Anneliden entspricht, oder genauer gesagt: dass der Rumpf der letzteren auch phylogenetisch aus einem ursprünglich sehr unbedeutenden Abschnitte sich entwickelte, so dass man ganz wohl von einer Neubildung desselben sprechen kann. Ich modifizire hierin meine früher ausgesprochenen Anschauungen, wie ich es noch an anderer Stelle demnächst ausführlicher darlegen will.

²⁾ Für das Studium dieser Verhältnisse dürfte auch die Echiuruslarve ein günstiges Object sein. Ich hatte seiner Zeit bei Untersuchung der Echiurusentwicklung

In Bezug auf die Ontogenie vertheidige ich die Anschauung, dass die Muskelfelder des Kopfes aus dem Rumpfe in den Kopf hineinwachsen, im Gegensatze besonders zu Kleinenberg, der die Ansicht vertritt, dass die Mesodermgebilde des Kopfes im Kopfe selbst (und zwar vom Ektoderm aus) entstehen.

Ich halte dafür, dass in Bezug auf diese Punkte die phylogenetischen Vorgänge ganz ähnlich den bei Polygordius beobachteten ontogenetischen Vorgängen verliefen.

Die Mesodermgebilde des Trochozoon verhielten sich ähnlich, wie die primären mesodermalen Organe, welche wir im Kopfabschnitt der Trochophora-Larve finden. Ich habe dies schon in einer früheren Abhandlung zu erörtern versucht. Mit der Entwicklung des Rumpfes, der allmähig zum überwiegend grösseren Körperabschnitt wurde, kamen neuartige Differenzirungen des Mesoderms zur Ausbildung, die Anfangs nur auf die Rumpfreion beschränkt waren. Die neugebildeten Muskeln im Rumpfe (der Hautmuskelschlauch) haben einen Charakter, der typisch verschieden ist von demjenigen der älteren Organe, die im Kopfabschnitte liegen. Es ist ein Verdienst der Brüder Hertwig, diese typische Verschiedenheit theoretisch besonders betont zu haben. Die primären Längsmuskeln des Kopfes zeigen jenen Typus, welcher von Hertwig als Mesenchymmuskel bezeichnet wird. Die Längsmuskelfelder des Hautmuskelschlaches aber sind Epithelmuskeln. Erst secundär wuchsen Fortsätze des Hautmuskelschlaches in die Kopfregion hinein und dann erst wurden die primären Organe des Kopfes rückgebildet.

Es ist aber noch die Frage zu beantworten, nach welchem speciellen Modus das Hineinwachsen der secundären Mesodermbildungen in den Kopf phylogenetisch vor sich ging?

Bei Polygordius wachsen ontogenetisch nur die Gebilde des parietalen Blattes in den Kopf hinein und auch diese nicht als continuirliche Schichte, sondern als einzelne Fortsätze der Muskelfelder des Rumpfes. Ist etwa dieser Modus der palingenetische?

Balfour legte grosses Gewicht auf die Beobachtung Kleinenberg's, nach welcher im Kopfe von Lumbricus rechts und links je eine gesonderte Mesodermhöhle auftritt, die mit der entsprechenden Höhle des ersten Ursegmentpaares im Zusammenhang steht. Man könnte mit Rücksicht auf dieses Verhalten sich vorstellen, dass phylogenetisch zwei vollständige Fortsätze der Coelomsäcke in den Kopfabschnitt hineinwachsen. Doch ist gegen diese

diesen Punkten nicht die genügende Aufmerksamkeit gewidmet und erhoffe von meinen Nachfolgern eine Ergänzung.

Ansicht das anatomische Verhalten der Kopfhöhle bei den Archanneliden geltend zu machen. Bei diesen niedersten Formen fehlt schon das dorsale und ventrale Mesenterium im Kopfe und es ist ferner die Kopfhöhle von der Höhle des ersten Metamers schon durch ein Dissepiment getrennt. Das können aber auch secundäre Umgestaltungen sein.

Ich halte diese specielle Frage bis auf Weiteres für unentschieden. Man kann noch präziser die Frage stellen: ob die Kopfhöhle als primäre oder secundäre Leibeshöhle aufzufassen sei, und ob der mesodermale Ueberzug des Oesophagus vom splanchnischen Mesoderlblatt abstamme?

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

An After.	R N ₁ Ringnerv des präoralen Wimperkranzes.
d. lm I primärer dorsaler Längsmuskel des Kopfes.	R N ₂ Ringnerv des postoralen Wimperkranzes.
d. lm II secundärer dorsaler Längsmuskel des Kopfes.	SC Schlundcommissur.
m. oes. Muskelfaden, der von der Scheitelplatte zum Oesophagus zieht.	v. lm I primärer, ventraler Längsmuskel des Kopfes.
N periphere Nervenäste.	v. lm II secundärer, ventraler Längsmuskel des Kopfes.
Neph Kopfniere.	
O Mund.	

Fig. 1. Eine ganze Larve, von hinten gesehen. Der Rumpf ist gegen den Rücken umgeschlagen. In demselben sind schon einige Ursegmente differenzirt, doch sind dieselben in der Zeichnung nicht dargestellt. Die Wimpern des präoralen Kranzes sind weggelassen, die des postoralen Kranzes sind nur in der Region des Mundes gezeichnet. Das Nervensystem der postoralen Region (SC, R N₁, N) ist eingezeichnet.

Fig. 2. Der seitliche Theil der früheren Zeichnung bei stärkerer Vergrößerung. An einer Stelle sind die Zellen des präoralen Wimperkranzes und die streifige Structur derselben, die zu den Wimpern in Beziehung steht, eingezeichnet.

Fig. 3. Kopf und ein Theil des Rumpfes von einer Larve mit beträchtlich verkleinerter Kopfblase, von der Seite gesehen. Es ist namentlich die Commissur dargestellt, ferner die primären und secundären Muskeln des Kopfes.

Fig. 4. Der ventrale secundäre Längsmuskel des Kopfes in seinem Verhältnisse zur Commissur.

- a, von der in Fig. 3 dargestellten Larve,
b, erstes Auftreten des Muskels.

Fig. 5. Optischer Querschnitt der in das Ektoderm gebetteten Schlundcommissur, aus der präoralen Zone.

Nachtrag.

Vom Hinterende der Schlundcommissur entspringen bei der Trochophoralarve von *Polygordius* ausser jenem Nervenpaare, welches in der Richtung zum Munde verläuft, noch ein dorsales Nervenpaar, welches gegen den dorsalen Theil der Wimperzone hin sich verästelt. In der Abbildung fehlt dasselbe.

Fig. 1.

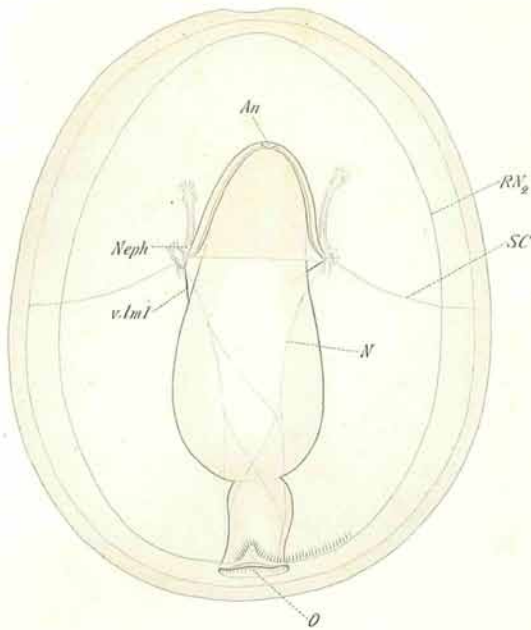


Fig. 2.

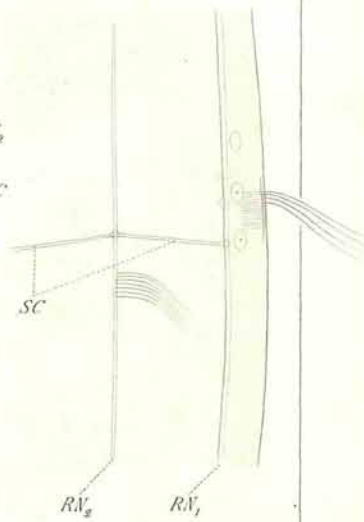


Fig. 3.

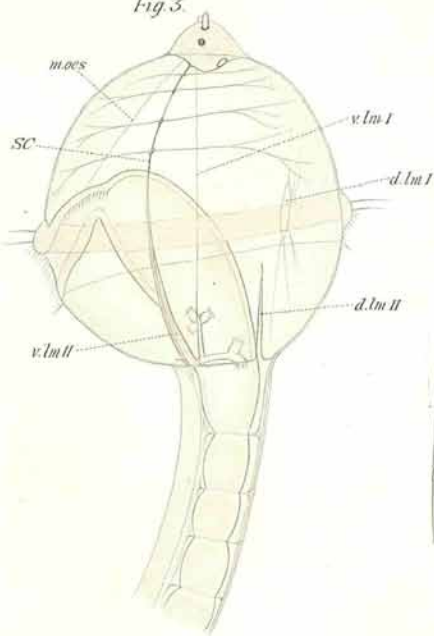


Fig. 4.

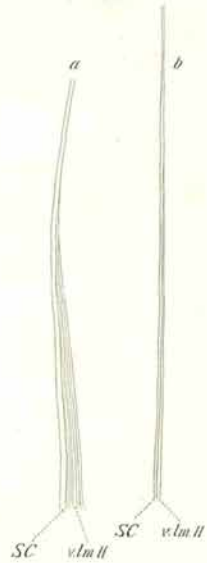


Fig. 5.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [6_1](#)

Autor(en)/Author(s): Hatschek Berthold

Artikel/Article: [Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius. \(Mit einer Tafel\) 109-120](#)