

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

## Muskelsysteme benthonischer Polychaeten als Kriterium für die Verwandtschaftsforschung

VON VOLKER STORCH

**Zusammenfassung:** Die Muskelsysteme der im selben Biotop (Weichboden) lebenden *Pontogenia chrysocoma* (Aphroditidae), *Thalenessa stylolepis* (Sigalionidae), *Glycera tessellata* (Glyceridae), *Arabella iricolor* und *Lumbrineris fragilis* (beides Eunicidae sens. lat.) zeigen deutliche Unterschiede. Sie weisen jedoch große Ähnlichkeit mit den Muskelsystemen anderer Arten auf, mit denen sie in eine Gattung oder Familie gehören, wenn diese auch in anderen Biotopen vorkommen. Der Lebensraum modifiziert die Muskelsysteme also nur geringfügig.

**Muscle systems of benthic polychaetes used as criteria for their systematic relationships. (Summary):** The muscle systems of *Pontogenia chrysocoma* (Aphroditidae), *Thalenessa stylolepis* (Sigalionidae), *Glycera tessellata* (Glyceridae), *Arabella iricolor* and *Lumbrineris fragilis* (Eunicidae sens. lat.), all of which inhabitate the same biotope (soft bottom) exhibit distinct differences. They show, however, always great similarities with the musculature of related species of the same genus or family, which frequently are living on completely different substrates. Therefore, it is concluded that the biotope has a negligible modifying effect on the muscle system.

### Einleitung

Schon 1791 hob JUSSIEU die verschiedenen Wertigkeiten einzelner Merkmale für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen hervor. Es kann aber einem bestimmten Merkmalskomplex keine vorrangige Bedeutung zugemessen werden, vielmehr sind Organe bzw. Organsysteme, die in einer Tiergruppe sehr wichtig erscheinen, in anderen ohne Bedeutung (TSCHULOK, 1922). Bevor daher ein Merkmalskomplex als brauchbar für phylogenetische Untersuchungen anerkannt werden kann, muß er einer eingehenden Prüfung unterzogen werden.

Für die Polychaeten wurden schon verschiedene Organsysteme zur Interpretation der verwandtschaftlichen Verhältnisse herangezogen, oft jedoch ohne vorherige Prüfung der Wertigkeit (im Sinne JUSSIEUS). So traf GRAVIER (1896) eine besonders ungünstige Wahl, als er Blutgefäßsystem, Aufbau der Parapodien (einästig oder zweiästig) und „Einfachheit“ der Exkretionsorgane als Kriterien wählte. Das Blutgefäßsystem der Anneliden ist ausgesprochen veränderlich. Abgesehen davon, daß es bei vielen Polychaeten weitgehend reduziert ist und bei den Oligochaeten, also phylogenetisch abgeleiteten Formen, bisweilen in geradezu schematisiertem Bau auftritt, fehlt es z. B. nach FUCHS (1907) bei den Polycirrinae im Gegensatz zu den anderen Terebellidae, die jedoch auf Grund zahlreicher anderer Merkmale zweifelsfrei als Familie und natürliche Einheit gekennzeichnet sind. Während das Blutgefäßsystem bei den Capitellidae rückgebildet ist, kommt es bei den nahe verwandten Arenicolidae zu komplizierter Entfaltung.

Noch deutlicher ist der geringe taxonomische Wert der einästigen Parapodien. Sie treten nicht nur in verschiedenen Familien neben zweiästigen auf, selbst bei einem Individuum können an verschiedenen Körperregionen ein- und zweiästige Parapodien vorkommen.

Die von GRAVIER als „einfach“ bezeichneten Exkretionsorgane stellten sich schließlich nach den Untersuchungen von FAGE (1906), GOODRICH (1945) und anderen Autoren

als grundlegend verschieden heraus: Solenocytenorgane bei Phyllodocidae, Metanephridien bei Syllidae.

Außerdem lassen sich einfache Strukturen nur selten für die Verwandtschaftsforschung verwenden, da sie leicht konvergent entstehen können. An diesen Beispielen wird deutlich, wie ein Organsystem nicht aussehen darf, wenn man es zu phylogenetischen Interpretationen heranziehen will. Welche Bedingungen muß es dann aber erfüllen? Eine Möglichkeit, die Wertigkeit eines Systems festzustellen, ist die Untersuchung von Formen aus demselben Lebensraum (REMANE, 1956). Übereinstimmungen können analog oder homolog sein, Abweichungen sind jedoch meist als Reminiszenzen an verwandte Formen zu interpretieren.

Am Beispiel einiger Weichboden-Polychaeten soll nun untersucht werden, in welcher Weise das oft als leicht veränderlich angesprochene Muskelsystem bei Vertretern verschiedener Familien ausgebildet ist und welche Unterschiede zu Arten anderer Lebensräume festzustellen sind.

### Material und Methode

Die Polychaeten wurden im Skagerak, im Mittelmeer und im Roten Meer gesammelt, in Bouin fixiert und in 70%igem Äthanol mit Rasierklingsplittern, Minutienstiften und Pinzetten präpariert. Nach Zerlegung der Tiere in Sagittalrichtung und Entfernen des Darmtraktes wurden die Muskeln abpräpariert. Zur Kontrolle angefertigte Paraffin-Schnittserien (5—20  $\mu$ ) wurden mit Hämatoxylin/Erythrosin und der MASSONSchen Trichromfärbung nach GOLDNER gefärbt.

Zur Veranschaulichung wurde von den untersuchten Arten je ein Segment unter Auslassung aller anderen Organsysteme in Form eines Blockdiagrammes dargestellt. Bei *Thalenessa stylolepis* wurde zudem ein Antimer eines Segmentes in die Ebene projiziert, wobei die craniale Segmentgrenze links liegt. Bei der Benennung richte ich mich nach einer vergleichenden Anatomie der Muskelsysteme benthonischer Polychaeten (STORCH, 1968).

Folgende Abkürzungen finden in den Abbildungen Verwendung: circ. = circulosus; d, dors. = dorsalis; ext. = externus; int. = internus; long. = longissimus; later. = lateralis; obliqu. = obliquus; serrat. = serratus; v, ventr. = ventralis. A. v. und A. d. bezeichnen ventrale und dorsale Acicula.

### Befunde

*Pontogenia chrysocoma* (BAIRD), Abb. 1:

Musculus longissimus dorsi I: Den ganzen Körperstamm in Form zweier relativ schmaler Stränge durchziehend. Median voneinander getrennt. Dieser Muskel liegt dem Integument in seinem ganzen Verlauf an.

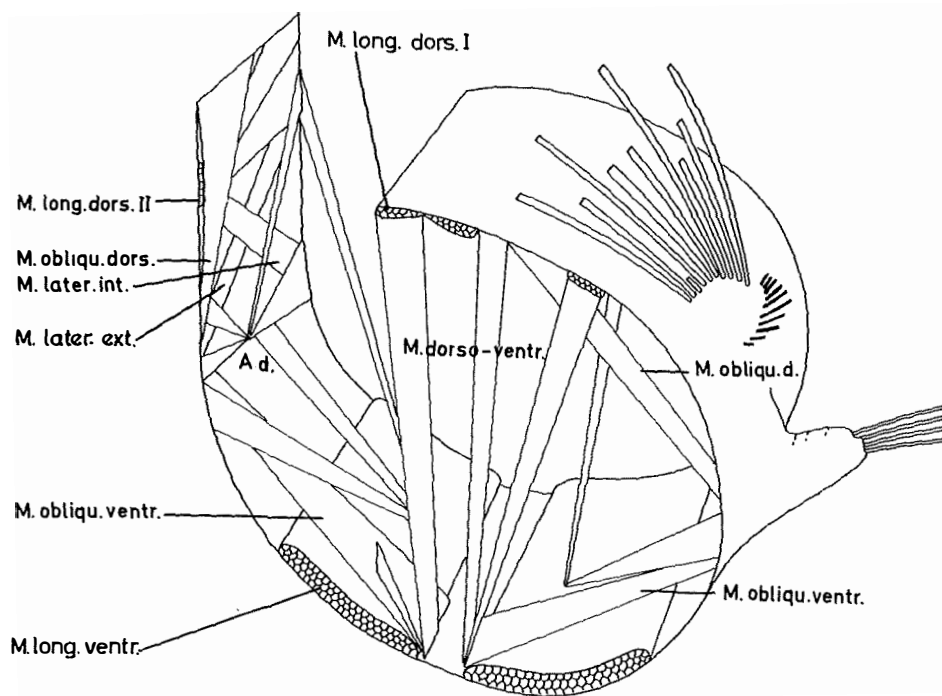
Musculus longissimus dorsi II: Weiter ventral, liegt dem Integument ebenfalls auf und zieht durch den ganzen Körper. Die Parapodienhöhle schließt sich ventralwärts unmittelbar an.

Musculus longissimus ventralis: Durchzieht wie die beiden dorsalen Längsstränge den ganzen Körperstamm, ist jedoch wesentlich breiter. Durch seine Ausdehnung kommen die Neuropodien weit lateralwärts zu liegen.

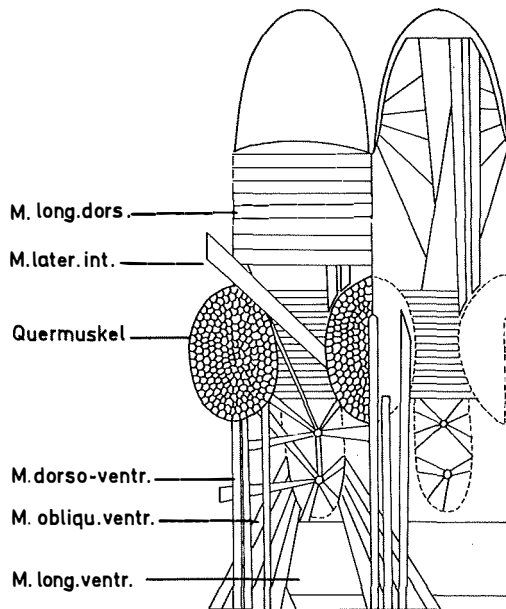
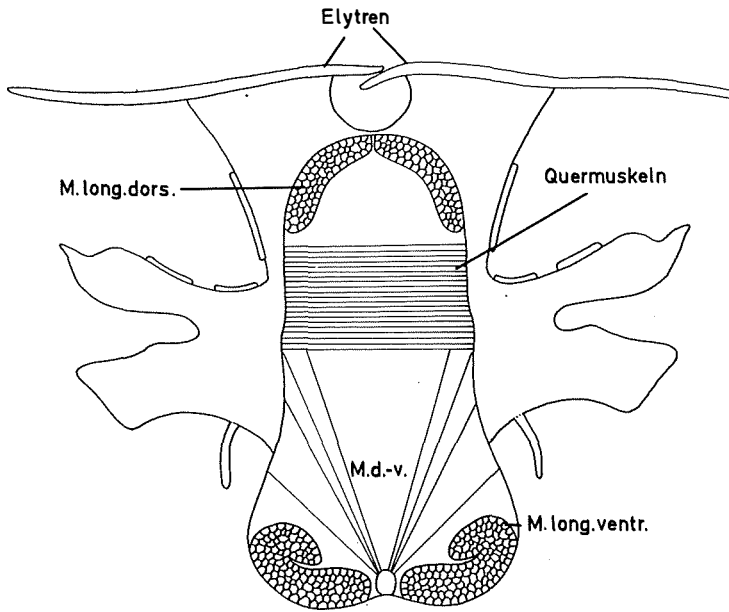
---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

Abb. 1: Muskulatur eines Segmentes von *Pontogenia chrysocoma*



Tafel 1 (zu V. Storch)



Tafel 2 (zu V. Storch)

Musculus dorso-ventralis: Aus zwei flachen, bandartigen Elementen in jedem Antimer zusammengesetzt. Der leicht divergierende Fächer — ventral direkt medial vom M. long. ventr. entspringend — greift intersegmental auf der Fascie der Mm. long. dors. II an, der zweite ist tordiert und greift direkt lateral vom M. long. dors. I in der ganzen vorderen Hälfte des Segmentes am Integument an. Der erste entspricht wohl dem M. d.-v. lateralis, der zweite dem M. d.-v. medialis von *Aphrodita aculeata*.

Musculus obliquus ventralis: Im Gegensatz zu *Aphrodita aculeata* und *Hermiona hystrix*, bei denen dieser Muskel aus drei Elementen besteht, einheitlich. Er entspringt medial vom M. long. ventr. und greift am cranialen Eingang in die Neuropodialhöhle an.

Musculus lateralis internus: Cranial und caudal gleich breites Muskelband, welches vordere und hintere Segmentgrenze an der Körperseitenwand verbindet.

Musculus lateralis externus: Etwa rechtwinklig zum M. later. int. verlaufend. Verbindet ebenfalls vordere und hintere Segmentgrenze miteinander.

Die Muskeln, welche die Aciculae bewegen, sind ebenfalls ähnlich wie bei *Aphrodita aculeata* angelegt. Sie sollen hier und bei den folgenden Arten nicht beschrieben werden, da sie nicht konstant sind.

Musculus serratus dorsalis: Dieser Strang, der cranial in jedem Segment innen am M. long. dors. II entspringt, ist einfacher ausgebildet als bei *Aphrodita aculeata*.

Dazu kommen noch einige andere Muskelstränge, die jedoch bei den gleich zu besprechenden Arten nicht vorkommen, dafür aber bei den großen Aphroditidae *A. aculeata* und *H. hystrix*.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß sich die Muskulatur der Aphroditidae sehr stark ähnelt. Die kleine *Pontogenia chrysocoma* zeigt nur geringfügige Vereinfachungen gegenüber den großen Arten. Alle im Weichboden lebenden Arten haben eine verhältnismäßig komplizierte Stammuskulatur. Größere Unterschiede betreffen die Parapodien, vor allem in der äußeren Ausgestaltung. Die Muskulatur ist jedoch noch recht ähnlich.

*Thalenessa stylolepis* WILLEY, Abb. 2a, b:

Die Muskulatur dieser Art stellt eine unter Polychaeten bislang einzigartige Konstruktion dar. Der langgestreckte, vielsegmentige Sigalionide kommt im Sand-Weichboden der Seegraswiesen des nördlichen Roten Meeres nicht selten neben Spioniden Terebelliden, Arabelliden und Euniciden vor. Der Körper ist stark kompreß und wird an der schmalsten Stelle von serial angeordneten, intersegmental angreifenden Muskeln zusammengehalten. Sie wurden in dieser Form bisher bei keinem Polychaeten gefunden. Vermutlich leiten sie sich von den Disseppiment-Muskeln ab. Entsprechende feine Stränge liegen den Septen einiger anderer Vertreter dieser Familie auf (CLARK, 1962). Abgesehen von diesen alle anderen Muskeln bei weitem an Stärke übertreffenden Stränge ist wichtig, daß die Muskulatur ansonsten stark aufgelöst erscheint. Es bleiben zahlreiche Stellen des Integumentes frei von größeren Muskeln. Das lebende Tier ist daher an manchen Stellen durchsichtig.

Musculus longissimus dorsi: Den relativ starken Strängen bleibt nur der Raum dorsal der eben geschilderten Quermuskeln. Sie entsprechen den Mm. long. dors. I von *Pontogenia chrysocoma*, der M. long. dors. II ist dagegen zurückgebildet.

Musculus longissimus ventris: Sehr stark, lateral eingefaltet.

Musculus dorso-ventralis: Drei separate Gebilde in jedem Segment, ihre lateralen Angriffspunkte liegen zwischen den Quersträngen am Integument.

---

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 2a, b: Muskulatur des Stammes von *Thalenessa stylolepis*. a. Querschnitt, b. Längsschnitt durch zwei Segmente.

*Musculus obliquus ventralis*: Zwei intersegmentale Fächer, einer in das caudale, der andere ins craniale Segment greifend und die entsprechenden Wände des Parapodiums auskleidend.

*Musculus lateralis internus*: Beide Angriffspunkte cranial verschoben. Der vordere kommt dadurch in das davorliegende Segment, der hintere greift direkt vor dem Quermuskel an.

*Mm. acicularum* und *Mm. oclusores* gehen aus Abb. 2 hervor.

So verschieden die Muskelsysteme des Aphroditiden *Pontogenia chrysocoma* und des Sigalioniden *Thalenessa stylolepis* auch zunächst erscheinen mögen, sie lassen sich als Endglieder einer semophyletischen Reihe auffassen und sind durch andere Arten fließend miteinander verbunden (STORCH, 1968). Das Kriterium der Kontinuität (REMANE, 1956) erlaubt für die Stammuskulatur eine annähernd lückenlose Homologisierung. In dieser semophyletischen Reihe stehen auch Riffbewohner mit völlig anderer Lebensweise (*Iphione muricata*, *Lepidonotus squamatus* u. a.), so daß wir feststellen können, daß die Muskulatur keine durchgreifenden Unterschiede bei Vertretern derselben Familiengruppe (Aphroditidae sens. lat.), die aber in verschiedenen Biotopen leben, aufweist. *Glycera tessellata* GRUBE, Abb. 3:

Im selben Habitat wie die letzte Art kommt dieser Glyceride vor, der zu völlig verschiedenen Typen der Fortbewegung imstande ist: Vorwärtskriechen nach Ausstülpfen des Rüssels, selten Parapodienbewegung, Vorwärts- und Rückwärtsschwimmen (STOLTE, 1932).

Die Muskulatur des Stammes ist dagegen sehr einfach ausgebildet:

*Musculus circulosus*: Jedes Segment der Glyceridae ist äußerlich zwei- oder dreigeteilt (ARWIDSSON, 1899), im vorderen Ring liegen die Parapodien. Die Teilung kommt durch die Ringmuskeln zustande, die in Dorso- und Ventromediane jedoch voneinander getrennt sind. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei den Nephthyidae und manchen Phyllodocidae.

*Musculus longissimus dorsi*: Breite, im Verlauf der Metamerenkette unterschiedlich starke Muskelbänder, die den ganzen Rumpf durchziehen.

*Musculus longissimus ventris*: Etwas stärker als *Mm. long. dors.*

*Musculus obliquus ventralis*: Zwei sehr feine Stränge, weitgehend degeneriert. Ob sie überhaupt noch eine Wirkung ausüben können, ist unsicher.

*Musculi aciculae*: Die einzige Acicula besitzt intra- und intersegmentale Muskeln. *Arabella iricolor* (MONTAGU) und *Lumbrineris fragilis* (MÜLLER), Abb. 4, 5:

Diese beiden zu den Eunicidae sens. lat. zählenden Arten, welche ebenfalls im Weichboden vorkommen können, sind durch einander ähnliche Muskelsysteme gekennzeichnet, die aber von der der anderen besprochenen Arten stark abweicht.

*Musculus longissimus dorsi*: Bei beiden Arten sind die Längsmuskeln sehr stark ausgebildet, im Vorderkörper der riffbewohnenden *Palola siciliensis* nehmen sie fast die Hälfte des Körperquerschnittes ein.

*Musculus longissimus ventris*: Noch stärker als dorsale Längsmuskeln, in der Breitenausdehnung hinter diesen zurückstehend.

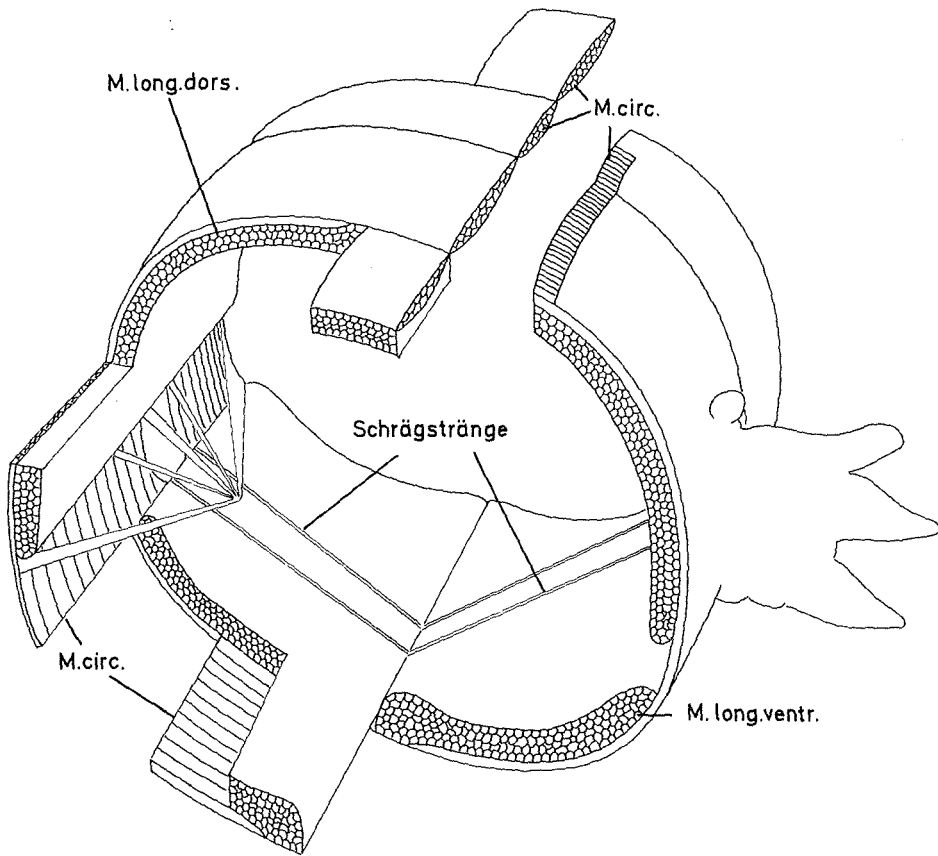
Schrägmuskeln: Eine sichere Homologisierung mit *Mm. dorso-ventr.* und *Mm. obliqu. ventr.* ist nicht möglich.

*Musculus circulosus*: Die Ringmuskulatur geht um den ganzen Körper herum. Im Bereich der Segmentgrenzen bleibt eine schmale freie Zone.

---

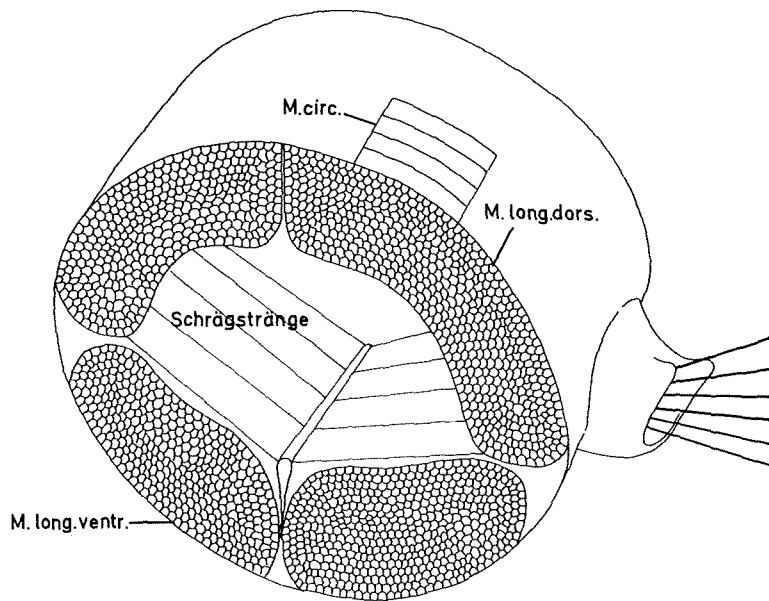
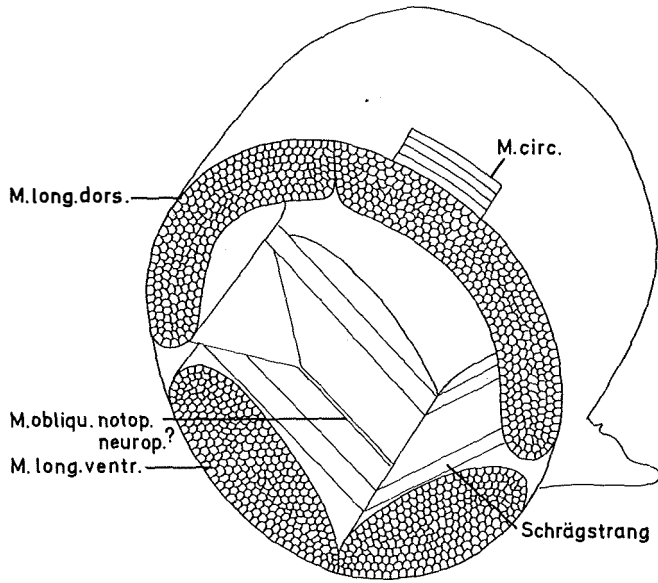
Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 3)

Abb. 3: Muskulatur eines Segmentes von *Glycera tessellata*



Tafel 3 (zu V. Storch)





Tafel 4 (zu V. Storch)

Mm. aciculae ventralis: Sie liegen distal von den Schrägsträngen (*Lumbrineris*) bzw. proximal (*Arabella*) und sind in zahlreiche feine Muskeln aufgespalten.

Musculus lateralis internus: Distal von den dorsalen Längsmuskeln liegend, in den Abbildungen nicht berücksichtigt.

Bei *Arabella iricolor* kommt noch ein Muskel hinzu, der unter den erranten Polychaeten sonst nur bei den Amphinomidæ gefunden wurde: Der M. obliquus notop. (neurop.?) verbindet Acicula und Ventromediane miteinander.

#### Diskussion

Die kurze Beschreibung der Muskelsysteme einiger erranter Polychaeten, die im Weichboden bzw. Sand-Weichboden vorkommen, hat gezeigt, daß trotz des einheitlichen Lebensraumes völlig verschiedene Lokomotionsapparate ausgebildet sind. Die komplizierte Muskulatur von *Pontogenia chrysozona* steht beispielsweise im deutlichen Gegensatz zu dem extrem einfachen Bau von *Glycera tessellata*. Interessant ist nun ein Vergleich mit anderen Arten, die, durch zahlreiche Spezialhomologien miteinander verbunden, in dieselben Gattungen oder wenigstens Familien wie die Weichbodenformen gehören, die aber andere Biotope bewohnen. Ein Vergleich der Muskulatur von *Pontogenia chrysozona* mit *Iphione muricata*, einem Polynoiden, der nach Chitonenart festgesaugt in Korallenriffen lebt, zeigt beispielsweise eine erhebliche Übereinstimmung in zahlreichen Einzelheiten (STORCH, 1968). Der Lebensraum hat also nur verhältnismäßig geringfügige Veränderungen trotz völlig verschiedener Lebensweise hervorgerufen.

Dasselbe gilt für *Glycera tessellata*, deren nächste Verwandten (Glyceridae, Goniadidae) meist im Sand- oder Weichboden leben, während aber die Phyllodocidae, mit denen sie in wesentlichen Merkmalen übereinstimmen (Architektur des Cerebralganglions, Bau der Proboscis, Solenocytenorgane, Chaetae), auch im Bau der Muskulatur die größte Ähnlichkeit aufweisen.

Die Weichboden-Eunicidae sens. lat. schließlich sind in ihrer Muskulatur von Riffbewohnern unter den Eunicidae gar nicht zu unterscheiden.

Zu den hier besprochenen erranten Weichbodenbewohnern kommt nun noch eine große Anzahl Drilomorpha, Spimorpha, Terebellomorpha etc., deren Muskulatur sehr einfach konstruiert ist und daher für eine Interpretation der Verwandtschaftsverhältnisse ungeeignet erscheint.

#### Literaturverzeichnis

- ARWIDSSON, I. (1899): Studien über die Familien Glyceridae und Goniadidae. Bergens Mus. Aarborg 11, 70 pp. — CLARK, R. B. (1962): On the structure and functions of polychaete septa. Proc. zool. soc. Lond. 138, 543—578. — FAGE, L. (1906): Recherches sur les organes segmentaires des Annelides polychètes. Ann. Sci. nat. zool. Paris 3, 261—410. — FUCHS, K. (1906): Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chaetopoden. Jena Zeits. Naturw. 42, 374—484. — GOODRICH, E. S. (1945): The study of nephridia and genital ducts since 1895. Quart. J. micr. sci. Lond. 86, 113—392. — GRAVIER, C. (1896): Recherches sur les Phyllodociens. Bull. Sci. France et Belg. 29, 293—389. — JUSSIEU, P. (1791): zit. n. REMANE. — REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 358 pp. Leipzig. — STORCH, V. (1968): Zur vergleichenden Anatomie der segmentalen Muskelsysteme und zur Verwandtschaft der Polychaeten-Familien. Z. Morph. Tiere 63, 251—342. — TSCHULOK, S. (1922): Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. 324 pp. Jen a.

---

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 4)

Abb. 4: Muskulatur eines Segmentes von *Arabella iricolor*

Abb. 5: Muskulatur eines Segmentes von *Lumbrineris fragilis*