

— meines Erachtens ein wenig über Gebühr ausgedehnte — Berühmtheit als Schädling des Winterrapses und -Rübens erworben. Ihre Larve soll ebenso wie die von *Psylliodes napi* Fab. auch in Gemüse- und Ziercruciferen beobachtet worden sein, doch ist dieser Schaden kaum augenfällig und die Tiere sind dem Landvolke — im Gegensatze zu den Phyllotreten — meist gänzlich unbekannt.

Dies ist in Umrissen das klare Bild der kohlschädlichen Halticinen.

Es soll in erster Linie dazu dienen, die ungerecht gebrandmarkte *Haltica oleracea* in den Augen der entomologischen Welt zu rechtfertigen. Das unselige Epitheton, das ihr Linné mit dem Artnamen aufbürdete, kann nicht von ihr genommen werden; aber ihr deutscher Name „Kohlerdfloh“ sollte gelöscht werden für alle Zeiten aus den Annalen der Landwirtschaft, die nach wie vor unbehelligt von diesem Käfer ihren Kohl bauen wird.

Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten.¹⁾

Vortrag, gehalten in der Sektions Sitzung für Zoologie am 8. März 1912

von

Dr. Otto Storch,

Assistent am II. zoologischen Institut der Universität in Wien.

Mit 4 Figuren im Texte.

(Eingelaufen am 21. März 1912.)

Meine vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Polychäten beziehen sich vorzugsweise auf das Nervensystem. Als

¹⁾ Dieser Vortrag ist als vorläufige Mitteilung aufzufassen. Er sucht in kurzer Form die wesentlichsten Resultate in vergleichend-anatomischer Beziehung von Untersuchungen zu geben, deren nähere und ausführlichere Darstellung der Verfasser in kurzem in zwei Arbeiten der Öffentlichkeit übergeben zu können hofft. Die eine wird vorzugsweise der Anatomie von *Hermodice carunculata*, die andere den vergleichend-anatomischen Untersuchungen der Polychäten gewidmet sein.

Organisationstypus des Nervensystems der Polychäten wie überhaupt der Anneliden gilt heute ganz allgemein das Vorhandensein eines Cerebralganglions, der Schlundkommissur und des Bauchmarks, eines ventralen paarigen Nervenstranges, der segmental mit dem ebenfalls paarigen Bauchmarksganglion versehen ist. Von diesem Ganglion gehen in jedem Segment Nerven ab, die die Parapodien innervieren. Ich will diesen Organisationstypus des Nervensystems, wie er nach der allgemeinen Anschauung bei den Polychäten vorkommen soll, als dineuren Typus (Dineurie) bezeichnen, deshalb, weil er durch ein Paar von Längsnerven, die den ganzen Wurmkörper durchziehen, durch den Bauchmarkstrang charakterisiert ist.

Auf meinen beiden Reisen nach der griechischen Insel Cerigo, die ich im Sommer 1910 und im Frühjahr 1911 mit Unterstützung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien unternommen habe, hatte ich Gelegenheit, mir ein reiches Material von *Hermodice carunculata* Pall. zu verschaffen, einem Polychäten, der der heute anatomisch noch fast unbekanntten Familie der Amphinomiden angehört. Die Amphinomiden sind zumeist Bewohner tropischer Meere und so nur verhältnismäßig selten in die Hände von Forschern gekommen, während nur wenige Gattungen, wie *Euphrosyne* und *Hermodice*, den europäischen Meeren angehören. Übrigens hat *Hermodice* ein sehr interessantes Verbreitungsgebiet. Sie ist von der Challenger-Expedition bei den Bermuda-Inseln, dann in der Nähe der Kap Verdischen Inseln und bei St. Thomas, Westindien, aufgefunden worden; von der Pola-Expedition im Mittelmeer bei Kreta und bei Cerigo; und jüngst erst auf den Najade-Fahrten in der südlichen Adria bei Busi, Pelagosa und Lissa.

Zu meiner Überraschung fand ich bei der Untersuchung von *Hermodice* einen Typus des Nervensystems vertreten, der ein neuartiger, unbekannter ist. Ich will ihn der Kürze halber als tetra-neuren Typus des Nervensystems (Tetraneurie) bezeichnen. Vom Cerebralganglion gehen nämlich nicht ein, sondern zwei Paare von Längsnerven ab, die sich bis ans Ende des Wurmkörpers erstrecken. Außer dem Bauchmarkstrang, der ein paariger ist und in jedem Segment mit einem Paar von Bauchmarksganglien versehen ist, ist noch ein zweites Paar von Längsnerven, die seit-

lich und ventral an der Grenze zwischen der eigentlichen Körperhöhle und dem parapodialen Coelom verlaufen und die ich als parapodiale Längsnerven (Fig. 1, *Pn*) bezeichnen will. Auch diese parapodiale Längsnerven sind segmental mit einem Ganglion versehen, dem Parapodialganglion (Podoganglion, Fußganglion *Pg*). Die Parapodialganglien sind in jedem Segment mit dem Bauchmarkganglion durch eine Querkommissur (*Qc*) verbunden.

Die eben beschriebenen Bestandteile bilden das zentrale Nervensystem der Metameren. Diesem stehen in jedem Segment zwei Arten von peripherem Nervensystem gegenüber. Das periphere Nervensystem des Parapodiums, das seinen Ursprung im Parapodialganglion findet und zur Innervierung der parapodialen Apparate,

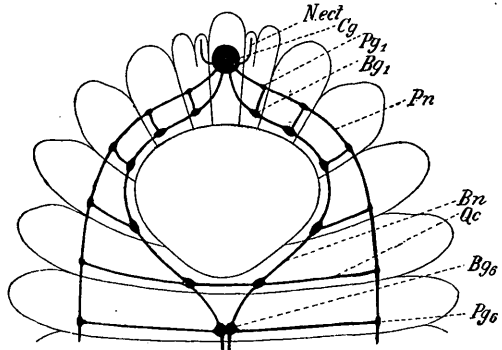


Fig. 1.

Nervensystem des Vorderendes von *Hermodice carunculata*.

*Bg*₁ erstes Bauchmarkganglion; *Bn* Bauchmarksnerv; *Cg* Cerebralganglion; *N.ect* Nerv des Ektodermwulstes des 1. Segmentes; *Pg*₁ erstes Parapodialganglion; *Pn* parapodiale Längsnerv; *Qc* Querkommissur.

der Borstenbündel und der Parapodialcirren, dient. Die zweite Kategorie von peripherem Nervensystem, das ich als das periphere Nervensystem des Hautmuskelschlauches bezeichne, hat seinen Ursprung vor allem im Bauchmarkganglion. Es ist hauptsächlich durch die Ringnerven repräsentiert, die subepithelial verlaufen und typisch in der Dreizahl vorhanden sind.

Nun ist Ihnen allen bekannt, daß der homomere Bau, wie wir ihn bei den ursprünglichen Formen von gegliederten Tieren fordern müssen und wie er unter den Anneliden bei den Archanneliden und Protochäten angenommen wird, bei den Polychäten im engeren Sinne, zu denen auch die Amphinomiden gerechnet werden, nach der allgemeinen Anschauung in den vordersten Segmenten gestört wird. Es tritt danach eine Reduktion des Kopfes

und eine Verschmelzung des ersten oder der vordersten Rumpfmeteren mit dem Kopfe zum sogenannten Mundsegmente ein. Gleichzeitig damit kommt es zu einer Modifikation der Parapodien, sie reduzieren oder verlieren ihre Borstenbündel, werden untauglich für die Bewegungsfunktion, bringen dagegen ihre Tastorgane, die Cirren, zu stärkerer Ausbildung. Diese Cirren werden dann Fühlercirren genannt. Diese Veränderungen im Vorderende üben auch auf das Nervensystem insoferne eine Rückwirkung aus, als dadurch eine Konkreszenz der vordersten Bauchmarkganglien, die Bildung eines Suboesophagealganglions, herbeigeführt wird, von dem aus nun mehrere vordere Segmente ihre Innervierung erhalten.

Von diesen Reduktionserscheinungen und Umwandlungsprozessen im Vorderende, die bei den übrigen Polychäten sicher sind, ist bei *Hermodice* nichts zu bemerken. Alle Rumpfmeteren, vom ersten angefangen, zeigen dieselbe typische Gestalt und differieren nur in bezug auf die Größe und Lage zur Körperachse. Sie alle besitzen ein vollständiges zweigespaltenes Parapodium mit Ventral- und Dorsalcirrus, nur fehlt den ersten vier derselben das Nephridium. Ebenso sind die Komponenten des metameren Nervensystems sowohl des zentralen wie des peripheren, wie wir sie kennen gelernt haben, vom ersten Segment angefangen überall in typischer Form vorhanden. Die Homomerie kann in anatomischer Beziehung eine vollständige genannt werden. Freilich ist sie insoferne etwas gestört, als, wahrscheinlich sekundär, bei *Hermodice* wie überhaupt bei den Amphinomiden der Mund eine Verschiebung nach rückwärts erfahren hat. Er kommt zwischen die ersten vier Segmente zu liegen, die er median und ventral durchtrennt. Dadurch wird die radiäre Stellung der Hälften der vordersten vier Segmente bedingt. Außerdem kommt es dadurch vorne zu einer Durchtrennung der Bauchmarkshälften, die die Mundspalte umgreifen und erst im fünften Segment zusammentreten, um von da an erst, nebeneinander gelagert, in parallelem Zuge sich nach hinten fortzusetzen.

Hervorheben will ich noch, was ja ohneweiteres aus dieser Schilderung wie aus der beigegebenen Figur hervorgeht, daß für *Hermodice* der Begriff der „Schlundkommissur“ ebensowenig anwendbar ist, wie man auch kein Bauchmarkganglion als „Suboesophagealganglion“ bezeichnen kann.

Wenn Sie die geschilderten Verhältnisse ins Auge fassen, so werden Sie mir die Berechtigung nicht absprechen können, diesen Typus der Polychäten als einen neuen, gegen die übrigen Polychäten gut abgegrenzten hinzustellen. Ich nehme daher die Amphinomiden aus der Ordnung der Polychäten¹⁾ heraus und stelle sie ihnen als *Tetraneura* gegenüber. Ich will erwähnen, daß sich die Amphinomiden noch in mehrfacher Beziehung von den übrigen Polychäten unterscheiden. Dazu gehört die schon erwähnte Verschiebung des Mundes nach hinten, dann die enorme Entwicklung der Karunkel, eines Kopfsinnesorganes, das sich auf der Rückenseite über mehrere Segmente erstreckt und wahrscheinlich ein Homologon der Wimpergruben ist, wie sie bei den meisten Polychäten vorkommen; endlich die reiche und komplizierte Entwicklung eines Kopfhöhlensystems. Auf alle diese Verhältnisse kann ich heute nicht eingehen und muß diesbezüglich auf meine demnächst über *Hermodice* erscheinende Arbeit hinweisen. Die vergleichend anatomisch wichtigsten Tatsachen, die für unser heutiges Thema vor allem in Betracht kommen, habe ich ja genügend hervorgehoben.

Unser größtes Interesse muß der eigenartige Typus des Nervensystems von *Hermodice*, den ich schon früher als Tetraneurie bezeichnet habe, in Anspruch nehmen. Es drängt sich uns hier unwillkürlich die Frage auf, ob diese Tetraneurie eine Eigenschaft ist, die nur den Amphinomiden zukommt, ob die Kluft, die sich zwischen der Tetraneurie und der Dineurie öffnet, wie sie heute ganz allgemein bei den Anneliden angenommen wird, nicht überbrückbar ist, ob sich Übergänge zwischen beiden Typen ausfindig machen lassen, und wenn, welcher von beiden dann als der ursprünglichere Charakter anzusehen ist.

Ein Merkmal der Ursprünglichkeit, trotz der scheinbaren Kompliziertheit, kommt dem tetraneuren Typus, wie wir ihn bei *Hermodice* antreffen, auf jeden Fall zu. Es ist dies der homomere Bau. Wir werden aber weiterhin sehen, daß auch beim konkreten Vergleich mit anderen Formen der Polychäten, soweit ich bis jetzt

¹⁾ Ich beziehe mich hiebei auf das System der Anneliden, wie es von B. Hatschek, System der Anneliden, Lotos, Bd. 13, 1893, aufgestellt wurde und wie es ähnlich in Grobbens Lehrbuch der Zoologie verwendet wird.

Gelegenheit zur Untersuchung fand, die Ursprünglichkeit der Tetra-
neurie ihre Bestätigung findet. Ich habe bis jetzt das Nervensystem
von drei Arten näher untersuchen können. Es ist dies *Lepidasthenia*
elegans, eine Aphroditide, die pelagische *Tomopteris kefersteini*,
eine Tomopteride, die beide zu der Unterordnung der *Rapacia*
gerechnet werden, und dann *Nerine cirratulus*, eine Spionide, die
zu der Unterordnung der *Spiomorpha* gestellt wird. Die Unter-
suchungen sind langwierig, da die Verhältnisse des Nervensystems
nur an Serien zu studieren sind und die Rekonstruktion oft keine
ganz leichte ist. Doch habe ich bei allen drei untersuchten Arten
feststellen können, daß der Dineurie, die im größten Teile des
Wurmkörpers vorherrscht, am Vorderende, im ersten oder im ersten
und zweiten Segmente, soweit sie zum Kopfe in nähere Beziehung
getreten sind, die Tetraurie gegenübersteht.

Wir wollen uns zunächst der Besprechung von *Lepidasthenia*
elegans zuwenden. Die Aphroditiden nämlich bilden jene Familie
von Polychäten, die äußerlich, ihrem Habitus nach, die meiste Ähn-
lichkeit mit den Amphinomiden zeigen und deshalb im System ge-
wöhnlich in ihrer Nähe stehen. Das Nervensystem in den Körper-
metameren zeigt bis auf die vordersten zwei dineuren Typus. Von
dem parapodialen Längsnerven ist nichts zu bemerken (Fig. 2).
Doch besitzen sie typische Parapodialganglien. Das Vorkommen
eines Parapodialganglions ist, wie ich glaube, von besonderer Wich-
tigkeit. Es kommt nämlich, was bis heute noch nicht besonders
hervorgehoben wurde, in der typischen Form nur einer bestimmten
Gruppe von Polychäten zu. Diese Gruppe ist heute ungefähr in der
Ordnung der *Rapacia* vereinigt. Sie zeichnen sich vor allem da-
durch aus, daß sie noch für die eigentliche Schreitfunktion taug-
liche Parapodien und damit im Zusammenhang Parapodialcirren
besitzen, die der Tastfunktion dienen.

Es ist wichtig hervorzuheben, daß bei diesen „podogang-
liaten“ Formen, wie ich sie nennen will, ähnlich wie bei den
tetraurenen Formen, die beiden Kategorien des peripheren Ner-
vensystems in typischer Ausbildung vorhanden sind. Der Nerv,
der bis jetzt immer bei diesen Formen als der Segmentalnerv
beschrieben wurde, ist gar kein peripherer Nerv im strengen
Sinne, ist, als die Querkommissur, die Parapodialganglion und

Bauchmarksganglion verbindet, dem zentralen Nervensystem zuzurechnen.

Wieder einen anderen Typus des metameren Nervensystems repräsentieren die übrigen Ordnungen der Polychäten, vor allem die *Drilomorpha*, *Terebellomorpha* und *Serpulimorpha*, während die *Spiomorpha* den Übergang vom podogangliaten Typus zu bilden scheinen. Dieser Typus mag provisorisch als apodogangliater Typus bezeichnet, durch ein negatives Merkmal charakterisiert werden. Doch bin ich sicher, daß weitere Untersuchungen noch diesen Typus in mehrere Teile werden auflösen können. Der apodogangliate Typus ist ausgezeichnet durch das Fehlen des Parapodialganglions. Damit im Zusammenhange verwischt sich der sonst so deutliche Unterschied zwischen Querkommissur, peripherem Nervensystem des Hautmuskelschlauches und dem des Parapodiums. Die Nerven, die hier als die eigentlichen Segmentalnerven imponieren, gehören vorzugsweise dem peripheren Nervensystem des Hautmuskelschlauches an. Dies drückt sich unter anderem auch dadurch aus, daß bei diesen Formen eine ganze Anzahl von sogenannten Segmentalnerven vorhanden sind.

Diesem dineuren (und zwar podogangliaten) Typus des Nervensystems im größten Teile des Wurmkörpers von *Lepidasthenia* steht nun im Vorderende, in den ersten zwei Metameren, die Tetranurie gegenüber. Den Verhältnissen daselbst ist bis jetzt nur wenig Aufmerksamkeit zugewendet worden und sie sind deshalb nur oberflächlich beschrieben. In der letzten anatomischen Arbeit über Aphroditiden (G. Darboux, 1899¹⁾ wird eine doppelte Wurzel der Schlundkommissur beschrieben; nach kurzem Verlaufe vereinigen sich die beiden Wurzeln und bilden ein Ganglion, das Kommissuralganglion, das als erstes Bauchmarksganglion aufzufassen ist. Von diesem Kommissuralganglion aus erfolgt die Innervierung der Fühlercirren.

Wie Sie aus der schematischen Rekonstruktion (Fig. 2) ersehen, liegen die Verhältnisse viel komplizierter. Aus dem Cerebralganglion treten wohl zwei Nerven aus, doch ist nur der hintere

¹⁾ Darboux G., Recherches sur les Aphroditens, 1899. Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier.

als die Wurzel des Bauchmarksnerven anzusehen. Kurz nach dem Verlassen des Gehirnes geht er in die Bildung eines großen Ganglions ein, des sogenannten Kommissuralganglions. Dieses Ganglion ist sicher aus der Verschmelzung zweier Bauchmarkganglien hervorgegangen.

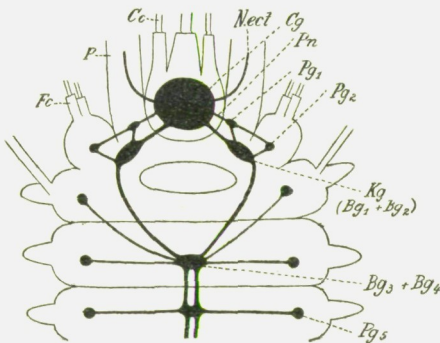


Fig. 2.

Nervensystem des Vorderendes von *Lepidasthenia elegans*.

Cc Cerebralcirren; *Fc* Fühlercirren; *Kg* Kommissuralganglion (verschmolzenes 1. u. 2. Bauchmarkganglion); *N. ect* Palpenerv; *P* Palpe. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Für diese Auffassung sprechen, außer den beiden in der Figur eingezeichneten Querkommissuren, die das Kommissuralganglion mit dem vorderen Nerv verbinden, noch zwei nicht eingezeichnete Nerven, die von diesem Ganglion abgehen, um zur Bildung des Schlundnervensystems beizutragen. Ich will dies nur erwähnen, kann jedoch auf die Bedeutung des Schlundnervensystems für die Analyse des Vorderendes der Polychäten hier nicht näher eingehen.

Der vordere Nerv, der aus dem Gehirne austritt, hat nur einen kurzen Verlauf und ist mit zwei Ganglien versehen. Diese beiden Ganglien sind durch Kommissuren mit dem Kommissuralganglion verbunden. Diese Verhältnisse sind nur dann zu verstehen, wenn wir im vorderen Nerv das Rudiment des parapodialen Längsnerven erblicken, in den beiden Ganglien das erste und zweite Parapodialganglion, die in typischer Weise mit dem aus dem ersten und zweiten Bauchmarkganglion durch Verschmelzung hervorgegangenen Kommissuralganglion durch Querkommissuren verbunden sind. Nun findet aber erst vom zweiten Parapodialganglion aus die Innervierung der Fühlercirren statt, die bis jetzt als dem ersten Segmente zugehörig angesehen wurden. Was ist es also mit dem ersten Segment, das zwischen Kopf und Fühlercirrensegment liegt?

Es wird Ihnen bekannt sein, daß das Kopfsegment, oder genauer ausgedrückt, das Prostomium vieler Chaetopoden mit ten-

takelartigen Tastorganen ausgerüstet ist. Es werden davon gewöhnlich zwei Kategorien unterschieden. E. Meyer¹⁾ hat sie zuerst in „neurale“ (ventrale) und „hämale“ (dorsale) Tentakel geteilt. Herr Hofrat Hatschek²⁾ hat diese Unterteilung auf die ganze Gruppe der Polychäten ausgedehnt und die „neurale“ Tentakel als Primärtentakel oder Palpen, die auf die Tentakel der *Trochophora* zurückzuführen sind, die hämalen als Cerebralcirren bezeichnet. Danach sollen die Primärtentakel bei *Protodrilus*, *Polygordius*, *Saccocirrus* und den Spioniden als einzige Kopfanhänge vorkommen, während sie bei den Rapacien meistens neben den Cerebralcirren auftreten und hier als Palpen bezeichnet werden. Diesen Palpen wurde in vielen Fällen sogar ein eigenes Gehirnganglion, das vordere oder Palpenganglion, zugeschrieben.

Nun aber konnte ich bei meinen Untersuchungen nachweisen, daß in dem Begriffe „Palpen“ einige ganz heterogene Gebilde vereinigt erscheinen. Bei *Hermodice* z. B. werden die wulstigen Lippengebilde, die auf der Unterseite des Kopfsegmentes sich befinden, als Palpen bezeichnet. Dieselben erhalten eine starke, ich möchte sagen, diffuse Innervierung von der Basis des Gehirnes her. Sie sind sicher dem Kopfsegment zuzurechnen. Als ganz dieselbe Bildung sind auch nach meinen Untersuchungen die Palpen der Euniciden, wo solche vorkommen, zu betrachten. Ich nenne diese Art von Palpen „Lippenwülste“.

Als ganz andere Organe stellen sich die sogenannten Palpen der Aphroditiden heraus. Zum Verständnis muß ich aber erst eines Befundes bei *Hermodice* Erwähnung tun. Wir haben schon davon gehört, daß die Homomerie im Vorderende von *Hermodice* ziemlich ausgesprochen ist, daß es zu keiner Reduktion von Segmenten, zu keiner wesentlichen Modifikation derselben gekommen ist. Dennoch tritt das erste Metamer schon in nähere Beziehung zum Kopf. An der mediodorsalen Seite desselben finden wir beiderseits eine starke Ektodermverdickung und eine Ausbuchtung dieses Streifens. Von der Dorsalseite betrachtet, schaut dieser Ektodermwulst einem rudimentären Segmente ähnlich. Er ist aber, wie gesagt, nichts als

¹⁾ Eduard Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden, Mitth. zool. Stat. Neapel, VIII., 1888.

²⁾ B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie, Jena, 1888.

eine Ektodermverdickung des ersten Segmentes. Dieser Ektodermwulst ist beiderseits mit einer doppelten Wimperreihe versehen und wird, was besonders wichtig ist, vom Gehirn aus innerviert. Wir haben also im ersten Metamer von *Hermodice* drei Nerven, die vom Cerebralganglion aus eintreten. Außer dem Bauchmarksnerv und dem parapodialen Längsnerv noch einen dritten, der diesen Ektodermwulst innerviert (Fig. 1, *N. ect.*).

Mit großer Wahrscheinlichkeit ist nun die Palpe von *Lepidasthenia* diesem Ektodermwulst zu vergleichen. Vor allem hat sie mit dem Kopfe sicher nichts zu tun; sie liegt seitlich von ihm, ihr Coelom tritt mit dem Kopfcoelom in keine Verbindung, wie dies bei den echten Kopftentakeln der Fall ist. Außerdem tritt nur ein Nerv in die Palpe ein, nicht eine ganze Anzahl, wie bei den Lippenwülsten von *Hermodice* und den Euniciden. Und dieser Nerv geht von der Lateralseite des Gehirnes ab.

Nach meiner Auffassung sind also die Palpen von *Lepidasthenia* die vom ersten Segment emanzipierten, zu röhrenförmigen Tastorganen umgewandelten Ektodermwülste von *Hermodice*. Diese Auffassung wird unterstützt durch das, wenn auch rudimentäre, Vorhandensein des metameren Nervensystems des ersten Segmentes (1. Bauchmarksganglion, 1. Parapodialganglion und Querkommissur) unterhalb der Palpe. Außerdem sprechen dafür die seltsamen, auf starke Reduktionen hindeutenden Coelomverhältnisse in dieser Region, auf deren genauere Beschreibung ich aber hier nicht eingehen kann. Wir haben dann also als erstes Segment, das stark umgewandelt ist, die Palpe aufzufassen, und als zweites Segment das Fühlereirrensegment. In diesen beiden Segmenten, die zum Kopfe in nähere Beziehung getreten sind, herrscht der tetraneure Typus des Nervensystems. Auch hier ist wieder hervorzuheben, daß weder von einer Schlundkommissur noch von einem Subösophagealganglion im strengen Sinne die Rede sein kann. Das bis heute als Unterschlundganglion angesehene Ganglion an der ventralen Vereinigungsstelle der beiden Bauchmarksnerven nach Umgreifung des Ösophagus ist aus der Konkreszenz des dritten und vierten Bauchmarksganglion hervorgegangen.

Bevor ich nun zur Beschreibung meiner Befunde bei *Tomopteris* übergehe, will ich noch kurz darauf hinweisen, daß auch bei

anderen Familien der Rapacien der tetraneure Typus des Nervensystems im Vorderende, in den Segmenten, die zum Kopfe in nähere Beziehung getreten sind, in der Literatur beschrieben wurde, ohne erklärt werden zu können. Es sind dies zwei Arten von Nereiden, *Nereis virens*, die von Turnbull 1876, von Hamaker 1898 und von Langdon 1906¹⁾ untersucht wurde. Dann *Ceratocephale osawai*, der japanische Palolowurm, den Izuka²⁾ beschrieben hat. Es wird bei ihnen ein zweiter, äußerer, sogenannter akzesorischer Schlundring beschrieben, der mit zwei Ganglien versehen ist. Diese Ganglien sind sicher den Parapodialganglien zu vergleichen. Von diesen Ganglien aus findet dann erst die Innervierung der Fühlercirren statt, die bei den Nereiden bekanntlich zwei Segmenten zugehören. Wir haben also mindestens in den beiden Segmenten, die die Fühlercirren tragen, den tetraneuren Typus des Nervensystems vertreten.

Ganz ähnliche Verhältnisse des Nervensystems im Vorderende hat jüngst Hugo Eisig bei *Ichthyotomus sanguinarius*,³⁾ einer parasitischen Syllidee, beschrieben, die an den Flossensäumen von Aalen parasitiert. Auch hier werden die Fühlercirren nicht vom Subösophagealganglion, sondern von einer sogenannten zweiten Schlundkommissur innerviert, die mit zwei Ganglien versehen ist.

Ich selbst habe noch Gelegenheit gefunden, einen zweiten Vertreter der Rapacien einer Untersuchung zu unterziehen. Es ist dies die pelagische *Tomopteris Kefersteini*, die ich aus Neapel bekommen habe. Die Verhältnisse bei *Tomopteris* liegen wesentlich einfacher als bei *Lepidasthenia*. Es handelt sich vor allem um die Innervierung des großen Borstencirrus, der seitlich vom Kopfe abgeht. Die morphologische Bedeutung dieses Borstencirrus war bis heute strittig. Die einen behaupteten, er sei genetisch dem

¹⁾ Turnbull F. M., Anatomy and habits of *Nereis virens*. Trans. Connecticut Acad., T. 3, 1876. — Hamaker J. J., The nervous system of *Nereis virens* Sars. Bull. Mus. Harvard College, T. 32, 1898. — Langdon Fanny E., The sense-organs of *Nereis virens* Sars. Journ. compar. Neurology, Vol. 10, 1900.

²⁾ Izuka A., On some points in the organisation of *Ceratocephale osawai* Iz. Annotationes zoolog. Japonenses, Vol. V, Tokyo, 1905.

³⁾ Hugo Eisig, *Ichthyotomus sanguinarius*, eine auf Aalen schmarotzende Annelide. Fauna Flora Neapel, 28. Monographie, 1906.

Kopfe zuzurechnen und werde auch vom Gehirne aus innerviert. Gegen diese Auffassung spricht aber das Vorhandensein der Borste im Cirrus. Andere, vor allem E. Meyer,¹⁾ betrachteten den Borstencirrus als ein umgewandeltes erstes Segment, das nach vorne, auf den Kopf gerückt sei. Er werde auch nicht vom Gehirne, sondern

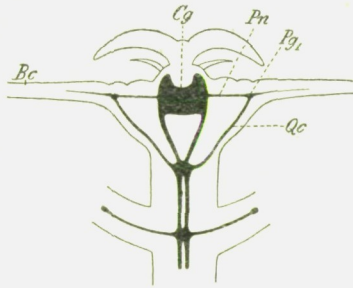


Fig. 3.

Nervensystem des Vorderendes von
Tomopteris Kefersteini.

Bc Borstencirrus. Übrige Bezeichnungen
wie in Fig. 1.

vom ersten Bauchmarksganglion aus innerviert. Ich habe nun konstatieren können, daß beide Behauptungen in gewissem Sinne richtig sind. Der Borstencirrus erhält nämlich sowohl vom Gehirne wie vom ersten Bauchmarksganglion einen Nerv (Fig. 3). Im Vereinigungspunkte bilden sie ein kleines Ganglion, von dem aus erst der eigentliche Nerv des Borstencirrus abgeht. Auch diese Verhältnisse sind nur dann verständlich, wenn wir annehmen, daß in diesem ersten

Segmente der tetraneure Typus des Nervensystems vorhanden ist. Der vom Gehirn in den Borstencirrus abgehende Nerv ist als das Homologon des parapodialen Längsnerven, der hier nur bis ins erste Segment sich erstreckt, das Ganglion als das erste Parapodialganglion und der aus dem ersten Bauchmarksganglion zutretende Nerv als die Querkommissur aufzufassen.

Als letzten Vertreter der Polychäten habe ich noch *Nerine cirratulus* untersucht, einen Spioniden, der der Gattung *Spio* sehr nahe steht. Die Analyse des Vorderendes von *Nerine* wird zeigen, daß wir es in den Spioniden schon mit einem sehr modifizierten Typus zu tun haben, der entschieden im System hinter den Rapa-cien zu rangieren ist. Die Heteromerie im Vorderende ist noch viel weiter vorgeschritten als bei den Raubanneliden, die Tetraneurie daselbst aber noch deutlich vorhanden.

Der Kopf von *Nerine cirratulus* (Fig. 4) hat starke Reduktionen erfahren. Er ist im wesentlichen auf eine dorsale Ektoderm-

¹⁾ E. Meyer, Über die morphologische Bedeutung der borstentragenden „Fühlercirren“ von *Tomopteris*. *Biolog. Zentralblatt*, Bd. 10, 1890.

verdickung beschränkt. Diese Ektodermverdickung erstreckt sich streifenförmig von vorne ziemlich weit nach hinten. Ganz an der Vorderspitze erst, vor der Mundöffnung, schließt er sich ventralwärts und endet so mit einem tentakelartigen Tastorgan. Der übrige, laterale und ventrale Teil der Körperwand, der den Kopfstreifen umgibt, ist sicher metamerer Herkunft. Ich will ihn „pericephale Region“ benennen. Er wird von zahlreichen Nerven innerviert, die ihren Ursprung im Bauchmark besitzen. Nur die oben beschriebenen, zum Kopfe gehörigen Teile werden von Gehirnnerven innerviert, wie in der Fig. 4 schematisch angedeutet ist.

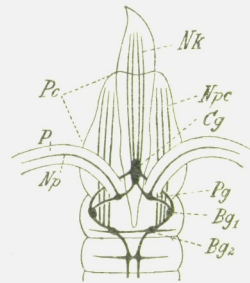


Fig. 4.

Nervensystem des Vorderendes von *Nerine cirratulus*.

Nk Nerven des Kopfstreifens; Np Nerv der Palpode; Npc Nerven der pericephalen Region; P Palpode; Pc pericephale Region. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Auf dieser pericephalen Region nun, die den Kopfklappen umgibt und metamerer Herkunft ist, sitzen die sogenannten Palpen von *Nerine* auf. Vom Cerebralganglion gehen jederseits zwei Nerven ab, 1. die sogenannte Schlundkommissur, der Ursprung des Bauchmarksnerven, und 2. vom Hinterende ein zweiter Nerv, der sich nach kurzem Verlaufe mit dem Bauchmarksnerv vereinigt. An dieser Vereinigungsstelle liegt ein kleines Ganglion, das ich als erstes Bauchmarksganglion auffasse. Der zweite, hintere Nerv ist in der Mitte seines Weges mit einem starken Ganglion versehen, von dem aus ein Nerv in die Palpe eindringt. Ich glaube, diese sonderbaren Verhältnisse können auch wieder nur dadurch erklärt werden, daß man den hinteren, vom Cerebralganglion abgehenden Nerv als das Rudiment des parapodialen Längennervs auffaßt. Das Ganglion, das er bildet, wäre dann das Homologon des ersten Parapodialganglions und die Palpe das modifizierte erste Segment. In dieser Beziehung wären also die Verhältnisse ähnlich wie bei *Tomopteris*. Die Palpen der Spioniden sind darnach eine dritte Kategorie von Palpen; ich will sie mit dem Terminus Palpoden belegen.

Wir haben also 1. die Palpen von *Hermodice* und den Euniciden, die basale Bildungen des Kopfsegmentes sind und die durch

eine große Anzahl von Nerven von der Basis des Gehirnes her innerviert werden (Lippenwülste). 2. Die Palpen der Aphroditiden, die aus einem Teile des ersten Segmentes hervorgegangen sind, ihren Nerv aber vom Gehirne, und zwar jederseits einen von der Lateralseite des Gehirnes, erhalten. Wahrscheinlich sind sie homolog mit den mediodorsalen Ektodermwülsten des ersten Metamers von *Hermodice* (Palpen im engeren Sinne). Und 3. die Palpen der Spioniden, die direkt als das umgewandelte erste Segment zu betrachten sind und die nicht vom Gehirne, sondern vom metameren Nervensystem, vom ersten Parapodialganglion, ihren Nerv erhalten (Palpoden).

Für den stark modifizierten Charakter von *Nerine* ist der beste Beweis die eigentümliche Ausbildung einer pericephalen Region. Dieselbe wird durch eine ganze Anzahl von Nerven der verschiedensten Größe innerviert, die alle vom Bauchmarkstrange ihren Ursprung nehmen. Auf der Figur sind nur drei jederseits der Anschaulichkeit halber eingezeichnet (Fig. 4, *Npc*). Diese Nerven gehen alle vom zweiten Bauchmarkganglion ab oder von dem Bauchmarkkonnektiv, das zwischen dem ersten und zweiten Bauchmarkganglion liegt. Die pericephale Region muß also als ein umgewandeltes, stark verändertes zweites Segment aufgefaßt werden. Wahrscheinlich sind aber mehrere verschmolzene Segmente darin enthalten. Darüber kann nur die Ontogenese Aufschluß geben.

Soviel von meinen Befunden. Ich habe mich bemüht, alle die geschilderten Tatsachen, die ich zumeist an Querschnittserien gewonnen habe, durch das Studium von Sagittal- und Horizontalschnittserien zu verifizieren, und bin stets zu dem gleichen Resultate gekommen. Die verschiedenen Innervationsverhältnisse glaube ich deshalb mit Sicherheit als richtig hinstellen zu können. Daß die Interpretation vielleicht durch das Studium anderer Arten und vor allem durch ontogenetische Untersuchungen noch mancherlei Präzisierung erfahren wird, dessen bin ich mir vollauf bewußt.

Ich habe auch bei meinen Untersuchungen absehen müssen von dem Anteile, den bei den vielfältigen Umwandlungen die beiden Teile des Kopfsegmentes, das Prostomium und das Metastomium, nehmen. Da die Untersuchungen an erwachsenen Tieren gemacht wurden und uns bis heute noch ein Kriterium fehlt, diese Teile

beim Erwachsenen ohne Berücksichtigung der Ontogenie zu unterscheiden, war mir dazu die Möglichkeit genommen.

Ich will nun noch kurz die Resultate meiner Untersuchungen zusammenfassen. Ich habe bei *Hermodice* einen neuen, bis jetzt noch unbekanntem Typus des Nervensystems feststellen können, den ich kurz als Tetraneurie bezeichne. Dies und die sonst bei keinem Polychäten im Vorderende erhaltene Homomerie nebst den übrigen schon bekannten Merkmalen der Amphinomiden waren für mich Veranlassung, sie als *Tetraneura* den übrigen Polychäten i. e. S. gegenüberzustellen. Bei den anderen Polychäten, soweit ich sie untersucht habe, einschließlich der Familien, deren Nervensystem im Vorderende in der Literatur genauer beschrieben ist, finden wir einen dineuren Typus des Nervensystems, der aber als sekundär von der Tetraneurie abgeleitet zu betrachten ist. In den vordersten Segmenten, soweit sie mit dem Kopfe in nähere Beziehung treten (es kommen dabei das erste oder erste und zweite Metamer in Betracht), herrscht noch die Tetraneurie. Es sind dies bis jetzt die Familien der Aphroditiden, Nereiden, Syllideen, Tomopteriden und Spioniden. Das metamere Nervensystem, soweit es dem dineuren Typus angehört, läßt selbst wieder mehrere Entwicklungsstufen unterscheiden, Gut charakterisieren läßt sich bis jetzt nur der podogangliate Typus, wie er hauptsächlich den Rapacien zukommt, während der apodogangliate Typus einstweilen als provisorischer hingestellt werden muß. Den Begriff der Palpen war ich gezwungen, aufzulösen, und habe drei heterogene Gebilde, die bisher in diesem Begriffe vereinigt waren, nachweisen können. Außerdem ist zu erwähnen, daß meine Untersuchungen gezeigt haben, daß das, was wir als Schlundkommissur bezeichnen, ebensowenig ein strenger morphologischer Begriff ist, wie der Begriff Subösophagealganglion.

Dann wird durch die Untersuchungen ein eigentümlicher Prozeß aufgezeigt, den ich als Cephalisationsprozeß der vordersten Segmente bezeichnen möchte. Bei *Hermodice* kaum angedeutet im ersten Segment, ist er bei *Lepidasthenia* schon sehr ausgesprochen und auch äußerlich sichtbar. Noch weiter geht dieser Prozeß bei *Nerine*. Und es zeigt sich, daß dabei gerade das Nervensystem eine wesentliche Rolle spielt. Das Nervensystem im eigentlichen

Wurmkörper schlägt seine eigenen Wege ein und macht seine eigene Entwicklung durch, wie ich früher kurz angedeutet habe und später noch einmal ausführlicher nachweisen will, und ebenso die vordersten Segmente, die zur Kopfbildung mit herangezogen werden. Nur sie behalten den ursprünglichen tetraneuren Typus des Nervensystems bei.

Als nächste und wie ich glaube aussichtsreiche Aufgabe stelle ich mir die Analyse des Vorderendes, wie ich sie bei den vier untersuchten Arten durchgeführt habe, in der ganzen Gruppe der Anneliden fortzusetzen. Dabei hoffe ich, auf einige interessante und in bezug auf die vergleichende Anatomie wichtige Fragen, die sich mir bei meinen Untersuchungen entgegengestellt haben, eine Antwort zu finden. Es ist vor allem die Frage, ob die Tetraneurie, wie wir sie bei den Amphinomiden haben konstatieren können, als die ursprünglichste Beschaffenheit des Nervensystems aller Anneliden und damit auch der Articulaten überhaupt angesehen werden kann. Weiters glaube ich, durch derartige Untersuchungen Anhaltspunkte zu gewinnen, die die Verwandtschaftsverhältnisse der Meereswürmer untereinander besser aufzeigen als die Kriterien, die man bis heute für die systematische Einteilung derselben verwendet hat. Ich hoffe, so die Systematik der Meereswürmer vor allem auf die Beschaffenheit ihres Nervensystems gründen zu können.

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, sowohl die Scoleciden wie 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, wieder sechs. Nur bei den Articulaten waren bis jetzt nur zwei Längsnerven bekannt. In dieser Beziehung ist es nun interessant, daß wir auch bei den ursprünglichen Formen der Articulaten, unter den Meereswürmern, eine Familie, die Amphinomiden, besitzen, die ebenfalls polyneur sind. Sie besitzen vier Längsnerven, und wenn wir die Schlundnerven mitrechnen, was ja angängig ist, da die Articulaten gegliederte Tiere sind, Scoleciden und Mollusken unge-

gliederte, sechs. Und in dieser Gruppe der Meereswürmer können wir auch den Weg verfolgen, der von der Tetraneurie zur Dineurie führt, die, von den Oligochäten angefangen, sicher bei den Articulaten die herrschende ist. Weitere Untersuchungen müssen uns erst aufklären, ob darin nur eine seltsame Konvergenz liegt, oder ob die einzelnen Längsnerven in den drei großen Untergruppen der *Zygoneura* homologisierbar sind.

Beitrag zur Kenntnis der Cystiden.

Von

Frau **Paula Demelius.**

IV.

(Mit Taf. I.)

(Eingelaufen am 19. März 1912.)

Den Begleitworten der früher erschienenen Beiträge möchte ich nur folgendes anfügen:

An neuer Literatur wäre zu erwähnen:

Adalbert Ricken: Die Blätterpilze Deutschlands. 1., 2. und 3. Lieferung.

René Maire: Les bases de la classification dans le genre *Russula*. Bulletin de la Société Mycologique de France, Tome XXVI, 1^o fascicule.

Außer den schon früher erwähnten Bildwerken werden hier zitiert:

Britzelmayr: Leucospori.

Costantin et Dufour: Nouvelle Flore des Champignons.

Dufour: Atlas des Champignons.

Krombholz: Naturgetreue Abbildungen etc.

Schaeffer: Fungorum qui in Bavaria etc. nascunt, Icones.

Das Zeichen + zwischen zwei Nummern des Code des Couleurs bedeutet, daß beide Farben an einem Hute zu finden waren.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Storch Otto

Artikel/Article: [Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten. 81-97](#)