

Pendulations-Theorie und Oligochäten, zugleich eine Erörterung der Grundzüge des Oligochäten-Systems.

Von Prof. Dr. *W. Michaelsen* (Hamburg).

Mit einer Abbildung im Text.

In seinem Werke, „Die Pendulations-Theorie“, sagt SIMROTH, daß er „die Oligochäten für die Zwecke der Pendulations-Theorie sehr wenig geeignet“ finde¹⁾. Ich würde hierzu nicht das Wort ergriffen haben, wenn SIMROTH sich mit der Feststellung dieser Tatsache begnügt hätte. Nun aber führt er dieses Versagen der Oligochäten auf eine „labile Morphologie“ zurück, die „der rationellen Systematik einen Streich“ spiele (l. c. p. 428). Da dieser Ausfall gegen das von mir ausgearbeitete System der Oligochäten²⁾ gerichtet ist, so sehe ich mich veranlaßt, zur Verteidigung des letzteren die Irrtümlichkeit der SIMROTHschen Anschauung zu erweisen.

Was SIMROTH im spezielleren unter jener „labilen Morphologie“ versteht, geht aus folgendem Satz hervor: „Die Tiere scheinen in ihren komplizierten Genitalorganen, auf die es neben den Borsten in erster Linie ankommt, sehr labil oder, wenn ich so sagen darf, flüssig und schnell umwandlungsfähig“ (l. c. p. 429). Daß diese Anschauung irrtümlich ist, geht schon aus folgender Tatsache hervor: Die drei Familien *Megascolecidae*, *Glossoscolecidae* und *Lumbricidae*, die zusammen mit der kleinen Familie *Moniligastridae* gemeiniglich als Regenwürmer (im Gegensatz zu den limicolen Oligochäten) bezeichnet werden, und ihrer Artenzahl nach mehr als drei Viertel sämtlicher Oligochäten ausmachen, haben den gemeinsamen Charakter: „Ein Paar Ovarien im 13. Segment, zwei oder ein Paar Hoden im 10. und 11. Segment oder in einem derselben.“ Dieser Charakter erleidet in der großen Zahl von Arten (zurzeit bereits mehr als 1000) nur eine einzige Ausnahme (*Enantiodrilus Borellii* COGN. mit zwei Paar Ovarien im 12. und 13. Segment, wie wir sehen werden, eine Rückschlagsform). Dieser Charakter ist seit dem ersten Auftreten der ältesten Glieder dieser Familiengruppe durch lange geologische Perioden konstant geblieben (jener einzeln dastehende Rückschlag in die phyletisch ältere Form kann unser Urteil über diese Konstanz nicht trüben), und

¹⁾ SIMROTH, Die Pendulations-Theorie; Leipzig, 1907, p. 429.

²⁾ W. MICHAELSEN, Die geographische Verbreitung der Oligochäten; Berlin, 1903.

zwar nach ARLDT¹⁾, dem ich hierin durchaus zustimme, mindestens seit dem Keuper, in dem die Stammgattung dieser Familiengruppe, *Notiodrilus* (jetzt *Eodrilus* genannt), ihre weltweite Verbreitung erfuhr. Angesichts einer derartigen Konstanz innerhalb der größten Gruppe kann wohl von einer Labilität dieser Charaktere im allgemeinen nicht die Rede sein. Ich hätte die hervorragende Stabilität eines durch die Geschlechtsorgane gegebenen Charakters noch deutlicher zeigen können, wenn ich mich auf die weiblichen Gonaden beschränkt hätte. Während die Zahl und Lage der Ovarien im 13. Segment in dieser Gruppe sehr stabil ist, zeigt die Zahl und Lage der Hoden ja bereits eine gewisse Verschiedenheit infolge verschiedener Reduktion der ursprünglichen Zweizahl der Paare (Verlust des vorderen oder des hinteren Paares bei einem Teil der Gattungen oder Arten), eine Verschiedenheit, die aber durch eine ganz bestimmte, in der Urform gegebene Grenze beschränkt ist. Ich habe diese Hoden-Anordnung mit angeführt, da ich gerade die verschiedene Wertigkeit der verschiedenen durch die Geschlechtsorgane gegebenen Charaktere demonstrieren will. Ein wohl gegliedertes System bedarf dieser verschiedenen systematischen Wertigkeiten. Während die höheren systematischen Kategorien (Familien und Familiengruppen) nur durch verhältnismäßig sehr stabile Charaktere gekennzeichnet werden, brauchen wir für die mittleren Kategorien (etwa die Gattungen) minder konstante, für die niederen Kategorien (Arten und Varietäten) leicht abänderbare, labile Charaktere. Ein absolut stabiler Charakter wäre für systematische Zwecke gar nicht verwertbar, da eben die verwandtschaftliche bzw. systematische Gliederung nur bei einer Änderung des Charakters zum Ausdruck kommt. Also auch die Charaktere höchster Kategorie (Familien-Charaktere) dürfen nicht als absolut starr angesehen werden. Für jede der phyletisch jüngeren Familien bzw. Familiengruppen muß einmal in weit zurückliegender Zeit der Fall eingetreten sein, daß der jetzt so sehr stabil erscheinende Haupt-Familiencharakter eine Periode der Labilität durchmachte, eben jene Zeit der Familien-Sonderung, als jener Charakter zum ersten Male auftrat bzw. sich durch Änderung eines früher vielleicht auch sehr stabilen, aber plötzlich labil werdenden älteren Charakters entwickelte. Ist es so sehr verwunderlich, daß ein solches Labilwerden eines im allgemeinen sehr stabilen Charakters vereinzelt auch jetzt einmal vorkommt? Berechtigen diese ganz vereinzelt auftretenden Schwankungen, im allgemeinen von einer labilen Morphologie zu reden? Der dem System gemachte Vorwurf, daß es sich auf eine labile Morphologie aufbaue, ist um so weniger berechtigt, als es in gerechter Würdigung dieser vereinzelt auftretenden Schwankungen gerade von einer systematischen Ab-

¹⁾ ARLDT, Die Ausbreitung der terricolen Oligochäten im Laufe der erdgeschichtlichen Entwicklung des Erdreliefs. In: Zool. Jahrb., Syst., 26. Bd., 1908.

sonderung dieser abweichenden Formen absieht. Ja, wenn wir z. B. für die drei Arten *Buchholzia appendiculata* (BUCHHOLZ), *Marionina sphagnetorum* (VEJD.) und *M. glandulosa* (MICHLN.) eine besondere Familie bildeten, weil sie in der Lage der Gonaden von dem Gros der Enchyträiden abwichen, könnte man von einer unrationellen Systematik reden, die sich auf labiler Morphologie aufbaue; ebenso, wenn wir den oben erwähnten *Enantiodrilus Borellii* seiner zwei Ovarien-Paare wegen nun zu den Haplotaxiden stellten. Das aber entspricht doch gar nicht der im modernen System befolgten Methode. Die Familie der Glossoscoleciden ist nicht aufgestellt nach einer bestimmten Gruppe von Charakteren (darunter „Ovarien ein Paar im 13. Segment“). Diese Familie ist aufgestellt, da sie sich ihrer Morphologie und ihrer geographischen Verbreitung nach dem logisch prüfenden Oligochätologen als eine verwandtschaftliche Einheit darstellte. Erst nachträglich ist dann durch Herauslesung der gemeinsamen Charaktere die Diagnose der Familie festgestellt worden, und schwierig genug war das, da eben jener geringen Abweichungen wegen selbst die stabilsten Charaktere nicht immer ohne Ausnahme-Bestimmung in der Diagnose verwendet werden konnten. Wir Oligochätologen hätten uns die Sache sehr erleichtern können, wenn wir nicht gerade ein rationelles, auf wirklicher Blutsverwandtschaft beruhendes System schaffen wollten.

Zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Oligochäten-Familien bzw. zur festeren Begründung des von mir entworfenen Stammbaumes der Oligochäten mag das Folgende dienen, eine Weiterführung der oben begonnenen Erörterung über die Grundzüge des Systems durch die ganze Reihe der Oligochäten-Familien hindurch. Diese Erörterung mag zugleich des weiteren zeigen, daß es sich hier um ein durchaus rationelles System handelt.

An die oben erwähnten drei Familien *Megascolecidae*, *Glossoscolecidae* und *Lumbricidae* schließt sich zunächst die durchaus einheitliche Familie der *Moniligastridae* an, hauptsächlich charakterisiert durch die Lage und Mehrzahl der Muskelmagen, die Gestaltung des männlichen Geschlechtsapparates und andere Eigenheiten. Die Stammform dieser Familie, *Desmogaster*, stimmt in der Anordnung der Gonaden mit jenen drei Familien überein. Da jedoch dieser Charakter innerhalb der Familie *Moniligastridae* eine gewisse Labilität erkennen läßt, so ist er nicht in die Diagnose der Familie aufgenommen worden. Es hat hier nämlich zugleich mit einer Reduktion der Hodenzahl, wie sie auch bei den übrigen drei Familien vielfach vorkommt, eine Verschiebung des ganzen Geschlechtsapparates (mit Ausnahme der Samentaschen) sowie anderer Organe des Vorderkörpers (der herztartigen Transversalgefäße) nach vorn hin stattgefunden, bei der Gattung *Eupolygaster* um ein Segment, bei den Gattungen *Drawida*

und *Moniligaster* um zwei Segmente. Ob die Familie der Moniligastriden ein Parallelzweig oder ein Seitenzweig einer jener drei anderen Familien ist, entzieht sich einstweilen unserer Beurteilung. Die Stellung der Samentaschen, übereinstimmend mit der bei der Stammform der *Megascolecidae* (früher *Notiodrilus*, jetzt *Eodrilus* genannt), spricht für einen engeren Zusammenhang mit dieser Familie. Eine engere Beziehung zeigen andererseits die Familien *Glossoscolecidae* und *Lumbricidae* zueinander; doch habe ich bisher keine Anhaltspunkte für eine genaue Aneinanderfügung dieser Familien mit den Megascoleciden finden können. Durchaus sichergestellt erscheint mir dagegen der gemeinsame Ursprung dieser vier Familien.

Diese vier Familien¹⁾, die Gesamtheit der Regenwürmer, früher als Familie der *Terricolae* (ROSA) zusammengefaßt, besitzen in den gemeinsamen Charakteren ihres Geschlechtsapparates Eigentümlichkeiten, die sie in Gegensatz zu den meisten bzw. zu allen Familien der limicolen Oligochäten stellen. Das ist zunächst die Zahl und Anordnung der Gonaden sowie der hier nicht weiter mit erwähnten, zu den Gonaden in Korrelation stehenden Ausführapparate, Samentrichter, Eitrichter usw. Während wir bei den anscheinend phyletisch älteren *Aeolosomatidae*, *Naididae*, *Phreodrilidae*, *Tubificidae* und *Enchytraeidae* ansichtslos ein Paar Hoden und in dem auf das Hoden-Segment direkt folgenden Segmente ein Paar Ovarien antreffen, finden wir bei den oben aufgeführten, anscheinend phyletisch jüngeren Familien vielfach eine Verdoppelung der Hoden-Paare (Hoden im 10. und 11. Segment) und fast stets eine Diskontinuität in der Anordnung: Mit Ausnahme von *Enantiodrilus Borellii* COGN., 12. Segment ohne Gonaden, Ovarien im 13. Segment, zwei oder drei Segmente hinter dem letzten bzw. dem einzigen Hoden-Paare. Diese Diskontinuität gewährt uns einen Fingerzeig, in welcher Richtung wir die Stammform dieser Familien zu suchen haben. Die Diskontinuität ist zweifellos durch den Wegfall eines Teiles der mittleren Gonaden entstanden. Wie die Hoden noch jetzt in vielen Gruppen in der Zweizahl der Paare (im 10. und 11. Segment) auftreten und offenbar nur durch Wegfall des vorderen oder des hinteren Paares auf ein einziges Paar (im 10. oder 11. Segment) reduziert wurden, so waren bei der Stammform zweifellos auch die Ovarien in zwei Paaren, im 12. und 13. Segment, vorhanden, und sind schon bei der Entstehung dieser Familien durch Wegfall des vorderen Paares auf das eine Ovarien-Paar im 13. Segment reduziert, damit die auffallende Diskontinuität in der Anordnung der Gonaden hervorruhend. *Enantiodrilus Borellii* COGN. mit Ovarien im 12. und 13. Segment, im übrigen ein typischer, einer hochspezialisierten Gruppe angehörender Glossosco-

¹⁾ Die kleine Familie *Alluroididae* mit der einzigen Art *Alluroides Pordagei* BEDD., die sich an diese Familien-Gruppe anschließt, lasse ich hier unberücksichtigt, da ihr Zusammenhang mit derselben noch unklar ist.

lecide, stellt sich hiernach als eine Rückschlagsform dar. Als Stammform dieser Familien können aber nur die *Haplotaxidae* angesehen werden, bei denen stets zwei Paar Hoden im 10. und 11. Segment und vielfach zwei Paar Ovarien im 12. und 13. Segment liegen (*Haplotaxis gordioides* G. L. HARTM., *Pelodrilus hologynus* MICHLSEN. u. a.). Interessant ist die Tatsache, daß auch die Haplotaxiden schon vielfach eine Reduktion der Ovarien-Mehrzahl aufweisen, aber eine Reduktion, die einen anderen Weg einschlägt als bei den terricolen Familien, insofern das hintere Ovarien-Paar schwindet und somit die Kontinuität in der Anordnung der Gonaden gewahrt bleibt. (Bei *Pelodrilus violaceus* BEDD. und anderen: zwei Paar Hoden im 10. und 11. Segment, ein Paar Ovarien im 12. Segment.) Die Haplotaxiden schließen sich auch in anderen morphologischen Hinsichten enger als andere limicole Familien an die terricolen Familien an, so durch die unten noch eingehender zu erörternde lumbricine Borsten-Anordnung sowie durch das erste Auftreten eines allerdings hinten und vorn noch nicht scharf begrenzten Muskelmagens (z. B. bei *Haplotaxis gordioides* G. L. HARTM.).

Wir können durch die Eigenheiten der Gonaden-Anordnung den Ursprung dieser höheren Familien noch weiter in die Gruppe der limicolen Familien hinein verfolgen. Die einzige limicole Familie, die neben den Haplotaxiden eine Verdoppelung der Gonaden-Paare aufweist, ist die Familie *Lumbriculidae*, die sich wiederum auch durch die lumbricine Borsten-Anordnung an die Haplotaxiden und die übrigen höheren Familien anschließt. Da es kaum anzunehmen ist, daß ein solch sonderbarer Charakter wie die Verdoppelung der Gonaden-Paare sich mehr als einmal in der Ordnung der Oligochäten entwickelt habe (das erneute Hervorgehen zweier Ovarien-Paare bei *Enantiodrilus* aus dem Reduktionszustand des einzigen Ovarien-Paares ist als Rückschlag, nicht als Neubildung, anzusehen), so dürfen wir die Lumbriculiden als die Schöpfer dieses für die sämtlichen höheren Oligochäten so bedeutsamen Charakters ansehen. Ich muß hierzu jedoch bemerken, daß nicht allein diese vielleicht anfechtbare Anschauung maßgebend für die Annahme ist, daß die Haplotaxiden usw. aus Lumbriculiden hervorgegangen seien.

Die kleine Familie der Lumbriculiden, ca. 30 Arten enthaltend, scheint in ihrem Geschlechtsapparat tatsächlich sehr labil zu sein, und sie war es, die den Anlaß zu der irrtümlichen Anschauung von der labilen Morphologie der Oligochäten gab. Es sind hier aber zwei verschiedene Arten der Labilität streng auseinanderzuhalten, eine recente Labilität, die wir an recenten Arten direkt beobachten können, und eine vorzeitliche, die nur noch in der Verschiedenheit der im speziellen aber konstanten, wieder stabil gewordenen Charaktere der Gattungen oder Arten zum Ausdruck kommt. Eine recente Labilität zeigt in hervorragendem Maße

Lumbriculus variegatus (MÜLL.), jene Art, deren Variabilität neuerdings von MRAZEK¹⁾ eingehend behandelt ist. Es ist bedauerlich, daß diese verdienstvollen Ausführungen MRAZEKS so mißverstanden werden konnten, wie es von seiten SIMROTHS geschah; sagt doch MRAZEK ausdrücklich: „Die Verhältnisse des Geschlechtsapparates pflegen sonst bei den Oligochäten sehr stabil, an ganz bestimmte Körpersegmente usw. gebunden zu sein.“ *Lumbriculus variegatus* steht, soweit wir wissen, in der Labilität seines Geschlechtsapparates einzig da. Bei dieser Art ist aber auch jegliche Regelmäßigkeit der Zahl und Anordnung der Geschlechtsorgane, vielfach sogar die Korrelation zwischen den verschiedenen Organen, gestört. Es handelt sich hier aber wahrscheinlich um eine ganz junge Eigenart; denn einem solch schwankenden Zustand in der Anordnung der Begattungsorgane kann keine lange Dauer zugemutet werden, hängt doch die Sicherheit der Begattung von einer exakten Korrelation der bei der Begattung in Kontakt tretenden Organe, also von einer bestimmten Regel in deren Stellung, ab. Auch das Auftreten so vieler überflüssiger Organe, die zum Teil der mangelnden Korrelation wegen überhaupt nicht in Funktion treten können, ist ein Zustand, der sich auf längere Dauer nicht halten können. Es ist anzunehmen, daß sich aus diesem Wirrsal mit der Zeit wieder ein harmonischer Zustand herausentwickelt. Tritt doch bei *L. variegatus* anscheinend schon jetzt der Zustand ein, daß die Tiere einer bestimmten Lokalität nach einem ganz bestimmten Modulus hinneigen (gemeinsame Besonderheit der von einer Lokalität stammenden Untersuchungsobjekte WENIGS²⁾). Mutmaßlich ist der Zeitpunkt nicht mehr fern, in dem diese Art in Lokalrassen zerfallen sein wird, derart, wie wir sie jetzt von *Lamprodrilus satyriscus* MICHLSEN. im Baikalsee finden, voneinander unterschieden durch bestimmte Anordnungsweisen des Geschlechtsapparates bei sonst gleicher Organisation. Der schwankende Zustand bei *Lumbriculus variegatus* steht, wie MRAZEK, wenn ich nicht irre, schon angibt, mutmaßlich mit der bei dieser Art vorherrschenden ungeschlechtlichen Vermehrung durch Teilung, mit einem Verlust der Mneme, zusammen. Finden wir doch häufig derartige Unregelmäßigkeiten und dabei zugleich ein Auftreten überzähliger Organe bei Tieren, bei denen infolge gewisser Mißbildungen am Vorderende der numerische Charakter der Segmente unsicher geworden, die Mneme in Verlust geraten ist. Ich erinnere mich eines Exemplares von *Chilota patagonica* (KINB.), von Prof. PLATE bei Corral gesammelt, bei dem am Vorderkörper eine spiralförmige Mißbildung der Segmente zu konstatieren war, und bei dem in-

¹⁾ AL. MRAZEK, Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus* GR.; in: Zool. Jahrb., Anat. Ontogenie, 23. Bd., 1906.

²⁾ J. WENIG, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus* GRUBE; in: Sb. böhm. Ges. Wiss., Jg. 1902. — AL. MRAZEK, l. c. p. 450, 451.

folgedessen eine Segmentzählung in verschiedenen Linien verschiedene Resultate ergab. Bei diesem Stück waren nun nicht nur die beiden männlichen Poren an verschiedenen Segmenten, sondern an einer Seite überhaupt in Mehrzahl ausgebildet. Allerdings stand nur der vorderste Porus dieser Seite mit einem Samenleiter in Verbindung; aber Prostaten und Penialborsten, die normale Ausstattung der distalen Enden des männlichen Ausführapparates, waren auch bei diesen überzähligen, rudimentären männlichen Poren ausgebildet. Ich habe auf die Erörterung derartiger überzähliger Organe noch zurückzukommen. Aber auch diese Eigenheit der vorherrschenden ungeschlechtlichen Vermehrung durch Teilung scheint mir ein ziemlich junger Charakter von *Lumbriculus variegatus* zu sein. Dafür spricht meiner Ansicht nach die offenbare Gesetzlosigkeit dieser Teilungsvorgänge; ist es doch noch nicht einmal ganz sichergestellt, ob es sich hierbei um einen normal eintretenden, im Charakter des Tieres begründeten Vorgang, oder um eine gelegentliche Zerstückelung infolge zufällig und von außen kommender Reize handelt (ich neige übrigens der von WAGNER vertretenen ersteren Anschauung zu). Jedenfalls ist *Lumbriculus variegatus* in Hinsicht dieser Teilungsvorgänge noch weit hinter den Naididen zurück, bei denen eine strenge Gesetzmäßigkeit in diesen Vorgängen sich ausgebildet hat, und bei denen zugleich auch die Anordnung der Geschlechtsorgane wieder einem strengen Gesetz folgt. Den Teilungsvorgängen der Naididen liegt zweifellos ein phyletisch sehr alter Charakter zugrunde.

Eine solche Labilität des Geschlechtsapparates, wie wir sie bei *Lumbriculus variegatus* sehen, kennen wir von keinem anderen Oligochäten, auch von keinem anderen Lumbriculiden. *L. inconstans* (FR. SMITH) mag sich bei näherer Untersuchung als ein zweites Beispiel herausstellen. *Lamprodrilus satyriscus* MICHLSEN., den MRAZEK als weiteres Beispiel anführt, ist, wie schon oben erwähnt, bereits insofern konsolidiert, als die verschiedenen Lokalrassen stabil erscheinen. Die übrigen Lumbriculiden scheinen im Geschlechtsapparat vollkommen stabil zu sein. Ich habe Hunderte von *Lamprodrilus*-Stücken untersuchen können und habe, abgesehen von dem oben erwähnten im ganzen abweichenden *L. satyriscus*, keine einzige individuelle Abweichung von der für die Gattung charakteristischen Anordnung der Geschlechtsorgane (soweit sie sich äußerlich erkennen läßt) finden können. Ebenso war es bei zahlreichen Stücken der *Telescolex*-, *Styloscolex*- und *Stylodrilus*-Arten sowie bei anderen Lumbriculiden-Gattungen, die mir allerdings stets nur in wenigen Stücken vorlagen.

Es herrschte aber nicht immer diese Stabilität in dem Geschlechtsapparat der überwiegenden Mehrzahl der Lumbriculiden-Gattungen. Die Betrachtung des *Lamprodrilus satyriscus*, der vielleicht noch vor sehr kurzer Zeit in der Anordnung des Geschlechtsapparates sehr labil war,

jetzt aber zu Lokalrassen stabilisiert zu sein scheint, führt uns zu einer anderen Art Labilität hinüber, zu der vorzeitlichen Labilität. Die gemeinsame Stammform, aus der die in der Anordnung des Geschlechtsapparates voneinander abweichenden Lumbriculiden-Gattungen entsprossen sind, muß einmal, d. i. in grauer Vorzeit, eine derartige Periode der Labilität durchgemacht haben, wie sie jetzt für *Lumbriculus variegatus* eingetreten ist. Auf diese in weit zurückliegender geologischer Periode bei einem Lumbriculiden auftretende Labilität ist die Verschiedenheit in der Anordnung der Geschlechtsorgane bei den verschiedenen Lumbriculiden-Gattungen zurückzuführen. Es ist nun allerdings fraglich, aber für unsere Erörterung zugleich auch ganz belanglos, ob die Entstehungen dieser auf verschiedener Anordnung der Geschlechtsorgane beruhenden Gattungscharaktere sämtlich auf eine einzige vorzeitliche Periode der Labilität zurückzuführen sind, oder ob vielleicht mehrmals innerhalb dieser Familie derartige Perioden der Umbildung eingetreten sind. Die Betrachtung der beiden *Lumbriculus*-Arten (*L. variegatus* und *L. inconstans*) sowie des *Lamprodrilus satyriscus* macht das letztere beinahe wahrscheinlich. Sicher ist jedenfalls, daß sich ein Teil der Gattungen seit langer geologischer Periode wieder konsolidiert hat; sind sie doch seit jener Zeit in mehrere, z. T. in eine beträchtliche Zahl von Arten gespalten, die in der Anordnung des Geschlechtsapparats vollkommen übereinstimmen, die also diesen Charakter als etwas Festes von ihrem gemeinsamen Ahnen, der Urform der Gattung, überkommen haben.

Suchen wir nun festzustellen, welche der rezenten Formen die Charaktere der Lumbriculiden-Urform beibehalten hat, mit anderen Worten, welche rezente Gattung als Repräsentant der Urform anzusehen ist, so können wir uns durch folgende Überlegung leiten lassen: In keiner der Familien, die wir als phyletisch älter als die Familie der Lumbriculiden ansehen könnten, ist je eine Duplizität der Gonaden-Paare nachgewiesen worden. Bei diesen Familien, den Aeolosomatiden, Naididen, Phreodriliden, Tubificiden, Enchytraeiden und Discodriliden, findet sich ausnahmslos die Einpaarigkeit bzw. Einzahl der Gonaden und ihrer Ausführapparate sowie eine kontinuierliche Anordnung der Gonaden (d. i. in zwei direkt aufeinander folgenden Segmenten). Die Duplizität der Gonaden-Paare und der Ausführapparat-Paare ist eine Besonderheit eines Teiles der Lumbriculiden und sämtlicher aus den Lumbriculiden entsprossenen phyletisch jüngeren Oligochäten-Familien, von den Haplotaxiden an aufwärts, z. T. allerdings bei diesen letzteren infolge nachweisbarer Reduktion wieder verloren gegangen. Es ist demnach zu vermuten, daß diese besondere Bildung zuerst innerhalb der Familie der Lumbriculiden oder bei ihrer Urform entstanden sei. Fraglich ist nun, ob dieser Charakter vor der Absonderung sämtlicher jetzt noch

existierender Gattungen auftrat oder erst nach Absonderung gewisser Gattungen mit dem ursprünglichen einfachpaarigen Apparat, mit andern Worten, ob bei einzelnen Gattungen mit durchaus einfachpaarigem Geschlechtsapparat, etwa bei *Teleuscolex*, diese Einfachpaarigkeit ursprünglich ist, oder sekundär durch Reduktion eines doppelpaarigen Apparats erworben.

Diese Frage ist zurzeit wenigstens nicht zu beantworten, jedenfalls nicht, soweit sie die Gattungen *Teleuscolex* und den nahe verwandten *Agriodrilus* sowie die Gattung *Styloscolex* betrifft. Die Arten dieser Gattungen zeigen keine Spur irgend welcher Reduktion. Das aber ist noch kein genügender Grund zu der Annahme, daß hier die Einfachpaarigkeit des Geschlechtsapparates etwas Ursprüngliches sei, denn wir kennen Fälle, bei denen sicherlich durch Schwund eines der bei nahe verwandten Formen vorhandenen Doppelpaare eine vollkommene Einfachpaarigkeit wieder neu erworben ist. Bei vielen Lumbriculiden-Gattungen läßt sich die Einfachpaarigkeit gewisser Geschlechtsorgane sicher als Reduktionserscheinung nachweisen. Wenn der Geschlechtsapparat in gewissen Teilen eine Doppelpaarigkeit aufweist, in anderen, hiermit in Korrelation stehenden Teilen einfachpaarig ist, so schließe ich hieraus, daß die Einfachpaarigkeit dieser Teile durch Reduktion entstanden sei, mit um so größerer Sicherheit, wenn wir daneben eine nahe verwandte Gattung (in diesem Falle *Lamprodrilus*) sehen, bei der die Doppelpaarigkeit rein durchgeführt ist. Betrachtet man z. B. die *Rhynchelmis*-Arten und -Formen (Zinkographie p. 167!), so sieht man in der Reihe *Lamprodrilus* — *Rhynchelmis limosella* HOFFM. — *Rh. brachycephala* var. *bythia* MICHLSEN. — *Rh. brachycephala* f. *typica* MICHLSEN. die Rückbildung des einen Paares des männlichen Geschlechtsapparates geradezu vor sich. *Rh. limosella* besitzt noch sämtliche Teile des doppelpaarigen *Lamprodrilus*-Apparates; doch haben bei ihr die Samenleiter des vorderen Paares ihre Atrien im Stich gelassen, um zusammen mit den Samenleitern des hinteren Paares in die Atrien des hinteren Paares einzumünden. [Die Atrien des vorderen Paares sind bei dieser Art median verschmolzen; sie sind von VEJDOVSKY in Verkennung ihres morphologischen Charakters als Kopulationsdrüse bezeichnet. Ob diese verlassenen Atrien nun auch funktionslos geworden sind, oder ob ihnen nach Verlust der ursprünglichen Hauptfunktion eine Nebenfunktion geblieben ist, muß zurzeit dahingestellt bleiben. Der Umstand, daß sich diese verlassenen Atrien in der ganzen *Rhynchelmis*-Reihe gehalten haben, deutet darauf hin, daß ihnen nicht jede Funktion genommen sei.] Bei *Rh. brachycephala bythia* ist das vordere Paar der Hoden geschwunden und mit ihm die überflüssig gewordenen Samentrichter des vorderen Paares, während die Samenleiter des vorderen Paares als Blindschläuche, die vorn am Dissepiment 9/10

(ihrem Samentrichter-Dissepiment) enden, erhalten geblieben sind. Bei *Rh. brachycephala typica* ist die Reduktion noch weiter gegangen, insofern die rudimentären Samenleiter des vorderen Paares gar nicht mehr ihr ursprüngliches Samentrichter-Dissepiment erreichen, sondern frei im 10. Segment enden. [Bei den beiden Formen der *Rh. brachycephala* sind die verlassenen Atrien des vorderen Paares paarig geblieben, nicht unpaarig geworden wie bei *Rh. limosella*.] MRAZEK (l. c. p. 456) will als nachweisbare Reduktion nur die Fälle gelten lassen, wo ein paariges Organ durch Reduktion unpaarig geworden ist. MRAZEK ist hierin meines Erachtens zu streng. Ich glaube auch nicht, daß MRAZEK seine Ansicht über die Reduktionserscheinungen nach eingehender Prüfung der *Rhynchelmis*-Verhältnisse aufrechterhalten würde. Hier liegt die Sache doch ganz klar vor uns. Zugleich mag dieser Fall (zusammen mit anderen, oben angeführten) zeigen, daß wir doch manchmal recht wohl die Richtung erkennen können, in der eine gewisse Entwicklung vor sich gegangen ist. MRAZEKS „überall“, bezüglich auf den Satz: „man sieht eine Entwicklungsreihe, aber weiß nicht, welches Ende das vordere, ältere, welches das hintere ist“ (l. c. p. 455), läßt sich glücklicherweise durchaus nicht aufrechterhalten. MRAZEK muß mich übrigens mißverstanden haben. So weit, wie er es darstellt, bin ich nie gegangen. Ich habe nie behauptet, daß die Maximal-Anzahl der Organe für die Konstruierung der mutmaßlichen Ahnenform maßgebend sei. Ich habe sehr wohl das Auftreten überzähliger Organe in Rechnung gezogen. Als sichere Reduktionsformen habe ich nur die bezeichnet, bei denen noch Spuren des zurückgebildeten einen Organpaares übrig geblieben, so die *Rhynchelmis*-, *Stylodrilus*-, *Trichodrilus*-Formen und ähnliche. Zu diesen Reduktionsformen mußte ich fraglicherweise auch *Lumbriculus variegatus* rechnen; denn nach der VEJDOVSKYSchen Darstellung besaß diese Art neben einem vollständigen Paar männlicher Ausführapparate das Rudiment eines zweiten Paares, VEJDOVSKYS Kopulationsdrüse, die ich nach dem Vergleich mit *Rhynchelmis* nur für ein verlassenes Atrium des vorderen Paares ansehen konnte. Nach dem Erscheinen der zitierten MRAZEKSchen Arbeit klärt sich die Frage allerdings, und jene sogenannte Kopulationsdrüse enthüllt sich als überzähliges Atrium. Im übrigen aber kann die erweiterte Kenntnis über die Geschlechtsverhältnisse von *Lumbriculus variegatus*, die wir MRAZEK verdanken, meine Ansicht über diese Reduktionserscheinungen nicht ändern. Diese Art zeigt in ihrer bedeutenden Variabilität ganz besondere Verhältnisse, die für die Beurteilung der Artbildungs-Verhältnisse von ganz bedeutendem Werte sind. Aber wir können die übrigen Lumbriculiden nicht mit dieser in der Jetztzeit variablen Art auf eine Stufe stellen. Bei den meisten übrigen Lumbriculiden, den *Rhynchelmis*-, *Stylodrilus*-, *Trichodrilus*-Arten usw., liegen die Verhältnisse aber ganz anders;

diese sind in ihrem Zustand teilweiser Reduktion artlich, ja meist generisch, durchaus konstant, soweit wir wissen.

Ich bin in meinen Betrachtungen dieser Reduktionsverhältnisse dann noch einen Schritt weiter gegangen. Von *Rhynchelmis brachycephala* ausgehend, sagte ich mir, daß es kein morphologisch sehr bedeutsamer Vorgang sei, wenn nun die rudimentären, Samentrichter-losen Samenleiter des vorderen Paares und die verlassenen, ihrer Hauptfunktion enthobenen Atrien des vorderen Paares ganz schwänden. Es würde dann ein Zustand des männlichen Geschlechtsapparates eintreten, der mit dem ursprünglich einfachpaarigen Apparat durchaus übereinstimmte. Ich zog aus dieser Betrachtung den Schluß, daß vielleicht auch gewisse Lumbriculiden mit durchaus einfachpaarigem Geschlechtsapparat nur Reduktionsformen seien, deren Ahnen einen doppelpaarigen Geschlechtsapparat besessen haben mögen. In der Beschränkung durch „vielleicht“ ist gegen diese Schlußfolgerung sicherlich nichts einzuwenden. Bei den meisten Gattungen, so bei *Teleuscolex*, habe ich die Frage, ob die Einfachheit des Geschlechtsapparats ursprünglich oder durch Reduktion sekundär wieder erworben sei, unbeantwortet gelassen. Abgesehen von dem oben erörterten *Lumbriculus* habe ich nur bei einer Form mit einfachpaarigem Geschlechtsapparat die Vermutung ausgesprochen, daß sie eine Reduktionsform sei, nämlich bei *Eclipidrilus asymmetricus* (FR. SMITH), dessen Art-Genossen nachweislich Reduktionsformen sind. Man darf sich übrigens bei der Beurteilung dieser Reduktionsverhältnisse nicht auf die Betrachtung der Lumbriculiden beschränken. Bei der Sichtung des weiten Gebietes der Oligochäten sehen wir in den verschiedensten Gruppen und in der verschiedensten Weise die Doppelzahl der Geschlechtsorgan-Paare, der Gonaden- und der Ausführapparate, sowie auch der mit den letzteren in Korrelation stehenden Samentaschen, durch teilweisen oder vollständigen Schwund eines Paares auf die Einzahl der Paare reduziert. So schwand sehr bald wieder eines der beiden Ovarien-Paare (das vordere bei allen terricolen Familien mit Ausnahme der einen *Enantiodrilus*-Art — Rückschlag! —, das hintere bei einem Teile der Haplotaxiden), so schwand auch bei vielen terricolen Gruppen eines der beiden Hoden-Paare (das vordere bei *Maheina* u. a., das hintere bei *Chilota* u. a.) und gleichzeitig mit diesen Gonaden die mit ihnen in Korrelation stehenden Ausführapparate. So entwickelte sich durch Reduktion des acanthodrilinen Geschlechtsapparates, durch Schwund des hinteren Paares der Prostata-Organe, der microscoleine (*Yagansia*, *Rhododrilus*, *Ocnerodrilus* usw.), durch Schwund des vorderen Paares der balantine Geschlechtsapparat (*Balanta*, *Holoscolex*). An allen Ecken und Enden sehen wir diesen eigentümlichen, auf die Lumbriculiden zurückzuführenden, in seiner Eigenart noch lange nicht genug gewürdigten Doppelapparat

wieder in den einfachen zurückfallen. Erstaunenswert ist meines Erachtens nur, wie zäh in manchen Entwicklungslinien an der Doppelbildung festgehalten wird, zumal an der Doppelung der männlichen Gonaden. Wohl selten ist eine morphologische Bildung in Hinsicht der weiteren systematischen Gliederung so bedeutsam geworden wie diese Verdoppelung der Geschlechtsapparate bei den Lumbriculiden mit ihren Folgeerscheinungen der verschiedensten Reduktionen, der häufig mit diesen Reduktionen auftretenden Korrelationsstörungen und der wiederum durch diese Korrelationsstörungen veranlaßten Vermehrung gewisser Organe (z. B. Vermehrung der Samentaschen-Zahl in der Megascolecinen-Reihe).

Die Frage nach der Urform der Lumbriculiden muß leider nach wie vor unbeantwortet bleiben, da wir, wie die obigen Erörterungen zeigen, nicht wissen, ob der einfachpaarige Geschlechtsapparat von *Teleuscolex* u. a. primär oder sekundär ist. Sicher ist meiner Ansicht nach nur, daß alle Lumbriculiden mit nachweisbar reduziertem Doppel-Apparat (wahrscheinlich auch deren Gattungsgenossen mit einfachpaarigem Geschlechtsapparat — *Eclipidrilus asymmetricus*) und in der Folge alle phyletisch jüngeren Oligochaeten von den Haplotaxiden aufwärts von Lumbriculiden mit vollständig doppelpaarigem Geschlechtsapparat, also von normalen *Lamprodrilus*, abstammen¹⁾. Die neben diesen normalen *Lamprodrilus* entdeckte Art mit drei- oder vierfachpaarigem männlichen Geschlechtsapparat, *L. satyriscus*, kommt für diese Frage sicher nicht in Betracht. Diese Vermehrung der männlichen Geschlechtsapparate über die Zahl der zwei Paare hinaus ist zweifellos eine sehr junge Erscheinung, vielleicht in gleiche Linie zu stellen mit dem Auftreten überzähliger Organe bei *Lumbriculus variegatus*, nur bereits insoweit konsolidiert, daß wir verschiedene Lokalklassen mit in sich fester, wieder harmonisch gewordener Anordnung der Gonaden feststellen können. Die normalen *Lamprodrilus* mit zwei Paar Hoden im 10. und 11. Segment und einem Paar Ovarien im 12. Segment stellen sich auch dadurch als der Ausgangspunkt für die jüngeren Oligochaeten, zunächst die Haplotaxiden, dar, daß sie diesen in der Anordnung der Gonaden am nächsten kommen. Mit einzelnen Haplotaxiden (so mit *Peloscolex violaceus* BEDD.) stimmen diese *Lamprodrilus* in der Anordnung der Gonaden sogar vollständig überein. Es bedurfte nur noch einer Verdoppelung der Ovarienpaare, um sie jenen Haplotaxiden (wie *Haplotaxis gordioides* G. L. HARTM.) gleich zu machen, die den Ausgang für die Anordnung der Geschlechtsorgane bei den Moniligastriden, Mega-

¹⁾ SIMROTH gibt diese meine Anschauung inkorrekt wieder, wenn er mir (l. c. p. 556) die Annahme zuschreibt, „daß die Entwicklungsreihe der Oligochaeten auf *Lamprodrilus* zurückgeht“. Ich leite nur die jüngeren Oligochaeten, nicht einmal mit Sicherheit alle Lumbriculiden, nun gar nicht die Tubificiden, Phreodriliden, Naididen usw., von *Lamprodrilus* ab.

scoleciden usw. bilden. Ob diese Verdoppelung der Ovarienpaare schon innerhalb der Familie der Lumbriculiden vor sich ging oder erst innerhalb der Haplotaxiden, kann fraglich erscheinen. Ich neige mich der ersteren Ansicht zu, denn es handelt sich hier um einen Vorgang, der nachweislich bei Lumbriculiden leicht eintreten konnte; kennen wir doch einzelne Lumbriculiden mit doppelten Ovarienpaaren, z. B. *Lumbriculus inconstans* (FR. SMITH). Auch bei dem variablen *L. variegatus* sehen wir in manchen Fällen die Ovarienpaare verdoppelt. Bei Annahme dieser Anschauung müßten wir die Haplotaxiden mit einem Ovarienpaar als reduzierte Formen ansprechen. Dem steht aber auch nichts entgegen; denn an der Verdoppelung der Ovarienpaare ist nie so lange festgehalten, wie an der Verdoppelung der Hodenpaare. Sind doch sämtliche terricolen Oligochäten mit Ausnahme der einen Rückschlagsform *Enantiodrilus Borellii* COGN. solche Reduktionsformen, die eines der beiden Ovarienpaare wieder verloren haben, und zwar in diesem Falle das vordere im 12. Segment. (Dadurch entstand eben die oben erörterte Diskontinuität in der Anordnung der Gonaden, die uns den Weg zu den Ahnen dieser Familien, den Haplotaxiden, zeigte.) Im übrigen ist die Frage, ob die Verdoppelung der Ovarienpaare schon bei den Lumbriculiden oder erst bei den Haplotaxiden auftrat, ohne weitere Bedeutung für unsere Erörterung.

Was nun die Stellung der Gattung *Lumbriculus* innerhalb der Familie der Lumbriculiden anbetrifft, so ist bei dem schwankenden Zustand des Geschlechtsapparates der beiden Arten schwer zu entscheiden, zu welcher Kategorie man sie stellen soll, ob zu denen mit einfachpaarigem (zu *Teleuscolex* usw.), ob zu denen mit doppelpaarigem (*Lamprodrilus*) oder zu denen mit reduziertem doppelpaarigen Geschlechtsapparat (*Trichodrilus* usw.). Leider ist bei keiner der beiden Arten die Verbindung zwischen Samenleitern und Atrien genau bekannt. Die häufigste, anscheinend normale Form des *Lumbriculus variegatus* scheint mit *Teleuscolex* übereinzustimmen (mit einfachpaarigem männlichen Geschlechtsapparat). Aber *L. inconstans* mit zwei Paar Hoden und einem einzigen Paar männlicher Poren scheint andererseits dem reduziert-zweipaarigen Typus (*Trichodrilus*) zu entsprechen. Sind die beiden *Lumbriculus*-Arten wirklich so nahe miteinander verwandt, wie es den Anschein hat, so könnten wir *L. variegatus* wohl nur als eine meist bis zur vollständigen Einpaarigkeit des männlichen Geschlechtsapparates reduzierte Form ansehen. Die Geschlechtsverhältnisse des *L. inconstans* FR. SMITH¹⁾ bedürfen übrigens noch der genaueren Feststellung,

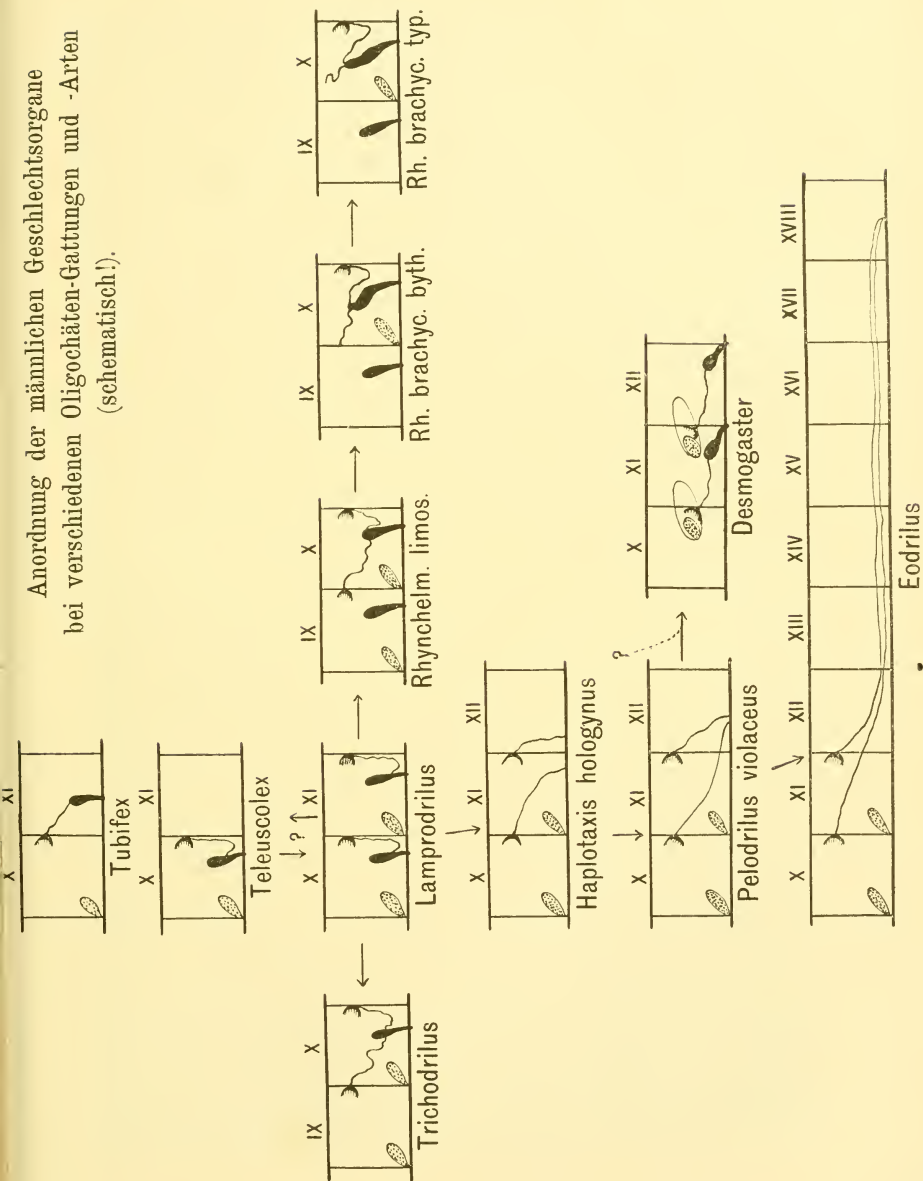
¹⁾ FR. SMITH, Notes on Species of North American Oligochaeta. In: Bull. Illinois Lab., Vol. IV, p. 292.

FR. SMITH, Notes on Species of North American Oligochaeta. V. The systematic Relationships of *Lumbriculus (Thinodrilus) inconstans* (SMITH). Ebendasselbst, Vol. VII, p. 45.

zumal der Verlauf der Samenleiter und ihre Verbindung mit den Atrien müßte klargelegt werden. Soweit es sich aus der SMITHschen Schilderung erkennen läßt, sind zwei Exemplare nach dem *Trichodrilus*-Typus gebaut, während das dritte und letzte eine ganz unharmonische Bildung zu sein scheint (Atrien [und Samentrichter des hinteren Paares?] im vorderen Ovarialsegment!). Ich bin nach wie vor der Ansicht, daß *L. inconstans* nicht von den Arten der Gattung *Trichodrilus* abzusondern ist. Die Tatsachen, die SMITH für diese Absonderung anführt, erscheinen mir ganz belanglos. Die Gestalt der Borsten, ob gegabelt oder einfach, kann bei einzelnen Arten einer Gattung, ja bei den verschiedenen Borstenbündeln eines Individuums verschieden sein (vergl. *Stylo-drilus*, eine scharf präzisierte, durchaus natürliche Gattung!). Ob ein einziges Paar verzweigte Blindanhänge am Rückengefäß sitzt oder eine etwas größere Zahl einfacher, ist von sehr geringem Belang; war es doch bei einzelnen Formen der Baikalsee-Lumbriculiden kaum möglich zu entscheiden, ob man es mit Verästelungen an einem kurzen Stamm oder mit einer Zahl selbständiger Anhänge zu tun hatte. Diese beiden Formen der Blindanhänge gehen so allmählich ineinander über, daß sie höchstens als artlicher Charakter in Frage kommen könnten. Die Zahl der Samentaschen, schon bei *Trichodrilus* schwankend, bei *Lumbriculus variegatus* in ganz hervorragendem Maße variabel, kann gar nicht in Betracht kommen, ebensowenig die Verdoppelung der Ovarien, die ja auch bei *L. variegatus* nur bei dem kleineren Teile der Individuen auftritt. Das Fehlen von Penissen müßte bei *Trichodrilus* erst noch erwiesen werden. Auch bei *Lumbriculus variegatus* ist ein Penis nicht gleich von allen Untersuchern erkannt worden; ja bei *L. inconstans* selbst konnte SMITH dieses Organ erst bei der Nachuntersuchung nachweisen. Die übrigen Punkte gibt SMITH selbst als unwichtig an. Wenn ich nun auch für die Zusammengehörigkeit von *L. inconstans* und *Trichodrilus* eintrete, so will ich doch nicht zugleich die nähere Verwandtschaft zwischen dieser SMITHschen Art und *Lumbriculus variegatus* in Abrede stellen. Meiner Ansicht nach geht aus dieser anscheinenden doppelten Verwandtschaftsbeziehung hervor, daß wahrscheinlich auch *Lumbriculus variegatus* der Gattung *Trichodrilus* näher steht, als früher angenommen werden durfte, daß die Gattungen *Lumbriculus* und *Trichodrilus* kaum noch auseinander zu halten sind und vielleicht der Name *Trichodrilus* ganz dem älteren *Lumbriculus* weichen muß. Hiernach wäre *Lumbriculus variegatus* eine bis zur Einfachpaarigkeit des männlichen Geschlechtsapparates reduzierte Form, aus einem Lumbriculiden mit doppelpaarigem männlichen Geschlechtsapparat hervorgegangen.

Nach dieser spezielleren Erörterung über *Lumbriculus* komme ich auf die allgemeineren Verwandtschaftsverhältnisse der Lumbriculiden zurück.

Anordnung der männlichen Geschlechtsorgane
bei verschiedenen Oligochäten-Gattungen und -Arten
(schematisch!).



Zur Klarstellung der Beziehungen zwischen den Lumbriculiden und den phyletisch jüngeren Oligochäten-Familien möchte ich noch gewisse andere morphologische Verhältnisse besprechen, zunächst die Verschiedenheiten im Verlauf der Samenleiter. (Siehe Zinkographie p. 167!) Die Lumbriculiden weichen von allen übrigen Oligochäten dadurch ab, daß bei ihnen die Samenleiter an demselben Segment ausmünden, an dessen Vorderwand das mit den Samenleitern in Korrelation stehende Hodenpaar sitzt (*Lamprodrilus*, *Teleuscolex* usw.), oder, bei Formen mit teilweise reduziertem Doppelapparat (*Trichodrilus*, *Bythonomus* usw.), an dem Segment des hinteren Hodenpaares. Bei allen übrigen Oligochäten, sowohl bei den mutmaßlich phyletisch älteren (*Naididae*, *Tubificidae* usw.) wie bei den phyletisch jüngeren (*Haplotaxidae*, *Moniligastridae* usw.) münden die Samenleiter mehr oder weniger weit hinter dem Segment des einzigen oder des hinteren Hodenpaares aus, bei den stets mit einem Hodenpaare versehenen älteren Familien (*Naididae* usw.) an dem nächstfolgenden Segment, bei den phyletisch jüngeren (*Moniligastridae* usw.) meist noch weiter hinten. In dieser Beziehung scheinen also die jüngeren Familien den genannten anderen limicolen Familien ähnlicher zu sein als den Lumbriculiden, zumal die nächst jüngere Familie der *Haplotaxidae*, bei der die Samenleiter meist an dem Segment ausmünden, das direkt auf ihr Hodensegment folgt. Der Verlauf der männlichen Ausführapparate zeigt bei diesen Haplotaxiden also den Tubificiden-Typus. Dieser Umstand bildete das einzige Bedenken, das ich noch gegen die direkte Ableitung der Haplotaxiden und damit der übrigen jüngeren Familien von den Lumbriculiden hegte. Wie ich die Sache jetzt übersehe, war dieses Bedenken unnötig. Von welcher älteren Familie man die jüngeren Oligochäten auch ableiten wolle, unumgänglich ist in jedem Falle die Annahme einer Verschiebung der männlichen Poren weit nach hinten. (Wahrscheinlich hing diese Verschiebung mit der bedeutenden Größenzunahme zusammen, die z. T. schon an den Haplotaxiden zu beobachten ist, im speziellen auch wohl mit der Dickenzunahme und der damit Hand in Hand gehenden Verkürzung der Segmente; die Ursache dieses Vorganges ist aber für unsere Erörterung belanglos.) Die Wanderung der männlichen Poren nach hinten kann ihren Ausgang ebensowohl von dem Lumbriculiden-Stadium wie von dem Tubificiden-Stadium genommen haben. Nahm sie aber ihren Ausgang von dem Lumbriculiden-Stadium (männliche Poren an dem Hodensegment), so mußte sie zunächst durch das Tubificiden-Stadium (männliche Poren an dem nächstfolgenden Segment) hindurchgehen. Es ist also durchaus nicht zu verwundern, daß wir in der nächst jüngeren Familie der Haplotaxiden bei einzelnen Arten Verhältnisse vorfinden, die dem Tubificiden-Stadium gleichen (natürlich abgesehen von der Verdoppelung der männlichen Geschlechtsapparate). Bei genauerer Prüfung dieser

Verhältnisse, die ich leider früher versäumt habe, ist es unverkennbar, daß die Haplotaxiden nur ein Durchgangsstadium in der Wanderung der männlichen Poren nach hinten darbieten. Dafür spricht schon die Verschiedenheit in der genaueren Lage dieser Poren bei den verschiedenen Arten und zumal auch die relative Verschiedenheit in der Lage der Poren der beiden Paare bei einem und demselben Tier. Nur bei wenigen Arten ist die Lage der Poren beider Paare gleichartig und dem Tubificiden-Stadium genau entsprechend (z. B. bei *Haplotaxis ascaridioides* MICHLN. ♂ Poren am 11. und 12. Segment dicht medial an den ventralen Borsten). Bei anderen ist die Lage des vorderen Paares der männlichen Poren anders als die des hinteren (z. B. bei *H. Smithi* (BEDD.) ♂ Poren am 11. Segment neben den ventralen Borsten, am 12. Segment vor den ventralen Borsten). Bei anderen Haplotaxiden sind die vorderen männlichen Poren noch weiter nach hinten gerückt (z. B. bei *Pelodrilus hologynus* MICHLN. ♂ Poren am 11. Segment hinter den ventralen Borsten, am 12. Segment vor den ventralen Borsten). Bei diesen Formen ist also schon innerhalb der Familie der Haplotaxiden das Tubificiden-Stadium überschritten; denn, soweit mir erinnerlich, liegen die männlichen Poren bei keiner Art dieser mutmaßlich phyletisch älteren limicolen Oligochäten hinter der Borstenzone. Das Extrem innerhalb der Familie der Haplotaxiden bildet aber *P. violaceus* BEDD., bei dem die männlichen Poren beider Paare am 12. Segment liegen, die Samenleiter des vorderen Paares, aus den Samentrichtern im 10. Segment entspringend, also das ganze 11. Segment durchsetzen, um in das 12. Segment einzutreten. Bei dieser Art ist also schon die gemeinsame Zurückschiebung der männlichen Poren nach hinten (bei *Eodrilus*, der Stammform der Megascoleciden, bis nach dem 18. Segment) vorbereitet. Die Familie der Haplotaxiden bildet also in Hinsicht der Lage der männlichen Poren einen Übergang von den Lumbriculiden zu den phyletisch jüngeren Familien, einen Übergang, der nur in ganz vereinzelt Stadien eine genaue Übereinstimmung mit dem Tubificiden-Stadium, das ja bei dieser Verschiebung passiert werden mußte, aufweist.

Auch in Hinsicht der Borstenverhältnisse stellt sich die Familie der Lumbriculiden als der beste Ausgangspunkt für die jüngeren Oligochäten, zunächst die Haplotaxiden, dar. Diese jüngeren Familien zeigen als Regel und als das Ursprüngliche eine lumbricine Borsten-Anordnung (vier Paar Hakenborsten an einem Segment). Die noch eingehend zu besprechenden Abweichungen von dieser Anordnung sind sekundärer Natur. Eine lumbricine Borsten-Anordnung nun findet sich unter limicolen Oligochäten, abgesehen von den der jüngeren Gruppe zugeordneten Haplotaxiden, als Regel nur in der Familie der Lumbriculiden, und zwar hier als Regel, die nur eine einzige sehr geringfügige Ausnahme aufweist, insofern bei

Lamprodrilus bythius MICHLSEN. die beiden dorsalen Borstenpaare geschwunden sind. Die übrigen, mutmaßlich phyletisch älteren Familien zeigen in der Regel ganz andere Borstenverhältnisse, keine vier Borstenpaare, sondern vier Borstenbündel mit je einer unbestimmten Zahl von Borsten. Borstenbündel mit konstant zwei Borsten, also Borstenpaare, finden sich nur bei einzelnen Enchyträiden (Gattung *Fridericia* mit einfachen Borstenpaaren oder Gruppen, die durch Einschachtelung jüngerer Ersatzpaare in die stehenbleibenden älteren Paare gebildet werden, und Gattung *Michaelsena*), bei den meisten Arten der Tubificiden-Gattung *Lycodrilus* sowie bei der Familie *Plureodrilidae*, bei dieser letzteren allerdings nur soweit die ventralen Borsten in Betracht kommen, während die dorsalen Borstenbündel hier nur eine einzige Haar- oder Nadelborste oder daneben noch eine ebensolche aber kleinere Ersatzborste enthalten.

Die lumbricine Borsten-Anordnung erleidet zweierlei Modifikationen, eine Reduktion und eine Vergrößerung der Borstenzahl. Eine Reduktion findet sich lediglich in den limicolen Familien einschließlich der Haplotaxiden. Sie beruht darauf, daß bei einzelnen Arten die sämtlichen Borstenpaare (*Michaelsena monochaeta* [MICHLSEN.] u. a., *Haplotaxis gordioides* [G. L. HARTM.] u. a.) oder die Borstenpaare in einer gewissen Körperregion (*Lycodrilus schizochaetus* MICHLSEN. u. a.) durch eine einzige Borste ersetzt werden. Eine Vergrößerung der Borstenzahl findet sich lediglich innerhalb der phyletisch jüngeren Familien der Megascoleciden und Glossoscoleciden. Diese Vergrößerung der Borstenzahl geschieht zunächst durch Einschlebung eines neuen Paares jederseits (*Dinodrilus*, *Trichaeta*) oder einiger weniger Paare (*Plagiochaeta*), später, meist unter Verlust jeglicher paariger Anordnung, durch anscheinend regellose Vermehrung der Borsten (*Pheretima*). Diese Vergrößerung der Borstenzahl, die bei manchen Arten zunächst nur am Hinterende des Tieres vor sich geht, während am Vorderende die lumbricine Borsten-Anordnung unverändert bleibt (*Megascolex Coxi* [FLETCH.] u. a.), ist zweifellos eine sekundäre Erscheinung, eine Anpassung an die besondere Lebensweise der jüngeren Familien, der sogenannten Erd- oder Regenwürmer. Für diese in Erdröhren wohnenden und kriechenden Tiere mußte eine möglichst gleichmäßige und dichte Verteilung der Borsten am ganzen Körperrumfang besonders vorteilhaft sein, da das Kriechen in der Erdröhre durch streckenweise Aufblähung und Anpressung der Körperwandung an die Wand der Röhre bewerkstelligt wird. Es ist auch erklärlich, daß bei vielen diese neue Einrichtung zunächst nur am Hinterende auftritt, da diese Tiere in der Regel (so bei der Nahrungssuche und bei der Begattung des *Lumbricus terrestris* L. leicht zu beobachten) nur mit dem Vorderkörper aus ihrer Röhre hervorkommen, sich aber mit dem Hinterende in derselben festhalten. Daß die gleichmäßigere und dichtere Verteilung der Borsten

für diese Erdröhren-Bewohner recht vorteilhaft ist, läßt sich auch daran erkennen, daß dieser Zustand in den verschiedensten Gruppen auf die verschiedenste Weise erstrebt wird, bei vielen nicht durch Vermehrung der Borsten eines Segments, sondern, unter Beibehaltung der lumbricinen Achtzahl der Borsten, durch Erweiterung der Paare (acht Borsten annähernd gleichmäßig am Körperumfang verteilt: *Helodrilus octaëdrus* [SAV.] u. a.) oder durch segmental abwechselnde Erweiterung und Verengung der Paare (Quincunx-Anordnung mit Vermehrung der Borstenlinien unter Wahrung der Achtzahl der Borsten eines Segments: *Pontoscolex corethrurus* [FR. MÜLL.] u. a.). Die Vergrößerung der Borstenzahl, wie sie in den verschiedensten Gruppen, mehrere Male unabhängig voneinander, in hervorragender Vollkommenheit bei der phyletisch sehr jungen Gattung *Pheretima* (früher *Perichaeta* genannt) auftritt, erscheint jedoch als der beste Weg zur Lösung dieses biologischen Problems. Daß dieser beste Weg nicht noch häufiger eingeschlagen worden ist, kann lediglich an der Vererbungsfestigkeit der ursprünglichen lumbricinen Borsten-Anordnung liegen.

Die perichätine Borsten-Anordnung ist jedenfalls also sekundär aus der lumbricinen Borsten-Anordnung hervorgegangen, nicht, wie SIMROTH (l. c. p. 432) meint, eine ursprüngliche Bildung, die direkt auf *Polygordius* zurückzuführen sei. Es ist überhaupt ausgeschlossen, zwei Reihen der Oligochäten, „die Perichäten, welche ringsum mit Borsten besetzt sind, und die übrigen, welche sie nur in zwei oder vier seitlichen Reihen tragen“, anzunehmen, wie SIMROTH es (l. c. p. 432) tut. Perichätine Formen treten in den verschiedensten Gruppen, zumal an den phyletisch jüngsten Entwicklungszweigen, auf, stets in naher Verwandtschaft mit älteren Formen mit lumbriciner Borsten-Anordnung. SIMROTH folgert aus der zitierten Erörterung: „Das versetzt aber wieder dem geläufigen Schema einen Stoß, wonach die Anneliden an jedem Segment zwei Paar typische Parapodien tragen, die Notopodien oben und die Neuropodien unten. Als ob die Perichäten, die doch in den Tropen, dem alten Reliktenggebiete, vorwiegen¹⁾, sich dem Schema in irgend einer Weise anbequemen“ (l. c. p. 432, 433). Nun, diesen Stoß kann unser altes Schema noch vertragen, ohne auseinander zu brechen; bequemen sich doch, wie oben dargelegt, die Perichäten sehr wohl diesem Schema an. Angenommen, wir wollten das SIMROTHsche System mit jenen beiden, angeblich von *Polygordius*

¹⁾ Das ist wohl ein Irrtum. Ich kenne aus ganz Afrika, das sich doch auch durch die Tropen erstreckt, abgesehen von einigen nachweislich durch den Menschen eingeschleppten Arten keine Form mit perichätiner Borsten-Anordnung, aus Südamerika nur zwei typische Glossoscolecinen mit perichätiner Borsten-Anordnung. Die Gattung *Pheretima*, früher *Perichaeta* genannt — und diese meint SIMROTH doch wohl, wenn er von Perichäten spricht —, ist nur im malayischen Gebiet und Südost-Asien bis hinauf nach Japan, weiter südlich vielleicht mit einer Art in Australien heimisch.

her gesonderten Reihen adoptieren, zu welcher dieser beiden Reihen sollen wir jene Formen stellen, die nur am Hinterende perichätin, ringsum mit Borsten besetzt, am Vorderende aber lumbricin, also mit Noto-podien und Neuropodien ausgestattet sind?

Ich bin an den Schluß meiner Erörterung über die Grundzüge des Oligochäten-Systems gelangt; denn bei den noch übrigen, mutmaßlich phyletisch älteren Familien läßt sich eine verwandtschaftliche Verknüpfung nicht mit auch nur einigermaßen sicherer Begründung bewerkstelligen. Hier können wir nur ganz vage Vermutungen aufstellen. Es hat den Anschein, als ob die kleine Familie *Phreodrilidae*, schon in dem verschiedenen Habitus ihrer Arten an ganz verschiedene Familien (Enchyträiden, Lumbriculiden, Tubificiden) erinnernd, Beziehungen zu verschiedenen Familien aufweise und deshalb vielleicht als gemeinsame Wurzel für diese Familien in Betracht käme. Ferner scheinen die Familien *Naididae* und *Tubificidae* sich an gewisser Stelle nahezukommen, wie andererseits auch die *Naididae* und *Aeolosomatidae* einander besonders nahe verwandt erscheinen. Ob aber die Aeolosomatiden, anscheinend die tiefest stehenden Oligochäten, die Urform der Naididen darstellen, oder ob sie nur zurückgebildete Naididen sind, ist fraglich. Sehr isoliert stehen offenbar die *Discodrilidae* und *Enchytraeidae*. Die Lage der Samentaschen-Poren auf Intersegmentalfurche 4/5 bei den Enchyträiden ist vielleicht als ein Hinweis auf ihre Verwandtschaft mit den Naididen anzusehen. Wenn wir nun auch über die Beziehungen zwischen diesen Familien nichts Sicheres aussagen können, so kann doch auch für diesen Teil des Oligochäten-Systems nicht der SIMROTHsche Satz von der labilen Morphologie angewandt werden; ist doch gerade die scharfe Umgrenzung dieser Familien, das Fehlen deutlicher Mittelglieder, der Grund dafür, daß wir über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen diesen Familien nicht ins klare kommen können. Nur bei den phyletisch jüngeren Formen bis zu den Lumbriculiden hinunter läßt sich neben einer logischen Feststellung der Familien-Umgrenzung, der Familien-Diagnose, auch eine logische Verknüpfung der Familien miteinander bewerkstellen. Nur soweit diese Familien in Betracht kommen, läßt sich ein Stammbaum aufstellen, der, wenigstens in seinen Hauptpartien, logisch begründet und sichergestellt ist und nur in einzelnen Teilen noch Lücken in der Verbindung seiner Äste aufweist. Wir kennen diese Schwächen des Systems wohl. Ich habe bei meinen systematischen Feststellungen nie unterlassen, auf die mehr oder weniger gesicherte Basis hinzuweisen, auf der sie beruhen. Diese Lücken und Schwächen können uns aber nicht hindern, nun an jene sicher festgestellten Verwandtschaftsverhältnisse weitere Spekulationen anzuknüpfen. Soweit dieser Grund festgelegt ist, können wir auch die darauf beruhenden Angaben über geographische Verbreitung als feststehend

ansehen, daraus Schlüsse über geographische Beziehungen und erdgeschichtliche Vorkommnisse ziehen, auch wenn diese Schlüsse nicht in den Rahmen der von der Pendulations-Theorie verlangten Verbreitungsweise hineinpassen.

Die Oligochäten bieten in der Tat kaum irgend welchen Anhalt für die Pendulations-Theorie. Die meisten sicher festgestellten Tatsachen sind auf andere Weise sehr wohl zu erklären. Die hauptsächlichsten Tatsachen, zumal die üppige Entfaltung ganz charakteristischer Formenreihen in den konzentrischen Kreisen „Malayisches Gebiet — Australien, Südindien — Neuseeland, Madagaskar, Nordindien, westliches Nordamerika“, wobei die jüngsten Formen im Zentrum, im Malayischen Gebiet, herrschen, passen sich dem SIMROTHschen Verbreitungsschema durchaus nicht an. Die wenigen diese Tiergruppe betreffenden Tatsachen, die SIMROTH zur Begründung der Pendulations-Theorie anführt, lassen sich sehr wohl auf andere Weise erklären. Den Reichtum des Baikalsees an Oligochäten-Arten und zumal an phyletisch relativ alten Gattungen glaube ich durch das besonders hohe geologische Alter dieses Gewässers erklären zu sollen¹⁾. Das Vorkommen von Riesen-Regenwürmern im adriatischen Winkel will meiner Ansicht nach nichts für jene Theorie besagen, denn solche Riesen sind ja nicht auf diesen Winkel beschränkt. Wenn SIMROTH sagt: „Da haben wir also den typischen Rest unter dem Schwingungskreis und, soviel ich weiß, den einzigen nördlich der Sahara“ (l. c. p. 430), so muß ich ihm widersprechen. Die Angaben SIMROTHs über diese sogenannten Riesen-Regenwürmer bedürfen in jeder Hinsicht einer Korrektur. Zunächst geht *Octolasion mima* — das ist die einzige Art, die SIMROTH von Europa anführt — nicht von Sardinien bis Triest. Das wäre für eine endemische Oligochäten-Art (und alle Riesen-Oligochäten sind, soweit wir wissen, endemischer, nicht peregriner Natur) eine ganz ungewöhnliche Verbreitung. *O. mima* ist bisher nur vom östlichen Winkel Norditaliens (Udine) und dem benachbarten österreichischen Küstenland (St. Lucia bei Tolmein und Istrien) bekannt, und schon die Form aus Istrien weicht von den Originalen von Udine und St. Lucia so weit ab, daß an eine artliche Absonderung zu denken ist. Der Riesen-Regenwurm von Sardinien, den SIMROTH mit *Octolasion mima* vereinigt, gehört einer ganz anderen Art und Familie an. An sardinischen Riesen-Regenwürmern kennen wir bisher nur *Hormogaster praetiosa* MICHAELSEN. Welcher Art und Gattung der von SIMROTH erwähnte noch viel größere Riesen-Regenwurm von Messina angehört, ist unbekannt. Sicherlich handelt es sich dabei nicht um *Octolasion mima*. Es ist bedauerlich, daß derartige interessante und

¹⁾ W. MICHAELSEN, Die Fauna des Baikal-Sees. In: Verh. Ver. Hamburg, 3 F., Bd. IX, 1902. — Ferner: Die Oligochaeten des Baikal-Sees. In: Wiss. Erg. Zool. Exp. Baikal-See unter Leit. v. A. KOROTNEFF, 1. Lief., 1905.

geographisch wichtige Funde nicht einem Oligochätologen zur Bestimmung und Beschreibung mitgeteilt werden. Auch der Riesen-Regenwurm vom Chimborazzo, den SIMROTH erwähnt, wäre wert, untersucht zu werden. Ferner ist festzustellen, daß Riesen-Regenwürmer in Südeuropa durchaus nicht auf den adriatischen Winkel beschränkt sind. *Octolasion Frivaldszkyi* OERLEY von Bihar in Ungarn wird bei 20 mm Dicke 360 mm lang, also viel größer als *O. mima*. *Allolobophora Savignyi* GUERNE ET HORST von Cazau an der Westküste Frankreichs wird bei einer Dicke von 15 mm gar 610 mm lang. Auch *A. hispanica* UDE mit 219 mm Länge von der Sierra Moncaya in Spanien mag noch zu den Riesen-Regenwürmern gerechnet werden, ist er doch nur wenig kürzer als *Octolasion mima* nach der Maximal-Angabe. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch in anderen Linien Riesenformen bis zu dem Breitengrade des adriatischen Winkels nordwärts vorkommen, wissen wir doch von dem betreffenden Landstrich, vom mittleren Rußland bis zur Küste des Pazifischen Ozeans sowie von den gleichen Breiten in Amerika noch recht wenig. Warum sollten nicht auch im südlichen Ural Riesen-Regenwürmer vorkommen? Dort hat noch niemand wissenschaftlich Oligochäten gesammelt. Mitteleuropa ist zweifellos das bestdurchforschte Gebiet; kein Wunder, daß die Zahl der interessanten Funde in dem klimatisch besonders begünstigten Distrikte dieses Gebietes, in dem Distrikt südlich von der Alpen-Mauer, hervorragend ist. Bemerkenswert ist übrigens, daß die sehr spärlichen Angaben über endemische Oligochäten vom inneren Nordamerika auch eine Form betreffen, die an Länge den *Octolasion mima* übertrifft, nämlich *Diplocardia communis* GARMAN vom nordöstlichen Illinois, 300 mm lang werdend. Auch von der Hauptinsel Japans sind von GOTO und HATAI mehrere *Pheretima*-Arten gemeldet worden, die 240 und 250 mm lang werden, also die Maximalgröße des *Octolasion mima* erreichen bezw. übertreffen.

Wie in anderen Punkten, so hat SIMROTH mich auch in Hinsicht der Urheimat der Lumbriciden mißverstanden (l. c. p. 430). Ich habe nie behauptet, daß „die südeuropäischen Länder die ursprüngliche Heimat der Lumbriciden sind“. Nach meinen Feststellungen bildet Süd-Europa einen Teil des Gebietes endemischer Lumbriciden. Ob dies ihre ursprünglichste Heimat ist, kann zurzeit nicht sicher festgestellt werden. Meiner persönlichen Ansicht nach ist das nicht der Fall. Ich vermute, daß die Familie *Lumbricidae* aus Asien in Europa eingewandert ist, ohne daß ich zurzeit eine durchaus sichere Grundlage für diese Vermutung geben könnte. Verschiedene Einzelheiten sprechen aber für diese Anschauung, so vor allem die Verbreitungsverhältnisse der Untergattung *Eophila*. Diejenigen Arten dieser Untergattung, die sich an die nahe verwandte Untergattung *Bimastus* anschließen, und die in der Lage des Gürtels sich

als die ursprünglicheren Formen kennzeichnen, sind im westlichen Asien endemisch (*Helodrilus [Eophila] crassus* (MICHLSEN.) von Transkaukasien, *H. [E.] adaiensis* (MICHLSEN.) vom Kaukasus, *H. [E.] patriarchalis* (ROSA) von Syrien und Palästina: Gürtel bis über Segment $\frac{1}{2}$ 33 oder 33). An diese schließt sich westwärts durch Süd-Europa hindurch eine Reihe von Arten an, deren Gürtel im allgemeinen um so weiter von der ursprünglicheren Lage abweicht, je weiter westlich der Fundort liegt (*H. [E.] Antipae* (MICHLSEN.) und *H. [E.] Leoni* (MICHLSEN.) von Rumänien: Gürtel bis über Segment 33 bzw. 34; *H. [E.] opisthocystis* (ROSA) von Süd-Ungarn: Gürtel bis über Segment 37; *H. [E.] Sturanyi* (ROSA) von Kroatien: Gürtel bis über Segment 37 [oder noch etwas weiter?]; *H. [E.] Dugèsi* (ROSA) von Nord-Italien und Südost-Frankreich: Gürtel bis über Segment 40; *H. [E.] Tellinii* (ROSA) von Venetien: Gürtel bis über Segment 41; *H. [E.] ictericus* (SAV.) von den Piemonteser Alpen, der Schweiz und Frankreich: Gürtel bis über Segment 42 oder 44. Dazu kommt als etwas aus der Reihe tretende Form allerdings noch *H. [E.] tyrtaeus* (RIBAUC.) von der Schweiz: Gürtel bis über Segment 35 [Rückschlag?] und die stark abweichende, vielleicht ganz aus der Untergattung herauszunehmende Art *H. [E.] taschkentensis* (MICHLSEN.) von Turkestan).

Im übrigen unterlasse ich, mich auf die Erörterung der Oligochäten beschränkend, eine Beurteilung der Pendulations-Theorie im allgemeinen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Michaelsen Wilhelm

Artikel/Article: [Pendulations-Theorie und Oligochäten, zugleich eine Erörterung der Grundzüge des Oligochäten-Systems. 153-175](#)