

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz

DIE LÖSUNG DES *PARERGODRILUS*-PROBLEMS

Von

ERICH REISINGER

Mit 14 Textabbildungen in 68 Einzeldarstellungen

(Eingegangen am 23. Januar 1959)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	517
B. Neue Befunde	519
I. Allgemeiner Bau der Männchen	519
II. Behorftung, Bedeutung der Genitalborsten	520
III. Nervensystem und Sinnesorgane	522
IV. Blutgefäßsystem	523
V. Genitalapparat	525
VI. Eiablage	531
VII. Embryonalentwicklung	532
C. Diskussion	538
I. <i>Parergodrilus</i> und <i>Stygocapitella</i>	538
II. Systematische Stellung und Diagnose des <i>Parergodrilus</i> und der <i>Parergodrilidae</i>	540
Zusammenfassung	542
Literatur	543

A. Einleitung

1925 beschrieb ich einen in steirischen Buchenwäldern lebenden, kleinen Anneliden von höchst bemerkenswertem Bau und reihte ihn als *Parergodrilus heideri* unter die Archianneliden, im Sinne der damals von GOODRICH (1922) und HEIDER (1922) vertretenen Umgrenzung, ein. Zwei Jahre später wurde meine Arbeit von A. MEYER (1927) in einer in wissenschaftlichen Kreisen nicht üblichen Form ätzend scharf angegriffen, mir „fundamentale Verknennung des Baues des *Parergodrilus*“ vorgeworfen und das fragliche Tier als ein durch Segmentverlust zu einer „Kümmerform“ herabgesunkener Enchytraeide gedeutet.

Der Polemik lag weder eine Nachuntersuchung, noch eine andere Erweiterung des Tatsachenmaterials zugrunde. Die Heftigkeit und die selbstbewußte Form des Meyerschen Angriffs hat in der Folge eine Reihe von Autoren offenbar derart beeindruckt, daß sie sich, wie MICHAELSEN (1928, 1930), STEPHENSON (1930) und DU BOIS-REYMOND-MARCUS (1948) der Meyerschen Deutung kritiklos angeschlossen haben, ohne einer von mir 1929 veröffentlichten Entgegnung irgendwie Beachtung zu schenken.

Da es sich bei der fraglichen Angelegenheit lediglich um eine Deutung an sich unbestrittener morphologischer Tatsachen handelte, so lag keine

Veranlassung vor, sich weiter mit dem Streitfalle zu beschäftigen und so blieb die Stellung unseres Wurmes für den Außenstehenden *problematisch*.

1934 beschrieb KNÖLLNER aus dem Küstengrundwasser der Kieler Bucht einen sehr eigenartigen, in die Verwandtschaft der Capitelliden gestellten Polychäten als *Stygocapitella subterranea*, eine Form, die erst 20 Jahre später von KARLING im südschwedischen Küstengebiet unter entsprechenden ökologischen Bedingungen wiedergefunden und eingehend nachuntersucht werden konnte (KARLING 1958).

KARLING fiel sofort eine große habituelle Ähnlichkeit zwischen *Stygocapitella* und *Parergodrilus* auf.

1955 konnte er dann, gelegentlich eines Studienaufenthaltes am Zoologischen Institut Graz, *Parergodrilus* an meinen Originalfundorten selbst sammeln, meine seinerzeitigen morphologischen Ergebnisse *weitgehend* bestätigen, zum Teil auch erweitern, sowie feststellen, daß die Ähnlichkeit zwischen *Stygocapitella* und *Parergodrilus* tatsächlich Ausdruck einer „*ziemlich nahen natürlichen Verwandtschaft*“ beider Formen ist und daß sie bei gleichzeitiger Feststellung „*einer auffallenden Übereinstimmung von Stygocapitella mit Vertretern der Archianneliden-Familie Nerillidae*“ unter die Polychaeta-Sedentaria-Drilomorpha neben die Ctenodrilidae und Capitellidae einzureihen sind.

MEYERS Argumente für eine genealogische Zugehörigkeit des *Parergodrilus* zur Oligochäten-Familie der Enchytraeiden werden als *gänzlich unhaltbar* erwiesen und die naheliegende Frage gestellt, wie überhaupt eine derartig abwegige Auffassung „*verschiedene Spezialisten überzeugt haben kann*“ (l. cit.).

KARLINGs schöne Untersuchungen und ein Einblick in seine Originalpräparate von *Stygocapitella* haben mein Interesse an *Parergodrilus* erneut geweckt und führten im Sommer 1957, gelegentlich eines von meinem Mitarbeiter Dr. R. SCHUSTER in der West-Steiermark aufgefundenen Massenvorkommens des Tieres zur Feststellung des bisher unbekanntem Gefäßsystems und zu der überraschenden Entdeckung, *daß Parergodrilus getrenntgeschlechtlich ist und daß alle bisherigen, seinerzeit von mir und neuerdings von KARLING untersuchten Tiere Weibchen waren*.

Die seinerzeit als rudimentäre Hoden gedeuteten Abschnitte der weiblichen Gonaden erwiesen sich als paarige *Receptacula seminis*, alle von mir in diesem Zusammenhang geäußerten Vermutungen hinsichtlich einer dauernden Parthenogenesis als unbegründet.

Der Grund, weshalb uns bisher männliche Tiere nicht untergekommen waren, ist ein 4facher:

1. Die Männchen sind glasklar durchsichtig und beim Durchsuchen des Materials weit schwieriger zu sehen als die in der Gonadenregion weißlichen Weibchen.

2. Die Männchen pflegen sich an den Blättern mit Hilfe des Sekrets ihrer ventralen Drüsenbläschen und der akzessorischen Genitaldrüsen fest zu verankern, wohingegen die Weibchen bei jeder Störung loslassen und deshalb beim Ausschleimen des Materials in weit größerer Zahl zum Vorschein kommen.

3. Die Männchen sind offenbar kurzlebig, die Weibchen langlebig. Erstere treten im Früh- und Hochsommer, letztere das ganze Jahr hindurch in gleichbleibender Abundanz auf.

4. Das aktuelle Zahlenverhältnis der Geschlechter in den ausgesuchten Fängen verschiebt sich demgemäß erheblich zugunsten der Weibchen: es wurde zu Beginn des ersten Auffindens der Männchen mit 1:70 festgestellt; später betrug es auf Grund verbesserter Aussortierung 1:8 bis 1:15.

Die der Untersuchung zugrunde liegenden *männlichen Tiere* stammen fast ausschließlich aus der Lassnitzklause bei Deutsch-Landsberg in der Weststeiermark, einige Exemplare aus der Umgebung von Lunz/See (Niederösterreich) und vom Salzberg bei Hallstatt (Oberösterreich). Weibliche Tiere standen von allen Fundorten in reichlichem Maße zur Verfügung.

Derzeitig bekannte Verbreitung: Holstein (REMANE), Vogesen (REMY), Ostalpen bis 1200 m (REISINGER), Sljemen-Gebirge, Kroatien (REISINGER).

B. Neue Befunde

I. Allgemeiner Bau der Männchen

Erwachsene Männchen von *Parergodrilus* ähneln bei direkter Betrachtung oder Lupenvergrößerung den etwa gleichlang (0,6—1 mm, Mittel 0,8 mm) werdenden Weibchen, sofern man von ihrer größeren Durchsichtigkeit und der etwas gestreckteren Gestalt absieht. Die allgemeine Organisation der Weibchen wird als bekannt vorausgesetzt; nähere Einzelheiten sind bei REISINGER (1925) und KARLING (1958) einzusehen.

Unter dem Mikroskop erkennt man die Männchen auf den ersten Blick am Vorhandensein eines Paares ansehnlicher, von Spermabildungszellen und Samenfäden erfüllter *Samensäcke*, sowie am Besitz von *zwei zusätzlichen*, hinter den 8 Gruppen von Lokomotionsborsten gelegenen *Borstengruppenpaaren*, die im Bereich der unpaaren, äußeren Geschlechtsöffnung gelegen, offenbar im Dienste der Begattung bzw. der Spermaübertragung stehen (Abb. 1).

Bei Tieren mit sehr stark entwickelten Genitalorganen erscheint überdies das Hinterende meist leicht verdickt und deutlich länger als bei den Weibchen. Bewegung, ventraler Schlundanhang, Bau des Darmkanals, Zahl und Anordnung der Nephridien sind so wie beim Weibchen, die 8 *Dorsaldrüsenpaare* sind um ein weiteres Paar vermehrt und gelegentlich

etwas größer als bei Jungtieren und Weibchen. Die Genitalborsten und die überzähligen Dorsaldrüsen treten erst sehr spät, bei Tieren die ihre endgültige Größe fast erreicht haben, auf. Jüngere Männchen sind deshalb äußerlich kaum als solche zu erkennen.

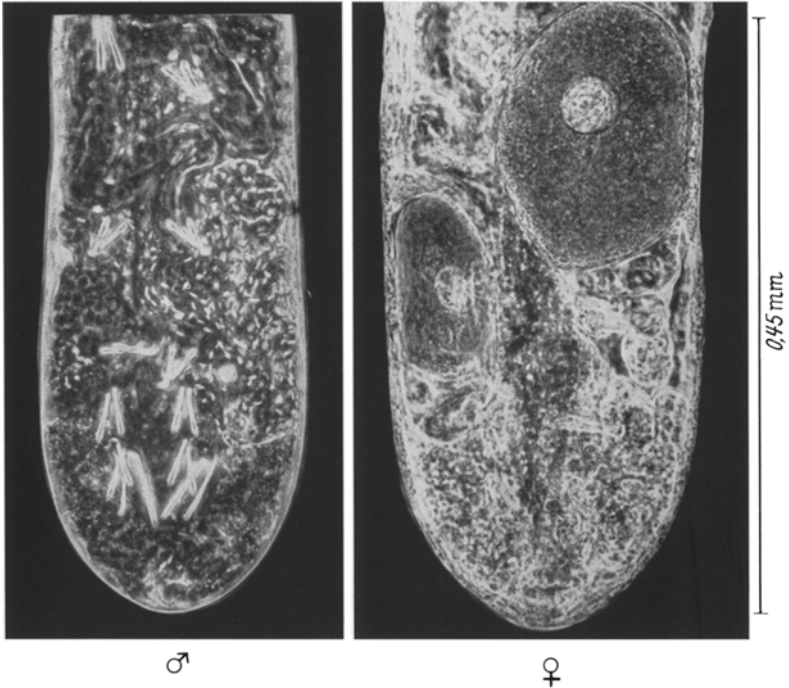


Abb. 1. *Parergodrilus heideri*, Anoptral-Phasenkontrastaufnahmen der Genitalregion eines lebenden männlichen und eines weiblichen Tieres. Beachte die leicht keulige Anschwellung des Hinterendes und die Geschlechtsborsten beim Männchen sowie den verschiedenen Reifezustand der Eier in den Gonaden des Weibchens. Weststeirische Tiere

II. Beborstung

Die Ausstattung der Männchen mit Lokomotionsborsten gleicht völlig der der Weibchen, d. h. es sind 8 Paar von Lokomotionsborstengruppen vorhanden, die aus je 2 kurzen, plumpen Stiftborsten vom Oligochäten-Typ bestehen, in Borstensäcken stecken und durch Borstenmuskeln vorzugsweise in der Längsrichtung der Tiere bewegt werden können.

Das erste *Genitalborstengruppenpaar* des Männchens (Abb. 2 a—e), für das es kein Gegenstück beim Weibchen gibt, das ist das 9. Paar des ganzen Tieres, gleicht in Form und Anordnung den Lokomotionsborstengruppen und dürfte gelegentlich auch, in allerdings beschränktem Umfange, an der Bewegung teilnehmen. Das 2. Genitalborstengruppenpaar, das ist das 10. Borstengruppenpaar des ganzen Tieres, die *eigentlichen*

Kopulationsborsten, besteht aus je einer kurzen, äußeren (Abb. 2e, *hb*) und einer langen inneren Nadelborste (Abb. 2a, c, e, Pfeile). In der Ruhelage ragen die beiden großen Borsten in das Lumen des unpaaren, unterhalb des Enddarmes gelegenen *Genitalatriums* (Abb. 7, *kop*), die beiden

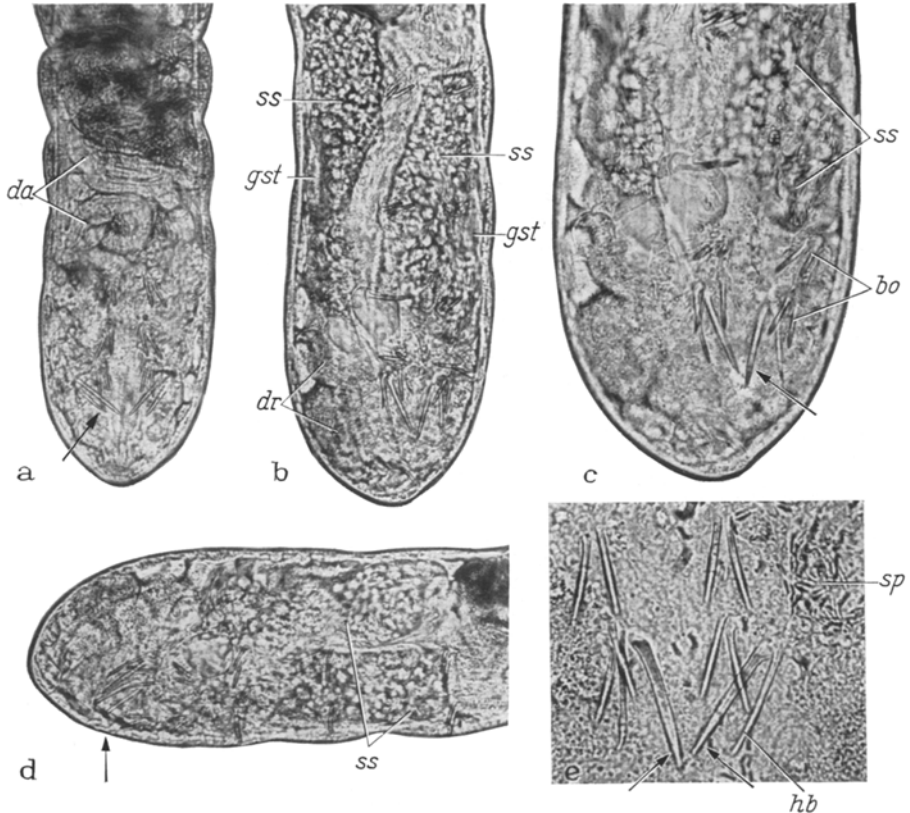


Abb. 2a—e. *Parergodrilus heideri*, Momentaufnahmen der Genitalregion lebender Männchen zur Veranschaulichung der Lage und Ausdehnung der Samensäcke und der Genitalborsten. *dr* Akzessorische Genitaldrüsen, *gst* Gonostome, *sp* Spermien, *ss* Samensäcke. Beachte die übereinstimmende Größe und Gestalt der Bewegungsborsten und des ersten Genitalborstenpaares (*bo*). Die Pfeile verweisen auf die in das Atrium ragenden inneren, langen Kopulationsborsten; *hb* äußere Kopulationsborsten. In a befindet sich der Darm (*da*) in seiner normalen Lage, in b, c, d ist er durch die stark ausgedehnten Samensäcke weit nach vorn gedrängt

kleineren, äußeren treten unmittelbar seitlich von der ventral und prä-anal gelegenen, männlichen Geschlechtsöffnung, diese deutlich flankierend, nach außen. Die Bewegungsmuskulatur der ersten Genitalborstengruppen ist normal beschaffen, die der eigentlichen Kopulationsborsten jedoch weit kräftiger; sie inseriert ventrolateral von der Genitalöffnung an der Körperwand des Tieres. Bei der Lokomotion bleiben die

Kopulationsborsten in Ruhe. Über den *Mechanismus der Kopulationsborsten* bei der Begattung lassen sich solange nur Vermutungen äußern, bis uns vielleicht ein glücklicher Zufall ein Pärchen in Kopula auffinden oder den Begattungsvorgang direkt beobachten läßt (vgl. S. 528).

III. Nervensystem und Sinnesorgane

Das Nervensystem der *Parergodrilus*-Männchen ähnelt weitgehend dem der weiblichen Tiere. In Übereinstimmung mit KARLINGS Befunden am Weibchen liegt das Bauchmark im ventralen Mesenterium, steht aber

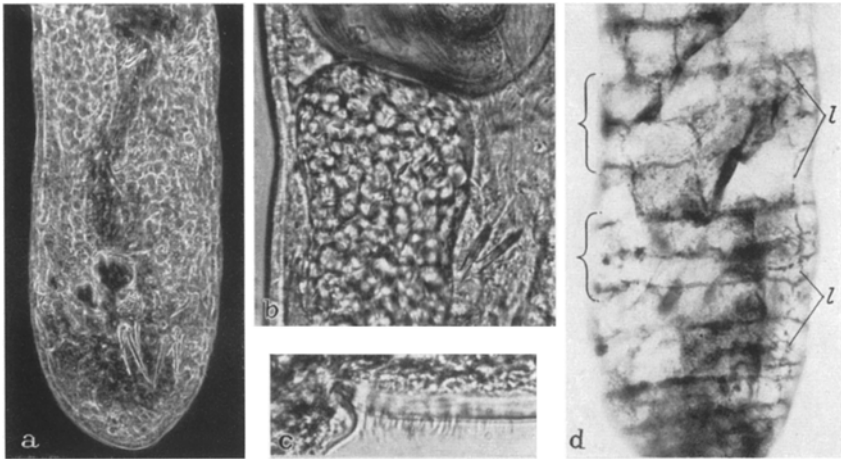


Abb. 3 a—d. *Parergodrilus*, männlicher Genitalapparat (a, b), ausgestülptes Atriumepithel (c) und Ringnerven (d). Beachte die Lage der Samensäcke und Genitalborsten in a, die reifen Spermien zwischen den Samenbildungszellen in b und die scharfe Grenze zwischen dem Integument und dem bewimperten Atriumepithel in c (alle 3 Teilbilder Phasenkontrastaufnahmen). d Alizarinvitalfärbung der Ring- und Längsnerven (l). Die jeweils zusammengehörigen Ringnerven sind durch Klammern bezeichnet

in Bestätigung meiner alten Befunde größtenteils in unmittelbarer Verbindung mit der Hypodermis. Im Bereich der akzessorischen Genitaldrüsen löst sich auch beim Männchen das Bauchmark vollständig von der Haut und bildet am Dach der Drüsenmassen nach rückwärts ziehend zwei mächtige Genitalganglien, denen die Innervation der Genitalborstensysteme und der Atrial-Muskulatur obliegt (Abb. 13, *Parergodrilus*: gg). Diesen Ganglien entsprechende Bildungen gibt es bekanntlich beim Weibchen nicht. Neu für beide Geschlechter ist der Nachweis von je 3 Ringnerven je borstentragendes Segment, mittels der von mir (REISINGER 1933) entwickelten Vitalfärbemethode mit kolloidalen Alizaraten. Die Nerven, die mit normalen histologischen Methoden kaum nachweisbar waren, treten bei positivem Färbungseffekt sehr klar (Abb. 3 d) hervor. Der jeder Dreiergruppe angehörige mittlere Nerv innerviert die

Borstenmuskeln, der letzte steht durch die von mir (1925) beschriebenen, mit Methylenblau darstellbaren „Seitennerven“ mit dem Bauchmark in Verbindung. Die Ringnerven aller Segmente stehen durch ein sehr zartes, dorsolateral verlaufendes *Längsnervenpaar* in Verbindung, offenbar einem Homologen der podialen Längsnerven der tetra-neuronalen Polychäten bzw. der Lateralnerven der Oligochäten. Ob die gelegentlich zu beobachtenden, je 2 Ringnerven verbindenden, kurzen Längsstränge

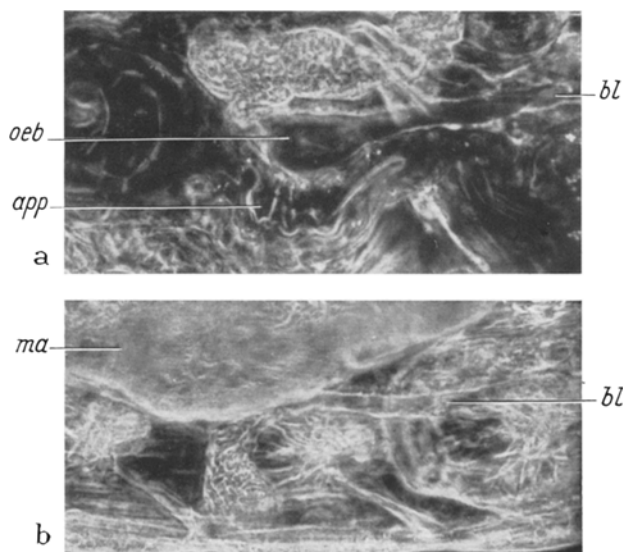


Abb. 4. *Parergodrilus*, Blutgefäßsystem im Anoptral-Phasenkontrast. Oben: Ampullenartige Erweiterung des ventralen Teils des oesophagealen Ringsinus (*oeb*) mit säckchenförmigen Anhängen (*app*); Ampulle in Diastole. *bl* Subintestinalgefäß, unten am hinteren unteren Rand des Magen-Darms (*ma*)

gleichfalls nervöser Natur sind, konnte genau so wenig entschieden werden wie die Anordnung der Ringnerven im postcerebralen und im pygidialen Körperabschnitt.

Die von KARLING (1958) bei *Stygocapitella* aufgefundenen *prostomialen Hautsinnesorgane* entsprechen den von mir beschriebenen, vermutlich mehrzelligen *Sensillen*; während diese bei der aquatisch lebenden *Stygocapitella* über das Epidermisniveau vorragen und deshalb sehr auffallend sind, liegen sie bei dem terricole *Parergodrilus* in Niveauhöhe mit der Cuticula und werden deshalb leicht übersehen.

IV. Blutgefäßsystem

Parergodrilus besitzt, wie bereits eingangs erwähnt wurde, im Gegensatz zu meinen seinerzeitigen negativen Befunden ein mit Sicherheit nur mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens zu untersuchendes Blutgefäß-

system. Teile desselben und zwar die Oesophagialschlinge hat offenbar bereits KARLING gesehen und mit Recht als ein Homologon des sogenannten Oesophagealbulbus von *Stygocapitella* und damit als Rest eines Blutgefäßsystems gedeutet.

Das Blutgefäßsystem von *Parergodrilus* ist *offen*: es besteht aus einem in einem Oesophagealbulbus gelegenen, schlingenförmigen und teilweise pulsierenden Zentralteil (Abb. 4, *oeb*) und einem im ventralen Mesenterium nach hinten laufenden Subintestinalgefäß (Abb. 4, *bl*), das sich in der Genitalregion, bei beiden Geschlechtern übereinstimmend, zwischen dem 6. und 7. borstentragenden Segment in einen dorsalen und ventralen Ast gabelt. Ersterer begleitet den Enddarm und öffnet sich ein Stück vor dem After in die Leibeshöhle. Der Bau des *Oesophagealbulbus* ist an Schnitten nur sehr schwer zu analysieren, zumal die Wandungen des Gefäßapparates außerordentlich zart sind und sich am Aufbau des Gebildes drüsige Elemente unbekannter Funktion beteiligen, die mich seinerzeit veranlaßt haben, das ganze Gebilde als Speicheldrüsen zu deuten. Lebendbeobachtungen im Phasenkontrast ergaben, daß der Oesophagealbulbus zum größten Teil von einem *ringförmigen Blutsinus* gebildet wird, der dorsal nur schwach, ventral stärker *ampullenartig* erweitert werden kann und sich ventral in das Subintestinalgefäß fortsetzt (Abb. 4 u. 13, *oeb*). Die untere Ampulle ist kontraktile, das gleiche gilt für 3 — 4 blindgeschlossene, ihr ansitzende, *säckchenförmige Anhänge* (Abb. 4, *app*), in deren Bereich beiderseits offenbar eine Verbindung mit einer im oesophagealen Bereich ausgebildeten Bauchstrangkammer besteht. Die *Pulsationsfrequenz* im Oesophagealbulbus ist sehr niedrig und unregelmäßig, die Zirkulationsrichtung scheint im Subintestinalgefäß von vorne nach hinten zu verlaufen. Da das Gefäßsystem in offener Verbindung mit der Leibeshöhle steht und da die Hämolymphe des Tieres weder geformte Elemente noch größere Eiweißmengen enthält, so erscheinen die Gefäßlumina an Schnitten optisch leer; sie wurden von mir bisher zwar gesehen (REISINGER 1925, Taf. I, Abb. 3, 4, 5) und abgebildet, jedoch nicht als Gefäße erkannt, zumal ein eigenes Gefäßendothel zu fehlen scheint. Die funktionelle Bedeutung des Gefäßsystems für die Zirkulation dürfte bescheiden sein, da bei *Parergodrilus* daneben eine außergewöhnlich wirksame *coelomatische*, hin- und hergehende, *Zirkulation der Hämolymphe* durch die rhythmische und sehr intensive Bewegung des Dünndarmes erfolgt. Die Bedeutung dieser Darmbewegung für die Strömung der Hämolymphe ergibt sich unter anderem aus der Tatsache, daß die ersten Bewegungen die man an durch O₂-Mangel asphyktischen Tieren vor ihrem Wiedererwachen feststellen kann, in diesen sehr rasch an Intensität und Frequenz zunehmenden Schaukelbewegungen des Darmes bestehen. Mit dem endgültigen Erwachen des Tieres nehmen diese Bewegungen dann merklich bis zum temperaturabhängigen Normalverhalten ab.

V. *Genitalapparat*

Die männlichen Gonaden begleiten in Form eines Paares im 7. borstentragenden Segment gelegener bandförmiger *Hoden* (Abb. 5 b, *te*) das Mesenterium knapp oberhalb seiner Insertion am Bauchmark. Sie liegen

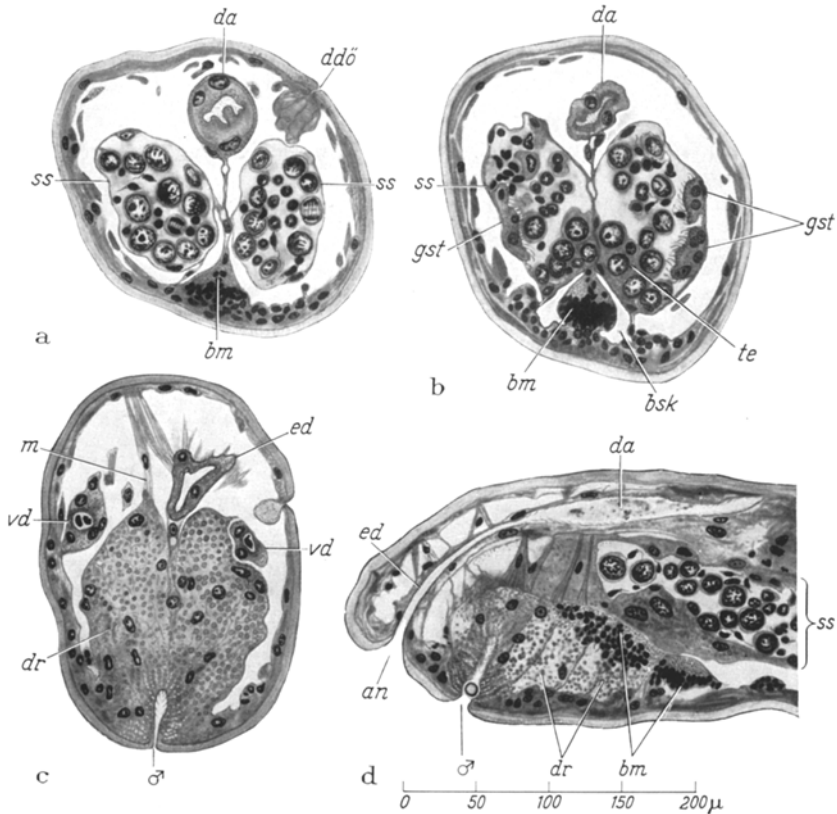


Abb. 5. *Parergodrilus heideri*, Schnitte durch die *Genitalregion*. a: Querschnitt vor den Gonostomen; b: Querschnitt auf der Höhe der Hoden und Gonostome; c: Querschnitt durch den Genitalporus; d: Längsschnitt durch das Hinterende. *an* After, *bm* Bauchmark, *bsk* Bauchstrangkammer, *da* Dünndarm, *ddö* Dorsaldrüsenporus, *dr* accessorische Genitaldrüsen, *ed* Enddarm, *gst* Gonostom, *m* Muskel, *ss* Samensäcke, *te* Hoden, *vd* Vas deferens, ♂ männliche Geschlechtsöffnung, in d ist im Atrium einer Kopulationsborste zu sehen (Sublimat-Formol n. Broch, Kernechtrot-Mallory.)

am Grunde von mächtigen, allseitig geschlossenen, paarigen, *peritonealen Samensäcken* (Abb. 5 a, b, d, *te*). Im Bereich der Hoden setzen sich die beiden, ihrer ganzen Länge nach mit dem Mesenterium verwachsenen Samensäcke in 2 ventral ziehende flügelartige Peritonealmembranen fort, welche das Bauchmark umgreifen und so in der Hodenregion eine typische *Bauchstrangkammer* (Abb. 5, *bsk*) bilden. Die Größe und Ausdehnung der Samensäcke hängt vom Reifezustand und der Menge der

Geschlechtsprodukte ab; sie beeinflußt nicht unwesentlich die Lage des Verdauungsapparates und den allgemeinen Habitus des Männchens (vgl. Abb. 2a, b, d).

Normalerweise beginnen die Peritonealsäcke etwas vor dem 6. Borstengruppenpaar und reichen kaudal bis in die Region der Genitalborsten (9. und 10. Borstengruppenpaar). Bei maximaler Füllung können sie sich aber, zumindest einseitig, bis vor das 5. Borstengruppenpaar ausdehnen (Abb. 3a, links). Der Mitteldarm und die hintere Magenpartie werden dann nach vorne gedrängt, der hintere Körper des Tieres merklich aufgebläht.

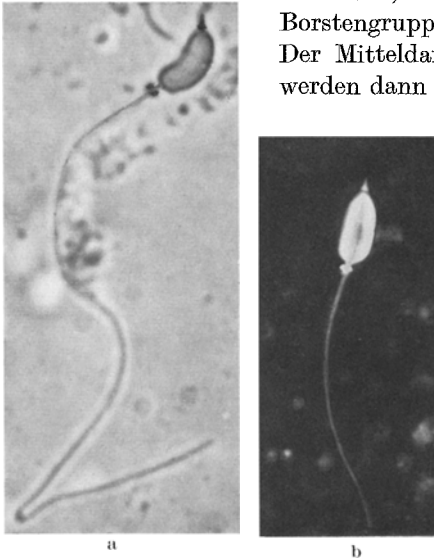


Abb. 6 a u. b. *Parergodrilus heideri*, lebende Spermien. a Aus dem Atrium; b aus einem Samensack. Beachte das Perforatorium mit Dictyosom, den ovalen Kopf und das Mittelstück mit den Mitochondrienkörpern. Anoptal-Phasenkontrast

Die in den Hoden gebildeten *Spermatogonien* lösen sich außerordentlich frühzeitig ab und machen ihre weitere Entwicklung, so wie das bei vielen Anneliden üblich ist, in den peritonealen Samensäcken durch. Diese sind dann mit den Spermatoocyten 1. und 2. Ordnung, Spermatiden und fertigen Spermien dicht gefüllt. *Meiotische Teilungen* sind stets in ziemlicher Zahl vorhanden, Spermatogemmenbildung wird vermißt oder tritt höchstens in Form von vorübergehenden, losen Anhäufungen von Spermabildungszellen auf (Abb. 5 a, b, d). Die *Spermien* selbst, die sich vor allem im rückwärtigen, lateralen Teil der Samensäcke ansammeln, sind *typische Polychätenspermien*. Sie bestehen aus einem ovalen Kopf, einem sehr deutlichen zweiteiligen *Perforatorium* (Acrosom + Dictyosom) und einem *Mittelstück*, welches 4 Mitochondrienkörper umschließt (Abb. 6). Die Schwanzgeißel ist 10—12mal so lang wie der übrige Teil des Spermiums und läßt, abgesehen von einem Achsenfaden, keine besonderen Differenzierungen erkennen. Die Spermien gehören mithin dem sog. *primitiven Typ* (FRANZÉN 1956) an und stehen gestaltlich zwischen denjenigen von *Hyalinoecia tubicola* (O. F. MÜLLER) und *Euchone rubricincta* (SARS). Das sehr deutliche Acrosom weist ein basales, stark lichtbrechendes, aus Golgi-Substanz bestehendes ringförmiges Dictyosom, genau so wie bei *Hyalinoecia* auf; die 4 (5?) Mitochondrienkörper des Mittelstücks sind vom Spermienkopf durch eine kurze Einschnürung getrennt.

Die in den Hoden gebildeten *Spermatogonien* lösen sich außerordentlich frühzeitig ab und machen ihre weitere Entwicklung, so wie das bei vielen Anneliden üblich ist, in den peritonealen Samensäcken durch. Diese sind dann mit den Spermatoocyten 1. und 2. Ordnung, Spermatiden und fertigen Spermien dicht gefüllt.

Meiotische Teilungen sind stets in ziemlicher Zahl vorhanden, Spermatogemmenbildung wird vermißt oder tritt höchstens in Form von vorübergehenden, losen Anhäufungen

Das Ausführsystem des männlichen Geschlechtsapparates besteht jederseits aus einem langbewimperten, in der lateralen Samensackwandung gelegenen *Gonostom* (Abb. 5b: *gst*), vom *Stygocapitella*-Typ und je einem sich daran anschließenden, dickwandigen, nach rückwärts ziehenden unbewimperten *Vas deferens*. Im Bereich der Genitalborsten biegen die beiden *Vasa deferentia* nach unten und nach innen um, werden dünnwandig und treten in das Drüsengewebe ein, welches das Genitalatrium umgibt. Dieser Abschnitt der *Vasa deferentia* (Abb. 7b, *vd*) ist

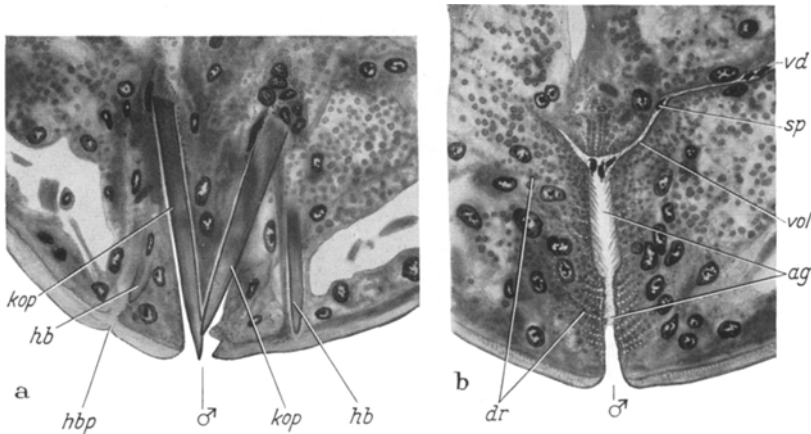


Abb. 7a u. b. *Parergodrilus heideri*, Querschnitte in der Gegend des ♂ Genitalporus. In a sind die Kopulationsborsten, in b das Genitalatrium und die Samenleiter der ganzen Länge nach getroffen. *ag* Atrium genitale, *dr* akzessorische Drüsen, *hb* äußere (Hilfs-) Borsten der Kopulationsborstengruppe, *hbp* Hilfsborstensäckporus, *kop* Kopulationsborsten, *sp* Spermium im Samenleiter, *vd* Samenleiter. (Pikroformol-Sublimat-Eisessig, Kernechtrot-Mallory)

bewimpert und enthält fast immer einzelne Spermien. Die Endabschnitte der *Vasa deferentia* öffnen sich in den oberen blind geschlossenen Teil eines rohrförmigen *Genitalatriums*, welches schräg nach hinten und unten verläuft und in der Mittellinie der Ventralseite, kurz vor dem After nach außen mündet. Der obere Teil des Genitalatriums ist mit einem dichten Zilienbesatz versehen, der untere unbewimpert (Abb. 7b, *ag*). In den letzteren ragen von vorne und oben her die beiden großen Kopulationsborsten hinein (Abb. 7a: *kop*). Das Atrium ist in mächtige Drüsenmassen eingebettet, die den verschmolzenen *Subneural- und Adanaldrüsen* des Weibchens entsprechen und sich von allen Seiten her, vor allem im distalen, unbewimperten Abschnitt in das Genitalatrium öffnen (vgl. Abb. 5c, d, *dr*; Abb. 7b, *dr*). Das aus kugeligen Tröpfchen bestehende Sekret dieser *akzessorischen Genitaldrüsen* ähnelt am meisten dem der Subneuraldrüse des Weibchens. Das Genitalatrium ist der ganzen Länge nach von einer lockeren Schicht zirkulär angeordneter Muskelfasern umgeben. Im offenen Zustand ist der *Genitalporus* (Abb. 5, ♂) kreisförmig; geschlossen

nimmt er die Gestalt eines quergestellten Schlitzes an und ist dann infolge der sehr ungünstigen Lichtbrechungsverhältnisse am lebenden Tier nur schwer zu sehen.

Das Zusammenspiel der einzelnen Teile des männlichen Ausführungssystems, der Kopulationsborsten und der akzessorischen Drüsen bei der Begattung ist noch ungeklärt. Sicher ist nur, daß den akzessorischen, in das Genitalatrium mündenden Drüsen dabei eine wichtige Aufgabe zukommt. Sie ermöglichen, wie die direkte Beobachtung zeigt, bereits unabhängig von der Begattung, ein Festheften der Männchen an der Unterlage, eine Funktion, die sie sicher auch bei einer Verbindung mit dem Weibchen zu erfüllen haben. Dem Ejaculat selbst werden dabei kaum größere Mengen des Sekrets dieser Drüsen beigemischt, denn sonst müßte man etwas davon in den Oviducten oder Receptacula seminis der Weibchen antreffen, was nicht der Fall ist. Unsicher ist auch die Funktion der Genitalborsten, insonderheit die Rolle welche die beiden, so auffallenden, in das Atrium ragenden Kopulationsborsten bei der Begattung zu versehen haben. Ihrer Lage nach erscheinen sie nach einer teilweisen, bereits direkt beobachteten Eversion des Atriums (Abb. 3e) geeignet, gleichzeitig in beide Geschlechtsöffnungen des Weibchens eingeführt zu werden, um dort als Reizorgan zu wirken. Das Sperma selbst, dürfte durch Kontraktion der seitlich den Atrialkomplex umspannenden, den Enddarm mit der ventrolateralen Körperwand verbindenden Muskeln aus dem proximalen Atrium-Abschnitt, an den Kopulationsborsten vorbei, in die Oviducte befördert werden.

Der Bau der *weiblichen Gonaden* darf als bekannt vorausgesetzt werden (REISINGER 1925, KARLING 1958). Sie haben die Gestalt von paarigen peritonealen Säcken (Abb. 8, 9: *ov*), liegen im 6. — 7. borstentragenden Segment und hängen im Bereich der Keimlager median mit dem ventralen Teil des Mesenteriums zusammen. Unter Berücksichtigung der Bauverhältnisse beim Männchen, sowie bei anderen Anneliden empfiehlt es sich nunmehr, lediglich die Keimlager selbst, die gegenüber dem 7. Borstengruppenpaar liegen als eigentliche *Ovarien*, die peritonealen, die heranreifenden Eier umschließenden Hüllen als *Ovarialsäcke* zu bezeichnen. Ob man dem folgt oder ob man die ganzen Gebilde als „*Ovarien*“ bezeichnet, ist im übrigen Ansichtssache; formal richtig ist beides. Nach rückwärts zu setzen sich die Ovarialsäcke, ohne Andeutung von Gonostomen, in die im Ruhezustand stets kollabierten, außerordentlich dünnen *Oviducte* (Abb. 8b, *od*) fort, welche sich gemeinsam mit den Analdrüsen in der von mir geschilderten Art durch paarige Genitalporen nach außen öffnen. Bei Phasenkontrastbeobachtung legerer Weibchen kann man die Oviducte bisweilen dann leicht beobachten, wenn durch den Deckglasdruck Flüssigkeit aus den Ovarialsäcken in sie eingepreßt und sie dadurch erweitert werden. Die beiden *weiblichen Genitalöffnungen*

(Abb. 9b, ♀) liegen knapp seitlich und hinter den gleichfalls paarigen Mündungsporen der Subneuraldrüsen (Abb. 9, *rsd*). Dort wo sich die Ovarialsäcke zu den Oviducten verschmälern, befinden sich die beiden kugeligen und eigenwandigen *Receptacula seminis* (Abb. 8, *rs*), die seitlich der Oviductbasis ansitzen und durch je einen zarten Sphincter ver-

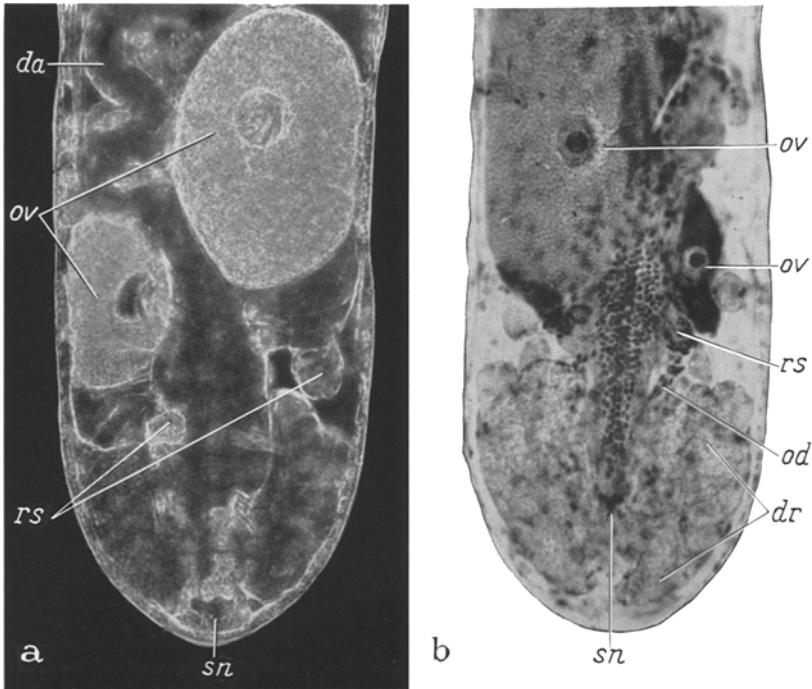


Abb. 8a u. b. *Parergodrilus heideri*, geschlechtsreife Weibchen unmittelbar vor der Eiablage. a Lebendaufnahme im Phasenkontrast, b Totopräparat (Gallocyenin). *da* Dünndarm, *dr* Adanaldrüsen, *rs* Receptacula seminis, *od* Oviduct, *ov* Oocyten, *sn* Subneuraldrüse.

Beachte die starke Sekretfüllung der Adanaldrüsen in b! Tiere aus Lunz/See, Buchenwald am Reitsteig, etwa 1000 m

schlossen werden können. Bei alten Tieren enthalten sie fast immer Spermien und sind dann bei Phasenkontrastuntersuchung lebender Tiere sehr leicht zu sehen (Abb. 9, *rsd*). Bei noch nicht geschlechtsreifen oder bei unbegatteten älteren Weibchen sind sie den jeweiligen Oviducten so eng angeschmiegt, daß man sie kaum nachweisen kann. Die *Lage der Receptacula* unterliegt im übrigen je nach dem Bewegungsstand der Tiere ziemlichen Schwankungen; sie können sowohl nach der Seite, als auch nach oben und nach innen vom Oviduct herumgeschwenkt werden. Besondere Differenzierungen der *Receptacula*, wie Bewimperung, Ausbildung eines Verschlusapparates und dergleichen, werden bei *Parergo-*

drilus vermißt. KARLING (1958) stellte auf Grund seiner Schnittpräparate fest, daß sich die Ovarialsäcke gelegentlich nach vorne ins Coelom öffnen können, und er hat dann dort Abortiveier angetroffen. Neuerdings muß ich KARLINGS Beobachtung bestätigen. Ein derartiges Übertreten von Eizellen ins Coelom wurde jedoch *ausschließlich* bei Tieren beobachtet, denen man ein normales Substrat für die Eiablage vorent-

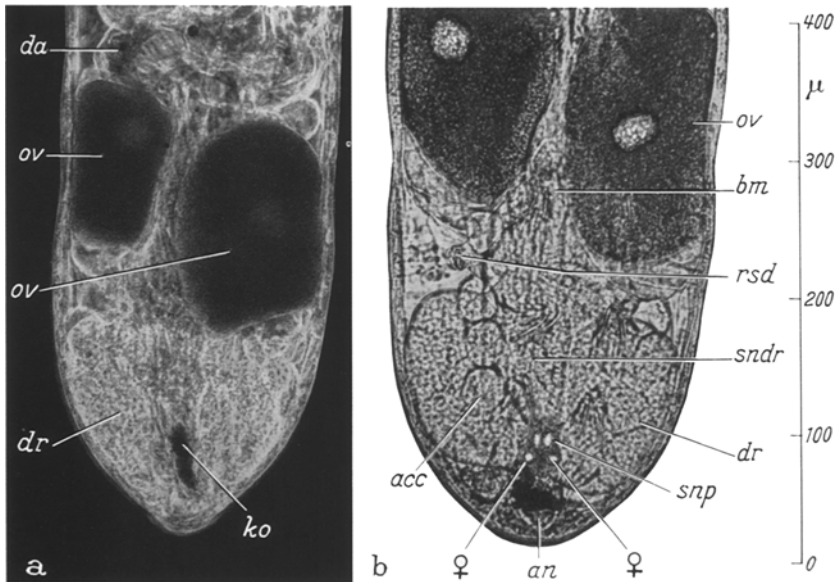


Abb. 9a u. b. *Parergodrilus heideri*, geschlechtsreife Weibchen. Maßstab 400 μ . Lebendaufnahmen; a Anoptral-Phasenkontrast, Rückenansicht; b normale Optik, Bruchansicht; acc akzessorische Adanaldrüsen, an After, bm Bauchmark, da Dünndarm, dr Adanaldrüsen, ko Kotballen im Enddarm, ov fast legereife Eier in den Ovarialsäcken, rsd rechtes Receptaculum seminis in Ventralansicht mit Spermafällung, sndr Subneuraldrüse, snp Mündung der Subneuraldrüse, ♀ weibliche Geschlechtsöffnungen, gleichzeitig Ausmündung der Adanaldrüsen. Tiere aus der Grazer Umgebung

halten hatte und deren in den Ovarialsäcken befindliche Eizellen daraufhin der Degeneration anheimzufallen beginnen. Ob die für den Austritt dieses Materials in die Leibeshöhle notwendige und von uns beobachtete rostrale Eröffnung der Ovarialsäcke präformiert ist oder, was wahrscheinlicher erscheint, eine einfache Ruptur vorliegt, das konnte nicht entschieden werden. Die normale *Eiausfuhr* erfolgt sicherlich unter Vermittlung der Oviducte durch die Genitalporen und wurde von mir 2mal beobachtet. In einem Falle befand sich das legereife, sehr stark wurstförmig in die Länge gestreckte Ei zwischen dem Receptaculum seminis und dem Genitalporus im stark erweiterten Oviduct, im zweiten Fall wurde ein halb ins Freie getretenes, noch in der Geschlechtsöffnung steckendes Ei angetroffen, das im Bereich der Durchtrittsstelle stark eingeschnürt war.

Die Eier von *Parergodrilus* werden *stets einzeln* an der Unterseite, vor allem in den Kanten und Winkeln der Blattnerven feuchter und in Verrottung begriffener Buchenblätter abgelegt. Sie werden in das *Sekret der Adanaldrüsen* eingehüllt, das um sie eine zähe, mit dem Substrat verlotete, dickwandige *Eischale* bildet.

Die Würmer sind bei der Eiablage außerordentlich wählerisch, und es kommt eher zum Zerfall und Abortus der legreifen Eier, als daß diese auf einem ungeeigneten Substrat abgesetzt würden, eine für entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen höchst fatale biologische Eigentümlichkeit des *Parergodrilus*.

VI. Eiablage

Etwa einen Tag vor der Eiablage vergrößern sich die als Schalendrüsen funktionierenden Adanaldrüsen ganz erheblich, ihre Sekretfüllung

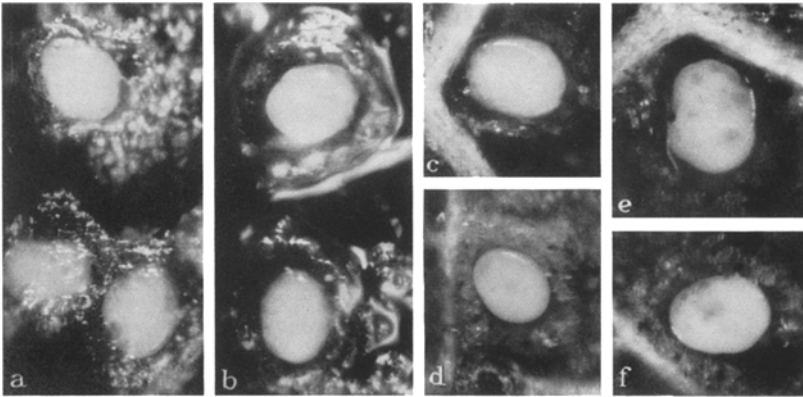


Abb. 10a—f. Gelege von *Parergodrilus* auf Buchenblättern. a Drei Eier mit stark inkrustierten Eihüllen: häufigster Zustand; b 2 Eier mit fremdkörperfreien Schalen: die große Ähnlichkeit mit einzeln abgelegten Schnecken-eiern ist besonders am oberen Ei deutlich; c—f Eier im Wasserhäutchen in Blattnervenwinkeln: schlechte Sichtbarkeit der Eihüllen. Aufsichtbeleuchtung des lebenden Materials

nimmt zu und die einzelnen Sekretgranula erreichen ihre maximale Größe und ein erhebliches Lichtbrechungsvermögen (Abb. 9, *dr*). Obwohl niemals 2 Eier gleichzeitig abgelegt werden, die beiden ältesten Eizellen mit hin in ihrem Reifungszustand differenzieren, zeigen die beiden *Adanaldrüsen* nur selten Anzeichen eines unterschiedlichen Sekretreifezustandes. Eine Beteiligung der *Subneuraldrüsen* an der Eihüllenbildung findet nicht statt, diese beteiligen sich jedoch an der Befestigung des fertigen Eies an der Unterlage. Der Legeakt selbst vollzieht sich anscheinend nur im Dunklen, zwischen den aneinanderhaftenden Blättern und kann deshalb nicht direkt beobachtet werden. Die frisch abgelegten Eier befinden sich nach der Ablage in einer sehr dicken durchsichtigen und ziemlich glattwandigen Eischale oder Kapsel von *auffallend derber*, an

Schneckenlaich erinnernder *Konsistenz* (Abb. 10). Werden die Eier in dem kapillaren Wasserhäutchen, das sich meist zwischen den Blättern befindet, abgelegt, dann unterbleibt eine stärkere Inkrustierung mit Fremdkörpern, und dann ist die Eihülle, solange sie von Wasser umgeben ist, ob ihrer Durchsichtigkeit bei auffallendem Licht kaum zu sehen (Abb. 10e—f). Erfolgt die Ablage bei trockener Bodenbeschaffenheit, außerhalb eines Wasserhäutchens, dann kommt es meistens zu einer mehr oder minder ausgedehnten Bedeckung der Eihüllen mit Fremdkörpern und demgemäß zu einem recht wechselnden Aussehen des Eies (Abb. 10a und b). Die Eihülle des *Parergodrilus*-Eies ist trotz ihres gallertigen Aussehens von außergewöhnlicher Resistenz gegenüber äußeren Eingriffen und sehr fest mit dem Substrat verbunden, so daß ein Loslösen ohne Beschädigung des Inhaltes nur ausnahmsweise gelingt. Das frisch abgelegte, *ungefurchte Ei* (Abb. 12a) ist schneeweiß und, entsprechend der Form der reifen Eier in den Ovarialsäcken, leicht oval; seine Längsachse fällt mit der Lage der ersten Furchungsspindel zusammen. Nach der Eiablage schrumpfen die Schalendrüsen etwas ein und vergrößern sich erst wieder knapp vor der Ablage des nächsten Eies aus dem gegenüberliegenden Ovar; die Subneuraldrüse läßt diese rhythmische Volumschwankung vermissen.

VII. Embryonalentwicklung

Parergodrilus heideri läßt sich zwischen feuchtem Buchenlaub längere Zeit halten und ist auf diesem Substrat unschwer zur Eiablage zu bringen. Nichtsdestoweniger bereitet die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung allergrößte Schwierigkeiten, die weniger in der geringen Zahl der meist in langen Intervallen abgesetzten Eier als vielmehr durch die Ablagegewohnheiten des Tieres und in der technisch kaum zu überwindenden Resistenz und Elastizität der Eihüllen begründet ist. Alle bisherigen Versuche *Parergodrilus* auf einem anderen Substrat als auf modernen Blättern von Laubbäumen zur Ablage zu bringen (geprüft wurden unter anderem Filtrierpapier, Agar-Agar, Gelatine, verschiedene Cellophan-Muster u. ä.), sind gescheitert. Ebenso fruchtlos waren die Versuche, zusammen mit der Blattunterlage fixierte Eier später unbeschädigt loszulösen. Viele Fixierungsflüssigkeiten, sowie jede Art von Alkoholbehandlung bringt die Eihüllen zu einer mehr oder weniger weit gehenden Schrumpfung. Sie können dabei eine feste, hornige Beschaffenheit annehmen, welche die Permeabilität für die Intermedien und für Paraffin fast gänzlich aufhebt. Dazu kommt dann noch die so unangenehme Inkrustierung mit Fremdkörpern. Ein Versuch, die Eier zusammen mit dem Substrat zu schneiden, wirkte auf sie destruktiv. Da die Überwindung der angedeuteten technischen Schwierigkeiten offenbar in keinem tragbaren Verhältnis zu dem Zeitaufwand der dafür not-

wendigen Vorversuche stand, wurde schließlich auf die Schnittuntersuchung trotz aller Bedenken verzichtet und versucht, die für die Beurteilung der systematischen Stellung von *Parergodrilus* wesentlichen Ent-

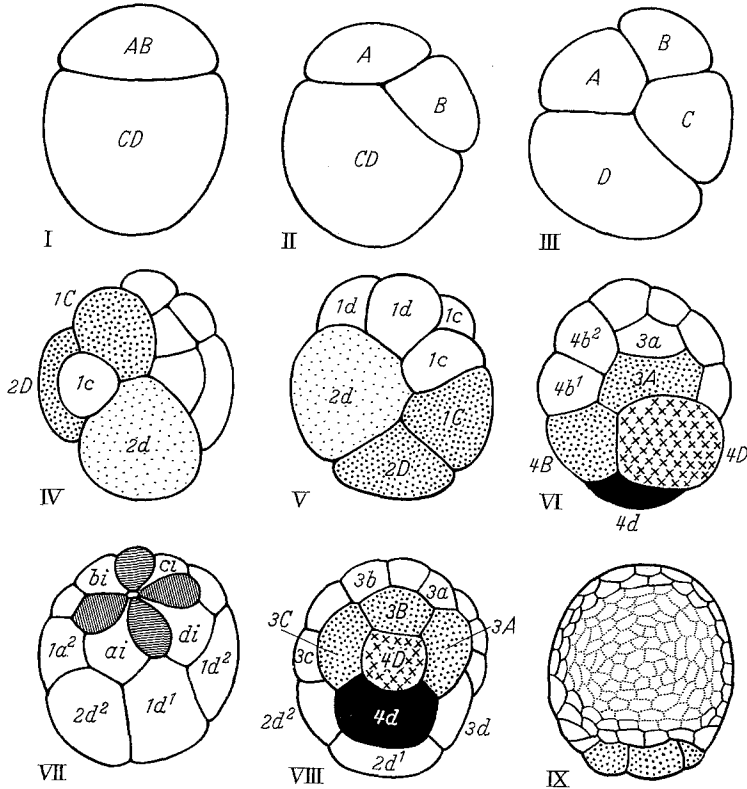


Abb. 11. *Parergodrilus heideri*, Interpretation von *Furchungsstadien*. IV, V, VI Schrägansichten, VII animaler Pol, VIII vegetativer Pol nach vollzogener Sonderung des 2. Somatoblasten, IX Gastrulationsstadium. 1. Somatoblast fein punktiert, 2. Somatoblast schwarz. Makromeren der ersten 3 Quartette grob punktiert, 4. Makromer gekreuzt. Weitere Erläuterungen im Text

wicklungsvorgänge durch eine Analyse lebender Keime festzustellen. Die nachfolgend beigebrachten Angaben über das *Cell-lineage* mögen demgemäß lediglich als *Interpretationsversuch einzelner Stadien*, mit den einem solchen Verfahren anhaftenden Unsicherheiten und Mängeln gewertet werden.

Die *Besamung* der *Parergodrilus*-Eier erfolgt bereits innerhalb der Ovarialsäcke (REISINGER 1925); Spermien, die gelegentlich in zu junge Oocyten eingedrungen sind, dürften dabei der Resorption anheimfallen. Eine Eiablage durch unbegattete Weibchen scheint niemals stattzufinden, denn alle diejenigen Tiere, die nachweislich in meinen Kulturen

Eier abgelegt haben, hatten Spermien in den Receptacula. Unmittelbar nach der Eiablage kommt es zur Bildung des ersten *Richtungskörpers* (Abb. 12a), kurz darauf wird der zweite abgeschnürt.

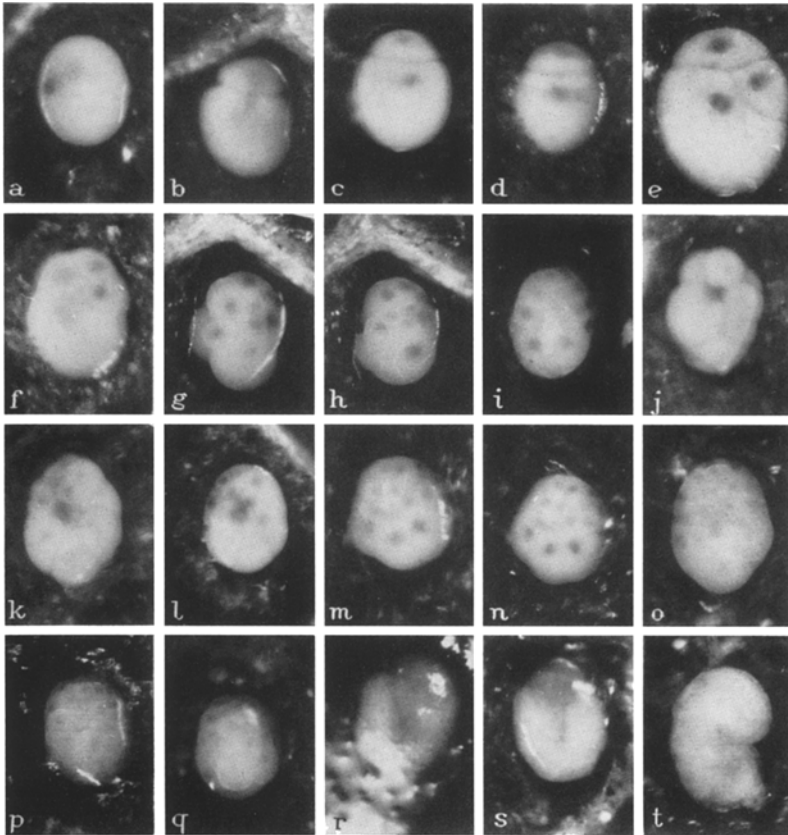


Abb. 12a—f. *Parergodrilus heideri*, Auflichtaufnahmen von *Entwicklungsstadien*. a Erste Reifungsteilung; b erste Furchungsteilung; c, d Zweizellenstadium; e Dreizellenstadium; f Vierzellenstadium; j Stadium entsprechend Abb. 11, V; m, n Stadien entsprechend Abb. 11, VII; q vegetativer Pol, Bildung des 2. Somatoblasten; r kaulquappenförmiger Keim, Kopfanlage rechts; s, t synchrone Bildung der Larvalsegmente (in t sehr deutlich). Gelege weststeirischer Tiere

Die *Furchung* von *Parergodrilus* ist eine normale, stark inäquale Annelidenfurchung nach dem heteroquadranten Typ. Die erste Teilung ist stark inäqual, die beiden ersten Blastomeren liegen entsprechend der Orientierung der Teilungsspindel in der Längsachse des Eies. Auffallend ist die bedeutende Größe des *D-Quadranten* sowie eine ausgeprägte *Heterochronie* der Teilungsschritte. Trotzdem bleibt der Spiraltyp der Furchung bis zum Beginn der epibolischen Gastrulation gewahrt, so daß

es möglich ist, die analysierbaren Furchungsstadien mit denjenigen von *Arenicola* und anderen Polychäten zu vergleichen. Die Hauptmasse des im D-Quadranten enthaltenen Plasma gelangt bei der Bildung des 2. Mikromerenquartetts in die Zelle 2d, die als *erster Somatoblast* offenbar entscheidend am Aufbau des Integuments und der Muskulatur des Embryonalkörpers Anteil hat. Keime um etwa 32—36 Zellen lassen eine eindeutige, radiärsymmetrische Anordnung der apikalen Stammzellen 1a¹¹—1d¹¹ (in der Abb. 11, VII: schraffiert) und der zwischen ihnen gelegenen Intermediärzellen 1a¹²—1d¹² (in der Abb. 11, ai—di) erkennen. Obwohl die Bildung eines typischen intermediären Kreuzes in der Folge nicht beobachtet werden konnte, wird man trotzdem auf die radiärsymmetrische Anordnung der apikalen Stammzellen und der intermediären Zellen Wert legen können, handelt es sich doch dabei um ein *typisches Polychäten-Merkmal*. Ein Blick auf das Blastoporusfeld, am Beginn der Gastrulation (Abb. 11, VIII) läßt die Bildung des 2. *Somatoblasten* 4d erkennen; der Blastoporus ist an der hellen Tönung der dort sichtbaren, stark dotterhaltigen Makromeren zu erkennen, die sehr rasch von dem seitlich vorrückenden randständigen Zellen des Keimes überwallt und in die Tiefe gedrängt werden. Sicher ist, daß *weder Telektoblasten noch ektodermale Keimstreifen* gebildet werden und daß das Material des 1. Somatoblasten statt dessen flächenhaft entwickelt ist, also eine somatische Platte bildet, was wiederum auf die Polychäten hinweist. In der Folge nimmt der Keim sehr rasch eine U-förmige, kaulquappenähnliche Gestalt an (Abb. 12p), wobei die Mitte der konvexen Seite die Gegend der Blastoporusaphe und der Bauchmarkanlage markiert. Noch innerhalb der Eihülle kommt es in der Folge zur *gleichzeitigen* Ausbildung von 4, durch seichte Einschnürungen kenntlichen *Rumpfsegmenten* (Abb. 12r, s) und zur *synchronen* Anlage der Borsten. Nach einer Entwicklungsdauer von 8—10 Tagen verlassen die jungen 0,06—0,08 mm langen Würmer die Eihüllen; sie besitzen keinerlei larvale Organe, erinnern sehr an das erwachsene Tier und besitzen 2 Paar von Nephridien, 6 Dorsaldrüsenpaare und nur 4 Paar von Borstengruppen (Abb. 13). Gehirn und Bauchmark (Abb. 13c) sind relativ groß, letzteres der ganzen Länge nach mit der Epidermis im Zusammenhang und ungegliedert. Gut ausgebildet und voll funktionsfähig sind der Pharyngealapparat und die ventralen Drüsenbläschen, nur angelegt die Subneural- und Adanaldrüsenkomplexe. Die Borsten sind die der ersten 4 borstentragenden Segmente (2.—5. Rumpfsegment) des erwachsenen Tieres. Sie sind kleiner als im ausgebildeten Zustand (Abb. 13a, a') und erreichen erst später ihre volle endgültige Größe und Gestalt. Die Bewegung der frisch geschlüpften Jungtiere erfolgt genau so wie die alter Stadien unter Verwendung des ventralen, stempelförmig vorstreckbaren Schlundanhanges.



Abb. 13_a—e. *Fasciola hepatica* heideri, frisch geschlüpfte Jungtiere. a Die 4 Borstengruppenpaare; a' Borsten eines erwachsenen Männchens bei gleicher Vergrößerung um das Borstenvachstum zu zeigen; b Ventralansicht, Borsten und Nephridien sichtbar; c Ventralansicht, Borsten und Bauchmark sichtbar; d Magen-, Darm und Pharyngealapparat; e Dorsalansicht, Gehirntrieb, Dorsaldrüsen, Anopteral-Phasenkontrasturnahmen lebender Tiere

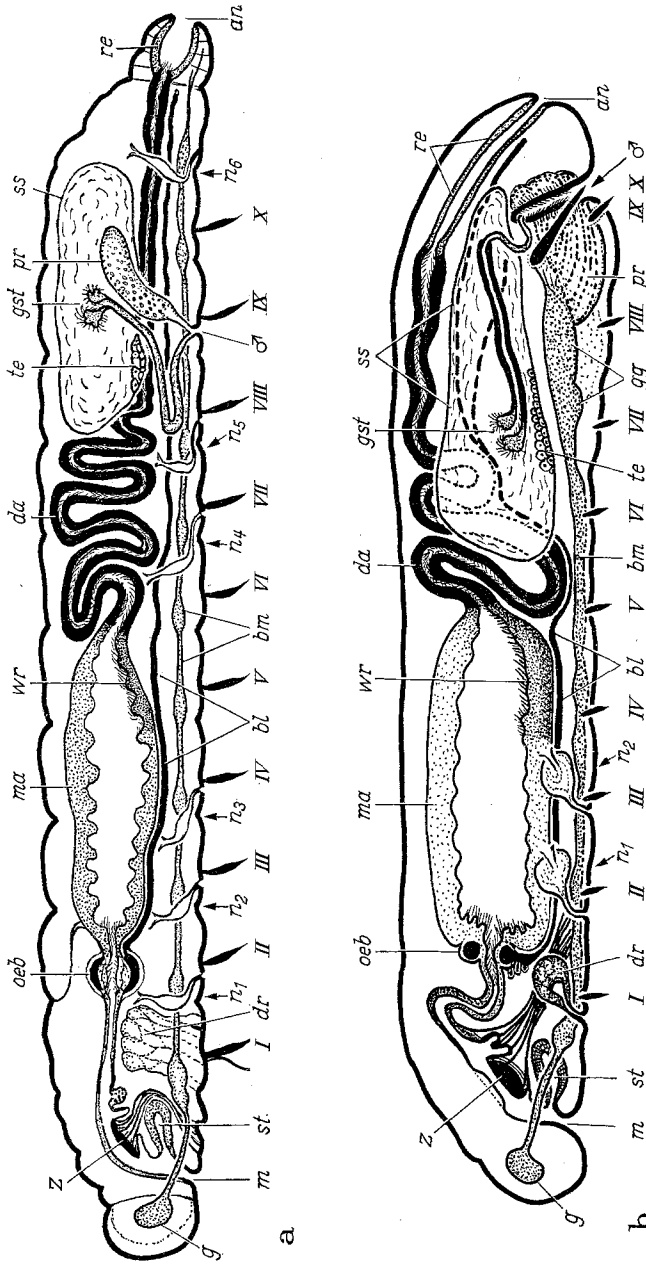


Abb. 14a u. b. *Parergodrilidae*: Organisation von *Stygocapitella* ♂ (a) und *Parergodrilus* ♂ (b). *Stygocapitella* in Anlehnung an KARLING (1958), leicht verkürzt; beide Tiere auf gleiche Größe gebracht. I—X Borstengruppen, an After, bl subneurales Blutgefäß, brm Bauchmark, da Dünndarm, dr ventrale Drüsenbläschen bzw. „Kopulationsdrüsen“, g Gehirn, gg Genitalganglien, gst Gonostome, ma Magendarm, n₁—n₂ Nephridien, oeb Oesophagealbulbus mit Blutgefäßring, pr akzessorische Genitaldrüsen (Drüsenkolben), re Enddarm, ss Samensäcke, st Schlundtasche, te Hoden, wr Wimperarme des Magen-Darms, z ventraler Schlundanhang oder Zunge, ♂ männliche Geschlechtsöffnung

C. Diskussion

I. *Parergodrilus* und *Stygocapitella*

Die bereits von KARLING (1958) festgestellten Ähnlichkeiten im Bau von *Stygocapitella* und *Parergodrilus* erfahren durch unsere Befunde an den *Parergodrilus*-Männchen eine unerwartete und sehr aufschlußreiche Ergänzung. Ein Vergleich der Organisation der Männchen beider Kleinanneliden an Hand der Abb. 14 zeigt eine so verblüffende Übereinstimmung beider Typen, daß dadurch allein ihre enge, natürliche Verwandtschaft bewiesen und die grundfalsche Beurteilung von *Parergodrilus* durch MEYER, MICHAELSEN, STEPHENSON und DU BOIS-REYMOND-MARCUS ad absurdum geführt wird. Hat schon KARLING bemerkt, daß *Stygocapitella* und *Parergodrilus* im äußeren Habitus, im Bau des Integuments, der Muskulatur und der Dorsaldrüsen, hinsichtlich der Coelomverhältnisse und des Baues des Nervensystems, sowie im Verdauungsapparat mit seiner so charakteristischen ventralen Flimmerrinne weitgehend übereinstimmen, so trifft das nunmehr auch für das neu entdeckte Gefäßsystem des *Parergodrilus*, die männlichen Gonaden, die Samensäcke, ihre Ausführgänge, sowie für die weitgehend übereinstimmenden Segmentationsverhältnisse der Männchen in unerhört einprägsamer Weise zu, Befunde, durch die das *Parergodrilus*-Problem eigentlich bereits gelöst ist.

Der wesentliche Unterschied zwischen *Parergodrilus* und *Stygocapitella* besteht, abgesehen von der milieubedingten Vereinfachung der bei *Stygocapitella* polychätenähnlichen Beborstung, in der Verkürzung des Körpers bei *Parergodrilus* auf Kosten des 9. und 10. borstentragenden und der beiden präpygidalen Segmente. Während diese Segmente mit den zugehörigen Dorsaldrüsen und Borsten bei den *Parergodrilus*-Weibchen ganz in Wegfall gekommen sind, bleiben sie bei den Männchen offenbar dadurch in gestauchter Form erhalten, daß die zugehörigen Borsten in den Dienst der Kopula getreten sind. Gleichfalls erhalten bleibt beim Männchen das dem 9. Borstensegment zugeordnete Dorsaldrüsenpaar. Das Genitalatrium der *Parergodrilus*-Männchen ist sicher nicht anderes als eine Einstülpung im Bereiche des 9. und 10. Segments, was unter anderem durch die Lage der medianen Kopulationsborsten und durch die Mündung der akzessorischen Genitaldrüsen in das Atrium bewiesen wird. Einer Homologisierung der Drüsenkolben von *Stygocapitella* mit den akzessorischen Genitaldrüsen des *Parergodrilus*-Männchens steht nichts im Wege. Eine tabellarische Übersicht möge diese und alle anderen sicheren Homologien zwischen *Stygocapitella* und *Parergodrilus* veranschaulichen und gleichzeitig einen Einblick in die aufschlußreichen Übereinstimmungen in der Metamerie geben.

Die Tatsache, daß es sich bei *Parergodrilus* um einen Bewohner von Waldböden, bei *Stygocapitella* um ein marines Tier aus dem Küsten-

Tabelle

Segmente (S ₁ —S ₁₃ = Rumpfsegmente, I—X = Borstengruppen)		Homologe Organe	
<i>Stygocapitella</i>	<i>Parergodrilus</i>	<i>Stygocapitella</i> ♂ (Nomenklatur KNÖLLNER-KARLING)	<i>Parergodrilus</i> ♂ (Nomenklatur REISINGER)
Peristomium	Peristomium	medianer Drüsen-sack	Schlundtasche
Metastomium und S ₁	Metastomium und S ₁	Zunge	ventraler Schlundanhang
S ₂ (I)	S ₂ (I)	Oesophagus	Oesophagus e. p. (bewimperter Teil)
		Kopulationsdrüsen	ventrale Drüsen- bläschen
S ₃ (II)	S ₃ (II)	Oesophagealbulbus	Oesophagealbulbus (fälschlich Speicheldrüsen)
		Nephridien I	Nephridien I
S ₃ —S ₁₂	S ₃ —S ₁₂	Oesophagealsinus und Subintestinal- gefäß	Oesophagealsinus und Subintesti- nalgefäß
S ₃ (II)—S ₇ (VI)	S ₃ (II)—S ₆ (V)	Magendarm	Magendarm
S ₄ (III)	S ₄ (III)	Nephridien II	Nephridien II
S ₅ (IV)	S ₅ (IV)	Nephridien III	fehlen
S ₆ (V)—S ₇ (VI)	S ₅ (IV)—S ₆ (V)	Wimperrinne des Magen-Darms	Wimperrinne des Magen-Darms
S ₇ (VI)—S ₁₃	S ₆ (V)—S ₁₀ (IX)	Dünndarm	Dünndarm
S ₈ (VII)	S ₈ (VIII)	Nephridien IV	fehlen
S ₉ (VIII)	S ₉ (VIII)	Nephridien V	fehlen
S ₉ (VIII)—S ₁₀ (IX)	S ₈ (VII)	Hoden	Hoden
S ₉ (VIII)—S ₁₂	S ₇ (VI)—S ₁₁ (X)	Samensäcke	Samensäcke
S ₁₀ (IX)	S ₈ (VII)	Gonostome	Gonostome
S ₁₀ (IX)—S ₁₁ (X)	S ₉ (VIII)—S ₁₁ (X)	Drüsenkolben	akzessorische Genitaldrüsen
S ₁₂	reduziert	Nephridien VI	fehlen
S ₁₃ —Pygidium	S ₁₀ (IX)—Pygidium	Enddarm	Enddarm
S ₂ (I)—S ₁₂	S ₂ (I)—S ₁₀ (IX)	je Segment 2 Paar Dorsaldrüsen	je Segment 1 Paar Dorsaldrüsen

grundwasser handelt, legt eine Ableitung der *Parergodrilus*-Organisation aus derjenigen von *Stygocapitella* nahe. Eine Prüfung der einzelnen Tatsachen ergibt, daß das jedoch nur bedingt, und soweit es sich um Reduktionen handelt, möglich ist. Die Verkürzung der postgenitalen Körperregion der *Parergodrilus*, die umweltbedingte Vereinfachung des Borsten-

baus und der Borstenzahl, die Reduktion der Zahl der Dorsaldrüsen und der Nephridien fallen darunter. Schwieriger ist der Begattungsapparat zu interpretieren, der im Besitz eines Atriums mit der marinen Gattung *Nerilla* übereinstimmt und dessen Kopulationsborsteneinrichtung einen beachtlichen Grad von Spezialisierung aufweist. Verglichen mit *Stygocapitella* ist das Vorhandensein von je 3 segmentalen Ringnerven und einem lateralen Längsnervenpaar bei *Parergodrilus ursprünglich*, vorausgesetzt, daß *Stygocapitella* diese Bildungen wirklich nicht hat. Ursprünglich sind auch die Spermien von *Parergodrilus* und verweisen ihn eindeutig zu den Polychaeta sedentaria. Demgegenüber erscheinen die fadenförmigen Spermien von *Stygocapitella* genau so abgeleitet, wie etwa diejenigen der Oligochäten. KARLINGS (1958) Hinweis darauf, daß das Verhältnis zwischen *Stygocapitella* und *Parergodrilus* eine auffallende Parallele in dem marinen *Thalassochaetus palpipoliaceus* AX einerseits und dem Süßwasserbewohner *Troglochaetus beraneki* DELACHAUX andererseits findet — Formen, die, als zu den Nerilliden gehörig, mit den Parergodriliden direkt verwandt sein dürften, — sei, weil wohlbegründet, besonders erwähnt.

II. Systematische Stellung und Diagnose des *Parergodrilus* und der *Parergodrilidae*

Wie IWANOFF (1928) erkannt hat, erfolgt die Mesodermbildung bei den Anneliden in der Regel in zwei, zuweilen sogar zeitlich voneinander getrennten Phasen: zuerst wird ein synchron metamerisiertes, *larvales* oder *trochophorales*, später das serial metamerisierte, *postlarvale* oder *imaginale Mesoderm* gebildet. Der Körper der Tiere besteht mithin aus zweierlei (Deuto- und Tritometameren Remanes) Metameren. Die larvalen Segmente sind unter anderem durch Defekte in der Ausbildung der Splanchnopleura, durch den verschiedenen weit gehenden Mangel an Dissepimenten und eine oft undeutliche äußere Gliederung gegenüber den mit vollständiger coelomatischer Metamerie ausgestatteten imaginalen Segmenten ausgezeichnet. Ist der Körper der Tiere ausschließlich oder weit überwiegend aus synchron metamerisierten, larvalen Segmenten aufgebaut, dann kann man mit BEKLEMISCHEW von *oligomeren Anneliden* sprechen, einer im übrigen uneinheitlichen Gruppe, welche außer den ohnedies weit abseits stehenden Myzostomiden die meisten derjenigen segmentarmen Kleinanneliden umfaßt, die bisher, wie die Nerilliden und Dinophiliden, zu den *Archianneliden* gestellt wurden. Die synchrone Entstehung von mindestens 6 primären Segmenten (1 postorales Segment, 4 Borstensegmente und 1 präanales Segment) und die für *Parergodrilus* so charakteristischen Defekte in der Ausbildung des Peritonealepithels und der Dissepimente zeigen, daß auch unser Wurm ein oligomerer Kleinannelide ist und daß seine Einreihung unter die *Archianneliden* im Sinne

der 1925 üblichen Umgrenzung durchaus berechtigt war. Ich habe allerdings damals, vor fast 35 Jahren, beeinflusst durch Gedankengänge GOETTES, HATSCHERKS, K. v. HEIDERS und A. LANGS versucht, Beziehungen der Dinophiliden und des *Parergodrilus* zu den Rotatorien herauszustellen, ein Versuch, der sich in der Folge als nicht ausreichend fundiert erwiesen hat. Ich selbst mußte mich an Hand von eigenen Beobachtungen, vor allem ob der weitgehenden Übereinstimmung im Bau und in der Funktion der Protonephridien zwischen Turbellarien und Rotatorien davon überzeugen, daß die den Nematelminthen zuzurechnenden Rotatorien in Übereinstimmung mit BEAUCHAMP und WESENBERG-LUND eher Beziehungen zu primitiven Plathelminthen als solche zu Anneliden und Anneliden-Larven erkennen lassen, was mit der Annahme einer engeren Rotatorienverwandtschaft der Archianneliden schwer vereinbar ist.

Die von AX (1956) entdeckten Gnathostomuliden erscheinen in diesem Zusammenhang außerordentlich suggestiv, auch wenn sich AX selbst offenbar nicht dazu verstehen kann, die auf Grund des Pharynxbaues naheliegenden Beziehungen zu den Rotatorien zuzugeben, und deshalb eine verwandtschaftliche Annäherung der von ihm den Turbellarien angeschlossenen neuen Tiergruppe an die Rädertiere verneint.

Nachdem damit nähere Beziehungen des *Parergodrilus* zu den Rotatorien weitgehend außer Diskussion gestellt sind, erscheint es nunmehr möglich, seine systematische Stellung endgültig klarzustellen.

Stygocapitella und *Parergodrilus* stehen nach unseren Befunden einander so nahe, daß sie in einer einzigen Annelidenfamilie vereinigt werden müssen. Trotz KARLINGS (1958) berechtigten Bedenken, ausgerechnet eine abgeleitete, auf dem Lande lebende Form als Typus für eine Familie zu wählen, die auch marine Vertreter umfaßt, muß diese nach den Nomenklaturregeln, d. h. aus rein formellen Gründen, die Bezeichnung Parergodrilidae tragen. Die systematische Stellung der so um *Stygocapitella* erweiterten Parergodriliden ist ebenfalls eindeutig. Es sind *acitellate Anneliden*, die einerseits Beziehungen zu den Polychäten, speziell den Drilomorpha, andererseits solche über die Nerilliden zu den sog. Archiannelida zeigen. Da man letztere heute mit Recht, REMANE (1932) folgend, als in mehreren, unabhängigen Linien vereinfachte oder fötalierte Polychäten oder als neotene Polychätenlarven (Dinophiliden) auffaßt, so ist es wohl am besten die Verlegenheitsgruppe Archiannelida endgültig, BEKLEMISCHEW (1958) folgend, einzuziehen und ihre Angehörigen auf die Polychäta zu verteilen. Für die Parergodriliden wird folgende Diagnose vorgeschlagen:

Parergodrilidae. Polychäta ohne Kopfanhänge, Parapodien und Kiemen; Segmentierung oligomer und weitgehend homonom; Borsten in je einer ventrolateralen Längsreihe; Mesenterien unvollständig, Dissepimente ganz oder teilweise fehlend; Pharyngealapparat mit medianer,

drüsiger Schlundtasche und muskulösem, ventralem, stempelartigem Schlundanhang (Zunge); Blutgefäßsystem offen, aus einem in einem Oesophagealbulbus gelegenen Ringsinus und sich daran anschließendem Subneuralgefäß bestehend; typische, auf einzelne Segmente beschränkte Metanephridien; Gonaden paarig; weibliche Ausführungsgänge mit paarigen Receptacula seminis, Samensäcke mit paarigen Gonostomen, Gonoducten und akzessorischen Drüsen; Kopulationsorgane vorhanden oder fehlend; marin oder terricol.

Nach Aufteilung der Archianneliden unter die Polychäten kommt derzeit nur die Einreihung der Parergodrilidae unter die Sedentaria in Frage. Die einfache Gestalt des Kopfes, das Fehlen von Parapodien, der einfache Gehirnbau, vor allem das Fehlen der Corpora pedunculata, die Reduktion der Mesenterien und Dissepimente, die bewimperte Magenrinne, der Bau der Spermien und die nichträuberische Lebensweise deuten *eindeutig* in diese Richtung. Unter den Sedentaria stehen derzeit 4 Unterordnungen: Spiomorpha, Drilomorpha, Terebellomorpha und Serpulimorpha zur Verfügung; unter diesen passen sie, in Übereinstimmung mit KARLING (1958), am ehesten in die Drilomorpha und zwar *in die Nähe der Cirratuliden*, denn im Bau des Integuments und Hautmuskelschlauchs, in der Beborstung und im Bau des ventralen Schlundanhanges bestehen Beziehungen zu der Unter-Familie Ctenodrilinae der Cirratulidae, in der Entwicklung solche zu den *Arenicoliden*. Daneben bestehen bemerkenswerte Beziehungen (s. S. 540) zu den *Nerilliden*, die bisher auf die Art der Segmentierung, die Ausbildung der Mesenterien, den Darmkanal, und die weiblichen Genitalorgane beschränkt erschienen und die nunmehr durch den Bau und den Besitz des Blutgefäßsystems und durch das Vorhandensein eines Genitalatriums beim *Parergodrilus*-Männchen eine beachtliche Erweiterung erfahren haben. Eventuelle Anklänge an die Capitellidenorganisation gehen, im Gegensatz zu KNÖLLNER (1934) und in voller Übereinstimmung mit KARLING (1958) nicht über allgemeine Drilomorpha-Merkmale hinaus. In der oben angegebenen Diagnose wurde bewußt davon abgesehen, die Parergodrilidae als „Drilomorpha“ zu bezeichnen, um in dem bestehenden „taxonomischen Konflikt“ (KARLING), der sich aus der Stellung der Nerilliden ergibt, kein Präjudiz zu schaffen. Damit mögen sich die zuständigen Spezialisten beschäftigen, *für uns erscheint das Parergodrilus-Problem auch so endgültig gelöst!*

Zusammenfassung

1. Ein Massenaufreten des terricolen Anneliden *Parergodrilus heideri* ermöglichte die Feststellung, daß dieses, hinsichtlich seiner systematischen Einordnung problematische Tier entgegen der bisherigen Feststellung getrenntgeschlechtlich ist; der Versuch, ihn als reduzierten

Oligochäten zu deuten, erwies sich damit und aus anderen Gründen als total irrig.

2. Außer den auch den Weibchen zukommenden 8 Paaren von Borstengruppen sind beim *Männchen* 2 weitere Paare von *Geschlechtsborstengruppen* vorhanden, von denen 2 Borsten in ein Genital-Atrium hineinragen.

3. Das *Nervensystem* besteht aus Gehirn, Bauchmark, je 3 *Ringnerven* pro Segment und einem Paar von *lateralen Längsnerven*. In der Genitalregion sind beim Männchen 2 *Genitalganglien* differenziert.

4. *Parergodrilus* besitzt ein *offenes Blutgefäßsystem*. Dieses besteht aus einem kontraktilen ringförmigen Oesophageal-Sinus und einem davon ausgehenden Subintestinalgefäß.

5. Der *männliche Genitalapparat* besteht aus paarigen Hoden und Samensäcken, paarigen Gonostomen, paarigen Samenleitern und einem unpaaren ventral ausmündenden Atrium genitale, in das sich akzessorische Drüsen ergießen.

6. Die Spermien sind *Polychäten-Spermien* vom Sedentaria-Typ.

7. Die in den paarigen Ovarialsäcken heranwachsenden Eier werden durch peritoneale Oviducte ausgeleitet, an deren Basis paarige *Receptacula seminis* gelegen sind. Die dicke Eihülle wird durch die Adanaldrüsen geliefert.

8. Die *Furchung* ist eine stark inäquale *Spiralfurchung vom Polychäten-Typ*. Der 2. Somatoblast bildet eine somatische Platte, die Metamerisation erfolgt synchron, die Jungtiere verlassen das Ei mit 4 borstentragenden Segmenten.

9. Der Vergleich von *Parergodrilus* ♂ mit *Stygodapitella* ♂ ergibt eine so weitgehende organisatorische Übereinstimmung beider Typen, daß diese in einer einzigen Familie Parergodrilidae vereinigt werden müssen.

10. Die Parergodrilidae zeigen einerseits Beziehungen zu den Drilomorpha (Polychaeta), andererseits zu den Nerillidae (Archiannelida).

11. Nach Aufteilung der als selbständige systematische Einheit nicht mehr länger haltbaren Archianneliden auf verschiedene Polychätengruppen, finden die Parergodrilidae ihren Platz *endgültig* unter den *Polychaeta Sedentaria*.

Literatur

- AX, PETER: *Thalassochaetus palpifoliaceus* nov. spec. (Archiannelida, Nerillidae), ein mariner Verwandter von *Troglochaetus* Delachaux. Zool. Anz. **153** (1954). — Die Gnathostomulida, eine rätselhafte Wurmgruppe aus dem Meeressand. Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, math.-nat. Kl. **1956**, Nr 8, 1—32 (1956). — *Nerilla stygicola* nov. spec., ein neuer Archiannelide aus dem Küstengrundwasser am Bosphorus. Veröff. Forschungsinst. Hydrobiol. Nat. Fak. Univ. Istanbul, Ser. B **4** (1957). — BEKLEMISCHEW, W. N.: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen, Bd. 1, Hochschulführer für Biologie. Berlin: VEB Deutscher Verlag

der Wissenschaften 1958. — DU BOIS-REYMOND MARZUS, EVELINE: On a new Archiannelid, *Saccocirrus gabriellae*, from Brazil. Com. zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo 2, No 37 (1946). — Further Archiannelids from Brazil. Com. zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo 2, No 48 (1948). — DELACHAUX, TH.: Un Polychète d'eau douce cavernicole: *Troglochaetus beranecki* n. g., n. sp. Bull. Soc. Neuchâtel 45 (1921). — FRANZÉN, AKE: On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon and biology of fertilization among invertebrates. Zool. Bidrag Uppsala. 1956. — FRIEDRICH, HERMANN: Polychaeta. Tierw. Nord- u. Ostsee 4b, Lfg 32 (1938). — GOODRICH, E. S.: On the structure and affinities of *Saccocirrus*. Quart. J. micr. Sci. 44 (1901). — *Nerilla* an Archiannelid. Quart. J. micr. Sci. 57 (1912). — HANSTRÖM, BERTIL: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin: Springer 1928. — HEIDER, K.: Über Archianneliden. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. Nr 6 (1922). — HEMPELMANN, F.: Archiannelida und Polychaeta. In Handbuch der Zoologie, II, 2, 7. 1931. — JÄGERSTEN, GÖSTA: On the structure of the pharynx of the Archiannelida with special reference to there occurring muscle cells of aberrant type. Zool. bidr. Uppsala 25 (1947). — KARLING, TOR G.: Zur Kenntnis von *Stygocapitella subterranea* KNÖLLNER und *Parergodrilus heideri* REISINGER (Annelida). Ark. Zool., Kungl. Sv. Vetenskapsak., Ser. II 11, Nr 17 (1958). — KENNEL, J.: Über *Ctenodrilus pardalis* CLAP. Arb. zool. Inst. Würzburg 5 (1882). — KNÖLLNER, F.: Die Tiere des Küstengrundwassers bei Schilksee (Kieler Bucht). 5. *Stygocapitella subterranea* n. gen., n. sp. Schr. naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein 20 (1934). — KORSCHOLT, E. u. HEIDER K.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere, Bd. 1. Jena: Gustav Fischer 1936. — MEYER, ANTON: Ist *Parergodrilus heideri* (REISINGER) ein Archiannelide? Zool. Anz. 72 (1927). — MICHAELSEN, W.: Oligochaeta. In: Das Tierreich, Lief. 10. Berlin 1900. — Oligochaeta. In Handbuch der Zoologie, II 2, 8. 1928—1932. — MONTICELLI, FR. SAV.: Sessualita e gestazione nello *Ctenodrilus seratus* O. SCHM. Atti Congr. nat. ital. Milano 1907. — *Raphidrilus nemasoma* MONTIC. Nuovo Ctenodrilide del Golfo di Napoli. Arch. zool. Napoli 4 (1910). — REISINGER, E.: Ein landbewohnender Archiannelide. (Zugleich ein Beitrag zur Systematik der Archianneliden.) Z. Morph. u. Ökol. Tiere 3 (1925). — Die Systematische Stellung von *Parergodrilus heideri* REISINGER. Zool. Anz. 80, H. 1/2 (1929). — REMANE, A.: Archiannelida. Deutsche Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. VIa, S. 1. 1932a. — Rotatoria. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 4, 2. Abt. 1932b. — Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 400 S. Leipzig 1952. — SOKOLOV, IWAN: Über eine *Ctenodrilus*-Art und ihre Vermehrung. Z. wiss. Zool. 97 (1911). — STEPHENSON, J.: The Oligochaeta. Oxford: Clarendon Press 1930.

Professor Dr. ERICH REISINGER,
Zoologisches Institut der Universität Graz, Österreich.