

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der
Universität Zürich.

Eiseniella tetraedra (Sav.).

Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und
Systematik der Lumbriciden.

Von

GEORG POOL (Zürich).

(Als Manuskript eingegangen am 16. März 1936.)

1. Einleitung.

Die erste Beschreibung der Lumbricidenart *Eiseniella tetraedra* (Sav.) findet sich bei CUVIER (1828) in der «Histoire des Progrès des Sciences Naturelles», wo auf die Entdeckung SAVIGNY's aus dem Jahre 1821 hingewiesen wird. Die Eigentümlichkeit, dass bei *Eiseniella tetraedra* (Sav.) die männlichen Poren am 13. Segment gelegen sind, im Gegensatz zu den andern Lumbriciden, bei denen sie sich am 15. Segment vorfinden, veranlasste EISEN (1874) die damalige Species *Lumbricus tetraedrus* zur Gattung *Allurus* zu erheben, doch musste dieser Namen 1900 von MICHAELSEN geändert werden, nachdem es sich gezeigt hatte, dass *Allurus* schon vergeben war.

EISEN hatte neben der Lage der männlichen Poren noch die enge Stellung der Borsten und die vierkantige Gestalt des Hinterendes mit in seine Definition der Gattung aufgenommen, was 1890 MICHAELSEN veranlasste, diesem letzteren Merkmal einen grösseren systematischen Wert beizumessen und die von ihm zuerst beschriebene Form *Allurus hercynius* mit den Samenleiteröffnungen am 15. Segment mit in diese Gattung einzuordnen, da verschiedene Lage der männlichen Poren innerhalb einer Gattung bei einer andern Familie der Oligochaeten auch zu beobachten ist (Enchytraeiden). Es umfasste nunmehr die Gattung *Eiseniella* Formen mit verschiedener Lage der männlichen Geschlechtsöffnung. Waren

bis anhin erst zwei Arten bekannt geworden, so erhöhte sich diese Zahl durch die Erweiterung der Definition bald, so dass heute sicher 6 Arten mit 9 Varietäten unterschieden werden können.

Eiseniella tetraedra, die speziell untersucht wurde, gehört mit zu jenen Lumbriciden, die durch Verschleppung eine weltweite Verbreitung gefunden haben. Als endemische Form kommt diese Art nirgends vor, wohl aber zwei andere Arten: *Eiseniella balcanica* Cern. und *Eiseniella lacustris* (Cern.), beide im Balkan. Es ist anzunehmen, dass sich hier auch die Urheimat dieser Gattung befindet.

Alle bis anhin bekannt gewordenen Formen sind im Wasser anzutreffen, wenn sie auch, wie dies bei *Eiseniella tetraedra typica* beobachtet wurde, in der gemässigten Zone den Winter in der Erde verbringen. Als Lumbricide gehört *Eiseniella* zu den terrestrischen Oligochaeten und dürfte wohl erst sekundär wieder ins Wasser zurückgekehrt sein.

Gekennzeichnet ist die Gattung, neben den schon erwähnten Merkmalen (enge Borstenstellung, vierkantiger Hinterkörper, Lage der männlichen Samenleiteröffnungen am 13., 14. bzw. 15. Segment), durch einen pro- bis epilobischen Kopflappen, die Lage der weiblichen Poren: medial der Borsten a des 14. Segments, die Lage der Samentaschenporen einzeln oder (selten) in Gruppen auf den Intersegmentalfurchen 9/10 und 10/11 in den Borstenlinien c oder d oder (und) dorsomedial von den letzteren, einen weit vorgeschobenen, höchstens über das 30. Segment nach hinten reichenden Gürtel, einen kurzen, sich auf das 17. und Teile des 18. Segments erstreckenden Muskelmagen, freiliegende, also nicht in Testikelblasen eingeschlossene Hoden und Samentrichter und 4 oder 3 Paar Samensäcke, die des 10. Segments so gross wie die des 9. Segments oder kleiner, wenn nicht ganz fehlend.

Die für die Lumbriciden ungewöhnlich weit vorgeschobene Lage des Gürtels und die auf den ersten Blick einfach erscheinenden Querschnittsbilder liessen die Annahme rechtfertigen, es handle sich hier um eine recht primitive Gattung, was auch in der Stellung der Gattung, am Anfang der verschiedenen Lumbricidensysteme, zum Ausdruck zu kommen schien. Die aquatile Lebensweise, wie auch die grosse Regenerationsbereitschaft konnten ebenfalls in diesem Sinne gedeutet werden, doch wurde diese Ansicht ausser in den Systemen nirgends zum Ausdruck gebracht, gleichwie auch die gegenteilige Ansicht nicht vertreten war.

Wohl besteht eine grössere Anzahl systematischer Untersuchungen über *Eiseniella*, es sei nur auf die verschiedenen Publi-

kationen von MICHAELSEN hingewiesen, während anatomisch orientierte Arbeiten sozusagen ganz fehlen. Es bestehen lediglich eine kleine Monographie von BEDDARD (1888), sowie verschiedene Bemerkungen und Hinweise bei einigen andern Autoren, die aber so verstreut sind, dass sie weniger Beachtung gefunden haben.

Es stellte sich also die Aufgabe zu versuchen, die systematische Stellung der Gattung innerhalb der Familie und die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung selbst durch vergleichend-anatomische Untersuchungen abzuklären. Eine relativ wahrscheinliche Lösung wird aber nur bei Berücksichtigung aller Merkmale, also auch aller anatomischen, überhaupt möglich sein.

2. Das Genus *Eiseniella* (Sav.).

Bis heute wurden 23 Formen als Vertreter des Genus *Eiseniella* beschrieben, doch lassen sich davon, wie schon angedeutet wurde, mit Sicherheit nur 6 Arten und 9 Varietäten als solche anerkennen.

Die grosse Regenerationsfähigkeit der Gattung hat es verursacht, dass Formen, deren männliche Geschlechtsöffnung infolge unvollständiger Vorderregenerate auf das 11. oder 14. Segment zu liegen kam, als besondere Arten aufgefasst wurden, doch konnte immer wieder, bis auf einen Fall (*Eiseniella tetraedra* genovar. *intermedia* Cern.) die Anomalie in der oben angedeuteten Weise ihre Erklärung finden, und es mussten diese Formen gestrichen werden.

Neben den schon angeführten Gattungsmerkmalen seien im folgenden weitere äussere und vor allem anatomische Merkmale der Gattung, wie sie sich aus der Untersuchung ergeben haben, aufgezeigt.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung sind die Dimensionen, d. h. die Länge und die Dicke, bzw. die Segmentzahl. Bei der Beschreibung einzelner Formen werden diese Angaben meist nur nebenbei gemacht, oft auch weggelassen, dass aber auch diese Merkmale unter Umständen einen systematischen Wert erlangen können, möge folgendes Beispiel zeigen.

Die Länge der einzelnen Individuen ist in erster Linie von der Segmentzahl abhängig, dann aber auch davon, ob die Messung an lebenden oder getöteten, und dadurch mehr oder minder kontrahierten Individuen vorgenommen wurde. Das gleiche gilt auch von der Dicke, die im Bereich des Clitellums das Maximum erreicht. Um etwelche Anhaltspunkte zu haben, wurden die Masse der unter-

suchten Exemplare und die Angaben aus der Literatur zusammengestellt und aus den gegebenen Zahlen Mittelwerte berechnet, die zu Vergleichen herangezogen werden konnten. Innerhalb der Gattung *Eiseniella* ist die Länge um 50—60 mm schwankend, einzig *Eiseniella tetraedra genovar. neapolitana* weist eine grössere durchschnittliche Länge auf, nämlich 80 mm.

Die Dicke ist bei allen Formen durchschnittlich 2,5—3,5 mm.

Um ein Bild über den Wert der erhaltenen Mittelzahlen der Segmentzahl zu erhalten, wurden 117 Exemplare *Eiseniella tetraedra typica* von verschiedenen Fundorten durchgezählt und ein Intervall von 47 Segmenten gefunden (Minimum 38, Maximum 85). Von den 117 Stück hatten 83 Segmentzahlen zwischen 80 und 85, 16 Zahlen zwischen 70 und 79, 8 zwischen 60 und 69, 8 zwischen 50 und 59, 0 zwischen 40 und 49 und 2 zwischen 35 und 39. Der Mittelwert ist also mit 82,5 anzugeben und dürfte zusammen mit den Maxima und Minima sehr wohl auch als Artcharakteristikum verwendet werden. Bei *Eiseniella tetraedra genovar. neapolitana* sind 6 von 12 Individuen im Intervall von 130—139 und nur 2 unter 100, der Mittelwert also bedeutend höher als bei *Eiseniella tetraedra typica*. Da für die Vertreter der andern Gattungen keine solche Mittelzahlen zur Verfügung standen, und, um die Zahlen selbst zu ermitteln, das Material zu gering war, mussten die Vergleichswerte aus den Zahlen der Literaturangaben berechnet werden, die wohl meist nahe den wirklichen Verhältnissen liegen dürften.

Die Farbe der Tiere ändert je nach dem Pigmentgehalt und wird von den verschiedenen Autoren mit braun, braun-rot bis rot angegeben. Doch kommen auch gelbliche und grünliche, ja auch pigmentlose Formen vor. Systematisch dürfte die Farbe nur wenig Interesse haben, weshalb nicht näher darauf eingegangen werden soll.

Die Lage der männlichen Poren wurde schon angeführt (s. o.).

Vom Gürtel wurde die weit vorgeschobene Lage schon betont. Der Bereich vom 15. bis zum 30. Segment überschreitet mit 16 Segmenten nicht das auch bei andern Gattungen beobachtete Vorkommen. Durchschnittlich umfasst das Clitellum 5—6 Segmente und ist, als solches, im Vergleich zu den andern Gattungen, als kurz zu bezeichnen. Die Farbe des Gürtels ist infolge des Drüsenreichtums meist gelb.

Grösseres systematisches Interesse erheischen die Pubertätstuberkeln, drüsige Erhebungen am ventralen Rande des Gürtels, die

sich über mehrere Segmente erstrecken und deren Ausdehnung innerhalb der Gattung einheitlicher ist, als dies beim Gürtel der Fall war. Meist sind sie auf 4 bis 5 Segmenten vorhanden, wobei das erste und letzte Segment nicht immer ganz eingenommen wird.

Ein weiteres äusseres Merkmal stellt das Hautdrüsenpolster dar. Auf der Körperoberfläche kann man teils deutlich, teils nur schwach, einen nach innen vorspringenden Drüsenwall beiderseits der Ventralseite beobachten. Meist sieht man das Hautdrüsenpolster als hellere Papillen am 18., 19. und 20. Segment. Doch ist das Auftreten dieses Merkmals so unregelmässig, dass es in taxonomischem Sinne vernachlässigt werden darf. Auch fehlen noch für verschiedene Formen genaue Angaben.

Die Borstenstellung, als eng bezeichnet, lässt sich bis auf eine Ausnahme mit folgenden Verhältniszahlen kennzeichnen: $aa : ab : bc : cd : dd = 3 : 1 : 3 : 1 : 6$. Für *Eiseniella balcanica* Cern. lauten die Zahlen: $aa : ab : bc : cd = 18 : 3 : 15 : 3$.

Die Form der Borsten ist im Vergleich zu andern Gattungen eher kurz aber kräftiger, im übrigen haben sie die bekannte S-förmige Gestalt. Anders die Geschlechtsborsten: Es sind deutliche Furchenborsten, lang und relativ dünn. Sie sind im ventralen Borstenpaar des 11. Segmentes sehr gut zu beobachten.

An äusseren Merkmalen ist weiter noch die Lage der Dorsalporen und der Nephridioporen zu nennen. Letztere lassen sich äusserlich fast nicht erkennen und können nur auf Schnitten sicher festgestellt werden. Sie liegen im Bereich der Intersegmentalfurche auf der Höhe des ventralen Borstenpaares. Die Dorsalporen, ein Charakteristikum der Lumbriciden, sind auch bei *Eiseniella* in kennzeichnender Weise ausgebildet. Die ersten Poren liegen bei den verschiedenen Formen nicht an der gleichen Stelle, doch kommt nicht jene Reihe von Intersegmentalfurchen in Frage, wie bei andern Gattungen. Sie beginnen bei *Eiseniella* entweder auf der Intersegmentalfurche 4/5 oder 5/6.

Wie schon in der Einleitung angedeutet wurde, finden sich über *Eiseniella* nur wenige anatomische Literaturangaben. Soweit solche Hinweise gefunden wurden, wurden sie nachgeprüft und die noch fehlenden Beobachtungen nachgeholt.

Mit dem Hautmuskelschlauch beginnend, sei zunächst auf die Epidermis als auf die äusserste Schicht hingewiesen. Auffallend ist hier der ausserordentliche Drüsenreichtum, worauf schon DE RIBAUCCOURT (1901) hingewiesen hatte. Relativ wenige Stützzellen

halten die Epidermis zusammen, in welcher noch die Sinnesknospen und die Lichtzellen Beachtung verdienen. Die Sinnesknospen, vorwiegend im Bereich des Kopfklappens vorkommend, bestehen aus einer grösseren Anzahl spindelförmiger Zellen, die eine feine Sinnesborste besitzen, welche durch die an dieser Stelle besonders dünne Cuticula nach aussen vorragt. Auf den Körpersegmenten sind die Sinnesknospen in drei Ringen angeordnet, wobei der mittlere Ring am meisten Knospen aufweist. Die Lichtzellen, zum erstenmal von HESSE (1896) beschrieben, sind vor allem durch ihr helleres Plasma und einen grossen Kern, sowie einen artspezifischen Binnenkörper gekennzeichnet. Sie finden sich in grösserer Zahl im Prostomium, während die übrigen Segmente deren nur wenige enthalten. Neben diesen in der Epidermis eingelagerten Lichtzellen sind solche noch im Innern des Wurmkörpers, besonders im Kopfklappen zu erwähnen. Sie haben hier, ihrer Lage entsprechend, eine etwas andere Form, doch ist der Binnenkörper gleich wie bei jenen der Epidermis. Wahrscheinlich stehen diese Zellen durch besondere Nervenbahnen mit dem Nervensystem in Verbindung, wenn auch direkte Verbindungen nicht beobachtet werden konnten.

Die Epidermis des Gürtels hatte von je die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt und so liegen über dieses Gebiet der Epidermis recht viele Arbeiten vor. Die besondere Untersuchung dieses Gebietes bei *Eiseniella*, das noch nicht beschrieben war, hat eine weitgehende Übereinstimmung mit den Ergebnissen anderer Autoren, an andern Lumbriciden gewonnen, ergeben. Auch bei *Eiseniella* lassen sich drei Regionen unterscheiden.

Die Region A, die ganze dorsale und laterale Fläche bis unter die lateralen Borsten umfassend, ist die mächtigste und weist die gleichen Bauelemente auf, wie bei den andern Gattungen. Lediglich die feingranulierten Zellen zeigen, im Verhältnis zur Länge, eine grössere Breite. Die grobgranulierten Zellen erscheinen relativ grösser, während die Schleimzellen, die am wenigsten tief ins Clitellum hineinragen, etwa die gleiche Grösse wie in der Epidermis aufweisen. Im Gegensatz zu FELDKAMP (1924) und HEUMANN (1931) konnte die Basalmembran direkt der Ringmuskulatur anliegend beobachtet werden und nicht an der von den beiden Autoren angegebenen Stelle, in der Höhe der Schleimzellenden. Der Bau der Region A ist in allen gürteltragenden Segmenten der gleiche.

In der Region B, von der Region A ventrad bis zu den ventralen Borsten liegend, sind folgende Unterschiede zu beobachten: Wohl besteht auch diese Region im wesentlichen aus den gleichen Ele-

menten wie die Region A, doch kommen hier noch besondere Zellen vor, die aber auf dem ersten Clitellarsegment nicht beobachtet werden können. Es sind dies die von HESSE (1894) zuerst beschriebenen «Spezialdrüsen der Mitte», die den feingranulierten Zellen sehr ähnlich sind, nur dass sie sich färberisch und in der Form etwas anders verhalten. Ihre Form ist eher kugelig mit langem Ausführungsgang, und mit Malloryfärbung werden sie gleich den grobgranulierten Zellen orange tingiert. Ihr Inhalt ist feingranuliert. Bis tief in die Ring- und Längsmuskulatur hineinreichend durchstossen sie die Basalmembran und können sogar bis in die Leibeshöhle hineinragen, ohne allerdings das Peritoneum zu durchdringen. Sie sind hier zwischen jene Zellen gebettet, die das Hautdrüsenpolster bilden, das vom Vorderende bis in diese Region reicht. An ihrer Mündungsstelle zeigt das Clitellum eine längs verlaufende Furche, die aber auch erst am zweiten Clitellarsegment beginnt.

Anders die Region C, die sich auf das Gebiet zwischen dem ventralen Borstenpaar beschränkt. Während in den Segmenten, die keine Spezialdrüsen aufweisen, diese Schicht ganz niedrig ist und keine feingranulierten Zellen besitzt, zeigen die Segmente mit Spezialdrüsen auch in der Region C eine beträchtliche Schicht feingranulierter Zellen.

Die Ring- und Längsmuskelfasern sind nach der nematoiden Grundform gebaut, d. h. ein kontraktiler Teil umschliesst mantelartig einen Plasmarest, der mit einem kerntragenden äusseren Plasmateil im Zusammenhang steht.

Die Ringmuskulatur liegt, in faseriges Bindegewebe eingebettet, das bei den verschiedenen Individuen nicht immer gleich entwickelt ist, in Kästchen oder auch bloss zu Strängen angeordnet. Im Bindegewebe sind hier auch noch die Pigmentkörner, von hell- bis dunkelbrauner Farbe, eingelagert.

Die Längsmuskulatur ist bei den Lumbriciden in kennzeichnenden Kästchen angeordnet und weist bei *Eiseniella* die gleiche Mächtigkeit wie die Ringmuskulatur auf. Die einzelnen Kästchen sind durch Bindegewebslamellen voneinander getrennt und auch nach der Leibeshöhle hin geschlossen.

Im Bereich des ventralen Borstenpaares ist von dieser Anordnung eine dahingehende Abweichung zu beobachten, dass an den Stellen, wo das Hautdrüsenpolster besondere Mächtigkeit aufweist, so z. B. auch am 11. Segment, die Kästchen durch dichter liegendes Bindegewebe in einzelne Stränge vollkommen aufgelöst wurden.

Das Cölom und sein Inhalt zeigt bei *Eiseniella* im Vergleich zu den andern Lumbriciden keine Besonderheiten. Das Cölom, eine den ganzen Körper durchziehende Höhle, die durch die Dissepimente segmentweise unterteilt wird, ist vom Peritoneum ausgekleidet, das an den verschiedenen Stellen seiner Ausdehnung verschiedene Beschaffenheit aufweist. Der dem Hautmuskelschlauch und den Dissepimenten anliegende Teil des Peritoneums stellt ein dünnes Epithel dar, dessen Zellen flache Kerne enthalten. Die Zellen des dem Darms anliegenden und die Nephridien umhüllenden Teiles sind zum Teil zu Chloragogenzellen umgewandelt, die teils exkretorische, teils speichernde Funktion haben.

Die das Cölom ausfüllende Leibeshöhlenflüssigkeit ist farblos und nicht übelriechend, wie dies bei *Eisenia foetida* der Fall ist. So fehlen hier auch die Elaeocyten. An korpuskulären Bestandteilen sind hier zu nennen: die Amöbocyten und die Lymphocyten.

Der Darmtraktus, seiner Funktion entsprechend in verschiedene Teile gegliedert, ist ein den ganzen Körper gerade durchlaufender Schlauch. Auf die ventral gelegene Mundöffnung folgt die Mundhöhle, in der dorsal zwei und ventral zwei bis drei Querfalten zu beobachten sind. Das Epithel besteht hier aus zylindrischen Zellen mit wabigem Inhalt, einem relativ grossen Kern und deutlichem Nucleolus. Eine Cuticula findet sich im ganzen Bereich der Mundhöhle und verdünnt sich gegen den Schlund hin.

Der Pharynx beginnt im Bereich des Dissepimentes 5/6. Er besteht aus einem ventralen Rohr und einer dorsalen Tasche mit dem Schlundkopf. Diese Schlundtasche ist von einem Wimperepithel ausgekleidet, das dorsal die Bewimperung deutlicher zeigt als ventral. Mächtige Muskelmassen und drüsiges Gewebe bilden den Schlundkopf. Hier münden auch die Ausführungsgänge der Pharyngealdrüsen. Diese sind in paarigen Paketen angeordnet, wobei die Paarigkeit erst im Bereich des 6. und 7. Segmentes deutlich zum Ausdruck kommt.

Ventral von der Schlundtasche, vom Dissepiment 5/6 bis zum 17. Segment, erstreckt sich der Oesophagus, ein von den Geschlechtsorganen eingeengtes Rohr, das im vorderen Teil mehrere Divertikel aufweist, die sich nach hinten zu verlieren. Das Epithel dieses Darmteiles ist sehr stark vaskularisiert, was besonders im Bereich der MORREN'schen Drüsen (Kalkdrüsen) im 13. Segment zum Ausdruck kommt. Bei *Eiseniella* ist dieses Organ nur auf ein Segment beschränkt, es fehlen also solche Ausbuchtungen im 11. und 12.

Segment. Histologisch zeigen die Kalkdrüsen keine Besonderheiten. Das auskleidende Epithel ist ein Pflasterepithel mit kubischen Zellen.

Vom 14. bis zum 17. Segment erstreckt sich noch eine mächtige einheitliche Erweiterung des Oesophagus: der Kropf. Seine Wandung weist die gleichen Schichten auf, wie sie noch bei der Beschreibung der Darmwand zu nennen sein werden.

Von besonderem systematischen Interesse ist der folgende Darmabschnitt, da er als Genusmerkmal Verwendung gefunden hat. Bei den Lumbriciden allgemein erstreckt sich der Muskelmagen über mindestens zwei Segmente, einzig die Gattung *Eiseniella* macht hievon eine Ausnahme, indem sich bei dieser Gattung dieses Organ nur über das 17. und Teile des 18. Segmentes erstreckt, wobei das 18. Segment höchstens zur Hälfte mit einbezogen wird. Gekennzeichnet ist dieser Abschnitt aber auch durch die mächtige Entfaltung der Ringmuskelschicht des Darmes. Sie ist auch hier in Kästchen angeordnet, die von einer dünnen bindegewebigen Hülle umgeben werden. Bei *Eiseniella tetraedra typica* finden sich zwischen den Kästchen schmale Zwischenräume, die sich sowohl aussen als auch innen etwas erweitern und radiäre Blutgefäße enthalten. Die auf die Ringmuskelschicht folgende Längsmuskelschicht ist auch etwas stärker ausgebildet. Das Innere des Darmes kleidet ein gleichgebautes Epithel aus, wie jenes im vorhergehenden Abschnitt.

Endlich der Mittel- und Enddarm. Der Mitteldarm, oder auch Magendarm genannt, weist als Besonderheit eine in der dorsalen Mittellinie liegende Einstülpung, die Typhlosolis, auf. Sie kann einfach firstförmig oder auch durch einen medianen Einschnitt in zwei Lappen geteilt sein. Der Anfang dieses Darmabschnittes liegt im Bereich des 18. Segmentes. Je nach der absoluten Grösse der Segmentzahl des untersuchten Exemplares erstreckt sich dieser Darmabschnitt mehr oder weniger weit nach hinten. Zahlenmässig lässt sich diese Strecke mit 58,664 % der totalen Segmentzahl angeben. (Nach HERTLING [1922].)

Der Mitteldarm ist durch das Vorkommen eines typischen Enterooderms, einer Gefäßschicht, der Ring- und Längsmuskelschicht und des Peritoneums histologisch charakterisiert. Bestandteile des Darmepithels sind die Nährzellen mit einem Wimpersaum, sowie die Drüsenzellen, an Zahl den Nährzellen etwa gleichzusetzen, welche ihre Form, je nach dem Füllungszustand, ändern. Dazu

kommen noch Lymphzellen, die jedoch in bedeutend geringerer Zahl anzutreffen sind. Die Gefäßschicht besteht aus dem stark verzweigten Darmgefäßplexus, der in der bindegewebigen Grenzlamelle verläuft. Die Ring- und Längsmuskelschicht endlich ist einschichtig, sehr dünn und nicht zusammenhängend. Das Peritoneum, dessen Zellen hier zu Chloragogenzellen umgewandelt sind, wurde schon an anderer Stelle erwähnt.

Der Mitteldarm endet dann im Enddarm, dessen Querschnitt, je nach dem Füllungszustand, eine runde Form oder die eines gleichschenkeligen Kreuzes aufweist. Im terminal gelegenen After mündet der Darm wieder nach aussen, wobei auch hier die Epidermis, wie beim Stomodaeum, zur Bildung des Proctodaeums in den Körper eindringt.

Das Blutgefäßsystem zeigt keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den Befunden, die an anderen Vertretern der Lumbriciden gemacht wurden. Drei Hauptstämme verlaufen von vorne nach hinten: 1. Das propulsatorische Rückengefäß, 2. das Bauchgefäß und 3. das Vas subneurale, ventral des Bauchstranges. In jedem Segment finden sich Verbindungen dieser Hauptstämme, die Vasa commissuralia. Besonderes Interesse erheischen in diesem Zusammenhang die Herzschningen, deren Zahl und Form bei den verschiedenen Formen der Lumbriciden nicht gleich sind. Bei *Eiseniella* sind sie auf die Pericordialregion beschränkt, d. h. auf die Segmente 7 bis 11. Sie haben perlschnurartige Form. Diese Gefäße entspringen dem Dorsalgefäß und münden in das Ventralgefäß. Sie liegen an der vorderen Wand des hinteren Septums an und werden durch Bindegewebe befestigt. Das Darmgefäßnetz steht durch die Vasa dorsointestinalia mit dem Rückengefäß in Verbindung.

Der histologische Bau der Blutgefäßwandung weist eine weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden an anderen Lumbriciden auf. Zu innerst findet sich eine Intima, welcher sich die Längsmuskelschicht anlegt; auf diese folgt die Ringmuskelschicht, beide in Bindegewebe eingebettet, das je nach den Gefäßen verschieden mächtig ausgebildet ist. Bei *Eiseniella* ist die Wandung noch relativ sehr dünn, wodurch die Interpretation des Bildes wesentlich erschwert wird.

Über das Nervensystem können wir uns kurz fassen. Es ist einzig eine Berichtigung des Befundes von BEDDARD (1888) zu nennen, wonach das Gehirnganglion auch bei *Eiseniella* im 3. Segment

sich befindet und nicht im 4., wie dies BEDDARD irrthümlicherweise angibt. Von hier aus wird auch der Kopflappen innerviert.

Das gleiche wie vom Nervensystem ist auch vom Exkretions-system zu sagen. Auch hier wurden keine grundlegenden Unterschiede beobachtet. Die Nephridien sind alle Meganephridien, d. h. sie besitzen einen offenen Trichter. Die Histologie dieser Organe zeigt keine Unterschiede gegenüber dem Verhalten anderer Lumbriciden.

Wesentlich dagegen sind die Verschiedenheiten, die sich bei den Geschlechtsorganen vorfinden. Die gegenseitige Lage und die Anzahl variieren innerhalb der Gattung in solchem Masse, dass die systematische Einordnung der verschiedenen Formen oft auf grosse Schwierigkeiten stösst. Einzelne Teile dieses Systems wurden schon genannt, so das Clitellum und die Geschlechtsborsten. Hier seien nur noch die Geschlechtsorgane, im engeren Sinne des Wortes, angeführt.

Zwei Paar männliche Keimdrüsen finden sich in den Segmenten 10 und 11, an der hinteren Wand der Dissepimente 9/10 und 10/11, ventral, nahe der Mittellinie. Sie sind nur bei juvenilen Individuen gut zu beobachten, da sie später durch Abgabe von Zellen an Grösse abnehmen. Ihre Form ist spindelartig, ca. 0,5 mm lang. In einem Falle waren die Hoden von *Monocystis* befallen.

Anzahl und Form der Samensäcke ist bei *Eiseniella* verschieden. Normal dürfte das Vorhandensein von 4 Paar etwa gleich-grosser Säcke in den Segmenten 9, 10, 11 und 12 sein. 4 Paar, aber nicht alle gleich gross, finden sich bei *Eiseniella lacustris* (Cern.); ebenso bei *Eiseniella ochridana* Cern. Nur 3 Paar besitzt *Eiseniella balcanica* Cern., wobei jene des 10. Segmentes fehlen. Anatomisch stellen die Samensäcke Ausbuchtungen des Dissepimentes jener Segmente dar, in denen sie gelagert sind. Histologisch zeigen sie eine spongiöse Struktur. Wie die Hoden, so sind auch die Samensäcke oft von *Monocystis* befallen, wodurch die Struktur stark verändert wird.

Die Ausführungsgänge weisen sowohl im prä- als auch im postseptalen Teil keine Besonderheiten auf, weshalb auf diese hier ebenfalls nicht weiter eingegangen werden soll.

Die Lage der Samentaschen (receptacula seminis) wurde schon bei den Gattungsmerkmalen genannt. Sie liegen auf den Intersegmentalfurchen 9/10 und 10/11 in oder nahe der Borstenlinie d. Einzig

bei *Eiseniella balcanica* Cern. liegen sie etwas tiefer, in der Borstenlinie c.

Die Angaben bei MICHAELSEN (1900), wonach die Samentaschenporen auf der Intersegmentalfurche 8/9 und 9/10 liegen sollen, dürften ein Druckfehler sein.

In einem Falle, bei *Eiseniella tuberosa* Svetlov, sollen vier Paar Samentaschen vorkommen. Keine oder nur rudimentäre Samentaschen hat *Eiseniella balcanica* Cern.

Morphologisch sind die Samentaschen sphäroide Ampullen mit einem engen Ausführungsgang, deren Wandung drüsigen Charakter aufweist.

Die weiblichen Organe, zu denen auch die vorerwähnten Samentaschen gehören, beschränken sich im übrigen bei der Gattung *Eiseniella* auf die Ovarien und die entsprechenden Ausführungsgänge. Erstere liegen links und rechts des Bauchstranges, an das Dissepiment 12/13 angewachsen, im 13. Segment. Ihre Form ist birnenförmig. Die Eileiter haben einen präseptalen Trichter, der an das Dissepiment 13/14 angeheftet ist. Die Ausmündung liegt, wie schon gezeigt wurde, am 14. Segment medial der Borsten a.

Zusammenfassend kann über die Geschlechtsorgane bei *Eiseniella* gesagt werden, dass sie mit denen der andern Lumbriciden im anatomischen und histologischen Aufbau übereinstimmen, dass aber topographische Verschiedenheiten vorhanden sind, die eine systematische Abtrennung der Gattung mitverursacht haben.

Soweit die Beschreibung der anatomischen und morphologischen Verhältnisse. Sie hat uns gezeigt, dass, wenn auch die Gattung *Eiseniella* in vielen Punkten mit den andern Lumbriciden Gleichheiten aufweist, sie doch in einigen Organsystemen sich anders verhält. Auf die Beziehung der Gattung zu den andern Gattungen soll später eingetreten werden. Hier seien nun die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung untersucht.

MICHAELSEN hatte 1932 versucht, die Mannigfaltigkeit als weitgehend durch Mutation schlechthin entstanden zu erklären, ohne dabei festzustellen, was unter Mutation zu verstehen sei. In Anlehnung an STEINER (1933) wurde vom Verfasser versucht, eine Abgrenzung zu schaffen, indem als Mutation nur eine «effektive Zustandsänderung einer oder mehrerer Erbfaktoren» bezeichnet wird. Neukombination, Summation oder Aberration der Gene ist also keine Mutation! Da im einzelnen Falle nur das Experiment entscheiden kann, wurde an Stelle des von MICHAELSEN gebrauchten Ausdrucks «mut.» ‚Genovarietät‘ vorgeschlagen, für durch äus-

sere Faktoren entstandene Modifikationen aber der Terminus ‚Phänovarietät‘ gewählt. (Beide Ausdrücke nach JOHANNSEN [1926].)

Die Abtrennung von Arten wurde nur in ganz sicheren Fällen durchgeführt, im Zweifelsfalle aber eine Unterordnung als Genovarietät vorgenommen, denn nur solche können überhaupt für eine artliche Trennung in Frage kommen. Sie können also jederzeit zu selbständigen Arten erhoben werden, d. h. dann, sobald nachgewiesen wurde, dass der Mutationsschritt z. B. die individuelle Variabilität überschritten hat.

Nach diesen Gesichtspunkten geordnet, ergibt sich folgende Zusammenstellung der Formen der Gattung *Eiseniella*:

Form	♂ Poren	Gürtel	Tub. pub.
<i>Eiseniella balcanica</i> Cern.	15	23—30	27—29
<i>Eiseniella tetraedra typica</i> (Sav.)	13	22—27	23—26
<i>genovar. eotypica</i> Mich.	15	24—28	25—27
<i>genovar. hercynia</i> Mich.	15	22—27	23—26
<i>genovar. neapolitana</i> (Oerley)	13	20—25	21—24
<i>genovar. ninnii</i> (Rosa)	15	20—25	21—24
<i>genovar. tetragonurus</i> (Friend)	13	18—22	19—21
<i>genovar. intermedia</i> Cern.	14	23—27	24—26
<i>genovar. tuberosa</i> Svetlov	15	22—27	24—26
<i>Eiseniella ochridana typica</i> Cern.	13	20, 21—27, 28	22—26
<i>genovar. stankovici</i> Cern.	15	20, 21—27, 28	22—26
<i>Eiseniella lacustris typica</i> (Cern.)	13	21—26	22—25
<i>genovar. ochridana</i> (Cern.)	15	21—26	22—25
<i>Eiseniella sewelli</i> Stephenson	?	19—26	21—25
<i>Eiseniella macrura</i> Friend	13	15—22	20—21

Eine als vorläufiger Bericht bezeichnete Publikation von GAVRILOV (1935), wonach bei *Eiseniella* Selbstbefruchtung beobachtet wurde, würde die grosse Zahl der Genovarietäten dadurch erklärbar machen, dass manche rezessive Mutante eher phänotypisch zum Ausdruck kommen kann, während sie im andern Fall vielleicht untergegangen wäre.

3. Vergleich mit den andern Genera.

Um nunmehr zur Stellung der Gattung innerhalb der Familie überzugehen, soll zunächst durch Vergleiche versucht werden, diese Stellung zu finden und ihre Wahrscheinlichkeit zu belegen.

Als Vergleichsmaterial mussten einerseits sicher primitivere, als auch sicher höher differenzierte Formen beigezogen werden.

So wurden berücksichtigt: *Criodrilus lacuum*, *Archaeodrilus dubiosus*, *Eisenia foetida*, *Allolobophora longa*, *A. pallida*, *A. caliginosa*, *A. chlorotica*, *Dendrobaena rubida*, *D. octaedra* und *Lumbricus rubellus*. Nicht direkt berücksichtigt wurden Vertreter von *Helodrilus*, *Bimastus* und *Octolasionum*, da sie zum Teil Spezialisierungen zeigen, die ihre Stellung im System mehr oder weniger festlegen.

Wie schon gezeigt wurde, weisen das Cölom, das Blutgefäßsystem, das Nervensystem und das Exkretionssystem keine besonderen Unterschiede auf, so dass hier auf diese nicht mehr näher eingetreten wird.

Beginnen wir daher mit dem Darmsystem. SZUETS (1913) hatte versucht, an Hand dieses Systems eine systematische Unterteilung der Lumbriciden zu begründen und hatte zu diesem Zwecke weitgehende Vergleiche durchgeführt. Seine Befunde liessen sich im allgemeinen bestätigen. Das Ergebnis des eigenen Vergleiches lässt sich etwa mit folgenden Worten zusammenfassen: *Eiseniella* zeigt eine Mundhöhle, die eher weitdifferenziert als einfach erscheint. Die Gattung *Bimastus* weist einfachere Verhältnisse auf und *Eiseniella* ordnet sich zu den Gattungen *Eisenia*, *Allolobophora* und *Dendrobaena* ein. Im Gebiet des Pharynx zeigen sich gemeinsame Züge mit *Criodrilus* einerseits und mit *Bimastus* andererseits. Die Form der Drüsenpakete betreffend ist *Eiseniella* eher mit *Allolobophora* als mit *Eisenia* zu vergleichen. Im Gebiet der Kalkdrüsen zeigen jene von *Eiseniella* wiederum Verhältnisse, wie sie bei *Bimastus* und *Allolobophora* verwirklicht sind. Aus den Bildungen im Gebiet des Muskelmagens lassen sich keine Schlüsse ziehen, da *Eiseniella* mit ihren Verhältnissen allein dasteht. Der Mitteldarm mit der Typhlosolis scheint auch wiederum eine Annäherung an *Allolobophora* anzudeuten, wobei in bezug auf die Form der letzteren *Eisenia foetida* *Eiseniella* näher steht.

Das Darmsystem dürfte aber in seiner Abhängigkeit von Umweltfaktoren weniger geeignet sein, um Fragen der phylogenetischen Zusammenhänge restlos beantworten zu können. Sehr wohl können aber die hier gewonnenen Anhaltspunkte mit andern Befunden zusammen ausgewertet werden.

Im Hautmuskelschlauch ist es vor allem die Anordnung der Längsmuskulatur, die auffallende Verschiedenheiten aufweist. Als normal für die Lumbriciden wird die «Kästchenanordnung» angesehen und diese, als aus ungeordneter Lagerung hervorgegangen, angenommen. Bevor nun die gemachten Befunde ausgewertet wer-

den sollen, ist noch die Frage zu entscheiden, ob die Anordnung der Muskulatur mit Umweltfaktoren in irgendwelcher Beziehung steht. Diese Frage darf verneint werden, da Formen, die in gleicher Umwelt vorkommen, nicht die gleiche Anordnung der Muskulatur zeigen. Was haben nun die Vergleiche ergeben? *Criodrilus* ist sicher eine Ahnenform der Lumbriciden, die da angetroffenen Verhältnisse können also als primitiv gewertet werden. Wenn also bei Lumbriciden eine Gleichheit oder Ähnlichkeit in der Anordnung der Muskelfasern mit *Criodrilus* sich findet, so darf diese als primitiv angesehen werden. Ist dieser Schluss richtig, so zeigen die Vertreter der Gattungen *Allolobophora* und *Eisenia* primitiveren Bau der Längsmuskelstränge als die Vertreter der anderen Gattungen, die somit in bezug auf die Anordnung der Muskulatur als höher stehend zu bewerten sind. *Allolobophora* besitzt dabei in den Formen *A. dubiosa* und *A. caliginosa* die primitivsten, d. h. die criodrilusähnlichsten Typen, während *Eisenia* schon einen höhern Grad erreicht haben dürfte. Ebenso wäre auch *Eiseniella* höher zu stellen als *Allolobophora*, vielleicht auch höher als *Eisenia*, zum mindesten gleich hoch. *Dendrobaena*, *Lumbricus*, sowie auch *Helodrilus* sind sicher höher stehend als alle vorerwähnten Gattungen. Welche Stellung *Bimastus* einnimmt, konnte mangels Untersuchungsmaterials nicht festgestellt werden.

In bezug auf die Ringmuskulatur konnten keine so grossen Unterschiede beobachtet werden.

Im Gebiet der Epidermis wurde schon anlässlich der Beschreibung der Verhältnisse bei *Eiseniella* auf Unterschiede hingewiesen, doch dürfte der besondere Drüsenreichtum auf das Wasserleben zurückzuführen sein und braucht deshalb hier nicht erörtert zu werden. Der Bereich der Gürtelorgane hat dann erst wieder zu weiteren Vergleichen Anlass geboten. Zunächst zeigt es sich, dass bei den verschiedenen Gattungen der Bereich der ins Clitellum einbezogenen Segmente verschieden ist, sowie, dass die am meisten bevorzugten Segmente nicht die gleichen sind.

In bezug auf die bevorzugten Segmente zeigt sich eine auffallende Schwankung um das 30. Segment, wobei bei einer Reihenfolge: *Allolobophora* – *Eisenia* – *Eiseniella* – *Dendrobaena* – *Helodrilus* – *Bimastus* – *Octolasion* – *Lumbricus* auch noch eine Oszillation um diesen Wert bemerkbar wird. Die minimale, durchschnittliche und maximale Ausdehnung des Gürtels bei den einzelnen Arten der verschiedenen Gattungen zeigt wieder die gleiche Oszillation.

In gleicher Weise wie der Gürtel wurden auch die Pubertätstuberkel untersucht. Wiederum ist der Bereich schwankend, wobei auch hier die schon beobachtete Oszillation wieder bemerkbar wird.

Die Borstenstellung zeigt ein nicht so ausgeglichenes Bild, wie zu erwarten gewesen wäre, nachdem dieses Merkmal so weitgehende taxonomische Verwendung gefunden hat, so dass sein Wert in Frage gestellt werden musste.

Eine Zusammenstellung des Pigmentierungsgrades, gemessen an der Art der Färbung: braun = viel Pigment, violett-fleischfarbig = wenig Pigment, zeigte wiederum jene Schwankung, wie sie beim Gürtel beobachtet wurde, indem *Eisenia*, *Eiseniella*, *Dendrobaena* und *Lumbricus* vorwiegend pigmentreiche Arten aufweisen, während die Gattungen *Allolobophora*, *Helodrilus* und *Octolasion* in erster Linie als «pigmentlos» beschriebene Formen enthalten. Es ist daraus wohl zu entnehmen, dass, wenn auch der Grad der Pigmentierung vielleicht von Aussenfaktoren abhängig ist, doch das Vorhandensein oder Fehlen von Pigment nicht allein von solchen Umweltfaktoren bedingt wird.

Im Bereich der Geschlechtsorgane bieten lediglich die Receptacula seminis und die Samensäcke, ihre Zahl und Anordnung, Vergleichsmöglichkeiten.

Die Samentaschen zeigen in bezug auf die Lage wiederum jene Schwankung. In einer Gruppe (*Eiseniella*, *Dendrobaena* und *Lumbricus*) scheint ein zäheres Festhalten an der dorsalen Lage vorzuliegen, während in einer zweiten Gruppe (*Eisenia*, *Allolobophora*, *Helodrilus* und *Octolasion*) eher ein Festhalten an der mehr ventralen Lage bestehen dürfte.

Ähnliche Ergebnisse hat auch der Vergleich über die Anzahl der Samensäcke bei den verschiedenen Gattungen ergeben.

Angesichts der variablen Ausbildung dieser Organe muss aber ihre taxonomische Bedeutung zum mindesten als fraglich bezeichnet werden. In diesen Merkmalen schliesst sich *Eiseniella* mehr *Allolobophora* als den andern Gattungen an.

Zuletzt wurde noch die Segmentzahl und die relative Segmentlänge vergleichend untersucht. Als Ergebnis der Betrachtung beider Merkmale konnte wiederum jene Schwankung notiert werden.

Der Vergleich der verschiedenen Merkmale hat neben der Schwankung der Werte auch die Beantwortung der Frage nach der Stellung der Gattung *Eiseniella* im System ergeben. Auffallend ist, wie *Eiseniella* sich immer mehr *Allolobophora* als *Eisenia* an-

schliesst, wie aber *Eisenia* mit *Dendrobaena*, *Bimastus* und *Lumbricus* gemeinsame Züge aufweist, während *Allolobophora* mehr zu *Helodrilus* und *Octolasion* neigt. Es zeigt aber *Eiseniella* auch zu *Eisenia* Beziehungen, so dass die Gattung wohl mehr eine Mittelstellung einnehmen dürfte. Gestützt auf die Befunde in der Mundhöhle, sowie der Anordnung der Längsmuskulatur muss *Eiseniella* als höher differenziert als *Allolobophora* angesehen und zum mindesten *Dendrobaena* gleichgestellt werden. *Dendrobaena* ist aber ihrerseits *Eisenia* übergeordnet, somit wäre auch die Stellung *Eiseniella's* zu *Eisenia* etwas mehr abgeklärt.

Anstatt also *Eiseniella*, wie dies bis anhin der Fall war, an den Anfang des Lumbriciden-Systems zu stellen, sollte diese Gattung erst an dritter Stelle nach *Allolobophora* und *Eisenia* angeführt werden.

Diese Mitteilung stellt einen Auszug einer unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER angefertigten Dissertation dar. Für die Anregung zu dieser Arbeit sei meinem verehrten Lehrer auch an dieser Stelle der ergebenste Dank ausgesprochen. Die ausführliche Arbeit wird in den «Acta zoologica» erscheinen.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- 1888 BEDDARD, F. E., On the Anatomy of *Allurus tetraedrus* (Eisen). Quart. J. Micr. Sci. N. S. XXVIII.
- 1828 CUVIER, G., Histoire des progrès des sciences naturelles, depuis 1789 jusqu'à ce jour. Paris.
- 1874 EISEN, G., Om Skandinavians Lumbricider. Oefv. Köngl. vetenskap Akad. Förh. T. XXX.
- 1924 FELDKAMP, J., Untersuchungen über die Geschlechtsmerkmale und die Begattung der Regenwürmer. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XLVI.
- 1935 GAVRILOV, G., Contribution à l'étude de l'autofécondation chez les Oligochètes. Acta zoologica Bd. XVI.
- 1922 HERTLING, H., Untersuchungen über die Typhlosolis und ihre Vascularisierung bei terricolen Oligochaeten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. CXX.
- 1894 HESSE, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LVIII.
- 1896 — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXI.
- 1931 HEUMANN, A., Vergleichend-histologische Untersuchungen über Geschlechtsorgane und Clitellum der Regenwürmer. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. CXXXVIII.

- 1926 JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena. 3. Aufl.
- 1890 MICHAELSEN, W., Die Lumbriciden Norddeutschlands. Jahrb. Hamb. wiss. Anst. VII.
- 1900 — Oligochaeta. Das Tierreich. Bd. X.
- 1932 — Variations- und Mutationsverhältnisse bei den Arten der Lumbricidengattung *Eiseniella*. Jen. Zeitschr. Bd. LXVII.
- 1901 RIBAUCCOURT, E. DE, Etude sur l'anatomie des Lombricides. Bull. Sci. France et Belgique T. XXXV.
- 1933 STEINER, H., Was ist eine Mutation? Rev. Suisse Zool. T. XL.
- 1913 SZUETS, A. VON, Die Archaeo- und Neolumbricinen. Zool. Anz. Bd. XLII.
-