© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

II. Wissenschaftlicher Teil.

Weiterer Beitrag
zur
Systematik der Regenwürmer.

Von Dr. W. Michaelsen.

Die vorliegende Studie [1]) schliesst sich an einen vor zwei Jahren in diesen Verhandlungen abgedruckten Vortrag „Zur Systematik der Regenwürmer" an. Sie soll einige weitere, meiner Ansicht nach nicht unwesentliche Momente in die Diskussion über die systematische Gliederung der Terricolen einführen. Es wäre mir nicht unwillkommen, wenn meine Herren Fachgenossen durch gelegentliche Kritik der im Folgenden niedergelegten Ansichten diese Frage weiterer Klarheit entgegenführten.

In jenem Vortrag [2]), der sich mit der weiteren Teilung der Familie Megascolecidae beschäftigte, suchte ich nachzuweisen, dass dem acanthodrilinen Charakter des männlichen Geschlechtsapparates eine andere Bedeutung beizumessen sei, als ihm in den älteren Systemen beigelegt wurde. Ich glaube mit genügender Sicherheit festgestellt zu haben, dass wir es dabei nicht mit einem Gruppen- (Familien- oder Unterfamilien-) Charakter zu thun haben, sondern mit einem alten phyletischen Charakter, der sich bei den verschiedensten Abzweigungen innerhalb der Familie der Megascoleciden neben dem jüngeren microscolecinen Charakter erhalten hat, gewisse Gestaltungsverhältnisse der Ahnen wiederspiegelnd. So bedeutungsvoll der acanthodriline Charakter an und für sich ist, zur Markirung einer Unterfamilie der Megascoleciden ist er nicht geeignet. Neuere Forschungen haben die Richtigkeit dieser Anschauungsweise höchstens wahrscheinlicher

[1]) Wegen Unpässlichkeit des Autors konnte diese Studie nicht, wie angekündigt war, in der December-Sitzung der zoologischen Gruppe des Vereins zum Vortrag gebracht werden, sondern musste bis zur ersten Sitzung des Jahres 1897 aufgespart bleiben.

[2]) Michaelsen: Zur Systematik der Regenwürmer (Verh. Nat. Ver. Hamburg, 1894)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gemacht. Ich erinnere nur an Benhams Angaben „On Benhamia coecifera n. sp., from the Gold Coast", durch die eine weitere, gewissen Benhamien und Dichogastren (Gatt. Millsonia Bedd.) gemeinsame Bildung festgestellt wird, nämlich das höchst auffällige Vorkommen einer Anzahl von Darmblindsäcken. Damit ist meiner Ansicht von der nahen Verwandtschaft beider eine weitere Stütze gegeben.

Im Folgenden will ich einen anderen Charakter, der früher zur Abgrenzung einer Unterfamilie der Megascoleciden benutzt wurde, näher beleuchten, den perichaetinen Charakter. Wie die Betrachtung der zahlreichen von Fletcher und Spencer zu unserer Kenntnis gebrachten Terricolen Australiens zeigt, schneidet eine diesem Charakter angepasste Trennungslinie mitten durch eine eng verbundene Terricolen-Gruppe hindurch; die Gattung Megascolex ist perichaet, die Gattung Cryptodrilus[1]) dagegen octochaet. Diese beiden Gattungen sind zweifellos sehr nahe verwandt. Sie stehen einander näher, als die Gattung Perichaeta der Gattung Megascolex, die zusammen die Hauptmasse der älteren Unterfamilie Perichaetini bildeten. Die nahe Verwandtschaft der Gattungen Megascolex und Cryptodrilus wird am besten illustrirt durch die Thatsache, dass manche Megascolex-Arten der Gattung Cryptodrilus zugeordnet werden müssten, falls nur ihr Vorderkörper bekannt wäre. Es sind das jene Megascolex-Arten, die am Vorderkörper nur 8 Borstenlinien besitzen und bei denen der perichaetine Charakter erst am Mittelkörper auftritt, so die Arten M. tanjilensis Spencer, M. enormis Fletcher und M. attenuata Fletcher. Besonders in der inneren Organisation zeigen die Megascolex-Arten eine innigere Beziehung zu Cryptodrilus als zu Perichaeta. Auf die Uebereinstimmung in der Bildung

[1]) Ich lasse in dieser Auseinandersetzung die Einteilung der australischen Cryptodriliden in die Gattungen Cryptodrilus und Megascolides, über deren Berechtigung ich mir kein Urteil erlauben mag, auf sich beruhen und rede von der Gattung Cryptodrilus als dem Vertreter dieser beiden Gattungen, ebenso, wie ich die Gattung Megascolex in dem älteren, weiteren Sinne verstanden wissen will, die Gattung Diporochaeta Bedd. in sich einschliessend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Darmes und anderer Organe ist schon früher hingewiesen worden. Ich möchte hier auf gewisse Verhältnisse des Geschlechtsapparates näher eingehen, die bisher in dieser Frage nicht berücksichtigt worden und meiner Ansicht nach von grosser Bedeutung sind.

In der Gattung Cryptodrilus stehen die Samensäcke auf der niedrigsten Stufe der Ausbildung; es sind Ausstülpungen, die von den Hodensegmenten (den Segmenten 10 und 11) in die benachbarten Segmente hinein getrieben werden. Meist sind zwei Paar derartiger Samensäcke vorhanden und zwar je ein einziges mit jedem Hodensegment kommunizierendes. Die mit dem 11. Segment in Kommunikation stehenden Samensäcke entstehen (falls nur ein Paar per Segment ausgebildet ist) stets an dessen Hinterwand, dem Dissepiment 11/12 und ragen in das 12. Segment hinein. Die mit dem 10. Segment kommunizierenden Samensäcke dagegen wechseln in ihrer Lage. Sie entstehen entweder an der Vorderwand, (dem Dissepiment 9/10) und ragen in das 9. Segment hinein, oder sie ragen von der Hinterwand (dem Dissepiment 10/11) in das 11. Segment hinein. Es liegen also bei Cryptodrilus, von einigen Ausnahmen abgesehen, die Samensäcke entweder in den Segmenten 9 und 12 oder in den Segmenten 11 und 12. Ich halte die erstere Anordnung für die ursprünglichere, da wohl angenommen werden darf, dass erst die Konkurrenz zwischen den Samentaschen des 9. Segments und den betreffenden Samensäcken diese letzteren verdrängt und eine Verlegung der Ausstülpung des 10. Segments nach hinten verursacht hat. Für die Ansicht, dass die Lage der Samensäcke im 11. und 12. Segment eine höhere Entwicklung anzeigt, spricht meiner Ansicht nach auch der Umstand, dass sich nur aus dieser Anordnung die kompliziertere Organisation bei der Gattung Perichaeta entwickeln konnte. In seltenen Fällen (z. B. bei Fletcherodrilus unicus Fletcher) treibt jedes Hodensegment zwei Paar Samensäcke, je eins nach vorn und eins nach hinten. In diesen Fällen finden sich 4 Paar Samensäcke in den Segmenten 9 bis 12, die beiden ersten an den Hinterwänden der Segmente 9 und 10, die beiden letzten an den Vorderwänden der Segmente 11 und 12 hängend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ausser diesen einfachen Ausstülpungen der Segmentwände ist bei Cryptodrilus keine weitere, die sich entwickelnden Samenmassen umhüllende und mit den aufsaugenden Organen (den Samentrichtern) in engere Verbindung bringende Vorrichtung vorhanden; mit andern Worten: Samenkapseln fehlen, Hoden und Samentrichter ragen frei in die Segmente 10 und 11 hinein. In dieser Hinsicht nun stimmt die Gattung Megascolex genau mit der Gattung Cryptodrilus überein, während die Gattung Perichaeta eine viel höhere Entwicklung der in Rede stehenden Organe aufweist. Bei Perichaeta sind Hoden und Samentrichter von Samenkapseln, secundären Wucherungen des Peritoneums, umhüllt und durch diese Bildung sind die Hoden oft ziemlich weit von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte (dem ventralen Vorderrande des betreffenden Segments) hinweggezogen. Die ursprünglichen Samensäcke (die nach hinten gerichteten Ausstülpungen der Dissepimente 10/11 und 11/12) sind zum Teil durch secundäre Wucherungen der Samenkapseln ersetzt. In diesen Hinsichten herrscht also ein bisher wenig beachteter, wesentlicher Unterschied zwischen den Gattungen Megascolex und Perichaeta, ein Unterschied, der nach unserer bisherigen Kenntnis von diesen Formen durchgreifend ist und durch den die Gattung Megascolex von der Gattung Perichaeta getrennt und der Gattung Cryptodrilus genähert ist.

Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass die Gattung Megascolex als Mittelglied zwischen den Gattungen Cryptodrilus und Perichaeta angesehen werden muss. Es ist nun die Frage, in welcher Richtung haben sich diese Gattungen auseinander entwickelt? Beddard vertrat von je her die Ansicht, dass die Gattung Perichaeta die ursprünglichere sei [1]) und hält an dieser Ansicht auch in seiner jüngst erschienenen Monographie der Oligochaeten noch fest. Rosa andererseits hielt den perichaetinen Charakter für den jüngeren und setzte die Gattung Acantho-

---

[1]) Beddard: Preliminary Note on the Nephridia of a new species of Earthworms (Proc. Roy. Soc., 1885.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

drilus an den Anfang des Stammes der Terricolen [1]). Ich habe mich im Wesentlichen der Ansicht Rosas angeschlossen, in soweit nämlich, als es das Verhältnis von Acanthodrilus zu den übrigen Gattungen der Megascoleciden, vor allem zu Perichaeta, anbetrifft. Ich bin jetzt mehr als je überzeugt, dass sich Beddards Auffassung von der phylogenetischen Bedeutung des perichaetinen Charakters nicht halten lässt. Die neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Bournes [2]) zeigen in überzeugender Weise, dass sie nicht den thatsächlichen Verhältnissen entspricht.

Im Folgenden will ich auf einem ganz anderen Wege den Nachweis erbringen, dass sich die Gattungen Perichaeta Megascolex und Cryptodrilus wie andere Megascoleciden-Gattungen aus der Gattung Acanthodrilus entwickelt haben, und zwar in der Weise, dass die Gattung Perichaeta den jüngsten Spross dieser Entwicklungsreihe repräsentiert.

Die Anordnung der Samentaschen ist in vielen Fällen von besonderer systematischer Bedeutung bei den Terricolen. Auch in der hier zu erörternden Entwicklungsreihe lässt sie bedeutsame Züge erkennen. Betrachten wir zunächst die beiden extremen Gattungen Cryptodrilus und Perichaeta. Die Samentaschen beschränken sich in beiden auf die Segmente 5 bis 9 [3]). In der Gattung Cryptodrilus kommen folgende Anordnungsweisen vor:

Samentaschen in Segment 5, 6, 7, 8, 9. 6, 7, 8, 9. 7, 8, 9. 8, 9.

---

[1]) Rosa: Nuova Classificazione dei Terricoli (Lumbricidi, sensu latu), (Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, Vol. III).

[2]) Bourne: On certain Points in the Development and Anatomy of some Earthworms (Quart. Journ. Micr. Sci. 2. Ser. Vol. 36).

[3]) Wesentlich ist nur die Ausmündungsstelle der Samentaschen, nicht die Zahl des Segments, in das sie hineinragt. Meist ragen die Samentaschen von der betreffenden Intersegmentalfurche in das auf diese folgende Segment hinein; doch kommen auch Ausnahmen von dieser Regel vor, bei denen sie sich in das vorhergehende Segment erstrecken. Der bequemeren Ausdrucksweise wegen lasse ich hier diese Ausnahmen unberücksichtigt. Ich rede z. B. von den Samentaschen des 8. Segments, wenn ich die Samentaschen meine, die auf der Intersegmentalfurche 7/8 ausmünden, auch wenn diese Samentaschen ausnahmsweise in das 7. Segment hinragen sollten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Weit mannigfacher ist die Anordnung in der Gattung Perichaeta, wie in dem folgenden Schema dargestellt ist:

Samentaschen in Segment	5, 6, 7, 8, 9.	6, 7, 8, 9.	7, 8, 9.	8, 9. 9.
	5, 6, 7, 8.	6, 7, 8.	7, 8.	8.
	—	6, 7.	7.	
	—	6.		
	5.			

Während also in der Gattung Cryptodrilus stets Samentaschen der Segmente 8 und 9 vorhanden sind und eine Verschiedenheit nur darin besteht, dass sich an diese beiden Samentaschen-Paare häufig 1 bis 3 weitere Paare nach vorn hin anschliessen, finden wir in der Gattung Perichaeta fast sämtliche Arten der Samentaschen-Anordnungen, die bei der gemeinsamen Grenze (Segment 5 bis 9) und unter der Voraussetzung, dass die Samentaschen aufeinander folgenden Segmenten angehören, möglich sind. Nur für die zwei sonst noch möglichen Anordnungsweisen, Samentaschen in Segment 5, 6, 7 sowie Samentaschen in Segment 5 und 6, ist bis jetzt kein Beispiel bekannt. Diese beiden Lücken haben aber keinen Einfluss auf die Uebersichtlichkeit des Schemas.

Wie erklärt sich nun diese wesentlich verschiedene Art der Samentaschen-Anordnung bei diesen beiden Gattungen und welches ist die ursprüngliche Anordnung, aus der sich die übrigen entwickelt haben? Es könnte erstens das Maximum der Samentaschenzahl — Samentaschen in den Segmenten 5, 6, 7, 8, 9 — als Ausgangspunkt angenommen werden. Sämtliche Anordnungsweisen, sowohl die bei der Gattung Perichaeta wie die bei der Gattung Cryptodrilus, liessen sich als Reduktion dieser Maximal-Anordnung erklären. Wie erklärte sich aber bei dieser Annahme die Thatsache, dass das hypothetische Resultat ein so verschiedenes ist, dass bei der Gattung Cryptodrilus die Reduktion lediglich von vorn nach hinten vor sich ging, während sie bei der Gattung Perichaeta durchaus variabel ist? Ferner, wie erklärt es sich, dass die Reduktion bei der Gattung Cryptodrilus plötzlich vor der Zweizahl der Samentaschen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Paare halt macht, während sie bei Perichaeta bis auf das Minimum, die Einzahl [1]) der Samentaschen-Paare geht?

Es könnte zweitens eine Entwicklung der Samentaschenzahl in aufsteigendem Sinne angenommen werden. Dieser Annahme entsprechen aber nicht die Anordnungsweisen bei der Gattung Perichaeta, man müsste denn zugleich eine Verschiebung in der Lage annehmen. Eine einfache Verschiebung der Geschlechtsorgane ist aber bei den Oligochaeten, die im Allgemeinen in der Lagerung der Geschlechtsorgane so starr an der Segmentzahl festhalten, ein so seltenes Vorkommen, dass es nicht ohne zwingenden Grund angenommen zu werden braucht, zumal in solchem Falle nicht, wo ausser dieser einfachen Verschiebung, doch noch eine Rückbildung oder eine Vermehrung angenommen werden müsste.

In der That erklärt sich das verschiedene Verhalten der Samentaschen-Ordnung bei den Gattungen Cryptodrilus und Perichaeta sehr einfach durch eine Kombination der beiden in erster Linie stehenden Möglichkeiten:

Die ursprüngliche Anordnung ist, dass zwei Paar Samentaschen in den Segmenten 8 und 9 liegen. Durch eine Vermehrung der Samentaschen, die in der Richtung von hinten nach vorn vor sich gehen musste, da das 10. wie das folgende Segment durch die Hoden und Samentrichter voll in Anspruch genommen, bildeten sich die Anordnungsweisen heraus, wie sie neben der ursprünglichen innerhalb der Gattung Cryptodrilus gefunden werden. Von der auf diese Weise innerhalb der Gattung Cryptodrilus erreichten Maximal-Anordnung (5 Paar Samentaschen in den Segmenten 5 bis 9) konnten sich dann durch Reduktion die verschiedenen Anordnungsweisen, wie

[1]) Jene Fälle, wo die Samentaschen bei Perichaeta-Arten ganz geschwunden sind, möchte ich hier unberücksichtigt lassen, da meiner Ansicht nach diese totale Abortirung ausserhalb der hier zu erörternden Vorgänge steht. Dies Fehlen der Samentaschen ist nicht als Reduktion des einen letzten Samentaschen-Paares anzusehen, wie schon daraus hervorgeht, dass die nächste Verwandte der Samentaschen-losen Perichaeta acystis Bedd. eine Perichaeta mit 2 Samentaschen-Paaren, P. biserialis E. Perr., ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie innerhalb der Gattung Perichaeta gefunden werden, herausbilden. Wir müssen hiernach bei der Gattung Cryptodrilus eine aufsteigende Entwicklung der Samentaschenzahl von 2 bis auf 5 Paare, bei der Gattung Perichaeta eine Zurückbildung von 5 Paaren bis auf das Minimum, 1 Paar, annehmen, eine Zurückbildung, die im äussersten Falle noch unter das ursprüngliche Mass hinunter geht.

Es ist nun nicht durchaus sicher, dass bei Perichaeta, ehe die Reduktion der Samentaschen vor sich ging, ausnahmslos das Maximum erreicht war. Vielleicht haben z. B. die Ahnen der Perichaeten mit Samentaschen in Segment 7 und 8 nie mehr als drei Paar Samentaschen (in den Segmenten 7, 8 und 9) gehabt, die der Perichaeten mit Samentaschen in 6 oder in 6 und 7 nie mehr als 4 Paar (in den Segmenten 6, 7, 8 und 9). Dass die überwiegende Gruppe der Perichaeten wie die der Cryptodrilen zwei Paar Samentaschen in den Segmenten 8 und 9 hat, weist vielleicht darauf hin, dass in einer gewissen Verwandtschaftsreihe überhaupt weder Vermehrung noch Reduktion der Samentaschen-Zahl vor sich gegangen ist; vielleicht aber ist es auch dadurch zu erklären, dass in vielen Fällen die sekundär hinzu gekommenen Samentaschen leichter wieder verschwanden, als die beiden alten Stammpaare in den beiden Segmenten 8 und 9. Jedenfalls ist nach dieser Theorie anzunehmen, dass die Perichaeten mit Samentaschen in dem Segment 5 und in den Segmenten 5, 6, 7 und 8 sich aus Perichaeten mit der Maximal-Anordnung (Samentaschen in den Segmenten 5 bis 9) entwickelt haben.

Es ist ferner nicht ausgeschlossen, dass auch schon innerhalb der Gattung Cryptodrilus eine Zurückbildung der Samentaschen stattgefunden habe. Es kann sich z. B. wohl ein Cryptodrilus mit Samentaschen in den Segmenten 8 und 9 aus einem solchen mit Samentaschen in den Segmenten 7, 8 und 9 entwickelt haben. Die Thatsache aber, dass sich bei einer derartigen Zurückbildung nie solche Anordnungsweisen herausgebildet haben, die (wie es bei der Gattung Perichaeta so häufig der Fall ist) deutlich auf die Rückbildung hinweisen, (ich meine solche Fälle, bei denen die Rückbildung nicht genau die Linie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der aufsteigenden Entwicklung inne hielt) berechtigt uns zu der Annahme, dass derartige Fälle, wenn sie überhaupt vorkamen, zum mindesten sehr selten sind, dass also bei der Gattung Cryptodrilus in dieser Beziehung die aufsteigende, bei der Gattung Perichaeta die absteigende Richtung durchaus vorwiegt, mit anderen Worten, dass die Gattung Cryptodrilus die ursprünglichen Formen, die Gattung Perichaeta die jüngeren, aus den Cryptodrilus-artigen hervorgegangenen Formen umfasst.

Wie stellt sich nun die Gattung Megascolex zu diesen beiden extremen Gattungen? Das Schema der Samentaschen-Anordnungen ist bei Megascolex folgendes:

Samentaschen in Segment	5, 6, 7, 8, 9.	6, 7, 8, 9.	7, 8, 9.	8, 9. 9.
	5, 6, 7, 8.			8.
	5, 6, 7.			

Es ist sofort ersichtlich, dass die Gattung Megascolex auch in dieser Beziehung zwischen den Gattungen Perichaeta und Cryptodrilus steht. Während sich bei der Gattung Cryptodrilus keine Samentaschen-Anordnung findet, die deutlich auf eine Reduktion hinweist und andererseits bei der Gattung Perichaeta fast alle derartigen Modifikationen (9 von 11) vorkommen, sind innerhalb der Gattung Megascolex nur 4 der 11 möglichen, auf Reduktion hinweisenden Samentaschen-Anordnungen vertreten. Ziehen wir zugleich in Betracht, dass die Zahl der Megascolex-Arten, welche diese ausserhalb der aufsteigenden Linie stehenden Anordnungsweisen zeigen, sehr klein ist, (fast verschwindend klein gegenüber der grossen Zahl solcher Arten von Perichaeta), so ergiebt sich, dass die Gattung Megascolex der Hauptsache nach zwar noch eine aufsteigende Tendenz in der Samentaschen-Zahl aufweist, dass aber bei einer geringen Zahl von Arten schon eine Reduktion vor sich gegangen ist.

Erst innerhalb der von Megascolex abzuleitenden Gattung Perichaeta wird diese Reduktion so bedeutend, dass von einer absteigenden Tendenz in der Zahl der Samentaschen gesprochen werden kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wir haben also Cryptodrilen mit zwei Paar Samentaschen in den Segmenten 8 und 9 als den Ausgangspunkt der Terricolenreihe Cryptodrilus-Megascolex-Perichaeta anzusehen und diese Erkenntnis setzt uns in den Stand, diese Reihe noch weiter zurück zu verfolgen:

Jene Anordnungsweise der Samentaschen ist ein Erbteil, überkommen von der Stammgattung Acanthodrilus.

Wie sich die übrigen Megascoleciden-Zweige aus acanthodrilinen Formen entwickelt haben, so auch die Perichaetenreihe; aber die Art dieser Ableitung ist bei dieser letzteren eine selbständige, von der bei den übrigen Megascolecidenreihen wesentlich verschiedene.

In allen Fällen findet eine Reduktion der männlichen Poren statt. Während sich bei acanthodrilinen Formen zwei Paar Prostaten getrennt von den auf dem 18. Segment ausmündenden Samenleitern, auf den Segmenten 17 und 19 eröffnen[1]), nähern sich bei den übrigen Megascoleciden die Samenleiter- nnd Prostaten-Öffnungen, um schliesslich zu verschmelzen. Zugleich findet eine Reduktion in der Zahl der Prostaten statt. (Verschiedene Übergangsformen zeigen, wie diese Annäherung und Verschmelzung vor sich gegangen ist. Ich erinnere nur an folgende Formen: Arten der Gattung Gordiodrilus, Ocnerodrilus limicola Eisen, verschiedene Microscolex-Arten, z. B. M. Michaelsenii Beddard). Die Art dieser Verschmelzung ist nun in der Perichaetenreihe eine durchaus andere als bei den anderen Megascolecidenreihen. Während bei diesen das erste Paar Prostaten und deren Öffnungen unverändert bestehen bleiben und sich die Samenleiter-Öffnungen, allmählich nach vorn wandernd, diesen nähern, bleibt bei der Perichaetenreihe die Ausmündung der Samenleiter unverändert auf dem 18. Segment und es schliesst sich ein Prostatenpaar (oder beide? — vergleiche die Organisation von Megascolex ceylonicus Beddard) an dieselben an.

[1]) Dies ist zweifellos ein ursprünglicherer Charakter, denn alles spricht dafür, dass sich die Prostaten aus früher indifferenten Organen (? Borstendrüsen) entwickelt haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein ebenso wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Reihen besteht auch in dem Verhalten der Samentaschen bei dieser Reduktion der männlichen Poren. Während bei Microscolex, Dichogaster nnd Ocnerodrilus eine Reduktion der Samentaschenzahl mit jener Hand in Hand geht, so dass nach wie vor die Zahl der Samentaschen der der männlichen Poren entspricht, halten die Formen der Perichaetenreihe für's erste an der ursprünglichen Zahl der Samentaschen fest, so dass eine Inkongruenz zwischen Samentaschen-Öffnungen und männlichen Poren entsteht[1]). Erst durch secundäre Veränderungen (Vermehrung der Samentaschen und spätere Zurückbildung derselben) wird in seltenen Fällen (Perichaeten mit einem einzigen Samentaschenpaar) eine Übereinstimmung in der Zahl der Samentaschen und der männlichen Poren erreicht.

Der beste Prüfstein für eine Theorie über Verwandtschaftsverhältnisse bei terricolen Oligochaeten ist die geographische Verbreitung. Wie stellt sich diese zu den Ergebnissen der obigen Überlegungen? Beddard behauptet, dass auch die geographische Verbreitung für das Alter des Perichaetenstammes (Perichaeta + Megascolex im Gegensatz zu allen übrigen Terricolen) spreche[2]). Die Thatsache, dass auf dem australischen Kontinent Perichaetiden (thatsächlich ist nur die Gattung Megascolex von den Perichaetiden hier heimisch) und die ihnen nahe verwandten Cryptodriliden (diese Verwandtschaft giebt Beddard zu) herrschen, soll diese Behauptung begründen. Mit dieser Argumentation kann ich mich nicht einverstanden erklären. Sie benutzt die vorliegenden Thatsachen doch in allzuwenig detaillirter Weise. Sie lässt erstens unberücksichtigt, dass jene Formen, die den perichaetinen Charakter (gleichmässige Borstenringe und Plectone-

[1]) Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass erst diese durch Initiative der männlichen Poren entstandene Inkongruenz den ersten Anstoss zur Vermehrung der Samentaschen und damit zn einer Verstärkung der Inkongruenz gab. Es ist nicht auffallend, dass ein gestörtes Gleichgewicht zwischen zwei Organen zu grösseren Schwankungen führte.

[2]) Beddard: A Monograph of the Order of Oligochaeta; Oxford. 1895, pag. 164.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

phridien — Gattung Perichaeta) in reinster und höchster Ausbildung zeigen, gar nicht in Australien, sondern auf dem nördlich und nordöstlich davon liegenden Inselgebiet heimisch sind, während der australische Kontinent die Übergangsformen Megascolex aufweist; zweitens zieht sie gar nicht in Rechnung, dass der australische Kontinent noch nicht das phylogenetisch älteste in Frage kommende Faunengebiet ist. Soll die geographische Verbreitung und ihre Beziehung zur Phylogenie nach den analogen Verhältnissen bei höheren Tieren erörtert werden, so darf man doch nicht ausser Acht lassen, dass im Südosten von Australien noch Neuseeland liegt, dessen Fauna in jeder Beziehung einen phylogenetisch älteren Charakter hat als die des australischen Kontinents — und auf Neuseeland ist die Gattung Acanthodrilus durchaus vorherrschend.

Wir haben eine continuirliche Reihe von Gattungen vor uns, Acanthodrilus, Cryptodrilus, Megascolex und Perichaeta. Aus der geographischen Verbreitung derselben soll die Richtung nachgewiesen werden, in der dieselben sich auseinander entwickelt haben. Acanthodrilus ist durchaus vorherrschend auf Neuseeland, selten auf dem australischen Kontinent, gar nicht vertreten auf dem nördlich und nordwestlich von Australien gelegenen Inselgebiet. Cryptodrilus fehlt auf Neuseeland, ist durchaus vorherrschend in Australien und nur in einer wohl verschleppten [1]) Form auf jenem Inselgebiet angetroffen worden. Megascolex kommt in einer Form (M. intermedius Bedd.) auf Neuseeland vor, kommt zu üppigster Entwickelung auf dem australischen Kontinent und ist auch auf jenem Inselgebiet durch verschiedene, nicht grade zahlreiche Formen vertreten. Perichaeta schliesslich hat sich (abgesehen von der zweifelhaften Form P. antarctica Baird, die nach den vorliegenden Angaben ebensogut zu Megascolex gehören kann)

[1]) Fletcherodrilus unicus Fletcher var. pelewensis Michaelsen von den Palau-Inseln ist artlich nicht von dem typischen F. unicus des australischen Kontinents zu trennen. Falls die Fundorts-Angabe „Palau-Inseln" nicht auf einem Irrthum beruht, was nicht ausgeschlossen ist, muss jene Varietät als von Australien nach den Palau-Inseln verschleppt angesehen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf Neuseeland bis jetzt nicht gefunden, ist sehr selten auf dem australischen Kontinent (vielleicht sogar nur eingeschleppt, wie Fletcher es z. B. von P. perigrina Fletcher vermutet) kommt aber zur üppigsten Entfaltung auf jenem Inselgebiet. Wir sehen also bei einer Wanderung in der Richtung von Neuseeland über Australien nach dem nördlich davon gelegenen Inselgebiet durchaus deutlich eine Aufeinanderfolge der Formen jener Reihe in der Richtung von Acanthodrilus nach Perichaeta. Da spricht doch die Analogie in der Verbreitung und Verwandtschaftsrelation anderer Tiergruppen entschieden dafür, dass die Neuseeländische Form — Acanthodrilus — die ursprünglichere, dass die malayische Form — Perichaeta — die jüngere dieser Reihe ist, während die Formen des australischen Kontinents — Cryptodrilus und Megascolex — dazwischen stehen.

Bemerkenswerth ist, dass Spencer [1]) aus Gründen der lokalen Verbreitung von Acanthodrilus eremius Spencer im central-australischen Wüstengebiet zu der Ansicht kommt, dass die Gattung Acanthodrilus die australische Urform darstelle. Das entspricht durchaus meiner Anschauung, nach der sich Cryptodrilus und Megascolex, die jetzt in Australien herrschenden Formen, aus Acanthodrilus entwickelt haben.

Betrachten wir nun, wie sich die weitere Verbreitung von Acanthodrilus zu diesem Problem stellt. Die Gattung Acanthodrilus ist alleinherrschend auf den entlegenen Inselchen des antarktischen Meeres. Von hier aus erstreckt sich ihr Gebiet in 3 Linien nach Norden, indem sie sofort die Alleinherrschaft und meist auch bald die Vorherrschaft verliert. Diese drei Linien entsprechen den drei in die südlichen Regionen hineinragenden Kontinenten. Eine Linie geht über Neuseeland und Neu-Caledonien nach Australien, die zweite über das Kapland nach Madagaskar [2]) bis hinauf zu den Seychellen [3]) und die dritte über die Falklands-Inseln nach Feuerland und Süd-Patagonien, dann in

[1]) Spencer. Acanthodrilus eremius, a new Species of Earthworms (Horn Exp. Centr. Austral. Zool.)

[2]) Zwei neue Arten, gesammelt von Herrn Dr. Voeltzkow.

[3]) Eine neue Art, gesammelt von Herrn Dr. Brauer.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem Cordilleren-Gebiet durch ganz Chile hindurch. Dieser dritten Linie gehören auch wohl die durch Eisen bekannt gewordenen Acanthodrilus-Funde in Guatemala und der mexicanischen Provinz Tepic an. Zu beachten ist hierbei ausserdem, dass jene Acanthodrilen, die auf den Inseln des antarktischen Meeres vorkommen, unter sich eine innigere Verwandtschaft zeigen.

Beddard schliesst aus diesen Verbreitungs- und Verwandtschafts-Verhältnissen auf das frühere Vorhandensein eines bis auf spärliche Reste verschwundenen antarktischen Kontinents. Ein solcher hypothetischer Kontinent, als Urheimat der Gattung Acanthodrilus angesehen, würde die enge Verwandtschaft der antarktischen Acanthodrilus-Formen allerdings durchaus erklärlich erscheinen lassen, ebenso die weitere Verbreitung der Acanthodrilen, man brauchte ihn nur durch Landbrücken mit jenen weit in die südliche Region hinreichenden Kontinenten in Verbindung treten zu lassen. Es bedarf aber meiner Ansicht nach nicht einer derartigen, kolossale Umwälzungen in der Konfiguration der Kontinente voraussetzenden Hypothese zur Erklärung der fraglichen Verhältnisse. Ich möchte eine andere Herleitung derselben versuchen:

Die Gattung Acanthodrilus war in früheren Perioden auch nördlich vom Aequator in geschlossenem Kreise um die ganze Erde verbreitet, wenn sie nicht gar nahezu oder ganz kosmopolitisch war. Aus den nördlichen Theilen dieses Gebiets wurde sie dann durch das Auftreten der zu üppiger Entwicklung gelangenden Lumbriciden verdrängt. Diese scheinen die gefährlichsten Gegner aller anderen Terricolen zu sein, die sich das eroberte Gebiet von allen fremden Beimischungen freihalten. Dass sie thatsächlich die Fähigkeit haben, andere Terricolen vollständig aus dem in Besitz genommenen Gebiet zu verdrängen, sehen wir deutlich an dem Erfolg, den ihre Einschleppung in Gebiete der südlichen Erdhälfte (Sidney, Kapstadt, Santiago) gehabt hat. Die Verbreitung der Lumbriciden fand aber, so lange nicht der Mensch mit seinem Handelsverkehr die Ueberführung zu Wege brachte, eine Schranke im Tropengürtel. In gewissen Theilen der wärmeren Erdgegenden übernahm ein den Lumbri-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ciden nahe verwandter Stamm, die Geoscoleciden, den Kampf mit den Acanthodrilen. Dieser Stamm nahm das wärmere Gebiet Süd-Amerikas, sowie Süd-Africa und Madagaskar in Besitz. Es gelang ihm aber nicht, die Acanthodrilen oder ihre Verwandten vollständig zu verdrängen. In Süd-Amerika hielten sich die durch ihre amphibische Lebensweise vor der Konkurrenz mit den Geoscoleciden geschützten Gattungen Kerria und Ocnerodrilus, in Süd-Afrika und Madagascar blieben einige spärliche Reste der unveränderten Gattung Acanthodrilus bestehen. Die Gattung Acanthodrilus blieb aber in den Gebieten, die sie sich erhielt, in den meisten Fällen nicht unverändert. In dem australisch-malayischen Gebiet gingen die Gattungen Cryptodrilus, Megascolex, Perichaeta und Verwandte aus ihr hervor, im tropischen Afrika die Gattungen Benhamia und Dichogaster, im gemässigten Nord-Amerika die Gattung Diplocardia, im südlichsten Süd-Amerika schliesslich die Gattung Microscolex. Nur an wenigen weit zerstreuten Stellen ihres früheren grossen Gebietes hielt sich die Gattung Acanthodrilus unverändert. In den meisten Fällen lässt es sich auch aus dem Charakter dieser Lokalitäten ersehen, dass es sich hier um Relikte handelt. Sie finden sich zumeist auf weitentlegenen Inseln oder in abgeschlossenen Oasen grosser Wüstengebiete. In Amerika scheinen die Cordilleren zu ihrer unveränderten Erhaltung in Beziehung zu stehen. Die Thatsache, dass die Acanthodrilen der weit von einander entfernten antarktischen Inseln unter sich besonders nahe verwandt erscheinen, würde sich so erklären lassen, dass diese entlegenen Inseln in gleicher Weise die älteste Form der Gattung Acanthodrilus am wenigsten verändert bewahrt haben, während in den wärmeren Gebieten mit der üppigen Entwicklung eine grössere Differenzirung der Arten Hand in Hand ging.

Die Entscheidung darüber, ob die Beddard'sche Erklärung oder die meinige zutreffend ist, mit andern Worten, ob wir die frühere Existenz eines grossen antarktischen Kontinents annehmen dürfen oder nicht, müssen wir den Geologen überlassen. Ich würde mich sofort bereitwillig der Beddard'schen Ansicht anschliessen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

falls sich die Geologie für die Möglichkeit eines solchen Kontinents ausspräche. Für das hier zu erörternde Problem ist diese Entscheidung gleichgültig. Ob wir die heutigen Acanthodrilen als Relikte einer früher nahezu oder ganz kosmopolitischen Gattung ansehen oder ob wir ihre jetzige Verbreitung unter Zuhülfenahme eines antarktischen Kontinents erklären — in beiden Fällen müssen wir das Alter dieser Gattung sehr hoch annehmen, höher als das der Gattungen Cryptodrilus, Megascolex und Perichaeta, deren Gebiet viel enger umgrenzt ist. [1])

Bei den bisherigen Erörterungen habe ich nur einige der Hauptstämme der Familie Megascolecidae in Betracht gezogen. Es finden sich viele kleine Zweige, deren systematischer Zusammenhang mit jenen noch klar zu stellen ist. Manche derselben schliessen sich direkt an dieselben an. So sind z. B. die Gattungen Perissogaster und Fletcherodrilus ohne weitere Schwierigkeit von Cryptodrilus abzuleiten, die Gattungen Pleionogaster und Perionyx von Megascolex. Andere Gattungen, so die Gattungen Diplocardia, Typhaeus und Octochaeta scheinen eine etwas selbständigere Stellung einzunehmen. Jedenfalls lassen sie sich nicht ohne Weiteres von einem jener Hauptstämme ableiten, wenngleich ihre Zugehörigkeit zu dem Stammbaum, als dessen Grundglied Acanthodrilus anzusehen ist, nicht zweifelhaft erscheint. Ich will auf diese Gattungen hier nicht näher eingehen, sondern das Verhältnis der Hauptstämme zu einander etwas eingehender untersuchen. In gewisser Beziehung ist der Stammbaum, den ich früher zusammenstellte (Zur Systematik der Regenwürmer) zu ändern. Ich leitete damals die Gruppe Perichaeta-Cryptodrilus direkt von der acanthodrilen Stammform ab; die vorliegenden Ueberlegungen zeigen, dass sie von der Gattung Acanthodrilus abzuleiten ist. Es fragt sich nun, ob diese Gattung Acanthodrilus mit

[1]) Ich habe hier natürlich nur das Stammgebiet dieser Gattungen im Auge, das sich z. B. für Perichaeta auf das Inselgebiet nördlich und nordöstlich von Australien, höchstens mit Einschluss der südöstlichen Gebiete des asiatischen Festlandes beschränkt. Es ist genugsam darauf hingewiesen worden, dass es sich bei der weiteren Verbreitung um Verschleppung durch den Menschen handelt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jener acanthodrilen Stammform identificirt werden muss, oder ob die Gattung Acanthodrilus schon eine abgeleitete Form repräsentirt (natürlich nur im Verhältnis zu den übrigen der hier als Familie Megascolecidae zusammengefassten Formen), mit andern Worten, ob die Gattung Acanthodrilus älter ist als die Grundgattungen der übrigen Stämme (Kerria und Benhamia). Die hohe Organisation, die der Benhamia-Stamm (Benhamia-Dichogaster) im Verhältnis zu Acanthodrilus aufweist, lässt die Entscheidung für diesen Stamm nicht schwer fallen. Benhamia repräsentiert höchst wahrscheinlich einen jüngeren Zweig. Schwieriger ist die Klarstellung des Verhältnisses zwischen Kerria und Acanthodrilus. Der Kerria-Stamm (Kerria-Gordiodrilus-Ocnerodrilus) zeigt, wie vielfach festgestellt ist, im Verhältnis zu Acanthodrilus eine niedere Organisation, die in manchen Punkten an gewisse Verhältnisse bei limicolen Oligochaeten erinnert. Bedeutet diese niedere Organisation eine niedrigere phylogenetische Stufe oder hat man es hier mit einer Degeneration der betreffenden Organe zu thun? Diese Frage ist mehrfach aufgeworfen, aber bis jetzt nicht beantwortet worden. Auch ich wage nicht, eine entschiedene Ansicht zu fassen. Die geographische Verbreitung spricht vielleicht dafür, dass der Kerria-Stamm jünger ist als die Gattung Acanthodrilus, auch befürwortet die aquatische Lebensweise die Auffassung, dass wir es mit degenerierten, oder besser vielleicht, durch das Wasserleben in gewisser Weise modificirten Formen zu thun haben. Andererseits aber lässt sich gerade die aquatische Lebensweise, falls man sie als primär und nicht erst erworben ansieht, zur Begründung der entgegenstehenden Ansicht verwerthen. Süsswasserthiere zeigen in vielen Fällen eine von der ihrer auf dem Lande lebenden Verwandten so sehr abweichende geographische Verbreitung, dass eine Schlussfolgerung aus diesen geographischen Beziehungen unzulässig wird. (Ich erinnere nur an die Verbreitung der Gattungen Criodrilus, Alma, Sparganophilus, Callidrilus und Glyphidrilus und ihre Beziehung zu der Verbreitung der Lumbriciden und Geoscoleciden.) Die aquatische Lebensweise könnte als ein direkter Hinweis auf die nahe Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wandschaft mit limicolen Formen, also als ein Zeichen der niedrigeren phylogenetischen Stellung, aufgefasst werden. Eine Entscheidung hierüber muss, wenn sie überhaupt möglich ist, der Zukunft vorbehalten bleiben.

Es bleibt von den hauptsächlichsten Stämmen der Familie Megascolecidae noch der Stamm der Eudrilini zu besprechen. Der Zusammenhang dieser eigenartigen Terricolen-Gruppe mit anderen Terricolen hat mich vielfach beschäftigt, ohne dass ich zu einem leidlichen Resultat kam. Als ich vor Jahren auf die auffällige Gemeinsamkeit zwischen den Eudrilinen und den afrikanischen Gliedern der Gattung Ocnerodrilus in der Tendenz zur ventral-medianen Verschmelzung der Geschlechtsporen hinwies [1]), vermied ich es, einen verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen beiden als das sichere Resultat der Vergleichung hinzustellen. Auch in dem vor zwei Jahren zusammen gestellten Stammbaum hängte ich die Eudrilinen dem Kerria-Stamme (Ocnerodrilus) an, nur weil sich kein besserer Anknüpfungspunkt finden liess. Jetzt bin ich zu der Ansicht gelangt, dass ich damals, mehr oder weniger dessen unbewusst, den richtigen Weg eingeschlagen habe, dass die Eudrilinen von dem Kerria-Stamme abzuleiten sind. Besonders das Studium der afrikanischen Glieder dieses Stammes, Ocnerodrilus (Pygmaeodrilus), Gordiodrilus und Nannodrilus, brachte mich hierzu.

Es sei mir gestattet, bei der diesbezüglichen Erörterung eines vorwegzunehmen: Der am meisten in die Augen springende Charakter der Eudrilinen liegt in der eigentümlichen Verwachsung der weiblichen Geschlechtsorgane zu einem mehr oder weniger einheitlichen Geschlechtsapparat. Diese Verwachsung, häufig durch hinzukommende Neubildungen kompliziert, führt zu den mannigfachsten Bildungen, die in der Betrachtung des Charakters der verschiedenen Objekte einen übermässig breiten Raum einnehmen und sich auch bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Eudrilinen zu anderen, ausserhalb ihres

---

[1]) Michaelsen: Beschreibung der von Herrn Dr. Fr. Stuhlmann am Victoria Nyanza gesammelten Terricolen (Ib. Hamburg. wiss. Anst. IX, 2) — pg. 8.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kreises stehenden Terricolen allzusehr aufdrängen. Hierauf ist es wohl zurückzuführen, wenn Beddard bei Besprechung der auffallenden Uebereinstimmung im Habitus von Gordiodrilus tenuis Bedd. und dem Eudrilinen Megachaeta tenuis Mchlsn. (Beddard vergleicht diese Uebereinstimmung mit den als »Mimicri« bekannten Phenomenen) eine Verwandtschaft zwischen beiden von der Hand weist, und zwar mit den Worten: ». . . . . it is not much, if any exaggeration to say that few genera are structurally farther apart than Gordiodrilus and Megachaeta «[1]). Dieser Schluss ist um so auffallender, als gerade Beddard es ist, der zuerst auf die wichtigsten Uebereinstimmungen in der inneren Organisation dieser beiden Terricolen-Gruppen hingewiesen hat. Soll die Verwandtschaft der Eudrilinen zu anderen Terricolen festgestellt werden, so darf dem weiblichen Geschlechtsapparat, dessen komplexer Charakter als eine Neuerwerbung innerhalb dieser Unterfamilie anzusehen ist, keine besondere Bedeutung beigemessen werden. Es darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass sich neben den höchst komplizierten Bildungen auch einfache finden, die sich fast ohne Sprung an die anderer Megascoleciden-Organisationen anschliessen. Am besten lässt man nach meiner Meinung bei der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Eudrilinen den so starken Schwankungen unterworfenen weiblichen Geschlechtsapparat ganz ausser Betracht.

Beddard will die Gruppe der Eudrilinen ganz aus der Familie der Megascoleciden ausscheiden und als selbständige Familie bestehen lassen. Als Hauptgrund für diese Sonderstellung der Eudrilinen giebt Beddard die Gestaltung des männlichen Ausführungsapparates an. Die Struktur der sogenannten Prastatadrüsen bei den Eudrilinen und ihre Verbindung mit den Samenleitern ist allerdings eigenartig, aber nur, solange man sie mit den sogenannten Prostatadrüsen der übrigen Megascoleciden vergleicht. Um Missverständnissen vorzubeugen will ich folgendes feststellen: Ich bezeichne als Prostatadrüsen der

[1]) Beddard: On a new Genus of Oligochaeta, comprising Five new Species belonging to the Family Ocnerodrilidae (Ann. Mag. Nat. Hist. 6. Ser. V. X, 1892.) — pg. 77.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Terricolen jene beiden Paare schlauchförmiger Organe, die bei Acanthodrilus auf den Segmenten 17 und 19 ausmünden, sowie alle Organe anderer Terricolen, die diesen homolog sind. Nun behaupte ich aber, die muskulösen Schläuche der Eudrilinen, in welche scheinbar die Samenleiter einmünden, sind keine solche Prostatadrüsen, sondern nichts anderes, als die modifizierten Ausmündungsenden der Samenleiter selbst. Die Art und Weise, wie diese Modifikation des distalen Samenleiterendes vor sich gegangen ist, kann durch verschiedene entsprechende Stadien innerhalb der Ocnerodrilen - Gruppe veranschaulicht werden. Ocnerodrilus (Pygmaeodrilus) quilimanensis Mchlsn. [1]) repräsentiert das erste Stadium, eine einfache muskulöse Verdickung der Samenleiter eben vor ihrem Ausmündungsende. Aus diesem Stadium mögen die nächstfolgenden hervorgegangen sein, indem sich dieser verdickte Teil bei gleichzeitiger Verlängerung des Samenleiters nach hinten richtete, sodass das Ende des Samenleiters eine nach hinten gerichtete schlank U-förmige Ausbuchtung bildete, deren einer Schenkel verdickt ist. Der normal dicke Schenkel legte sich dann fest an den anderen an (vergl. den Querschnitt durch das damals Prostatadrüse genannte Organ von Megachaeta tenuis Mchlsn.[2]) und verwuchs mit ihm. Schliesslich senkte sich das Ende des dünnen Schenkels zum Teil oder ganz in die verdickte Wand des anderen Schenkels ein. Dies ist das Stadium, wie es durch Nannodrilus africanus Bedd.[3]) repräsentirt wird. Die Umwandlung der distalen Samenleiterpartie beschränkte sich jedoch nicht auf die äussere Gestalt und die Ausbildung der Muskelschichten. Auch das Epithel unterzog sich einer Umwandlung. Es entwickelte nach

[1]) Michaelsen: Beschreibung der von Herrn Dr. Franz Stuhlmann im Mündungsgebiet des Sambesi gesammelten Terricolen (Ib. Hamburg. wiss. Anst. VII). — pg. 13 u. Taf. III, Fig. 15, me.

[2]) Michaelsen: Beschreibung der von Herrn Dr. Fr. Stuhlmann auf Sansibar und dem gegenüberliegenden Festlande gesammelten Terricolen (Ib. Hamburg. wiss. Anst. IX.) — Taf. I, Fig. 4.

[3]) Beddard: On Two new Genera, comprising Three new Species of Earthworms from Western Tropical Africa (Proc. Zool. Soc. London, 1894. — pg. 388.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

innen zu eine mehr oder weniger dicke Drüsenlage, die wohl die gleiche Funktion übernahm, wie sie früher den von Acanthodrilus überkommenen Prostaten zustand, und die, als Modifikation des Samenleiter-Epithels, viel mehr berechtigt ist den Namen Prostata zu führen, als jene, erst secundär den männlichen Poren genäherten Organe. Ich nenne diese neu gebildeten Drüsen des Samenleiter-Epithels »Euprostaten«. Mit der Bildung der Euprostaten geht eine Verkümmerung jener älteren Prostaten Hand in Hand, die in den meisten Fällen zum gänzlichen Schwund derselben führte. (Es ist vielleicht bedeutsam, dass schon bei den Prostaten von Ocnerodrilus eine Neigung zur Degenerierung vorhanden ist — vergl. O. Hendrici Eisen, O. guatemalae Eisen und O. [Ilyogenia] africanus Beddard). In anderen Fällen — hierin liegt meiner Ansicht nach ein schwerwiegendes Moment für die Beurteilung der Homologie dieses Organsystems — sind Reste dieser Prostaten erhalten geblieben. Als solche rudimentäre Prostata spreche ich den bisher unerklärten Y-förmigen Anhang an der Bursa copulatrix von Eudrilus Eugeniae Kinberg (E. decipiens E. Perr.) an. Ich halte es sogar nicht für ausgeschlossen, dass die Zweiteiligkeit dieses Anhanges in direktem Zusammenhang mit der Zweizahl der Prostatenpaare von Gordiodrilus und Nannodrilus steht. Es ist nun die Frage, ob bei den Eudrilinen die Prostaten durchweg rudimentär (wie bei Eudrilus Eugeniae Kinb.) oder ganz geschwunden (wie z. B. bei Megachaeta tenuis Mchlsn.) sind. Ich glaube, dass diese Frage zu verneinen ist, dass sich in gewissen Linien die alten Prostaten (Homologa der Prostaten von Acanthodrilus) in voller Ausbildung erhalten haben. Ich denke hierbei vor allem an die als Prostaten bezeichneten Organe von Polytoreutus. Eine genaue Untersuchung der verschiedenen Bildungen, zumal eine Feststellung des Verlaufs der Samenleiter, würde in den meisten Fällen wohl eine Entscheidung hierüber möglich machen.

Die im Vorhergehenden besprochene Gestaltung der männlichen Ausführungsorgane, die von Beddard als Haupt-Argument für die Loslösung der Eudrilinen von der Familie Megascole-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

cidae verwandt wurde, ist nach meiner Auffassung also grade das verbindende Element zwischen den Eudrilinen und der Megascoleciden-Gruppe Ocnerodrilini. Es erübrigt nun, die übrigen Organsysteme auf diese Frage hin zu prüfen. Auf die schon oben angedeutete, bei den Terricolen sonst sehr selten auftretende Tendenz zur ventralmedianen Verschmelzung gewisser Geschlechtsporen, die die Eudrilinen mit einem Zweig der Ocnerodrilen (und sonst nur noch mit der Cryptodrilus ähnlichen Gattung Fletcherodrilus) gemein haben, will ich kein besonderes Gewicht legen. Wesentlich aber erscheint mir die übereinstimmende Bildung der unpaarigen, ventralen Darmanhänge. Derartige Darmanhänge finden sich im Kreise der Terricolen nur bei Eudrilinen und bei der Ocnerodrilinen-Gattung Gordiodrilus. Es ist nicht nur die ventral-mediane Stellung dieser Organe, sondern besonders auch die feinere Struktur, welche diese Bildungen unter einander verwandt erscheinen lässt und von allen anderen Bildungen, so von den paarigen Kalkdrüsen vieler Terricolen, unterscheidet. Es ist das Verdienst Beddards, nachgewiesen zu haben, dass die unpaarigen Darmanhänge sowohl bei den Eudrilinen wie bei Gordiodrilus eine Kombinirung von Ausstülpungen der Darmwand mit nephridialen Bildungen sind. Nur nebenbei will ich hier darauf hinweisen, dass Beddard aus diesen Strukturverhältnissen den gleichen Schluss zog, wie ich in älteren Arbeiten aus der Betrachtung der gröberen Anatomie und der Thätigkeit dieser Organe im lebenden Thier, zu dem Schluss, dass diese Organe assimilatorische Funktionen haben [1]). Beddard nimmt zwar nebenbei für diese Organe auch eine secretorische Funktion in Anspruch, die Absonderung von Kalksubstanzen; ich habe aber bereits andrenorts [2]) klar gestellt, dass diese absondernde Thätigkeit mit der assimilirenden nicht im Widerspruch steht, dass grade die abgesonderten Kalksubstanzen die zu assimilirenden Säfte neutralsiren, für die Assimilation zubereiten sollen. Beddard spricht sich an dem eben citirten

[1]) Beddard: On some new Species of Earthworms from various parts of the world (Proc. Zool. Soc. London, 1892). — pg. 698.

[2]) Michaelsen: Zur Kenntniss der Oligochaeten (Abhandl. Nat. Ver. Hamburg, Bd. XIII). — pg. 22.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Orte dahin aus, dass diese Aehnlichkeit in dem Bau der unpaarigen Darmanhänge als Anzeichen (evidence) einer Verwandtschaft zwischen den Eudrilinen (Eudriloides) und Gordiodrilus aufgefasst werden könne. Er schliesst aber ausdrücklich die Gattung Ocnerodrilus (Ocnerodrilus und Pygmaeodrilus) von dieser Verwandtschaft aus, indem er für den Fall einer Verwandtschaft zwischen Eudriloides und Gordiodrilus die Aehnlichkeit zwischen dem letzteren und Ocnerodrilus als das Resultat gleichartig wirkender Degeneration erklärt. Diese Erklärung ist wohl nicht annehmbar; die Uebereinstimmung im Vorkommen eines einzigen oder eines einzigen Paares von Darmanhängen im 9. Segment ist positiver Natur und darf nicht als Konvergenz angesehen werden, wenn es nicht unumgänglich ist. Es liegt auch gar kein Grund für diese Annahme vor. Wenn Gordiodrilus und seine Verwandten (Ocnerodrilus und Kerria) thatsächlich degenerirte Formen sind, so sind sie es höchstens in Bezug auf Acanthodrilus. Für die Eudrilinen sind es die phylogenetisch älteren Formen. Gordiodrilus ist sicher kein degenerierter Eudriline und als solcher anderen Stammes als Ocnerodrilus.

Mit dem obigen sind die Gründe für die Annahme einer Verwandtschaft zwischen den Eudrilinen und Ocnerodrilinen nicht erschöpft. Als wesentlich ist noch die Gestaltung der Nephridien zu besprechen. Die Nephridien der Ocnerodrilen zeichnen sich durch die Dicke des peritonealen Belags aus, ein Charakter, der innerhalb des Kreises der Terricolen, abgesehen von den Eudrilinen, nur noch bei Pontodrilus auftritt. Die gleiche Bildung findet sich bei den Eudrilinen. Ich wies sie zuerst, ohne jedoch die nephridiale Natur dieser Bildung ganz sicher stellen zu können, bei Megachaeta tenuis und M. alba nach.[1]) Beddard zeigte, dass sie auch bei Libyodrilus violaceus an den Nephridien des Mittel- und Hinterkörpers vorkommt.[2]) Ver-

[1]) Michaelsen: Beschr. d. v. Stuhlmann auf Sansibar etc. (Ib. Hamb. w. Anst IX). — pg. 18, pg. 20 u. Taf. IV, Fig. 27.

[2]) Beddard: On the Structure of an Earthworm allied to Nemertodrilus, Mich., with Observations on the Post-embryonic Development of Certain Organs (Quart-Journ. micr. Sci. N. S. Vol. XXXII). — 553 u. Pl. XXVIII, Fig. 10 u. 11.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wandte Bildungen sind zweifellos auch jene paarigen Organe von Eudriloides durbanensis Bedd. [1]), E. Finni und Stuhlmannia variabilis Mchlsn. [2]), die Beddard wegen ihrer (lumenlosen?) Verbindung mit dem Oesophagus als Kalkdrüsen in Anspruch nimmt. Der mit dem Oesophagus zusammenhängende Stiel dieser Organe mag ja ein Homologon der Kalkdrüsen (als welche wir doch nur rein oesophageale Bildungen bezeichnen können) sein; die Hauptmasse ist doch wohl nephridialer Natur. Wenn ich dagegen protestirte, dass die unpaarigen ventralen Darmanhänge der Eudrilinen einfach als Kalkdrüsen bezeichnet werden, so darf ich hier, wo das eventuelle Homologon der Kalkdrüsen auf ein Minimum reduziert ist, diese Bezeichnung noch weniger gelten lassen.

Schliesslich mag auch noch einmal darauf hingewiesen werden, dass auch die geographische Verbreitung der Eudrilinen und Ocnerodrilen in Harmonie mit meiner Ansicht von der Verwandtschaft dieser Terricolen-Gruppen steht. Die Eudrilinen sind, abgesehen von der einen, durch den Menschen über den ganzen Tropengürtel verschleppten Art Eudrilus Eugeniae Kinb., auf das tropisch-subtropische Afrika beschränkt. Die Ocnerodrilinen sind über dasselbe Gebiet und ausserdem noch über das wärmere Amerika verbreitet; aber grade jene Ocnerodrilinen-Gattungen, die die engsten Beziehungen zu den Eudrilinen zeigen, sind ganz (Nannodrilus) oder der Hauptmasse nach (Gordiodrilus) tropisch-afrikanisch.

Die Eudrilinen sind nach alle diesem ein hoch spezialisierter Zweig der Megascoleciden, der sich durch Vermittlung der Ocnerodrilinen-Gattungen Nannodrilus und Gordiodrilus wie alle anderen Zweige dieser Familie auf die gemeinsame acanthodriline Stammform zurückführen lässt. Will man diese Zweige nicht abtrennen und als einzelne Familien hinstellen, so

[1]) Beddard: On s. n. Spec. o. Earthw. fr. var. parts of the world (Pr. Zool. Soc. Lond. 1892). — pg. 698 u. Pl. XLVI, Fig. 11.

[2]) Beddard: A Contribution to our Knowledge of the Oligochaeta of Tropical Eastern Afrika (Quart. Journ. micr. Sci. N. S. Vol. XXXVI). — pg. 254 u. Pl. XVII, Fig. 11—15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

darf man auch den Eudrilinen-Zweig, der trotz seiner besonderen Spezialisierung jenen gleichwertig ist, nicht als besondere Familie behandeln. Ich belasse deshalb im Gegensatz zu Beddard die Eudrilinen innerhalb der Familie Megascolecidae.

Eine weitere Theilung dieser Familie in Unterfamilien begegnet denselben Schwierigkeiten, wie sie sonst bei künstlicher Teilung eines organischen Ganzen auftreten. Es lassen sich wohl die spezialisierten Zweige sauber abtrennen, doch bleiben die undefinierbaren Stümpfchen am Stamm sitzen; auch ist dieser Stamm schwerlich den Zweigen gleichzusetzen. Für die systematische Aneinanderreihung kommt dann noch die Unmöglichkeit hinzu, etwas mehr-dimensionales, wie die Teilstücke eines Stammbaumes, ohne Zwang in eine eindimensionale Ordnung zu bringen. In unserem Falle gelingt es wohl, die Unterfamilien Eudrilini, Ocnerodrilini, Benhamini und Perichaetini scharf zu sondern, wohin aber ist die Stammgattung Acanthodrilus zu stellen und die ihr so ähnliche Gattung Microscolex? Ist die Umwandlung von Acanthodrilus in Microscolex den bei den andern Zweigen auftretenden Umwandlungen gleichwertig zu erachten? Wohin sollen Formen wie Deinodrilus und Plagiochaeta gestellt werden? Welcher Charakter ist bei diesen Collectivformen massgebend? Das alles sind Fragen, die sich nicht ohne Weiteres beantworten lassen. Ich lasse einstweilen die Gattung Acanthodrilus bei Microscolex ungeachtet des Umstandes, dass manche Acanthodrilen wohl zu anderen Zweigen in näherer Beziehung stehen, wie z. B. die australischen Acanthodrilen zur Gattung Cryptodrilus. Die Zweige der Ocnerodrilinen und Benhaminen nehme ich aus der Unterfamilie Microscolecini heraus und stelle sie als gesonderte Unterfamilie auf. Die Cryptodrilinen und Perichaetinen andrerseits vereinige ich zu der Unterfamilie Perichaetini.

Betrachten wir nun die übrigen Terricolen-Familien und das Verhältniss der Megascoleciden zu denselben. Die Megascoleciden erscheinen als ein wohl charakterisirtes Ganzes. Uebergänge zu den anderen Terricolen-Familien sind nicht bekannt. Es ist daraus wohl der Schluss zu ziehen, dass die gemeinsame

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

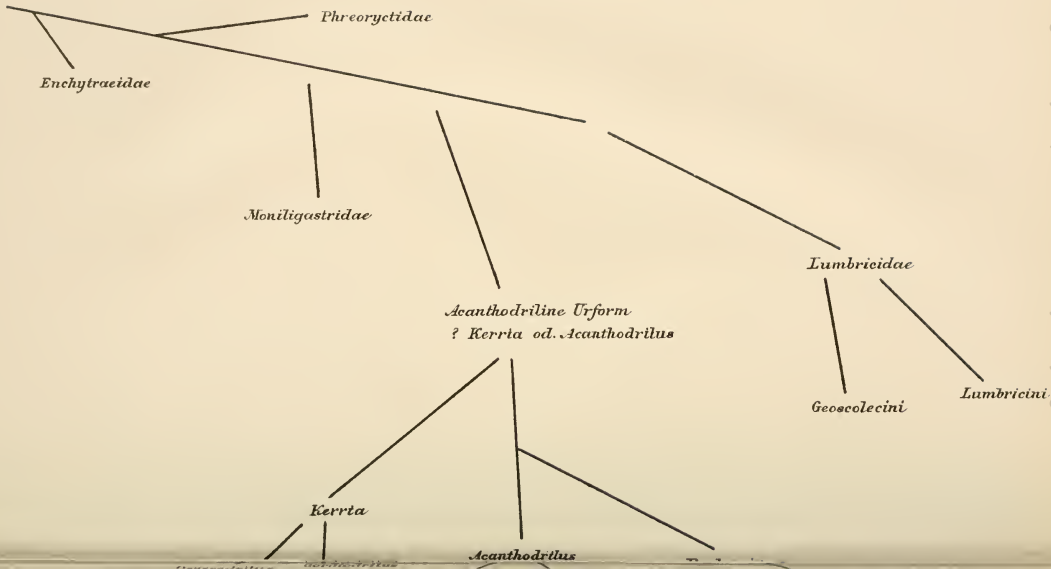
Wurzel dieser verschiedenen Familien auf ziemlich tiefer phylogenetischer Stufe zu suchen ist, vielleicht sogar innerhalb der Grenze, durch welche man die übrigen Oligochaeten als »Limicolae« von den Terricolen zu sondern pflegte. Als derartige, den Megascoleciden nebenzuordnende Familien erkenne ich zwei an, die Familien Lumbricidae und Moniligastridae.

In der Familie Lumbricidae fasse ich die früheren Familien oder Unterfamilien Lumbricidae und Geoscolecidae zusammen. Die neueren Untersuchungen haben so vielfache Uebergänge zwischen diesen beiden Gruppen zu unserer Kenntnis gebracht, dass eine scharfe Trennung derselben, wie schon Rosa andeutete, kaum noch möglich ist. Wenn aber auch die gemeinsame Wurzel der hierher gehörenden Zweige phylogenetisch nicht besonders niedrig liegt, so lassen sich doch zwei Hauptäste unterscheiden, die in ihren Extremen scharf von einander gesondert sind. Ich bezeichne diese Aeste als Unterfamilien der Lumbricini und Geoscolecini. Schwierig ist die Unterbringung gewisser Gattungen, wie Criodrilus, Alma, Glyphidrilus und Callidrilus. Die einen erinnern in bestimmter Beziehung an die Lumbricinen, die andern an die Geoscolecinen, während sie durch andere Charaktere zusammengebracht und jenen beiden Unterfamilien entfremdet werden. Vieles spricht dafür, dass jene gemeinsamen Charaktere dieser Gattungen durch eine gleichartige Anpassung an das Leben im Wasser erworben sind. Eine Entscheidung hierüber aber ist nicht leicht zu treffen.

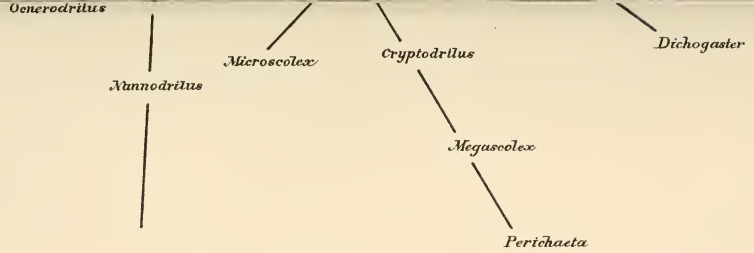
Was die Familie der Moniligastriden anbetrifft, so stimme ich der Ansicht Rosas zu, nach der sie wohl von den übrigen Terricolen-Familien scharf zu sondern ist, aber doch nicht, wie Beddard es will, nun mitten zwischen die Familien der limicolen Oligochaeten gestellt werden darf. Sie schliesst sich in wesentlichen Organisationsverhältnissen enger an die Familien der Megascoleciden und Lumbriciden an.

Ich stelle zum Schluss die Resultate der obigen Erörterungen in Gestalt eines Stammbaumes zusammen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Dieser Stammbaum weicht von dem durch Beddard[1]) zusammengestellten Stammbaum fast in jeder Beziehung ab. Uebereinstimmend ist nur der Ursprung der Terricolen. Auch ich bin wie Beddard der Ansicht, dass die Phreoryctiden der Wurzel der Terricolen nahe stehen und dass die Enchytraeiden nahe Beziehungen zu den Phreoryctiden zeigen.

---

[1]) Beddard: A Monograph of the order of Oligochaeta; Oxford, 1895. — pg. 173.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 4

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

Artikel/Article: II. Wissenschaftlicher Teil. Weiterer Beitrag zur Systematik der Regenwürmer 1-26