

VI. a

Archiannelida

von A. REMANE, Kiel

Mit 39 Abbildungen

10793

Charakteristik Einfache Anneliden mit reduzierten oder fehlenden Parapodien, mit ventraler, der Lokomotion dienender Bewimperung (ausschließl. *Polygordius*) und mit in der Epidermis gelegenen Nervensystem, dem häufig die Gliederung fehlt; Darmtraktus meist mit muskulösem, ventralem Schlundsack und mit Speicheldrüsen.

Die Archianneliden sind höchstwahrscheinlich eine künstliche Gruppe. Die ihnen vielfach zuerteilte Stellung an der Basis des Anneliden-Stammes verdienen sie sicher nicht; vielmehr dürfte es sich um sekundär vereinfachte Annelidenformen handeln. Die Gruppe umfaßt 5 Familien (*Polygordüidae*, *Saccocirridae*, *Protodrilidae*, *Nerillidae*, *Dinophilidae*), von denen nur die *Saccocirridae* in unserem Gebiet fehlen¹⁾. Die früher gleichfalls zu den Archianneliden gestellten *Histriobdellidae* wurden als nahe Verwandte der Polychätenfamilie der *Eunicidae* erkannt.

Technik Zur Bestimmung eignet sich am besten Lebendbeobachtung. Immerhin ist die Determination bei den größeren Formen auch bei in Alkohol und Formalin fixiertem Material möglich; allerdings werfen dabei die *Protodrilidae* und *Nerillidae* leicht ihre Tentakel ab, und die *Dinophilidae* kontrahieren sich stark. Daher empfiehlt sich für diese Gruppen vorheriges Betäuben (bei *Protodrilidae* mit 1%iger Kokainlösung) oder Fixieren durch Übergießen mit heißer (bei *Dinophiliden* sogar kochender) Fixierlösung. Als Fixiergemische für histologische Zwecke eignet sich Sublimat-Seewasser-Eisessig, bei den kleinen Formen auch Flemmingsche Lösung.

Morphologie 1. Größe. — Unter den Archianneliden finden sich die kleinsten Annelidenformen, *Diurodrilus* mit nur 300 μ und *Nerillidium* mit 250 μ bis 400 μ Körperlänge; auch die übrigen *Dinophilidae* und *Nerillidae* sind höchstens einige mm lang, die Arten von *Protodrilus* erreichen 2 mm bis 15 mm, *Polygordius* 10 cm Länge.

2. Form. — Der Körper von *Polygordius* und *Protodrilus* ist langgestreckt wurmförmig (Fig. 1, 2, 3); besonders manche *Protodrilus*-

¹⁾ Da ein *Saccocirrus* sp. von Plymouth angegeben wird, so wäre das Vorkommen von Saccocirriden in der Nordsee wohl möglich. Im allgemeinen Teil sind die *Saccocirridae* nicht berücksichtigt, jedoch im systematischen Teil mit angeführt.

Arten (z. B. *P. chaetifer*) sind extrem fadenartig gestreckt; anderseits wird die Körperform bei *Dinophilus* und *Diurodrilus* kurz wurmförmig und turbellarienähnlich. Mit Ausnahme von *Polygordius* ist die Bauchseite abgeplattet (vgl. Fig. 8).

Die Segmentierung ist bei den einzelnen Gruppen recht ver-

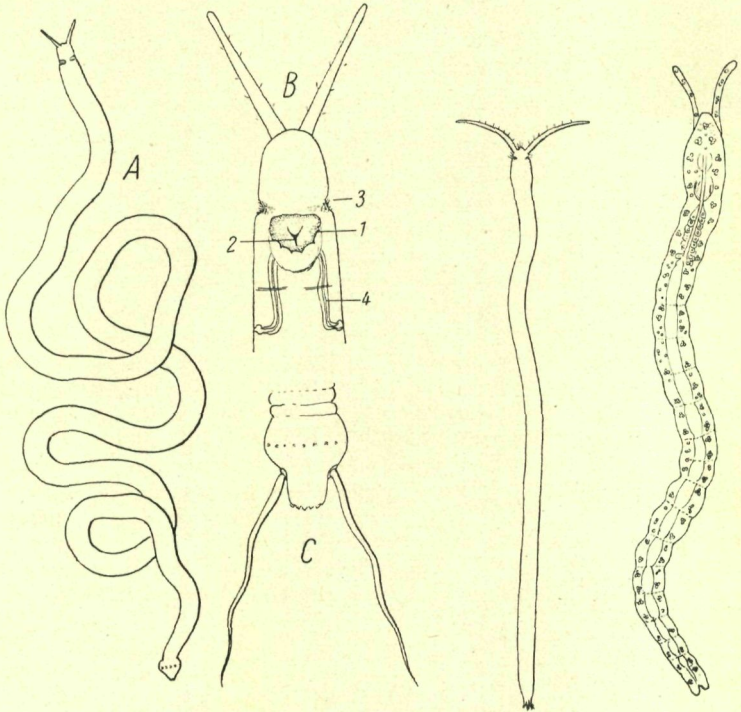


Fig. 1. *Polygordius lacteus* Schn.;
A Dorsalansicht; B Vorderende von der
Ventralseite; C *P. appendiculatus* Fraipont,
Hintere mit den Analzirren.
1 Mundrand; 2 Einmündung; 3 Wimpergrube
(Nuchalorgan); 4 vorderstes Nephridium.
des Ösophagus in den Schlundsack.
A, C nach FRAIPONT, B nach HEMPELMANN 1906.

Fig. 2.
Protodrilus
purpureus Schn.,
Dorsalansicht.
Nach PIERANTONI.

Fig. 3.
Protodrilus
symbioticus
Giard,
Dorsalansicht.
Nach
PIERANTONI.

schiedenartig ausgebildet: bei *Polygordius* und *Protodrilus* ist die Zahl der Segmente sehr groß und inkonstant, bei den Nerilliden gering, aber konstant (9 bei *Nerilla*, 8 bei *Nerillidium*); innerhalb der *Dinophilidae* schließlich ist die Segmentierung gering entwickelt und bei *Diurodrilus* sogar vollkommen verschwunden. Die Segmentierung ist im allgemeinen homonom, nur Gonaden und Nephridien zeigen Abweichungen von homonomer Verteilung; diese Abweichungen nehmen in der Reihen-

folge *Polygordius*, *Protodrilus*, *Nerillidae*, *Dinophilidae* zu. Die vorderen Segmente sind im allgemeinen einfach, das Prostomium ist stets groß, das Schlundsegment von *Polygordius*, wie HEMPELMANN zeigte, ein Doppelsegment; das gleiche gilt wahrscheinlich für *Protodrilus*. Das Endsegment (Pygidium) zeigt keine Besonderheiten; bei *Dinophilus* ist es schwanzartig langgestreckt, bei *Polygordius* z. T. knopfartig verdickt, bei *Protodrilus* und *Diurodrilus* durch die Bildung der Haftlappen modifiziert.

Die charakteristische Polychätenextremität, das Parapodium, fehlt entweder vollkommen, mitsamt allen Borsten (*Polygordius*, *Protodrilus* z. T., *Dinophilidae*), oder ist in rudimentärer Form vorhanden. Bei den *Nerillidae* sind die Parapodien kurze Stummel, die meist ein dorsales und ein ventrales Borstenbündel, sowie einen lateralen Cirrus tragen (Fig. 9); bei *Saccocirrus* haben die Parapodien nur ein Borstenbündel, der Cirrus fehlt. Zu den parapodienlosen Formen leitet *Protodrilus chaetifer* über, der zwar noch Borsten, aber keine Erhöhung der Körperoberfläche besitzt. Jedes Segment trägt hier jederseits dorso-lateral und lateral je eine Hakenborste (Fig. 31).

Ebenso variabel wie die Parapodien sind die Tentakel. *Polygordius* und *Protodrilus* tragen am Prostomium ein Paar Tentakel, die bei *Polygordius* kurz und starr, bei *Protodrilus* lang und sehr beweglich sind. Auf Grund der Innervationsverhältnisse müssen sie als Palpen bezeichnet werden (HANSTRÖM 1929). Die Nerilliden tragen 4 oder 5 Tentakel; zwei davon sind breit löffelförmig (wohl = Palpen), die übrigen langgestreckt, bei *Nerilla* sogar gegliedert; bei dieser Gattung sind ferner die vordersten Cirren Fühlercirren (Fig. 4). Den *Dinophilidae* schließlich fehlen alle Tentakelbildungen. Das Pygidium trägt bisweilen zwei Analcirren (*Nerillidae*, *Polygordius appendiculatus*) oder zwei oder drei Haftlappen (*Protodrilus*, *Diurodrilus*); den übrigen Arten fehlen Pygidialanhänge.

3. Körperdecke. — Die Epidermis ist normal entwickelt; ventral oder lateral ist sie häufig verdickt (Fig. 6 bis 9). Sie bildet eine meist zarte Cuticula. Nur bei *Polygordius* ist diese enorm dick (Fig. 6); sie besteht aus einer äußeren homogenen Schicht und einer inneren Faserschicht mit radiären und tangentialen Fasersystemen. Ein wesentliches Charakteristikum der Archanneliden ist die reiche Bewimperung der Körperdecke. Am verbreitetsten ist ein ventraler Längsstreif von Wimpern, der bisweilen nahezu die gesamte Ventralfläche einnimmt (Fig. 8); weniger verbreitet sind dorsale Wimperhalbringe (*Dinophilus* [Fig. 5], *Protodrilus* z. T., *Nerilla* z. T.), die am Rumpf und Kopf in der Zahl von 1 oder 2 pro Segment auftreten. Häufig sind diese Wimperhalbringe median unterbrochen. Besondere Wimperbüschel können noch am Prostomium (Fig. 31) und an den Rumpfseiten (*Nerilla*) auftreten. Bei *Polygordius* fehlt die Rumpfbewimperung ganz; nur für *P. villoti* wird ein kleiner bewimperter Bezirk am Hinterende angegeben. Eine eigenartige Umgestaltung hat die Ventralbewimperung bei *Diurodrilus* erfahren. Sie besteht hier aus Gruppen von Cirren, ganz nach Art der Oligotrichen unter den Ciliaten.

Jede »Cirre« besteht aus einem durch eine Bindemasse vereinigten Büschel von Cilien. — Drüsen sind besonders bei Dinophiliden und *Protodrilus* in großer Zahl vorhanden und können in dichter Lage die Epidermis durchsetzen (Fig. 7, 8). Meist sind bei einer Art 2 oder 3 Drüsen-

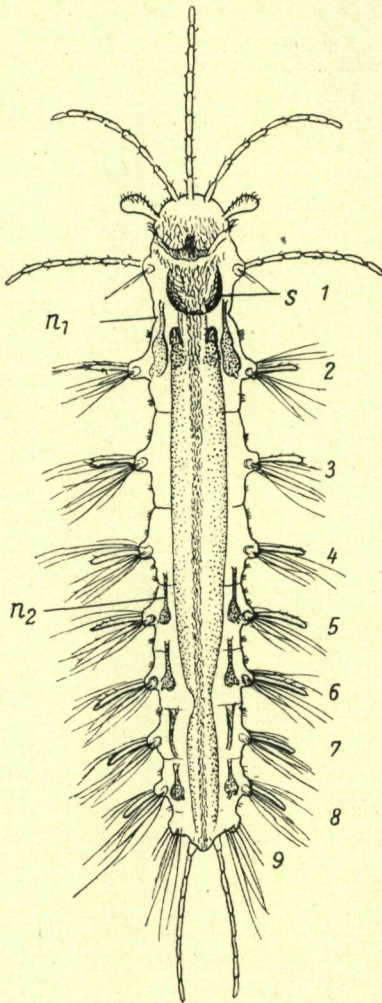


Fig. 4.
Nerilla antennata O. Schm., Ventralansicht.
1 bis 9 1. bis 9. Rumpsegment;
 n_1 erstes, n_2 zweites Nephridium;
s Schlundsack (Pharynx). — Original.

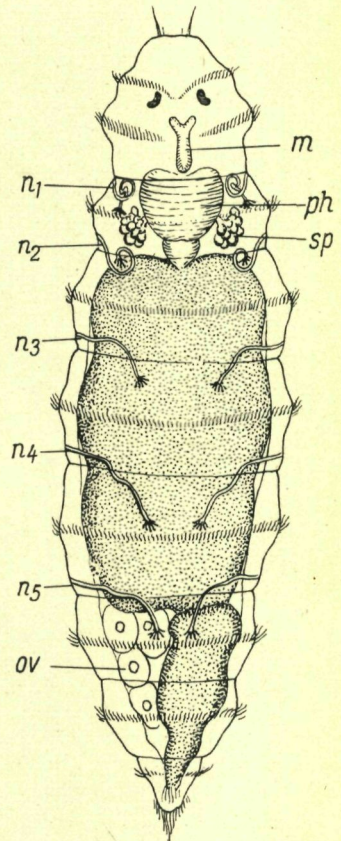


Fig. 5.
Dinophilus gyrocilatus O. Schm., ♀.
m Mund; n_1 bis n_5 Protonephridien;
ov Ovar; ph Pharynx (Schlundsack);
sp Speicheldrüsen. — Nach SHEARER.

typen vorhanden, darunter Schleim- und Klebdrüsen; besonders letztere sind wichtig. Häufig stehen sie in Bündeln (Fig. 8), was besonders von

der Schwanzregion gilt; hier bilden sie bei *Polygordius* einen Papillenkranz, bei *Protodrilus* sitzen sie auf 2 oder 3 Haftklappen von verschiedener Form, und bei *Diurodrilus* münden die großen Klebdrüsen mit kutikularer Endröhre auf zwei gegabelten Schwanzklappen (Fig. 37). Die Klebdrüsen ermöglichen den Archanneliden (besonders *Protodrilus* und *Diurodrilus*) ein momentanes Festheften an der Unterlage.

4. Darmtraktus. — Der Darmkanal ist stets gerade und zer-

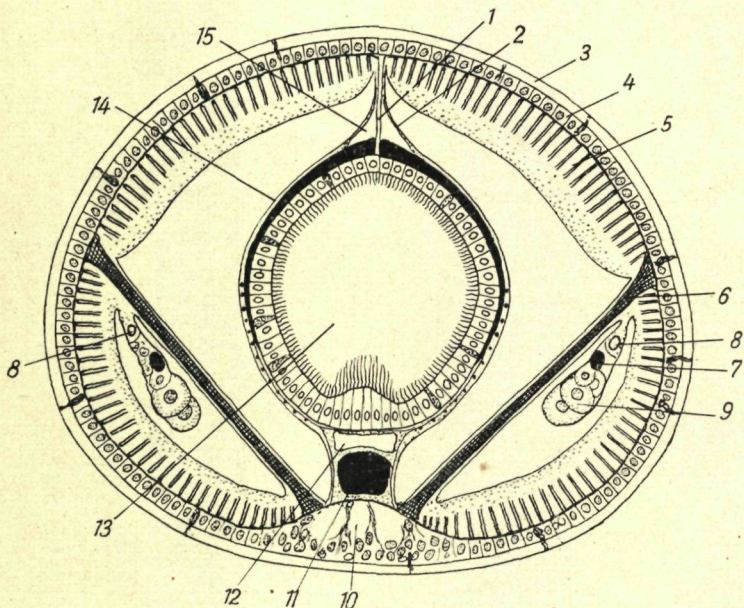


Fig. 6. *Polygordius lacteus* Schn., Querschnitt. — 1 dorsales Ligament; 2 Mesenteriumblatt; 3 Cuticula; 4 Epidermis mit vereinzelt Drüsenzellen; 5 Längsmuskel-schicht; 6 Transversalmuskel; 7 Blutgefäß, das von den Seitenschlingen zu den Gonaden zieht; 8 Nephridialgang; 9 Ovar; 10 Bauchnerv; 11 ventrales Blutgefäß; 12 ventraler Mesenterialkanal; 13 Darm; 14 Darmblutsinus; 15 dorsaler Mesenterialkanal. — Nach HEMPELMANN (etwas abgeändert).

fällt in Pharynx, Ösophagus und Mitteldarm. Der Mund liegt ventral nahe dem Vorderende, er ist ein Längsschlitz oder Y-förmig; bei *Nerilla* wird er von einer eigenartigen Oberlippe überdacht. Unmittelbar an die Mundregion schließt sich der muskulöse ventrale Schlundsack (Pharynx) an, der nur bei *Polygordius* rudimentär ist. Die Muskelmasse, die sich hier dem taschenartig erweiterten Darmepithel anlegt, enthält verschiedenartige Züge, hauptsächlich Radiär-, Transversal- und Tangentialmuskeln, die sich in komplizierter Weise durchflechten. Die Gestalt des muskulösen Schlundsacks variiert nicht unbedeutlich. Bei *Trilobodrilus* und den roten *Dinophilus*-Arten ist vornehmlich eine ventrale, ziemlich ebene Muskelscheibe vorhanden, bei den anderen

Dinophiliden und einigen *Protodrilus*-Arten (*Pr. symbioticus*) findet sich eine mehr schalen- oder napfartige Muskellage; bei den meisten *Protodrilus*-Arten tritt als weitere Komplikation ein muskulöser Stempel auf, der von der hinteren Dorsalfläche des Pharynx nach innen in das Lumen vorspringt. An der freien Endfläche des Stempels scheidet das Pharynxepithel eine gallertige Masse von unbekannter Funktion aus, den sog. »gelben Körper« (Fig. 10). Bei *Polygordius* ist, wie er-

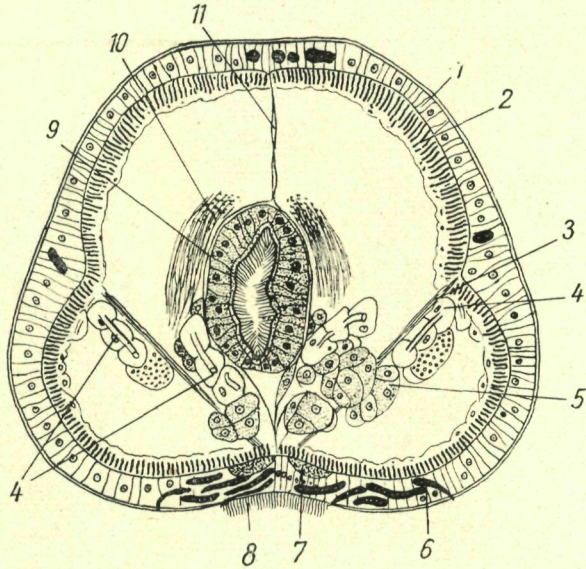


Fig. 7. *Protodrilus spongioides* Pier., Querschnitt durch ein vorderes Rumpsegment. 1 Epidermis; 2 Längsmuskulatur; 3 Transversalmuskel; 4 Nephridium (Makronephridium); 5 Speicheldrüsen; 6 Klebdrüsen; 7 Ventralnerv; 8 ventrales Wimperband; 9 Darm; 10 Spermienballen; 11 dorsales Mesenterium. — Nach PIERANTONI 1908.

wähnt, kein echter muskulöser Schlundsack vorhanden; an seiner Stelle findet sich nur ein dünnhäutiger Kehlsack. Der Name »Pharynx« wird bei *Polygordius* leider für den etwas vorstreckbaren vorderen Teil des Ösophagus angewandt. — Kiefer-Bildungen kommen nur bei den Nerilliden vor, und zwar bei *Nerillidium* und der Süßwasserform *Troglochaetus*, in Gestalt von 4 längsgerichteten Kutikularstäben des Pharynx (Fig. 25). Vom Pharynx ziehen noch mannigfache Muskeln zur Körperwand (Fig. 10), die als Pharynxretraktoren usw. fungieren.

Der Ösophagus ist ein dünnes, meist reichbewimpertes Rohr ohne besondere Charakteristika; nur die fibrilläre Schicht, die bei *Polygordius* teilweise den Ösophagus umgibt, ist erwähnenswert. Sie besteht, nach HEMPELMANN, z. T. aus den Ausläufern der Pharynxretraktoren, z. T. aber wohl aus Bindegewebs- und Nervenfasern. Neben dem Ösophagus, z. T. auch noch neben dem Mitteldarm (*Proto-*

drilus) liegen zahlreiche einzellige Speicheldrüsen (Fig. 7), die nur bei *Polygordius* fehlen. Die beutelförmigen oder rundlichen Zellkörper dieser Drüsen gruppieren sich jederseits in ein oder zwei Züge, die bei *Protodrilus* weit in den Körper hineinreichen können. Ihre feinen Ausführgänge ziehen am Ösophagus nach vorn und münden in die Vorderwand der Mundhöhle, nahe dem Ursprung des Ösophagus; hier bilden die Mündungsporen bei *Protodrilus* ein siebartiges Porenfeld. Gelegentlich, z. B. bei *Nerilla*, münden auch manche Speicheldrüsen direkt in den Ösophagus.

Der Mitteldarm, bei *Polygordius* nur schwach gegen den Ösophagus abgesetzt, ist meist ein einfaches Rohr mit bewimpertem Epithel

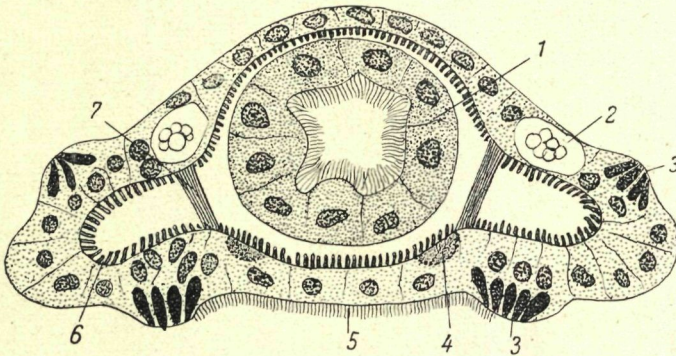


Fig. 8. *Protodrilus symbioticus* Giard, Querschnitt. — 1 Darm; 2 Einschlüsse der Haut (»Symbionten«); 3 Klebdrüsen; 4 Bauchnerv; 5 ventrales Wimperband; 6 Längsmuskulatur; 7 Transversalmuskel. — Nach PIERANTONI 1908.

und interpolierten Drüsenzellen. Die Drüsen liegen in der Darmwand; bei *Nerilla* sind sie z. T. basal so verbreitert, daß das Magenepithel stellenweise zweischichtig erscheint (Fig. 9); nie bilden sie jedoch besondere Drüsenanhänge. Eine Besonderheit des Mitteldarms zeigt *Polygordius* durch einen ventralen Längswulst mit höheren Wimpern, den sog. Flimmerwulst (Fig. 6). HEMPELMANN vermutet, daß durch ihn ein den Darm passierender Wasserstrom erzeugt wird, aus dem auch das Blut den Sauerstoff entnimmt. Eine Gliederung des Magendarms in einen Magen und ein dünnwandiges, langbewimpertes Intestinum ist bei *Nerillidae* und *Dinophilidae* vorhanden und z. T. sehr scharf.

Ein Enddarm ist bei *Polygordius* durch niedriges Epithel, Längsfalten und Drüsenarmut schwach abgegrenzt; durch ähnliche Charaktere, aber noch weniger deutlich läßt sich bei *Protodrilus* ein Enddarm erkennen; bei *Nerilla* und *Dinophiliden* wird nur der kurze, wenig differenzierte Endabschnitt des Darmtrakts als Enddarm bezeichnet. Der After liegt etwa terminal, bei *Dinophilus* jedoch dorsal. Die Verteilung von Stomodaeum, Mesenteron und Proctodaeum auf die einzelnen Darmabschnitte ist noch nicht in allen Fällen geklärt. Im allgemeinen dürften Pharynx und Ösophagus zum Stomodaeum ge-

hören (bei *Protodrilus* liegt jedoch nach PIERANTONI die Grenze zwischen Stomodaeum und Mesenteron im Gebiet des Ösophagus; gelegentlich [z. B. *Pr. spongioides*] ist sie durch Höhenunterschiede des Ösophagusepithels noch beim erwachsenen Tier markiert).

5. Leibeshöhle. — Wie bei vielen Anneliden treten zwei Hohlraumssysteme auf: a) ein echtes Zölom, und b) ein Hohlraumssystem, das besonders im Kopf entwickelt ist und wohl am ehesten

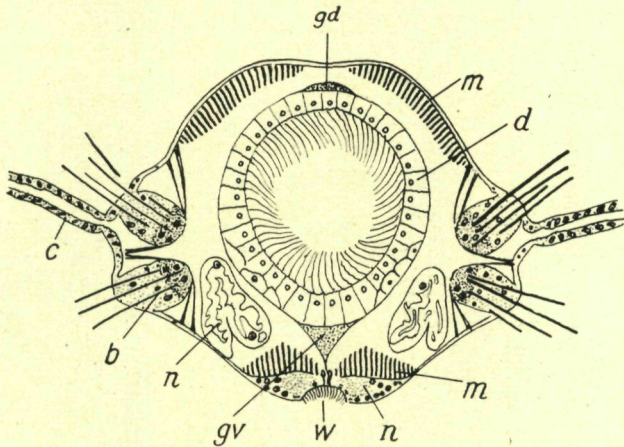


Fig. 9. *Nerilla antennata* O. Schm., Querschnitt durch den Rumpf. — *b* Borstensack der Epidermis mit Borsten; *c* Cirrus des Parapodium; *d* Darm; *gd* dorsales, *gv* ventrales Blutgefäß; *m* Längsmuskelfelder; *n* Ventralnerv; *w* ventrales Wimperband. Nach DE BEAUCHAMP 1910.

als Schizozöl angesprochen werden kann, vielleicht auch als Schizozöl + Blastozöl. Diese beiden Leibeshöhlen zeigen in ihrer Ausdehnung innerhalb der Archianneliden starke Verschiedenheit; auch scheint die Grenze zwischen beiden keineswegs konstant zu sein, sondern in manchen Fällen scheinen Zölomräume in das Schizozöl aufgegangen zu sein.

Am meisten stimmt mit dem normalen Annelidentypus *Polygordius* überein. Im Rumpf liegen hier im Segment zwei wohlentwickelte Zölomsäcke, die echte Mesenterien bilden, deren Blätter getrennt bleiben. Auch die Dissepimente (Septen) sind voll entwickelt; in ihnen befinden sich nahe dem Darm Öffnungen (Septenspalten), die eine Kommunikation zwischen den hintereinander liegenden Zölomräumen herstellen. Abweichend sind die beiden vordersten Zölompaare, die dem Schlunddoppelsegment angehören. Sie sind klein und erreichen den Darm nicht. Das Schizozöl, wie die andere Leibeshöhle kurz genannt sei, bildet einen umfangreichen Raum um den Vorderdarm (Schlundhöhle, Peripharyngealraum) und einen ähnlichen um den Enddarm (Perirektalhöhle). Diese beiden Hohlräume stehen durch je

einen dorsal und ventral am Darm entlang laufenden Kanal in Verbindung (Mesenterialkanäle; Fig. 6). Ins Prostomium ragen 3 Fortsätze des Schizozöls hinein. Außerdem befinden sich hier noch 3 isolierte Hohlräume, ein mittlerer vor dem Gehirn (»Kopfzöloom«, Präzerebralhöhle) und zwei dorsolaterale; sie gehören wahrscheinlich auch dem Schizozöl an (vgl. HEMPELMANN 1906). Die Auskleidung des Schizozöls ist z. T. epithelartig, am Darm durchsetzt es ein mesenterienähnliches Längsseptum (Ligament; Fig. 6).

Protodrilus zeigt einen ähnlichen Bau der Leibeshöhle; doch fehlen die vordersten Zölompaare des Schlundsegments, so daß hier das echte Zöloom mit einem hinter dem Schlund gelegenen Dissepiment beginnt.

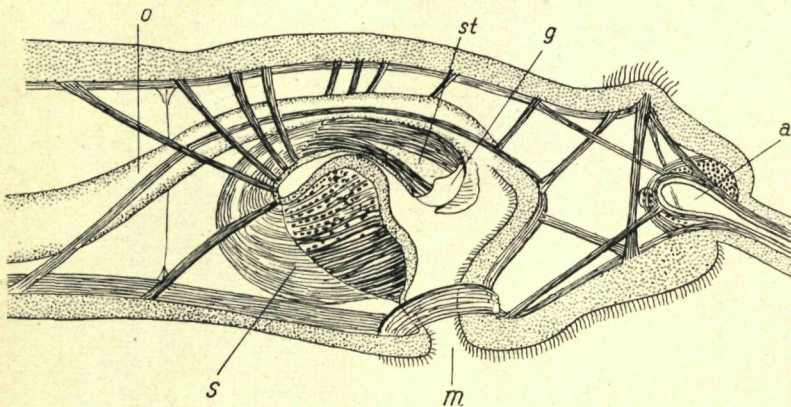


Fig. 10. Halbschematischer Längsschnitt durch das Vorderende von *Protodrilus purpureus* Schn., zur Demonstration des Pharynx und seiner Muskulatur. — a Ampulle an der Tentakelbasis; g Gelber Körper; m Mund; o Ösophagus; s Schlund sack (Pharynx); st Stempel des Pharynx. — Nach PIERANTONI 1908.

Im Schizozöl fehlen Präzerebralhöhle und Ligament; doch ist noch ein besonderes Tentakelhohlraumssystem bei *Protodrilus* und *Saccocirrus* vorhanden. Die Tentakelhohlräume münden basal jederseits in eine Ampulle, die im Prostomium liegt; sie sind ebenso wie die Ampulle von einem Epithel ausgekleidet, das dem des Zöloms auffallend ähnlich ist. Komplizierte Muskelzüge ermöglichen eine Kompression der Ampullen und dadurch ein Einpressen ihres Inhalts in die Tentakel (Fig. 10). In der Zöloomflüssigkeit finden sich Zellkomplexe und Zellen verschiedener Form.

Die *Nerillidae* zeigen schon deutliche Reduktionserscheinungen des Zöloms. Es ist zwar noch umfangreich, das Zölomepithel jedoch sehr fein; eine Somatopleura konnte überhaupt nicht festgestellt werden, und der Zöloomraum wird teilweise von einem netzartigen Bindegewebe durchsetzt. Von den Mesenterien ist nur das ventrale voll ausgebildet, das dorsale ist nur noch in Spuren vorhanden. Dissepimente sind nur teilweise vorhanden: bei *Nerilla* das erste zwischen Rumpsegment 1 und 2, weitere zwischen 4 bis 7 und beim ♂ auch noch zwischen 7. und 8. Segment; bei *Nerillidium* läßt sich nur noch eine vordere Höhle bis

zum Beginn des Magens und eine hintere unterscheiden, die als Gonadenhöhle funktioniert.

Die Kopfhöhle (Schizozöl?) reicht bei *Nerilla* bis in die vorderen Tentakel, bei *Nerillidium* nur bis in die Palpen.

Bei den *Dinophilidae* schließlich kann mit Sicherheit als echtes Zölom nur der umfangreiche Gonadenhohlraum angesprochen werden. Vielleicht haben sich jedoch vordere Zölomräume mit dem Schizozöl vereinigt. Dieses ist bei *Dinophilus* und *Trilobodrillus* umfangreich, bei letzterer Gattung sogar noch präzerebral vorhanden, erstreckt sich im Rumpf weit nach hinten und wird hier

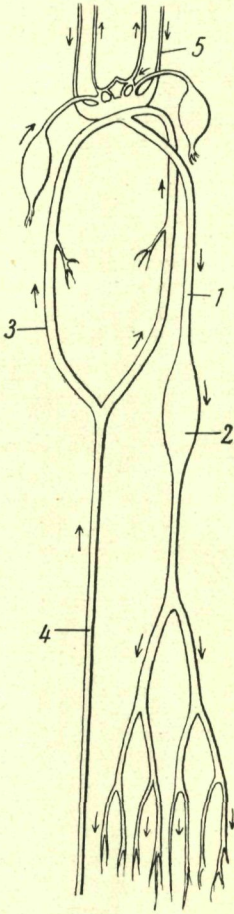


Fig. 11.

Blutgefäßsystem von *Protodrillus*, schräge Seitenansicht (Schema).

1 Rückengefäß; 2 kontraktile Erweiterung des Rückengefäßes; 3 Gefäßschlingen des Kopfes; 4 Bauchgefäß; 5 Tentakelgefäße.

Die Pfeile geben die Stromrichtung an.

Nach PIERANTONI 1908.

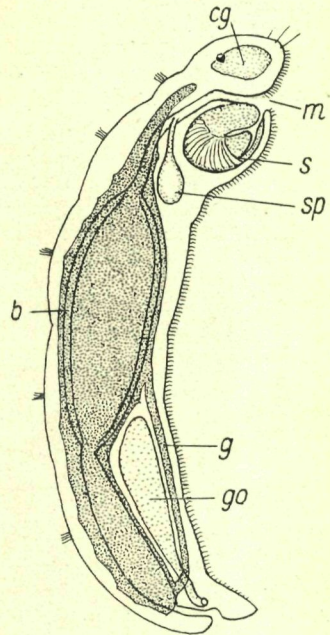


Fig. 12.

Dinophilus gyroclitatus O. Schm., Seitenansicht; Blutgefäßräume stark punktiert. — b Darmblutsinus; cg Gehirn; g ventrales Gefäß in der Gonadenregion; go Gonade; m Mund; s Schlund sack (Pharynx); sp Speicheldrüse.

Nach DE BEAUCHAMP 1910.

maschenartig von einem Parenchym durchsetzt. Bei *Diurodrillus* ist jedoch das Schizozöl stark eingengt und die Leibeshöhle hier ebenso ge-

baut wie bei den sogen. niederen Würmern; in diesem Falle handelt es sich jedoch sicher um sekundäre und nicht um primitive Bildungen.

6. Blutgefäßsystem. — Ähnliche Reduktionserscheinungen wie das Zölon zeigt das Blutgefäßsystem. Auch hier ähnelt *Polygordius* am meisten dem Annelidentypus. Ein Dorsalgefäß ist vorhanden, das sich am Vorderende in zwei seitliche, nach hinten umbiegende Gefäßschlingen gabelt, die zu dem medianen Ventralgefäß zusammentreten. Dorsal- und Ventralgefäß liegen im Mesenterium nahe dem Darm, sind von diesem jedoch durch die Mesenterialkanäle getrennt. Seitlich verbinden segmentale, einfache Gefäßschlingen die Hauptgefäße. Zur Zeit der Geschlechtsreife tritt in der Genitalregion (etwa vom 40. Segment an) ein dorsaler Darmblutsinus auf, der durch das Ligament geteilt wird und segmental stark eingeschnürt ist. Eine weitere Eigentümlichkeit der Genitalregion und -periode sind Blindsäcke, die von den Seitenschlingen nach hinten zu den Gonaden ziehen (Fig. 6). — Dorsal- und Ventralgefäß sind kontraktile und weisen auch im Schizozölonraum noch kontraktile Elemente in ihrer Wand auf. Alle Gefäße haben eine eigene Wandung; das Blut ist grün, gelb oder rot, Blutzellen fehlen.

Protodrilus zeigt ein stark abweichendes Blutgefäßsystem (Fig. 11). Dorsal- und Ventralgefäß sind nur im Vorderkörper vorhanden; das Rückengefäß besitzt im 1. Rumpfsegment eine kontraktile Erweiterung, hinter dem 2. Rumpfsegment verzweigt es sich bereits und endet im 3. Segment mit einem netzartigen, dem Darm anliegenden Plexus (= Darmblutsinus?). Das Bauchgefäß hört allmählich auf, ohne sich zu verzweigen. Seitliche Schlingen zwischen Rücken- und Bauchgefäß sind, mit Ausnahme der Kopfschlingen, nicht vorhanden. Besondere Komplikationen zeigen die Blutgefäße im Vorderkörper; hier ziehen Gefäße zu den Ampullen und in die Tentakel (je 2). Weiterhin treten im Vorderrumpf feine Blutgeflechte auf, die mit den in dieser Region der Leibeshöhlenwand anliegenden großen Zellen, den hämolymphatischen Drüsen, in enger räumlicher Beziehung stehen. Nach PIERANTONI sind diese Drüsen Blutbildner. Die Richtung der schwachen Zirkulation ist aus Fig. 11 zu ersehen; sie weicht stark vom Annelidentypus ab. Nach PIERANTONI tritt das Blut wahrscheinlich auch in die Mesenterialkanäle ein, so daß diese in den Kreislauf einbezogen sind. Die großen Gefäße haben eigene Wandungen; kontraktile Elemente finden sich jedoch nur am erweiterten Teil des Dorsalgefäßes. Das Blut ist rot, gelb oder farblos, Blutzellen sind nicht vorhanden.

Stark vereinfacht ist das Blutgefäßsystem bei *Nerilla* (GOODRICH 1912): Es besteht aus einem den Magen dorsal und lateral umgebenden Sinus, von dem aus ein Dorsalgefäß nach vorn zieht; dieses teilt sich vorn in zwei Äste, die seitlich vom Pharynx ventralwärts ziehen und sich zu einem am Darm entlang laufenden Ventralgefäß vereinigen. Beim ♀ spaltet sich im 6. Segment ein Seitenast ab, der über den Ovarialsack hinweg zum Darmsinus zieht. Die Wände der Blutgefäße sind überaus dünn und bestehen aus kontraktilen, wahrscheinlich einreihig angeordneten Zellen.

Bei den *Dinophilidae* hat erst BEAUCHAMP 1910 ein ganz einfaches Blutgefäßsystem entdeckt (Fig. 12), und zwar bei *Dinophilus gyro-ciliatus*. Hier ist ein umfangreicher Darmblutsinus vorhanden, der sich dorsal zungenförmig bis über den Ösophagus erstreckt. Von ihm sondert sich in der Ovarialregion ein Ventralgefäß. Im Darmsinus wird das Blut schwach von hinten nach vorn bewegt. Spezielle Blutgefäßwände konnten nicht festgestellt werden. Bei *Diurodrilus* schließlich läßt sich keine Spur eines Gefäßsystems nachweisen.

7. Muskulatur. — Alle Archianneliden zeigen einen Hautmuskelschlauch, allerdings in sehr verschiedener Ausbildung. Am verbreitetsten sind Längsmuskeln; sie sind bei *Polygordius* und *Protodrilus* mächtig entwickelt und werden durch die Ansatzstellen der Transversalmuskeln in 4 Längsfelder geteilt, zu denen bei *Protodrilus* noch ein Paar kleine Ventralstränge kommen können (Fig. 7). Diese 4 Längsstränge sind bei den *Nerillidae* klein und weit voneinander getrennt (Fig. 9); noch schwächer sind die bei den *Dinophilidae*, bei denen besonders die dorsalen Stränge rudimentär und z. T. aufgeteilt sind. Im Vorderkörper sind die Längszüge meist aufgeteilt und kompliziert. Eine Ring- und Diagonalmuskelschicht ist außerhalb der Längsmuskulatur in schwacher Ausprägung bei *Polygordius* und den Dinophiliden vorhanden; bei *Protodrilus* und *Nerilla* fehlen sie. Allgemein verbreitet sind wieder die schräg die Leibeshöhle durchziehenden Transversalmuskeln (Fig. 6 bis 9); bei den Nerilliden spalten sie in den Parapodien auf; rudimentär sind sie bei den Dinophiliden, wo sie sich (festgestellt bei den größeren Arten) dem Hautmuskelschlauch so eng anlegen, daß sie eine teilweise innere Ringmuskelschicht vortäuschen. *Polygordius* besitzt noch eine reiche Septen- und Darmmuscularis; bei *Protodrilus* sind nur noch segmentale Darmkonstriktoren und am Ösophagus jederseits ein Längsmuskel vorhanden (Fig. 10); den übrigen Arten scheint Septen- und Darmmuscularis zu fehlen. Spezialmuskeln treten am Pharynx, an den Ampullen von *Protodrilus*, an den Borstensäckchen von *Nerilla* usw. auf.

8. Nervensystem. — Allen Archianneliden gemeinsam ist die epitheliale Lage der Bauchstränge, ein Merkmal, das sie jedoch mit manchen anderen Annelidenteilen. Das Gehirn liegt im Prostomium und steht häufig mit der Epidermis in weitem Kontakt. Eine Dreiteiligkeit des Gehirns, nach Art der Polychäten, ist mehrfach angegeben worden, trifft aber für *Polygordius*, wie HANSTRÖM (1929) gezeigt hat, nicht zu; die sog. Tentakelganglien enthalten hier nur Sinneszellen der Tentakel, gehören also zum peripheren Nervensystem. Wie es mit der für *Nerilla* angegebenen Dreiteilung des Gehirns steht, müssen erst künftige Untersuchungen lehren. *Dinophilus* zeigt zwar bestimmte Gangliengruppen in der Gehirnrinde, aber ohne Dreiteilung. Bei den Dinophiliden wird das Gehirn von Muskeln durchbohrt.

Die Schlundkonnektive sind weit und erreichen früher oder später die Basis der Epidermis; sie bestehen nur aus Fasersubstanz.

Die Bauchstränge zeigen innerhalb der Archianneliden 3 Typen. — a) Bauchstränge vollkommen verschmolzen, nicht segmen-

tiert: *Polygordius*. Die Ganglienzellen sind hier gleichmäßig über den Bauchnerv verteilt, nur ein etwas abgesetztes Unterschlundganglion ist kenntlich. Die Fasermasse des Bauchmarks wird durch dorsoventral verlaufende Stützbündel in 3 Stränge geteilt (Fig. 6); Riesenganglienzellen sind in geringer Zahl vorhanden. b) Bauchstränge vollkommen getrennt, nicht segmentiert: *Protodrilus* (Fig. 13), *Ne-*

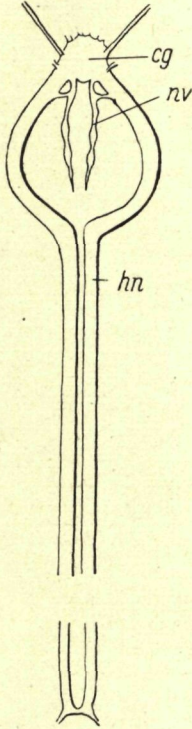


Fig. 13.
Nervensystem von
Protodrilus (Schema);
Mittelteil der Bauchstränge
fortgelassen. — cg Gehirn;
hn Bauchstrang; nv Vis-
zeralnerv.
Nach PIERANTONI 1908.

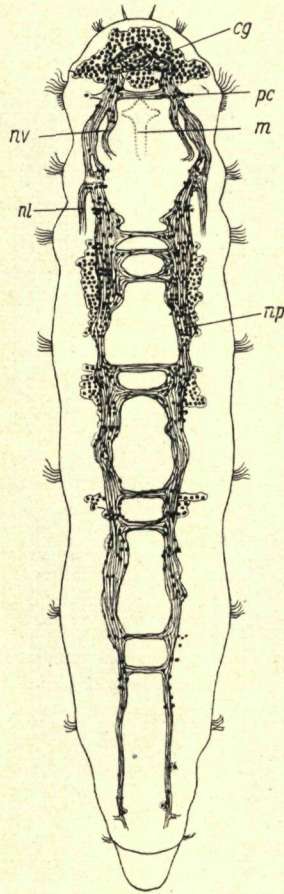


Fig. 14.
Nervensystem von *Dinophilus gyro-*
ciliatus. — cg Gehirn; m Mund;
nl Seitennerv; np Bauchnerv;
nv Viszeralnerv; pc präorale Commissur.
Nach NELSON 1907.

rilla. Querkommissuren zwischen den beiden Strängen kommen vor, ohne daß jedoch eine segmentale Anordnung derselben festgestellt werden konnte; die Ganglienzellen sind gleichmäßig verteilt; bei *Protodrilus* treffen vor dem After die beiden Längsstränge zusammen. c) Bauchstränge weit

getrennt, segmentiert: *Dinophilus* (Fig. 14). Sie sind hier segmentweise durch 2 bis 3 Querkommissuren verbunden; desgleichen zeigen trotz ziemlich lockerer Verteilung die Ganglienzellen segmentale Anordnung; die vorderen Ganglien sind viel umfangreicher als die hinteren, die letzten kaum kenntlich (vgl. NELSON 1907).

Viszeralnerven sind allgemein verbreitet; sie bilden jederseits am Ösophagus einen Längsstrang, der sich aber bald auflöst. Ihr vorderer Ursprung ist verschieden: Bei *Dinophilus* entspringen sie an den Schlundkonnektiven nahe dem Gehirn; bei *Protodrilus* ist die Wurzel jederseits doppelt, eine entspringt am Gehirn, die andere am Schlundkonnektiv; bei *Polygordius* ist der Ursprung der Viszeralnerven noch unbekannt.

Erwähnenwert sind noch zwei Bildungen bei *Dinophilus*. Vor dem Mund besteht hier eine präorale Kommissur zwischen den Schlundkonnektiven; sie dürfte z. T. dem Ringnerven der Trochophora homolog sein (NELSON 1907); ferner zweigt nicht weit hinter dem Mund von den Bauchsträngen jederseits ein Seitenast ab, der den ventrolateralen Längsmuskeln anliegt, jedoch nicht weit verfolgt werden konnte.

9. Sinnesorgane. — Die Sinnesorgane sind gering an Zahl und einfach. Allgemein verbreitet sind einfache Sinneszellen mit Sinneshaar; sie treten am Vorder- und Hinterende gehäuft auf, besonders auf den Tentakeln. Ihr Endapparat besteht aus einem kleinen, steifen Haar (*Polygordius*, *Nerilla*), einer langen, steifen Geißel (*Protodrilus*, *Diurodrilus*; Fig. 28, 37) oder einer Membranelle (*Dinophilus*, Vorderende und Rumpfsseiten). Daneben kommen noch Sinneszellen mit kolbenförmigem, die Cuticula durchbrechendem Endapparat (*Polygordius*; HEMPELMANN 1906), freie Nervenendigungen (*Polygordius*-Tentakel; HANSTRÖM 1929) und rundliche Sinnesknospen aus mehreren Zellen vor (Ventralseite des Prostomium von *Protodrilus*; PIERANTONI 1908).

Von größeren Sinnesorganen sind ein Paar Wimpergruben an den Kopfseiten (Nuchalorgane) weit verbreitet. Ihre Form wechselt selbst innerhalb einer Gattung stark (*Protodrilus*; Fig. 26 bis 36); sie enthalten meist lange, bewegliche oder starre Wimpern und sind häufig durch einen Retraktor einziehbar. Das Gehirn sendet einen Lappen zu ihnen.

Augen kommen bei *Nerilla* (vier), *Dinophilus* (zwei) und einigen Arten von *Protodrilus* (zwei) vor. In der Jugend sind sie bei *Protodrilus* allgemein verbreitet, kommen am erwachsenen Tier aber nur bei *P. oculifer* und *P. flavocapitatus* vor. Die Augen liegen vorn im Prostomium, und zwar im Gehirn; an ihnen ist ein roter oder schwarzer Pigmentbecher und bei *Nerilla* und *Dinophilus* noch eine kleine, nicht kutikuläre Linse kenntlich. Ihr zellulärer Aufbau ist leider wenig bekannt; bei *Protodrilus* sind es, nach PIERANTONI, einfache Pigmentbecherzellen mit einer Sinnes- und einer Pigmentzelle.

Paarige Statozysten sind nur bei *Protodrilus* allgemein verbreitet. Sie liegen nahe beieinander vorn im Gehirn (Fig. 26 bis 36). Jede besteht aus einer einzigen Zelle; in ihr befindet sich eine Kapsel,

die den Statolithen umschließt (PIERANTONI 1908). — In etwas längeren Epithelzellen des Schlundes von *Protodrilus* vermutet PIERANTONI Geschmacksorgane.

Über Sinnesreaktionen ist wenig bekannt. *Nerilla* zeigt nach Beunruhigung (als Phobotaxis) negative Phototaxis, *Protodrilus* unter den gleichen Umständen positive Geotaxis; *Dinophilus taeniatus* wird in O_2 -armem Wasser positiv phototaktisch; in Aquarien sammelt sich *Dinophilus gyrociliatus* gern auf hellen Flächen. Die gleiche Art konnte durch Regenwurm- und Muschelfleischstückchen geködert werden (KORSCHULT, NACHTSHEIM), besitzt also offenbar Chemoperzeptionsvermögen.

10. Exkretionsorgane. — In allen Familien kommen Nephridien vor, und zwar bei *Dinophilus* Protonephridien, bei den anderen Familien Metanephridien, die aber von Gattung zu Gattung manche Verschiedenheiten zeigen. Bei *Polygordius* sind sie segmental angeordnet, sie bestehen aus Wimpertrichter, einfachem intrazellulären Kanal mit Treibwimpern und kleiner Endblase. Abweichend ist nur das vorderste Nephridienpaar; es mündet im 2. Schlundsegment, verläuft von hier bis zum 1. Dissepiment in normaler Weise, öffnet sich jedoch nicht mit einem Wimpertrichter, sondern zieht weit in den 1. Zöloomraum hinein und scheint hier blind zu endigen (Fig. 1). Nach HEMPELMANN (1906) ist dieses Nephridium wahrscheinlich ein Verschmelzungsprodukt des 2. larvalen Protonephridiums mit dem 1. echten Nephridium. Bei *Protodrilus* treten die Nephridien gleichfalls segmental in der ganzen Rumpfreigion auf und zeigen innerhalb der Gattung 2 Bautypen, die PIERANTONI als Makronephridien und Brachynephridien bezeichnet. Der Kanal der Makronephridien ist gewunden, intrazellulär in einer kettenförmigen Zellreihe (Fig. 6) und ragt ins Zöloom hinein (bei *P. spongioides* und *flavocapitatus*); der Kanal der Brachynephridien ist kurz, ungewunden, interzellulär und liegt dicht der Leibeswand an (bei *P. purpureus*, *hatscheki*, *leuckarti*, *hypoleucus* u. a.; Fig. 16). Ein etwas intermediärer Typ findet sich bei *Pr. oculifer*. *Nerilla* weist nur wenige Nephridien auf: das ♀ 4 Paare (im 2., 5., 6. und 8. Segment), das ♂ 3 Paare (im 2., 5. und 9. Segment). Es sind Metanephridien mit engem Nephrostom, gewundenem, intrazellulärem bzw. intrasynzytialem Kanal mit langen Treibwimpern, großem, vakuolenreichem Plasma um den Kanalknäuel und mehr ventral gelegenen Nephroporus. Die einzelnen Nephridien sind in Größe und Kanalwindung etwas verschieden.

Noch stärker treten derartige regionale Verschiedenheiten an den Protonephridien von *Dinophilus* auf. Hier sind beim ♀ 5, beim ♂ der roten Arten (*D. vorticoides*, *D. taeniatus*) 4 Paare vorhanden, die den 4 vorderen des ♀ entsprechen. Wichtig ist das Fehlen von Nephrostomen bei *Dinophilus*; dafür weisen sie am freien Ende einen dichten Besatz mit typischen Selenozyten auf. Diese Selenozyten fand SHEARER (1906, 1912) bei *D. taeniatus* und *D. gyrociliatus*, während NELSON (1907) sie bei *D. conklini* nicht feststellen konnte und für das vorderste Paar ihr Vorhandensein mit ziemlicher Bestimmtheit bestreitet.

Dies ist um so merkwürdiger, als *D. gyrociliatus* und *D. conklini* wahrscheinlich synonym sind. Der Protonephridialkanal verläuft intrazytial und bildet am ersten Protonephridium von *D. conklini* ein überaus kompliziertes Labyrinthsystem. Die Ausführungspori liegen ventral, ihre genaue Struktur konnte noch nicht ermittelt werden.

Larvale Protonephridien mit Solenozysten sind von der Trochophora des *Polygordius* bekannt; es werden 2 Paare gebildet: das erste entspricht dem typischen Larvalprotonephridium der Trochophora, das zweite verschmilzt wahrscheinlich mit dem ersten Metanephridium.

11. Geschlechtsverhältnisse. — Die Archianneliden unseres Gebietes sind getrenntgeschlechtig; nur *Protodrilus* weicht von dieser Regel in eigenartiger Weise ab. Hier sind nach PIERANTONI (1908) gleichzeitig Zwitter und ♂ (Komplementär-♂) vorhanden²⁾. Beide Formen unterscheiden sich wesentlich in ihrer Spermio-genese (s. S. VI. a 20). Der mediterrane *Polygordius triestinus* ist Zwitter.

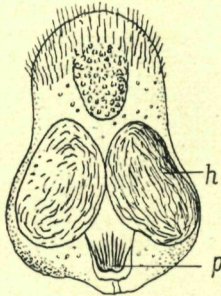


Fig. 15.
Zwerg-♂ von *Dinophilus gyrociliatus* O. Schm.
h Hoden; p Penis.
Nach NACHTSHEIM 1920.

Der Sexualdimorphismus ist, abgesehen von Gonaden und Gonodukten, meist extrem gering. Äußerlich unterscheiden sich die Geschlechter meist gar nicht; bei *Polygordius* sind die geschlechtsreifen ♀ rötlicher gefärbt als die ♂. Eine Ausnahme bilden die hellen *Dinophilus*-Arten, die einen extremen Sexualdimorphismus aufweisen, der an den der monogononten Rädertiere erinnert.

Die ♂ (Fig. 15) sind vielmals kleiner als die ♀ (50 μ gegen etwa 1.3 mm). Die Bewimperung ist auf einen Wimperring am Vorderende und die Bauchfläche beschränkt. Der Darmtraktus ist vollkommen rudimentär und funktionsunfähig, die Augen fehlen. Merkwürdigerweise sind nicht alle ♂ derartige Zwerg-♂. Wie BEAUCHAMP (1923) gezeigt hat, schlüpfen auch aus großen Eiern ♂, die allerdings pathologisch erscheinen, jedoch noch reife Spermien bilden. In der Struktur gleichen sie den Zwerg-♂, vielleicht ist der Darmtraktus etwas weniger rudimentär.

12. Gonaden. — Der Gonadenbau zeigt wiederum starke Verschiedenheit; REISINGER teilte nach ihm ja die Archianneliden in *Archiannelida polychaetogona* (*Polygordiidae*), *A. oligochaetogona* (*Protodrilidae*) und *A. rotatoriogona* (*Nerillidae*, *Dinophilidae*), Bezeichnungen, die aber weitgehend unzutreffend sind. Allgemein liegen die Gonaden in oder an der Zölmwand, und die Gameten gelangen vor ihrer Entleerung in das Zölo-m; bei *Protodrilus* und *Polygordius* sind die Gonaden segmental angeordnet, und zwar bei *Polygordius* etwa vom 40., bei *Protodrilus*, je nach den Arten, vom 7. bis 17. Rumpfsegment

²⁾ GOODRICH (zit. nach HEMPELMANN 1931) vermutet allerdings, daß die Zwitter befruchtete ♀ und die Komplementär-♂ echte ♂ sind.

an. Sie liegen in den Seitenkammern des Zöloms (bei *Polygordius* hier an der Unterseite der Nephridien) und enthalten Nährzellen. Bei Nerilliden und Dinophiliden ist eine starke Reduktion der Gonadenzahl eingetreten: *Nerilla* weist noch 3 Paar Hoden im 5. bis 7. Rumpfsegment auf, von denen aber die beiden hinteren Paare rudimentär sind und keine funktionierenden Spermien liefern (Fig. 17). Das normale Hodenpaar liegt am vorderen Dissepiment des 5. Segment; nach hinten vereinigen sich die Hoden zu einem unpaaren Mittelstück. Die Ovarien sind bei *Nerilla* nur in einem Paar vorhanden, und zwar im 6. Rumpfsegment. Sie liegen ähnlich wie die Hoden am Dissepiment, vereinigen sich jedoch nicht zu einem Medianstück; vielmehr schließt sich an jedes Ovar ein von einem Epithel umschlossener Ovarialsack an, der rechts und links verschieden ausgebildet ist. Erst von diesem Ovarialsack aus gelangen die Eier ins Zölom (Fig. 17). — Bei den Dinophiliden sind die Hoden paarige Säcke; die Ovarien sind in 2 Paaren (rote *Dinophilus*-Arten) oder in einem Paar (*Diurodrilus*) vorhanden oder sind unpaar (*Dinophilus gyrocolliatus*).

Eier und Spermien gelangen, wie erwähnt, ins Zölom; bei *Polygordius* und *Protodrilus* sind die entsprechenden Zölomsäcke nicht abgeändert; bei *Polygordius* können die Eier auch durch die Septenspalten in gonadenfreie Segmente gelangen. Bei den Nerilliden werden die Dissepimente der Genitalsegmente jedoch stark modifiziert (Fig. 17), so daß besondere Genitalkammern entstehen. Diese sind auch bei den Dinophiliden reich entwickelt, besonders bei den roten *Dinophilus*-Arten (Fig. 18, 20). Hier erscheinen die Genitalkammern fast als Gonadenhöhlen und sind auch oft so bezeichnet worden (vgl. S. VI. a 10).

Gonodukte fehlen bei *Polygordius* und den ♀ von *Protodrilus* vollkommen. Bei den übrigen Formen haben sie nephridialen Bau mit Wimpertrichter und stehen auch meist vikariierend für Nephridien. Bei *Protodrilus* zeigen nur die ♂ (Komplementär-♂) Gonodukte. Sie treten in wechselnder Zahl segmental in einigen Genitalsegmenten auf; sie stehen an Stelle der Nephridien und gleichen in ihrem Bau den Brachynephridien, nur der Wimpertrichter ist stärker entwickelt (Fig. 16). An jedem Mündungsporus liegt an der Körperoberfläche eine be-

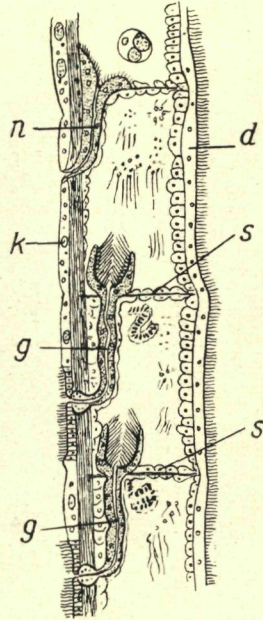


Fig. 16.
Ventraler Teil eines Längsschnittes durch drei Segmente von *Protodrilus purpureus* Schn., mit einem Brachynephridium und 2 Spermidukten.
d ventrale Darmwand; g Gonodukte (Spermidukte); k Körperwand; n Brachynephridium; s Dissepiment.
Nach PIERANTONI 1908.

wimperte Längsgrube. — Kopulationsorgane, wie sie die verwandte Gattung *Saccocirrus* zeigt, sind nicht vorhanden. Bei *Nerilla* münden die 3 Paar reich bewimperten Gonodukte des ♂ in ein gemeinsames ventrales Atrium, dessen Öffnung von zwei lappigen Gebilden flankiert wird (Kopulationsorgane?) (Fig. 17); 2 Paare großer

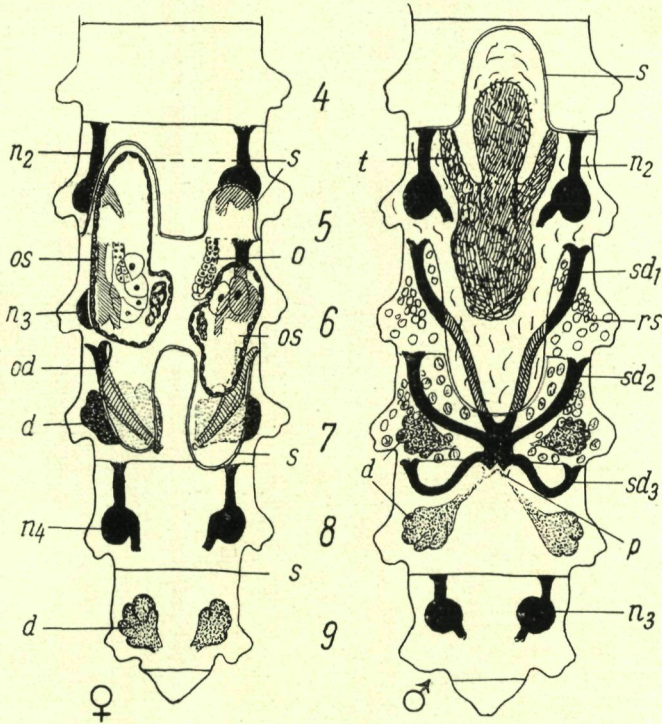


Fig. 17. Genitalapparat von *Nerilla*, ♀ und ♂; Ventralansicht. Die Zahlen in der Mitte bezeichnen die Rumpsegmente. — *d* Drüsen; *n* Nephridien; *o* Ovar; *cd* Ovidukt; *os* Ovarialsack; *p* männl. Genitalporus mit Penis; *rs* rudimentäre Spermien; *s* Dissepimente; *sd* Spermiodukte (Vasa deferentia); *t* Hoden. — Nach Gooprich 1912.

Drüsen münden gleichfalls am Genitalporus. — Das ♀ von *Nerilla* hat entsprechend der Gonadenzahl nur ein Paar Ovidukte, die getrennt ventral ausmünden, gleichfalls zusammen mit je einer großen Drüse. Noch stärker abgeändert sind die Gonodukte bei den Dinophiliden. Bei *Trilobodrilus* liegen im Hinterkörper noch 2 Spermiodukte mit Wimpertrichtern, die aber jederseits bald einen gemeinsamen Gang bilden und schließlich in den konischen, hinten ventral gelegenen Penis einmünden, zusammen mit zahlreichen Drüsen. Bei den roten *Dinophilus*-Arten sind nur ein Paar Spermiodukte vorhanden, die aber durch eine Vesicula seminalis kompliziert sind (Fig. 20). Sie stehen vikariierend

für das letzte Nephridienpaar. Noch einfacher sind die »Vasa deferentia« der hellen Dinophiliden. Penis und Drüsen sind auch bei *Dinophilus* vorhanden. Die Ovidukte von *Dinophilus* zeigen weniger klar nephridialen Bau; sie erscheinen bei *D. vorticoides* als paarige,

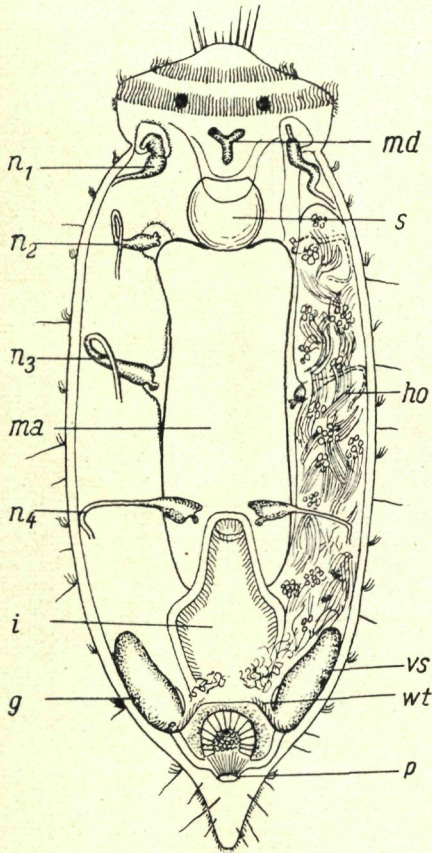


Fig. 18. *Dinophilus taeniatus* Harmer, ♂. — *g* Vas deferens (Spermiodukt); *h* Hodenhohlräum; *i* Intestinum; *ma* Magen; *md* Mund; *n*₁ bis *n*₄ Nephridien; *p* Penis; *s* Schlundsack (Pharynx); *vs* Vesicula seminalis; *wt* Wimpertrichter des Spermiodukts. — Nach HARMER.

kleine Kanäle, die hinten seitlich ausmünden; *D. gyrociliatus* besitzt einen unpaaren medioventralen Genitalporus auch im weiblichen Geschlecht (KORSCHULT).

Entwicklung und Fortpflanzung

1. Gameten. — Die Eier sind rund (*Polygordius*, *Protodrilus*) oder ovoid (*Dinophilus*). Sie sind

klein bei *Polygordius* und *Protodrilus* ($50 \mu^1$), groß bei Nerilliden und Dinophiliden (etwa 100 bis 150μ), und sind von einer primären Eihülle umgeben, die bei *Nerilla* schon vor der Eiablage auffallend stark ist. Bekannt und berühmt ist der Ei-Dimorphismus der hellen *Dinophilus*-Arten (*D. gyrociliatus*). Hier werden vom gleichen ♀ zweierlei Eier von stark verschiedenen Dimensionen gelegt. KORSCHULT (1882) gibt als Maße $111 \times 92 \mu$ und $42 \times 34 \mu$. Lange Zeit hat man die großen Eier als ♀-Eier und die kleinen als ♂-Eier erklärt und *Dinophilus gyrociliatus* als Musterbeispiel progamer Geschlechtsbestimmung

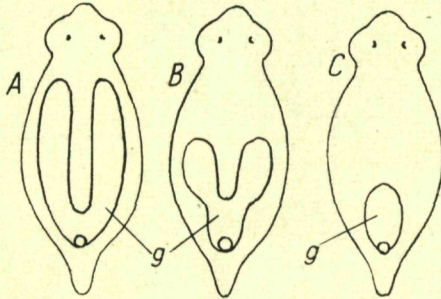


Fig. 19. Reduktion der Gonadenhöhle (g) bei *Dinophilus*-♀. — A *D. vorticoides* O. Schm.; B *D. gigas* Weld.; C *D. gyrociliatus* O. Schm. — Nach NELSON 1907.

aufgestellt. Seitdem BEAUCHAMP (1923) jedoch gezeigt hat, daß auch aus großen Eiern ♂ entstehen, ist diese Annahme in der bisherigen Form hinfällig geworden. Die relative Häufigkeit der beiden Sorten unterliegt rassenbedingten Schwankungen (NACHTSHEIM 1920); nach TAUSON soll auch der p_H -Konzentration ausschlaggebender Einfluß zukommen. — Über die Oogenese der hellen Dinophili sei noch erwähnt, daß das Eiwachstum mit Verschmelzung von Oozyten gleicher Form verbunden ist; es bleibt jedoch nur ein Kern bestehen, die übrigen degenerieren (NACHTSHEIM 1920).

Die Spermien sind lang, fädig; bei *Polygordius* tragen sie vorn eine knopfartige Verdickung, bei *Dinophilus* ist ihr ganzer Vorderteil tropfenförmig; die Spermien von *Protodrilus* zeigen vorn einen fädigen Aufsatz. Merkwürdig ist der von PIERANTONI angegebene Spermatozoendimorphismus von *Protodrilus*. Die beiden Spermienarten (Euspermien und Zystospermien) unterscheiden sich weniger in ihrer Form als in ihrer Genese. Die Euspermien entstehen in typischer Weise, und zwar in den ♂. Die Zystospermien werden von den Zwittern gebildet, und zwar in großen Zellen, die zwei verschiedenartige Kerne und oft Vakuolen enthalten. Durch intensive, amitotische Teilung des einen intensiv chromatischen Kernes werden die Anlagen der Spermien gebildet, und zwar intrazellulär. Schließlich liegt ein großer Spermienballen in der Bildungszelle. Gelegentlich kommt Zystospermienogenese auch in den vorderen Hoden der Komplementär-♂ vor. Sollte GOODRICH'S Vermutung, daß die angeblichen Zwitter befruchtete ♀ sind,

zutreffen, so müßte der Vorgang umgekehrt, d. h. als Resorption überflüssiger Spermien, gedeutet werden.

2. Befruchtung. — Die Befruchtung ist bei *Polygordius* äußerlich; sie erfolgt nach der Eiablage; bei *Protodrilus* soll, nach PIERANTONI (1908), sowohl innere Selbstbefruchtung durch die eigenen Zystospermien, als auch äußere Fremdbefruchtung stattfinden; die übrigen Formen haben nur innere Befruchtung, verbunden mit Kopulation. Beobachtet ist diese jedoch nur bei *Dinophilus gyrocilatus*. Es ist hier eine Einstichbegattung, die beim Schlüpfen des ♀, z. T. noch im Kokon erfolgt (Fig. 21), also ungewöhnlich früh. Die Angaben SHEARERS (1912) jedoch, nach denen die Spermien bereits in die Oogonien eindringen sollten, konnte nicht bestätigt werden (NACHTSHEIM 1920); es wird auch hier die Oozyte befruchtet, allerdings relativ früh, vor Abschluß des Wachstums.

Parthenogenetische Entwicklung wurde bei *Dinophilus gyrocilatus* beobachtet (BEAUCHAMP 1910, NACHTSHEIM). Volle Entwicklung durch einige Generationen wurde nur von BEAUCHAMP festgestellt; doch waren zu dieser Zeit die großen ♂ noch nicht bekannt. Die späteren Versuche ergaben bei Parthenogenese zwar Eiablage und Furchung; die Entwicklung wurde jedoch bald pathologisch (Tiere mit 2 Köpfen usw.), und zum Ausschlüpfen der Embryonen kam es nicht.

3. Eiablage. — Bei *Polygordius* und *Protodrilus* erfolgt die Eiablage bei gleichzeitigem Abbrechen des Hinterkörpers, ein Modus, der ja auch bei manchen Polychäten auftritt. Bei den übrigen Arten werden die Eier durch den Ovidukt entleert. Bei Nerilliden und Dinophiliden sind sie zu Gelegen

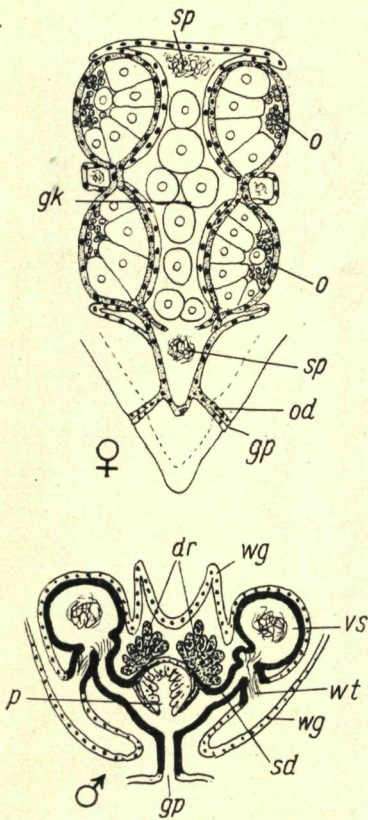


Fig. 20.

Genitalapparat von *Dinophilus vorticoides*
 O. Schm. — dr Drüsen; gk Genitalkammer
 (Zölon); gp Genitalporus; o Ovar;
 od Ovidukt; p Penis; sd Spermiodukt =
 Vas deferens, Wandung schwarz gezeichnet;
 sp Spermienballen; vs Vesicula seminalis;
 wg Wand der Genitalkammer (Zölon);
 wt Wimpertrichter der Spermiodukte.
 Nach SCHIMKEWITSCH 1895 (etwas vereinfacht).

vereinigt, die an einem Substrat befestigt sind. Sie werden bei *Dinophilus* von einer Schleimhülle umgeben, die von den Schleimdrüsen des Körpers produziert wird (Fig. 21).

4. Entwicklung. — Die Furchung (vgl. HATSCHEK 1878, FRAIPONT 1887, PIERANTONI 1908, NELSON 1905) ist eine Spiralfurchung; nur bei *Dinophilus* (NELSON 1905) ist sie etwas ab-

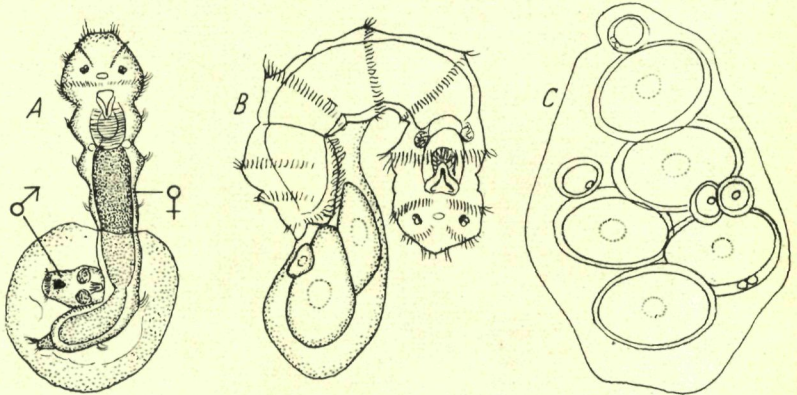


Fig. 21. Begattung und Eiablage bei *Dinophilus gyrocolatus* O. Schm.
A Begattung eines ausschließenden ♀; B Eiablage; C Gelege mit den beiden Eitypen.
Nach NACHTSHEIM 1920.

geändert, läßt jedoch den Spiraltypus noch deutlich erkennen. Bei den Nerilliden und Dinophiliden ist die Entwicklung direkt, ohne Larvenform. Die jugendlichen ♀ sind bei *Dinophilus gyrocolatus* $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ so lang wie die erwachsenen und gleichen ihnen bis auf die Gonaden und die relative Breite des Körpers vollkommen. Stärker weichen die jungen Tiere bei *Nerilla* ab (SCHLIEPER 1925). Das jüngste beobachtete Stadium hatte nur 6 (statt 9) Rumpfssegmente, die Palpen fehlten noch, die Tentakel waren kurz und besaßen nur 1 oder 2 Glieder.

Echte pelagische Larven kommen bei *Polygordius* und *Protodrilus* vor. Bei *Polygordius* ist es die bekannte blasenförmige Trochophora (Fig. 22) mit Scheitelplatte, Wimperringen, Protonephridien, deren Beschreibung ja jedes Lehrbuch enthält. Innerhalb der Gattung *Polygordius* treten zwei Typen der Trochophora auf (vgl. WOLTERECK). Bei dem einen Typus, der Exolarve, sproßt der Rumpf des Wurms in normaler Weise zapfenförmig am Hinterende der Larve, bei dem anderen Typus (Endolarve) ist er stark zusammengefaltet und in den hinteren Teil der Larve eingeschoben, so daß die hinteren Teile der Larven ihn mantelartig umhüllen (Fig. 22). Die Arten unseres Gebiets entwickeln eine Endolarve. Diese wandelt sich, nach WOLTERECK (1902), in den definitiven Wurm durch eine Metamorphose um, bei der die Seitenteile des Larvenkörpers abgestoßen werden. Vorher werden Scheitelplatte und Rumpfteilm durch Retraktoren aneinander gezogen.

Die Larve von *Protodrilus* (untersucht von PIERANTONI 1908 bei *Pr. purpureus*) ist kleiner und viel weniger differenziert als die *Polygordius*-Trochophora (Fig. 23). Sie schlüpft wenig entwickelt als ovoides, vollkommen bewimpertes Gebilde. Später gruppieren sich die Wimpern in drei Ringe, einen präoralen, weit vor dem Munde gelegenen, einen oralen in Mundhöhe und einen analen; bei weiterem Wachstum kommen noch weitere Wimperringe hinzu. Augen treten an der

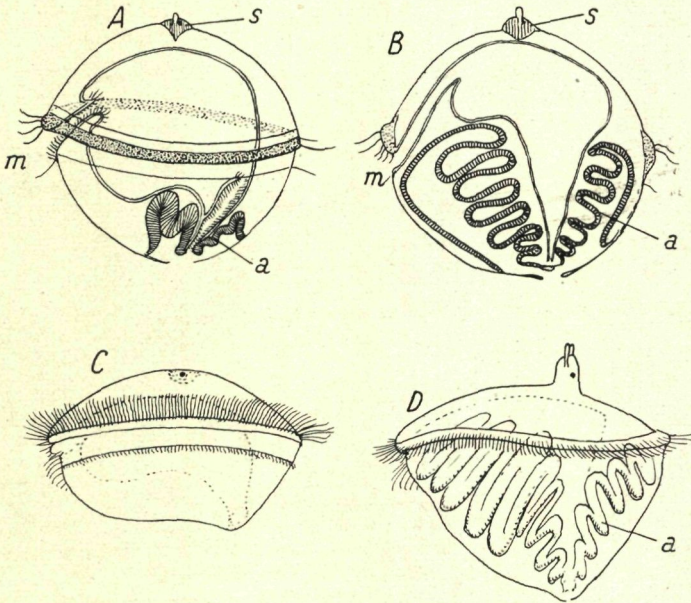


Fig. 22. Trochophora (Endolarve) von *Polygordius*; A, B Schematische Darstellung der Einfaltung des Wurmrumpfs (a); C, D Totalbilder einer jüngeren (C) und einer älteren Larve (D). — a Wurmrumpfanlage; m Mund; s Scheitelplatte. Nach WOLTERECK (A, B etwas vereinfacht; Muskeln fortgelassen).

Scheitelplatte frühzeitig auf; auffallend früh entwickelt sich der ventrale Schlundsack im Stomodaeum. Die Umbildung zum Wurm erfolgt allmählich, ohne Metamorphose.

Entwicklungsdaten und Lebensdauer sind genauer nur von *Dinophilus gyrocolliatus* bekannt (KORSCHOLT 1882, NACHTSHEIM 1920). Die Embryonalentwicklung dauert im Durchschnitt 8 bis 10 Tage, die Lebensdauer der ♀ beträgt 2 bis 3 Monate, die der ♂ 8 bis 10, ausnahmsweise 20 Tage. Die Ablage der Kokons beginnt je nach der Temperatur nach 10 bis 20 Tagen, die Zahl der abgelegten Kokons beträgt 10 bis 16. Im Laufe des Jahres treten mehrere Generationen auf. — Bei *Protodrilus* dauert die Embryonalentwicklung nur 48 bis 60 Stunden, die Larve besitzt nach etwa 14 Tagen ihre volle Aus-

bildung; im Alter von etwa 20 Tagen zeigt sie schon deutliche Übergangsstadien zum Wurm (PIERANTONI 1908; Fig. 23). *Polygordius* soll nach der ersten Eiablage sterben (FRAIPONT).

Ökologie 1. Biotop. — Die meisten Archianneliden leben im Meeressand und Schell. Den aus Muscheltrümmern, Steinchen und bestehenden Schell bevorzugen *Polygordius*, *Trilobodrilus* und *Nerillidium*. In Schell und grobem Sand (*Amphioxus*-Sand) etwa gleich häufig sind

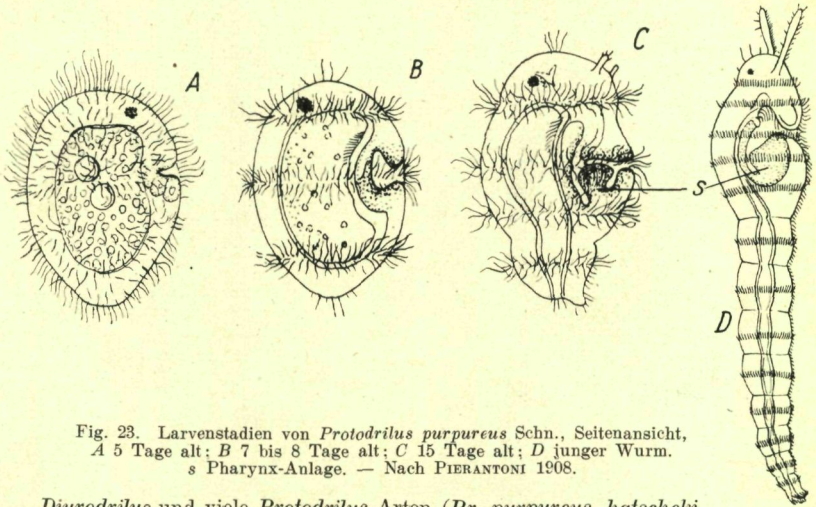


Fig. 23. Larvenstadien von *Protodrilus purpureus* Schn., Seitenansicht, A 5 Tage alt; B 7 bis 8 Tage alt; C 15 Tage alt; D junger Wurm. s Pharynx-Anlage. — Nach PIERANTONI 1908.

Diuroidrilus und viele *Protodrilus*-Arten (*Pr. purpureus*, *hatscheki*, *oculifer*, *leuckarti*, *sphaerulatus*, *hypoleucus*); nur in grobem Sand wurde bisher *Pr. chaetifer* gefunden; in feinem Sand kommt *Pr. symbioticus* vor, und in der direkten Strandzone unter Steinen leben *Pr. flavocapitatus* und auch *Saccocirrus*. — Außerhalb der Sandregion finden sich nur wenige Arten. *Nerilla* ist weitgehend euryök; sie lebt zwischen Algen, Seegras, Korallinen, Muscheln und im Sand. *Dinophilus taeniatus* lebt hauptsächlich an Algen, und zwar an der englischen Küste in flachen Gezeitentümpeln, in der Kieler Bucht an Rotalgen in 4 bis 8 m Tiefe. *D. gyrociliatus* wurde vorwiegend in Seewasseraquarien gefunden, häufig an oder in der Nähe von Aktinien (vgl. KORSCHOLT 1882); die wenigen Angaben über Freivorkommen (Kanal, Helgoland) nennen Sandboden als Lebensraum. Der Schlammfazies fehlen Archianneliden in unserem Gebiet, im Mittelmeer lebt hier jedoch *Polygordius triestinus*.

2. Vertikale Verbreitung. — Wie aus der Art der Biotope schon hervorgeht, sind die Archianneliden auf die Litoralregion beschränkt; manche Arten gehören der direkten Uferzone an, die meisten leben in 2 bis 15 m Tiefe, dürften aber gelegentlich noch tiefer gehen.

3. **Horizontale Verbreitung.** — Die Verbreitung der meisten Arten ist noch durchaus ungenügend bekannt. Von Helgoland sind 12 Arten gemeldet, aus dem gesamten Nordseegebiet etwa 14, aus der Ostsee bei Kiel 6, davon *Protodrilus chaetifer* nur aus dieser Gegend. Diese Abnahme der Artenzahl, die sicher noch schärfer ist, als die bisherigen Zahlen dartun, da für die Nordsee noch zahlreiche, für die westliche Ostsee aber nur wenige Neufunde zu erwarten sind, ist erstaunlich. Dringen doch 2 Archianneliden ins Süßwasser vor: der Nerillide *Triglochaetus beranecki* Delachaux lebt in Höhlengewässern der Voralpen, und *Pr. spongioides* wurde in einem Süßwasseraquarium in Neapel gefunden. Weitere Arten (*Pr. schneideri*, *Dinophilus gyro-ciliatus*?) vertragen zeitweise stark ausgesüßtes Wasser. Vielleicht ist also weniger der Salzgehalt als das Verschwinden der Schellformation der Grund für die Archiannelidenarmut der Ostsee. Östlich der Kieler Bucht wurde keine Art gefunden.

4. **Jahreszeitliches Auftreten.** — Die meisten Arten sind das ganze Jahr hindurch anzutreffen; nur *Dinophilus taeniatus* zeigt eine enge Beschränkung auf das Frühjahr, etwa April bis Anfang Juni. Das übrige Jahr fehlt er vollkommen. MOORE (1889) gibt für eine verwandte Art Enzystierung an Algen an, eine Angabe, die jedoch noch nachzuprüfen ist. — Während bei manchen Arten keine engbegrenzten Sexualperioden bestehen (*Diurodrilus*, *Dinophilus gyro-ciliatus*), sind solche bei anderen Arten feststellbar, so bei *Dinophilus taeniatus* im V., *Polygordius* im Sommer; *Trilobodrilus* wird im IX. geschlechtsreif; für sämtliche *Protodrilus*-Arten gibt PIERANTONI (1908) den Winter oder das Frühjahr an. Für die Nordsee treffen diese Angaben nicht vollkommen zu; denn *P. purpureus* und *Pr. oculifer borealis* wurden im VIII. und IX. geschlechtsreif angetroffen. Die Trochophora von *Polygordius* tritt besonders im VIII. und IX. auf.

Physiologie

1. **Bewegung.** — Die verbreitetste Bewegungsform ist ein gleitendes Kriechen vermittels der Bauchbewimperung; sie fehlt nur bei *Polygordius*. Besonders hohe Geschwindigkeit erreicht dabei *Diurodrilus*, dessen Wimpern ja auch zu Cirren (nach Art der oligotricher Ciliaten) umgebildet sind. Durch Cilienbewegung frei im Wasser schwimmen kann nur *Dinophilus*, der dabei langsam rotiert. Eine zweite Bewegungsform ist das Schlängeln. Es ist der einzige Fortbewegungsmodus bei *Polygordius*; dabei stemmt sich das Tier, ähnlich den Nematoden, an Sandkörner usw. und kriecht durch die feinen Lücken des Schells. Bei anderen Formen tritt Schlängeln nur als Fluchtreaktion auf, so bei den Nerilliden und in rudimentärer, wenig fördernder Weise bei einigen *Protodrilus*-Arten. *Protodrilus* kann sich bei Reizung stark zusammenrollen.

2. **Nahrung.** — Die Archianneliden nähren sich ausschließlich oder hauptsächlich von Klein-Organismen (Diatomeen, Ciliaten usw.), *Dinophilus gyro-ciliatus* geht aber auch an tote tierische Stoffe; KORSCHTEL köderte ihn mit Regenwurmstücken, und NACHTSHEIM ernährte seine Kulturen mit Muschelfleisch.

Bei der Nahrungsaufnahme spielt der ventrale Schlundsack eine große Rolle (ausschließl. *Polygordius*); bei *Protodrilus* wird er nicht vorgestülpt, dürfte also hauptsächlich als Saugorgan fungieren; die Nerilliden und Dinophiliden führen mit ihm leckende Bewegungen aus, durch die Diatomeen usw. aufgenommen werden können.

Die wenigen Beobachtungen über Sinnesleben wurden schon S. VI. a 15 erwähnt.

Verwandtschaft In den ersten Zeiten der phylogenetischen Forschung wurde den Archianneliden wegen ihres einfachen Baues große Bedeutung für die Entwicklung des Annelidenstammes beigemessen. Eine genauere Untersuchung hat aber immer mehr gezeigt, daß bei ihnen in weitem Maße sekundäre Vereinfachung vorliegt. *Chaetogordius* Moore, der borstentragende Verwandte von *Polygordius*, und die borstentragenden *Protodrilus*-Arten zeigen, daß z. B. das Fehlen der Borsten und der Parapodien nicht ursprünglich ist; dasselbe gilt von den »einfachen« Zöloinverhältnissen der Nerilliden und Dinophiliden. Heute erscheint die Auffassung am besten begründet, welche die Archianneliden als vereinfachte Polychäten betrachtet; bei diesem Prozeß wurden vielfach larvale Merkmale zu Dauerzuständen, wie die Bewimperung, das epitheliale Nervensystem u. a. zeigen. Die Art, wie die einzelnen homologen Merkmale über die Archianneliden verteilt sind, erfordert ferner die Annahme, daß die Vereinfachung in 3 oder 4 Linien unabhängig erfolgt ist, und zwar a) bei den *Polygordiidae*, b) bei den *Saccocirridae-Protodrilidae*, c) den *Nerillidae, Dinophilidae*. Die letzte Gruppe ist wahrscheinlich sogar in 2 unabhängige Linien zu zerlegen. Daraus ergibt sich, daß die Archianneliden keine natürliche systematische Einheit sind.

System Die Archianneliden werden in 5 Familien gruppiert.

1. *Polygordiidae*: Homonom segmentiert; ohne Parapodien, selten mit Borsten; ohne Ventralbewimperung; 2 starre Tentakel; ohne Ampullenapparat; Cuticula dick; Schlundsack rudimentär; Bauchstränge verwachsen, nicht gegliedert; ohne Gonodukte. — Hierher: *Polygordius* Schneider, *Chaetogordius* Moore.

2. *Saccocirridae*: Mit stummelförmigen Parapodien, die ein Borstenbündel enthalten; ohne Ventralbewimperung; 2 Tentakel mit Ampullen; segmentale Gonodukte vorhanden, beim ♂ mit Vesicula seminalis und je einem vorstülpbaren Penis, beim ♀ mit Receptaculum seminis; Schlundsack muskulös; Bauchstränge gegliedert, getrennt. — Hierher: *Saccocirrus* Bobretzky.

3. *Protodrilidae*: Ohne Parapodien, meist auch ohne Borsten; mit Ventralbewimperung; 2 Tentakel mit Ampullen; nur beim ♂ segmentale Gonodukte, diese ohne Penis; Schlundsack muskulös; Bauchstränge ungegliedert, getrennt. — Hierher: *Protodrilus* Hatschek.

4. *Nerillidae*: Segmentzahl gering; mit kurzen Parapodien, die 2 Borstenbündel und meist einen Cirrus tragen; mit Ventralbewimperung; 2 bis 5 Tentakel, davon 2 löffelförmig, ohne Ampullen;

Gonodukte beim ♀ in einem Paar, beim ♂ in bis 3 Paaren, in einen ventralen Genitalporus ausmündend; Bauchstränge ungegliedert, getrennt; Schlundsack muskulös, bisweilen mit Kiefern. — Hierher: *Nerilla* O. Schmidt, *Nerillidium* Remane, *Troglochaetus* Beranecki.

5. *Dinophilidae*: Segmentzahl gering; ohne Parapodien, Borsten und Tentakel; mit Ventralbewimperung; Gonodukte in ein oder 2 Paaren oder unpaar; Genitalporus des ♂ median unpaar, ventral, mit Penis; Schlundsack muskulös; Bauchstränge gegliedert, getrennt. — Hierher: *Dinophilus* O. Schmidt, *Trilobodrilus* Remane, *Diurodrilus* Remane.

Bestimmungstabelle

Da die Nordsee erst mangelhaft untersucht ist, sind sicherheitshalber alle europäischen Archianneliden in die Tabelle aufgenommen.

- 1. Mit Parapodien, die 1 oder 2 Borstenbündel enthalten 2.
— Ohne Parapodien, höchstens mit einzeln stehenden, kurzen Hakenborsten 7.
- 2. Länge über 2 cm; Segmentzahl über 20; Parapodien mit einem Borstenbündel ohne Cirrus; am Kopf keine löffelförmigen Palpen; keine Ventralbewimperung; Hinterende mit 2 Haftlappen (*Saccocirrus* Bobretzky) 6.
— Länge unter 1 cm; Segmentzahl höchstens 9 (ausschließl. Prostomium und Pygidium); mittlere Parapodien mit 2 Borstenbündeln und Cirrus; am Kopf 2 löffelförmige Palpen; Ventralbewimperung vorhanden; Hinterende mit 2 Analzirren (*Nerillidae*) 3.
- 3. Neun Rumpfssegmente; am Kopf außer den Palpen 5 gegliederte Tentakel (3 Prostomial- und 2 Parapodialtentakel-Zirren des Schlundsegments); Schlundsack ohne Kiefer; Länge über 1 mm (*Nerilla* O. Schmidt). *Nerilla antennata* O. Schmidt 1857 (Fig. 4).
Die Art bildet anscheinend geographische Rassen; die Form der Nord- und Ostsee (*N. antennata antennata*) unterscheidet sich durch kurze Zirren des 2. Rumpfssegments (kürzer als $\frac{1}{2}$ der Länge der 1. Zirren), geringe Borstenzahl (2 bis 3) am Schlundsegment und Reduktion der dorsalen Wimperringe von der Mittelmeerform (*N. a. mediterranea* Schlieper); an der atlantischen Küste scheinen intermediäre Formen aufzutreten. — Vorkommen: Kiel, Helgoland, atlantische Küste Frankreichs, Mittelmeer (Neapel). — Länge 1 bis 2 mm, durchsichtig.
— Acht Rumpfssegmente; am Kopf außer den löffelförmigen Palpen nur 2 ungegliederte Tentakel (oft abgebrochen); Schlundsegment ohne Zirren; Schlundsack mit 4 stabförmigen Kiefern, Länge unter 0.6 mm (*Nerillidium* Remane) 4.
- 4. Löffelförmige Palpen rundlich, viel kürzer als die Tentakel; Analzirren lang und scharf zugespitzt
Nerillidium gracile Remane 1925 (Fig. 24).
Länge 300 μ , durchsichtig. — Schell: Helgoland.
- Löffelförmige Palpen länglich oval, etwa ebenso lang wie die Tentakel 5.
- 5. Tentakel etwas länger als die Palpen; die Entfernung zwischen 1. und 2. Parapodium größer als die zwischen den folgenden Para-

podien; Vorderrand der Palpen und vorderen Parapodien nicht bewimpert. . *Nerillidium troglochaetoides* Remane 1925 (Fig. 25).

Länge 400 μ , durchsichtig. — Schell: Helgoland.

- Tentakel etwas kürzer als die Palpen; Entfernung zwischen 1. und 2. Parapodium kürzer als die folgenden; Vorderrand der Palpen und der vorderen Parapodien bewimpert

Nerillidium mediterraneum Remane 1928.

Länge 250 bis 330 μ , durchsichtig. — *Amphioxus*-Sand: Neapel.

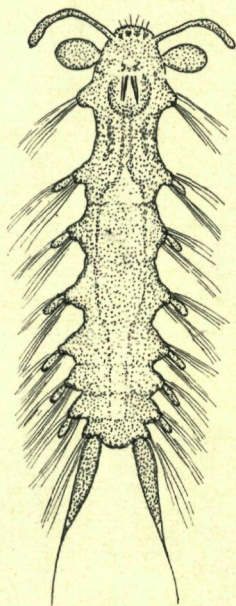


Fig. 24.
Nerillidium gracile Rem.,
Dorsalansicht.
Nach REMANE 1925.

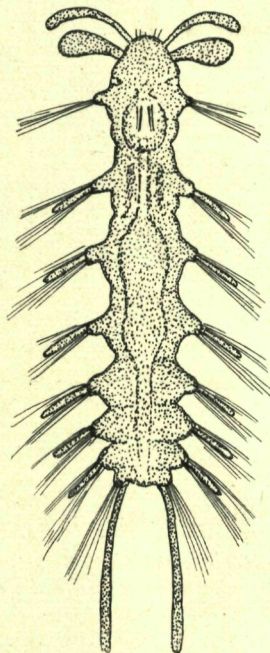


Fig. 25.
Nerillidium troglochaetoides
Rem., Dorsalansicht.
Nach REMANE 1925.

6. Länge etwa 7 cm; jeder Schwanzlappen mit 10 bis 16 Papillen; am Hinterkörper fehlen Parapodien bei ♂ und ♀ an 3 oder 4 Segmenten; 150 bis 200 Segmente. . *Saccocirrus maior* Pierantoni 1907.

(= *S. papillocircus* Marion & Bobretzky 1875, Hempelmann 1906). Farbe weiß bis gelb. — Mittelmeer.

- Länge etwa 3 cm; jeder Schwanzlappen mit 5 bis 6 Papillen; am Hinterkörper fehlen Parapodien beim ♂ an 7 bis 10, beim ♀ an 3 oder 4 Segmenten; 100 bis 150 Segmente

Saccocirrus papillocircus Bobretzky 1871.

Farbe: ♀ weißlich, ♂ grünlich. — Mittelmeer (Neapel), Schwarzes Meer (Sewastopol), Atlantik (Madeira). Ein *Saccocirrus* sp. wird auch von Plymouth angegeben.

7. Zwei unbewegliche Tentakel; Rumpf ohne Ventralbewimperung; Bewegung nur schlängelnd oder etwas egelartig; Cuticula sehr dick; Länge 2 bis 10 cm (*Polygordius* Schneider) 8.

— Zwei bewegliche Tentakel oder ohne Tentakel; mit Ventralbewimperung; Bewegung kriechend oder schwimmend; Cuticula dünn; Länge 0.25 bis 1.5 cm 10.

8. Hinterkörper (Pygidium) nicht verdickt und ohne Drüsenpapillen; Zwitter *Polygordius triestinus* Hempelmann 1906.

Länge 3 cm; Tentakel kurz, an ihrer Basis sich fast berührend; Blutgefäße sehr deutlich; Exolarve. — Mittelmeer (Triest).

— Hinterkörper (Pygidium) verdickt; mit Drüsenpapillen; getrennte Geschlechter 9.

9. Am Pygidium zwei Analzirren; Länge 2 cm

Polygordius appendiculatus Fraipont 1887 (Fig. 1 C).

Die Endolarve dieser Art unterscheidet sich von der des *P. lacteus* durch die dunklen Pigmentflecken unter dem Wimperring; in späteren Stadien sind auch schon die Analzirren kenntlich. — Schell und grober Sand: Nordsee (Helgoland) und Mittelmeer.

— Pygidium ohne Analzirren, Länge 4 bis 10 cm

Polygordius lacteus Schneider 1868 (Fig. 1 A, B).

(= *Linotrypane apogon* McIntosh). Farbe weißlich (♂) oder rötlich (♀). — Schell- und grober Sand: Nordsee (Helgoland, Bressay-Sund, Shetlands); Kanal (Plymouth, Roscoff), Mittelmeer. Die Larve ist in der Nordsee verbreitet.

Außer den eben genannten sicheren Arten existieren noch mehrere ungenügend gekennzeichnete. Die für sie z. T. angegebenen anatomischen Merkmale (Ringmuskeln, Blutgefäße) haben sich als irrelevant ergeben (HEMPELMANN 1906). Am besten läßt sich *P. erythrophthalmus* Giard charakterisieren. Er ist durch schwarze Grenzlinien an den vorderen Segmenten und zwei rote Augen gekennzeichnet (in der Jugend haben alle Arten Augen). — Vorkommen: Atlantische Küste Frankreichs (Concarneau).

P. neapolitanus Fraipont gleicht morphologisch nahezu vollkommen dem *P. lacteus* (vgl. HEMPELMANN 1906); ein Unterschied ist die Blutfarbe (bei *P. neapolitanus* gelb, bei *P. lacteus* rot) und die Larve (Exolarve). — Vorkommen: Mittelmeer (Neapel): *Amphioxus*-Sand.

Ganz unsicher ist der *P. villosi* Perrier; er soll sich durch Bewimperung einer kurzen Strecke am Hinterende und durch die Ablage der Eier durch Gonodukte (!?) auszeichnen. Die Eier sollen sich am Körper entwickeln. — Vorkommen: Kanal (Roscoff): *Amphioxus*-Sand.

10. Zwei Tentakel (bisweilen abgebrochen); Hinterende mit 2 oder 3 ungegabelten Schwanzlappen; Länge 1 bis 15 mm (*Protodrilus* Hatschek) 11.

— Ohne Tentakel, Hinterende ohne Schwanzlappen oder mit 2 gegabelten Schwanzlappen (diese Art unter 400 μ !); Länge 0.2 bis 3 mm (*Dinophilidae*) 21.

11. Rumpf seitlich mit quergelagerten Wimperhalbringen (Fig. 26 ff.) 12.

— Rumpf ohne Wimperringe, nur mit einzelnen Tastborsten 16.

12. Vorderende mit Augenflecken beim erwachsenen Tier 13.

— Vorderende ohne Augen beim erwachsenen Tier 15.

13. Hinterende mit 3 Schwanzlappen

Protodrilus schneideri Langerhans 1880.

Länge 7.5 bis 10 mm; milchweiß, Schlundregion gelblich; Prostomium stumpf; Zilienringe mit starren Wimpern; Makronephridien. — Atlantik (Madeira).

— Hinterende mit 2 Schwanzlappen 14.

14. Schwanzlappen breit (Fig. 26); Wimpergruben des Kopfes (Nuchalorgane) klein, direkt über der Insertion der Tentakel; Speichel-

drüsen erstrecken sich über 13 bis 16 Segmente hinter dem Kopf; Augen ventral. *Protodrilus flavocapitatus* Uljanin 1877 (Fig. 26).

Länge 8 bis 10 mm, Breite $\frac{1}{5}$ mm; weißlich und gelb, Kopf rötlichgelb; Zilienringe mit starren Wimpern; Makronephridien; ein Paar Spermiodukte. — Ufer, unter Steinen; Atlantik; Irische Küste bei Dublin (SOUTHERN 1910), Kanal

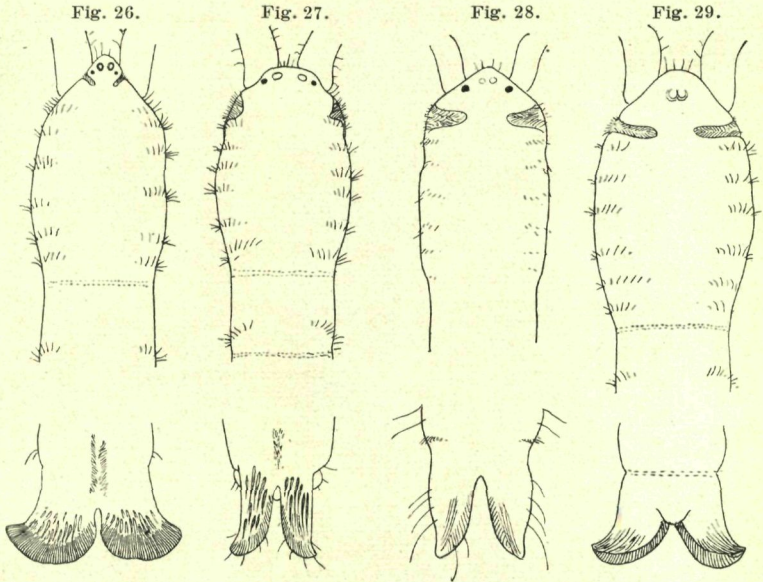


Fig. 26. *Protodrilus flavocapitatus* Ulj., Vorder- und Hinterende.

Fig. 27. *Protodrilus oculifer* Pier., Vorder- und Hinterende.

Fig. 28. *Protodrilus oculifer borealis* Rem. (n. subsp.), Vorder- und Hinterende.

Fig. 29. *Protodrilus hatscheki* Pier., Vorder- und Hinterende.

Fig. 26, 27, 29 nach PIERANTONI; Fig. 28 Original.

bei Plymouth (ALLEN 1925, Bestimmung mit Fragezeichen versehen); Mittelmeer: Neapel (PIERANTONI 1908); Schwarzes Meer: Sewastopol (ULJANIN 1877).

- Schwanzlappen schmal (Fig. 27); Wimpergruben des Kopfes breit, hinter der Insertion der Tentakel gelegen; Speicheldrüsen erstrecken sich über 6 Segmente hinter dem Kopf; Augen dorsal

Protodrilus oculifer Pierantoni 1908 (Fig. 27).

Länge 4 bis 5 mm, Breite $\frac{1}{6}$ mm; gelblich; 3 bis 4 Paar Spermiodukte; Nephridien ein Zwischentyp zwischen Makro- und Brachynephridien. — Die typische Form nur von Neapel (*Amphioxus*-Sand) bekannt. Bei Helgoland (Schell, REMANE 1926) lebt eine geographische Rasse (*Pr. oculifer borealis* nov. subsp.) oder nahe verwandte Art, deren Kopf durch die mehr parallelen Seiten und die weit dorsal reichenden Wimpergruben an *Pr. leuckarti* erinnert (Fig. 28); Schwanzlappen etwa intermediär; hinten z. T. mit 2 Wimperringen im Segment; Bewimperung im Vorderkörper mehr unregelmäßig, doch noch nicht genau bekannt (REMANE 1926 als „*Pr. aff. oculifer*“).

15. Ein Zilienkranz jederseits im Segment; Speicheldrüsen erstrecken sich über 6 Segmente hinter dem Kopf; Länge 11 bis 12 mm, Breite $\frac{1}{4}$ mm. . . . *Protodrilus hatscheki* Pierantoni 1908 (Fig. 29).

Milchweiß, Mitte des Kopfes rötlich-gelb; Brachynephridien; außer den beiden Schwanzlappen dorsal noch ein kleiner stumpfer Zapfen. — Mittelmeer: *Amphiozus*-Sand bei Neapel (PIERANTONI 1908).

- Zwei reich bewimperte Zilienkränze jederseits im Segment; Speicheldrüsen erstrecken sich über 7 bis 8 Segmente hinter dem Kopf; Länge 3 bis 4 mm, Breite $\frac{1}{8}$ mm

Protodrilus leuckarti Hatschek 1880 (Fig. 30).

Weißlich; Brachynephridien. — Mittelmeer: *Amphiozus*-Sand im Pantani-See (HATSCHEK 1880, PIERANTONI 1908).

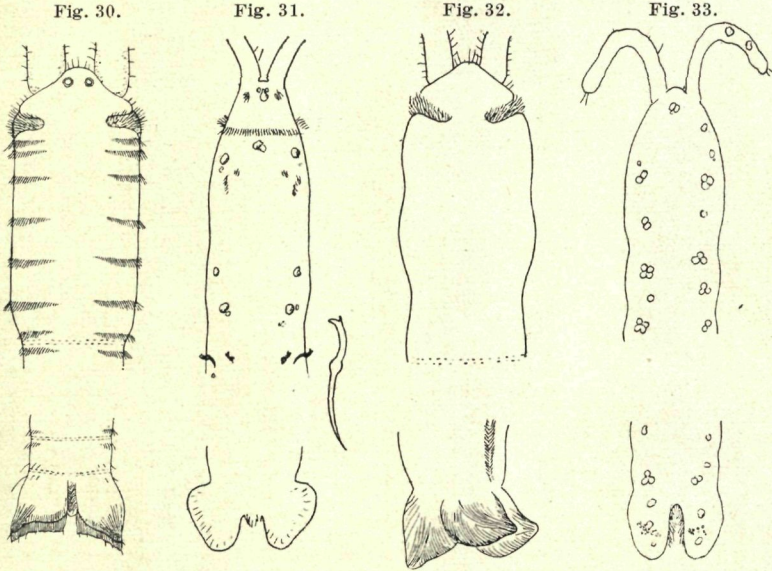


Fig. 30. *Protodrilus leuckarti* Hatsch., Vorder- und Hinterende.

Fig. 31. *Protodrilus chaetifer* Rem., Vorder-, Hinterende und einzelne Borste.

Fig. 32. *Protodrilus purpureus* Schn., Vorder- und Hinterende.

Fig. 33. *Protodrilus symbioticus* Giard, Vorder- und Hinterende.

Fig. 30 und 32 nach PIERANTONI; Fig. 31 und 33 Originale.

- 16.** Rumpsegmente lateral und dorsolateral jederseits mit einer Hakenborste mit Nodus; Kopf mit dorsalem Wimperquerring

Protodrilus chaetifer Remane 1926 (Fig. 31).

Länge 10 bis 15 mm, Breite 0.1 bis 0.12 mm; durchsichtig, durch zahlreiche, in der Haut gelegene Konkretionen (Drüseneinschlüsse?) grünlich erscheinend; Segmente mit jederseits 2 Tasthaaren, die beiden Schwanzlappen breit, gerundet. — Ostsee: Kiel, grober Sand (REMANE 1926).

- Ohne Borsten, Kopf ohne Wimperquerringe (nicht mit Wimpergruben verwechseln!) **17.**

- 17.** Drei Schwanzlappen; mit Augen; Farbe rötlich, besonders am Kopf

Protodrilus purpureus Schneider 1868 (Fig. 32).

Länge 8 bis 15 mm, Breite $\frac{1}{4}$ mm; Cuticula mit feinen Wellenlinien ornamentiert; Speicheldrüsen erstrecken sich über 7 bis 8 Segmente hinter dem Kopf; Brachynephridien; 5 Paar Spermidukte. — Nordsee: Helgoland, im Schell

(SCHNEIDER 1868, REMANE 1926); Kanal: Roscoff (FERRONIERE 1898); Mittelmeer: Neapel, *Amphioxus*-Sand (PIERRANTONI 1908); Schwarzes Meer: Krim, Sewastopol (ULJANIN 1877).

- Zwei Schwanzlappen; ohne Augen; Farbe weißlich, gelb oder grünlich 18.

Fig. 34.

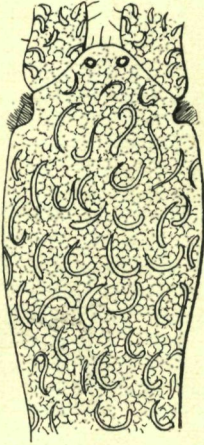


Fig. 35.

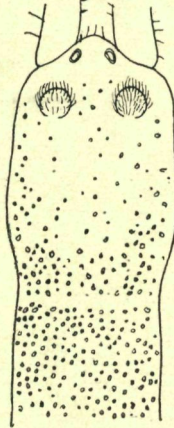


Fig. 36.

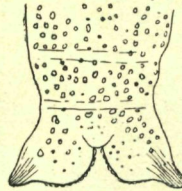
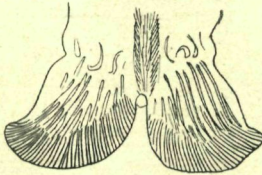
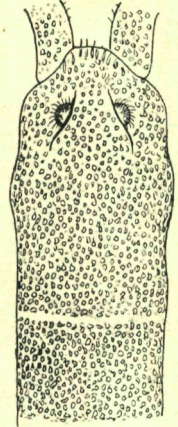
Fig. 34. *Protodrilus spongioides* Pierantoni, Vorder- und Hinterende.Fig. 35. *Protodrilus sphaerulatus* Pier., Vorder- und Hinterende.Fig. 36. *Protodrilus hypoleucus* Pier., Vorder- und Hinterende.

Fig. 34 bis 36 nach PIERRANTONI 1908.

18. Haut mit Haufen gelblicher oder grünlicher Einschlüsse; Speicheldrüsen erstrecken sich nur 2 Segmente hinter den Kopf; kein Nuchalorgan; Länge 1 bis 2 mm, Breite 70 μ

Protodrilus symbioticus Giard 1904 (Fig. 3, 33).

Tentakel kurz; ventrale Wimperzone breit (Fig. 8); Klebdrüsen in 4 Bündeln je Segment; Schlundkopf ohne Stempel; keine Tentakelampullen. Infolge ihres stark abweichenden Baues verdiente diese Art zu einer besonderen Gattung erhoben zu werden. — Nordsee: Helgoland, feiner Sand an der Düne (REMANE 1926); Kanal: Ambleteuse, Diatomeensand (GIARD 1904, PIERRANTONI 1908).

- Ohne Haufen grünlicher Einschlüsse; Speicheldrüsen erstrecken sich über 10 bis 21 Segmente hinter dem Kopf; mit Nuchalorganen; Länge über 4 mm, Breite über 100 μ 19.

19. Wimpergruben des Kopfes seitlich; Speicheldrüsen erstrecken sich über 10 Segmente hinter dem Kopf; Haut vakuolär, mit haken- oder kommaförmigen Klebdrüsen

Protodrilus spongioides Pierantoni 1903 (Fig. 34).

Länge bis 20 mm, Breite $\frac{2}{5}$ mm; trübweiß; mit Makronephridien. — Bisher nur in einem Süßwasseraquarium in Neapel gefunden (PIERANTONI 1903).

- Wimpergruben des Kopfes dorsal, rundlich (Fig. 35, 36); Speicheldrüsen erstrecken sich über 16 bis 21 Segmente hinter dem Kopf; Haut nicht vakuolär 20.

20. Körperoberfläche glatt; Schwanzlappen deutlich zugespitzt; Speicheldrüsen im 3. bis 20. oder 21. Segment hinter dem Kopf

Protodrilus sphaerulatus Pierantoni 1908 (Fig. 35).

Länge 6 mm, Breite $\frac{1}{7}$ mm; mit Brachynephridien; 2 Paar Spermidukte im 5. und 6. Rumpfsegment. — Mittelmeer: Neapel, im *Amphioxus*-Sand (PIERANTONI 1908).

- Körperoberfläche erscheint durch zahlreiche Tüpfel von unregelmäßiger Form skulpturiert und opak; Schwanzlappen gar nicht oder kaum zugespitzt; Speicheldrüsen erstrecken sich über 16 bis 17 Segmente hinter dem Kopf

Protodrilus hypoleucus Armenante 1903 (Fig. 36).

Länge 7 mm, Breite $\frac{1}{8}$ mm; grauweiß, mit Brachynephridien; 3 Paar Spermidukte im 2., 4. und 5. Rumpfsegment. — Nordsee: Helgoland, im Schell (REMANE 1926); Mittelmeer: Neapel, *Amphioxus*-Sand (ARMENANTE 1903, PIERANTONI 1908).

21. Mit Augen; Rumpf mit queren Wimperringen; Hinterende zugespitzt; können frei schwimmen (*Dinophilus* O. Schmidt) . . . 23.

- Ohne Augen; Rumpf ohne Wimperringe; Hinterende gerundet oder gegabelt; kriechen nur am Boden 22.

22. Länge unter 0.5 mm; Kopf oval; Hinterende jederseits mit einem gegabelten Schwanzfortsatz

Diurodrilus minimus Remane 1925 (Fig. 37).

Länge bis 300 μ ; durchsichtig; Ventralbewimperung aus Feldern von Zirren bestehend; lange Sinneshaare an Kopf, Seiten und Schwanz. — In grobem Sand und Schell. Ostsee: Kieler Bucht (REMANE 1925); Nordsee: Helgoland; Mittelmeer: Neapel (REMANE 1925).

- Länge über 1 mm; Kopf dreilappig; Hinterende gerundet, ohne Schwanzfortsätze . . . *Trilobodrilus heideri* Remane 1925 (Fig. 38).

Länge bis 2 mm; opak; 13 undeutliche Rumpfsegmente; Kopf mit 2 dorsalen Wimperringen. — Nordsee: Helgoland, im Schell (REMANE 1925).

23. Körper rotorange; Gonaden des ♀ paarig oder Y-förmig; ♂ ebenso groß wie die ♀ 24.

- Körper hell, trübweiß; Gonaden beim ♀ unpaar; ♂ viel kleiner als die ♀, ohne Augen, mit rudimentärem Darm

Dinophilus gyrotiliatus O. Schmidt 1857 (Fig. 5).

0.7 bis 1.3 mm; Kopf mit 2, Rumpf mit 6 bis 7 Wimperringen; vordere und hinterste Wimperring dorsal unterbrochen. Außer dieser Art sind mehrere ähnliche beschrieben worden, die aber mit hoher Wahrscheinlichkeit Synonyme von *D. gyrotiliatus* sind, da die angegebenen Unterschiede z. T. sich mit dem Alter des Tieres verändern (relative Kopfbreite), z. T. schwer festzustellen sind (dorsale Unterbrechung der Wimperringe, Nephridien); sicherheitshalber sei anschließend die Diagnose dieser „Arten“ nach NELSON 1907 angeführt: a) *D. gyrotiliatus* O. Schn.: Mit zirkumanalem Wimperring, Wimperringe des Kopfes dorsal nicht unterbrochen, vordere Protonephridien einfach; b) *D. conklini* Nelson: Mit zirkumanalem Wimperring, Wimperringe des Kopfes dorsal unterbrochen, vordere Proto-

nephridien kompliziert; c) *D. apatris* Korschelt: Ohne zirkumanalen Wimperring.
— Auf Sand; Nordsee: Helgoland (REMANE 1925); Kanal, Plymouth (SHEARER
1910); Atlantik, Mittelmeer; häufig in Seaquarien.

24. Rumpf (ohne Kopf!) mit 7 Wimperringen; Gonaden Y-förmig

Dinophilus gigas Weldon 1887.

Länge 0.75 bis 2 mm, rot; auf Algen in Gezeitentümpeln, Frühjahr. — SW-
Küste Englands: Penzance (WELDON 1886).

- Rumpf mit 10 bis 12 Wimperringen, Gonaden voll
zweitellig 25.

25. Rumpf (ohne Kopf!) mit 12 Wimperringen; Schwanz
durch 2 Querringe dreiteilig

Dinophilus vorticoides O. Schmidt 1848.

Färöer (SCHMIDT), Weißes Meer (SCHIMKEWITSCH 1895),
Kiel (REMANE 1926).

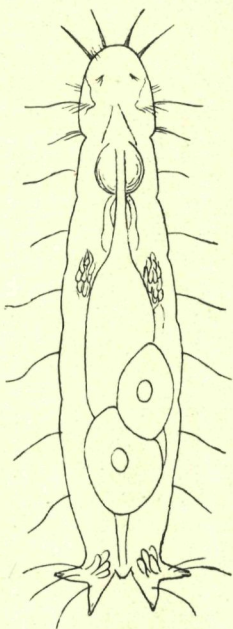


Fig. 37.

Diurodrilus minimus Rem.,
Dorsalseite. — Original.

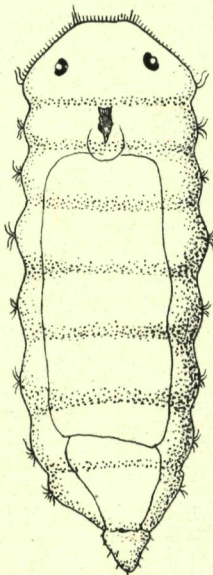


Fig. 39.

Dinophilus gigas Weld.
Nach WELDON.

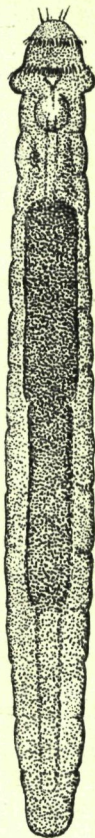


Fig. 38.

Trilobodrilus heideri
Rem., Dorsalseite.
Nach REMANE 1925.

- Rumpf mit 10 Wimperringen; Schwanz nicht geringelt

Dinophilus taeniatus Harmer 1889.

Länge bis 2 mm. — Auf Algen an der Küste und in Gezeitentümpeln; Ostsee:
Kieler Förde (REMANE); Kanal: Plymouth (HARMER); Irische Küsten: Dublin,
Valencia (SOUTHERN 1910). Ob diese Art von der vorigen spezifisch verschieden
ist, ist noch fraglich. Im V. 1932 traten in der Kieler Förde in der gleichen
Population Individuen mit 10 und mit 12 Wimperringen am Rumpf auf.

Ganz ungenügend beschrieben ist *D. metameroides* Hallez von der französischen Kanalküste (Wimereux). Die „*Planaria caudata* Fabricius“ ist vielleicht mit *D. taeniatus* identisch.

Literatur

- ALLEN, E. J.: Polychaeta of Plymouth; in: JI. Marine Biol. Assoc. Plymouth, (NS), **10**; 1915.
- ARMENANTE, Z.: *Protodrilus hypoleucus* n. sp.; in: Monit. Zool. Ital., **14**; 1903
- Osservazioni sul *Protodrilus hypoleucus*; in: Arch. Zool. Ital., **2**; 1905.
- DE BEAUCHAMP, P.: Sur la présence d'un hémocoel chez *Dinophilus*; in: Bull. Soc. zool. France, **35**; Paris 1910 (a).
- Sur l'organisation de la *Nerilla*; in: Bull. Sci. France Belgique, **44**; 1910 (b).
- Sur l'existence et les conditions de la parthénogenèse chez *Dinophilus*; in: C. R. Acad. Sci. Paris, **150**; 1910 (c).
- Contribution à l'étude expérimentale de la sexualité chez *Dinophilus*; in: Ebenda, **154**; 1912.
- Nouvelles recherches sur la sexualité chez *Dinophilus*; in: Ebenda, **164**; 1917.
- A propos de la sexualité chez *Dinophilus*; in: C. R. Soc. Biol. Paris, **88**; 1923.
- FAUVEL, P.: Archannelides; in: Faune de France, **16**; 1927.
- FRAIPONT, J.: Le genre *Polygordius*; in: Fauna Flora d. Golfs v. Neapel, **14**; 1887.
- GIARD, A.: Sur une faunule caractéristique des sables à Diatomées d'Ambleteuse; in: C. R. Soc. biol. Paris, **56**; 1904.
- GOODRICH, E.: On the structure and affinities of *Saccocirrus*; in: Quart. JI. micr. Sci., **44**; 1901.
- *Nerilla* an Archannelid; in: Ebenda, **57**; 1912.
- HALLEZ, P.: Contributions à l'histoire naturelles des Turbellairiés; in: Trav. Inst. Zool. de Lille, **2**; 1879.
- HANSTRÖM, B.: Weitere Beiträge zur Kenntnis des Gehirns und der Sinnesorgane der Polychaeten (*Polygordius*, *Tomopteris*, *Scolecoplepis*); in: Zs. f. Morphol. u. Ökol., **13**; 1929.
- HARMER, S. T.: On a new species of *Dinophilus*; in: Proc. Cambridge Phil. Soc., **6**; 1889 (a).
- Notes on the anatomy of *Dinophilus*; in: JI. Marine Biol. Assoc. Plymouth, (NS), **1**; 1889 (b).
- HATSCHEK, B.: Über *Protodrilus Leuckarti*; in: Arb. Zool. Inst. Wien, **3**; 1880.
- HEIDER, K.: Über Archanneliden; in: S. B. Preuß. Akad. Wiss. (phys.-math. Kl.), nr. **6**; 1922.
- HEMPELMANN, F.: Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* Schn. und *Polygordius triestinus* nov. spec.; in: Zs. f. wiss. Zool., **84**; 1906.
- Archannelida und Polychaeta; in: KÜKENTHAL-KRUMBACHS Handb. d. Zool., **2**; Berlin: de Gruyter 1931.

- KORSCHULT, E.: Über Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*; in: Zs. f. wiss. Zool., **37**; 1882.
- Die Gattung *Dinophilus* und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus; in: Zool. Jahrb., (Syst.), **2**; 1887.
- LANGERHANS, P.: Die Wurmfauna von Madeira; in: Zs. f. wiss. Zool., **34**; 1880.
- MCINTOSH, W. C.: Note on *Linotrypane apogon*; in: Ann. Mag. Nat. Hist., (4), **16**; 1875.
- MOORE, A.: *Dinophilus gardineri* sp. nov.; in: Biol. Bull. Woods Hole, **1**; 1899.
- NACHTSHEIM, H.: Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris*; in: Arch. mikr. Anat., **93**, II; 1920.
- NELSON, J. A.: The early development of *Dinophilus*; in: Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia, **56**; 1904.
- The morphology of *Dinophilus conklini* n. sp.; in: Ebenda, **59**; 1907.
- PERRIER, E.: Sur un nouveau type intermédiaire du sous-embranchement des Vers, *Polygordius*; in: C. R. Acad. Sci. Paris, **80**; 1875.
- PIERANTONI, U.: Il genere *Saccocirrus* Bobr. e le sue specie; in: Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli, (NS), **2**; 1907.
- *Protodrilus*; in: Fauna Flora d. Golfs v. Neapel, **31**; 1908.
- REMANE, A.: Diagnosen neuer Archianneliden; in: Zool. Anz., **65**; 1925.
- *Protodrilidae* aus Nord- und Ostsee; in: Ebenda, **67**; 1926.
- *Nerillidium mediterraneum* n. sp. und seine tiergeographische Bedeutung; in: Ebenda, **77**; 1928.
- SCHLIEPER, C.: Zur Systematik der Gattung *Nerilla*; in: Zool. Anz., **62**; 1925.
- SHEARER, A.: On the structure of nephridia of *Dinophilus*; in: Quart. Jl. micr. Sci., **50**; 1906.
- The problem of sex-determination in *Dinophilus gyrotilatus*; in: Ebenda, **57**; 1912.
- SOUTHERN, R.: Archiannelida and Polychaeta. Clare Island Survey; in: Proc. Roy. Irish Acad., **31**; 1914.
- TAUSON, A. O.: Über die Wirkung der äußeren Bedingungen auf die Veränderung des Geschlechts bei *Dinophilus*; in: Bull. Inst. Recherch. Biol. Perm., **6**; 1929.
- WOLTERECK, R.: Über den feineren Bau der *Polygordius*larve der Nordsee. — Habilitat.-Schrift; Leipzig: A. Hoffmann 1901.
- Trochophora-Studien. I: Über die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius*-Arten der Nordsee; in: Zoologica, **34**; 1902.