



Title	Morphologisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie, Coelogynoporidae (Turbellaria, Proseriata) (Mit 8 Abbildungen und 5 Tabellen)
Author(s)	TAJIKA, Ken-Ichi
Citation	北海道大學理學部紀要, 23(1), 13-62
Issue Date	1982-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/27673
Type	departmental bulletin paper
File Information	23(1)_P13-62.pdf



Morphologisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie, Coelogynoporidae (Turbellaria, Proseriata)

Von

Ken-Ichi Tajika

Zoologisches Institut der Universität Hokkaido

(Mit 8 Abbildungen und 5 Tabellen)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	13
Dank	14
Abkürzungen in den Abbildungen	14
I. Vergleichende Morphologie	15
1. Körperlänge und Körperform	15
2. Deckepithel	17
3. Hautmuskelschlauch und Körpermuskulatur	18
4. Hautdrüsen und Frontalorgan	19
5. Haftorgane	22
6. Darmtrakt	23
7. Exkretionsorgane	28
8. Nervensystem	28
9. Sinnesorgane	28
10. Geschlechtsorgane	
a. Hoden und Vasa deferentia	29
b. Kopulationsorgan	32
c. Vitellarien und Germarien	38
d. Weibliche Genitalgänge	38
e. Schalendrüsen, Kittdrüsen und Atrium genitale	41
f. Hilfsapparate des weiblichen Genitaltraktes	42
11. Parasiten	50
II. System der Coelogynoporidae	50
III. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Coelogynoporidae	53
Zusammenfassung	57
Literaturverzeichnis	59

Die Untersuchung an einer der proseriaten Familien, Coelogynoporidae, begann mit Steinböcks Beschreibungen von drei *Coelogynopora*-Arten (1924b). Er leistete gleichzeitig einen bedeutenden Beitrag zur vergleichenden Morphologie über den weiblichen Ausleitungskanal bei Turbellaria. Meixner (1938) beschrieb drei Coelogynoporiden in seiner weitgehenden Untersuchung von Turbellarien aus

Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool. 23 (1), 1982.

der Nord- und Ostsee. Marcus (1948, 1954) errichtete den zweiten Vertreter der Familie, *Vannuccia* und berichtete uns eine morphologische Verschiedenheit der Familie. Die wichtige Arbeit über die systematische Stellung der Coelogynoporidae verdanken wir Karling (1966a); von ihm wurde erst eine Einheitlichkeit der Familie erklärt.

Aus diesem Anlaß haben uns weitere systematische Untersuchungen umfangreiche Kenntnisse gegeben. Hier sind die Untersuchungen von Sopott (1972), von Ax u. Ax (1974), von Sopott-Ehlers (1976, 1980), von Tajika (1977, 1978, 1980, 1981a), von Ax u. Sopott-Ehlers (1979) und von Ehlers u. Ehlers (1980) anzugeben. So umfaßt die Familie bis heute sechs Gattungen: *Coelogynopora* Steinböck, 1924, *Invenusta* Sopott-Ehlers, 1976, *Vannuccia* Marcus, 1948, *Ezona* Tajika, 1980, *Carenscoilia* Sopott, 1972 und *Cirrifera* Sopott, 1972, insgesamt 43 Arten. Diese reichen Befunde ermöglichen uns einen fruchtbaren Vergleich der verschiedenen Organsysteme der Coelogynoporiden. Den Anstoß zur vergleichenden Morphologie der Familie gibt vor allem die hervorragende Untersuchung von Ax (1956a) über die Otoplanidae.

In dieser Arbeit kommen erst verschiedene Organsysteme der Coelogynoporidae im einzelnen zur Diskussion, dadurch werden sodann Familien- sowie Gattungsdiagnosen repräsentiert, und ferner die Denkmöglichkeit, Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie zu rekonstruieren.

Dank

Es ist mir eine angenehme Pflicht, hiermit meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Yamada, meinen besten Dank auszusprechen, für seine gemütvolle Anleitung, durch die meine Arbeit bei weitem befördert worden ist. Mein Dank gilt ferner Herrn Prof. Dr. Sh. F. Sakagami im Institut der Tieftemperatur-Forschung (Univ. Hokkaido) für seine vielen wertvollen Hinweise bei der Arbeit. Auch Herrn em. Prof. Dr. Tor G. Karling im Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, möchte ich hier für seine freundlichste Benachrichtigung von *Invenusta paracnida* danken.

Abkürzungen in den Abbildungen

ag	Atrium genitale	irm	innere Ringmuskeln
alm	äußere Längsmuskeln	k	Kopfdarm
arm	äußere Ringmuskeln	km	Körpermuskeln
bsb	Bursablase	ko	Kopulationsorgan
bst	Bursastiel	ks	Kornsekretedrüsen
c	Gehirn	lm	Längsmuskeln
dgi	Ductus genitointestinalis	mfo	Mündungsgrube des Frontalorgans
fo	Frontalorgan	mu	Mundöffnung
ge	Germarium	n	Kern
go	Geschlechtsöffnung	oes	Ösophagus
gvd	Germovitellodukt	pbi	Porus bursaintestinalis
ho	Haftorgan	pd	Pharyngealdrüsen
i	Darm (Darmzellen)	pe	Penis
ilm	innere Längsmuskeln	ph	Pharynx

phn	Pharynxringnerv	sta	Statocyste
pht	Pharyngealtasche	ta	Tastborste
ret	Retraktoren	te	Hoden
rf	Ringfalte	tr	Trichterrohr
rha	Rhammitendrüsen	vd	Vas deferens
rm	Ringmuskeln	vg	Vesicula granulorum
sd	Seitendivertikel des Darms	vi	Vitellarien
sh	Sphinkter	vs	Vesicula seminalis
shd	Schlauchdrüsen	vv	Verbindungsstelle der Vesicula seminalis
sld	Schalendrüsen	wgk	♀ Genitalkanal
st	Stilett		

I. Vergleichende Morphologie

Hier sind verschiedene Organsysteme behandelt, nach deren Darstellungen einige Merkmale besonders von phylogenetischen Gesichtspunkten aus ange-merkt werden : Kernverhältnisse des Deckepithels, Verbreitung der Rhammiten-drüsen, Einmündungsweise der Vasa deferentia in die Vesicula seminalis, Zahl und Lage der Vesicula seminalis, männliches Kopulationsorgan, Bewimperung des weiblichen Genitalkanals und Aufbau des Bursalorgans.

1. Körperlänge und Körperform

Die längsten der bisher bekannten Coelogyoporiden sind *Coelogynopora gigantea*, *C. schulzii* (nach Den Hartog, 1964, S. 29) und *Vannuccia talea*; ihre Körper werden sogar über 20 mm lang. Diesen folgen *Coelogynopora bresslawi*, *C. tenuis* und *C. scalpri* von etwa 15 mm Länge. Die kürzesten sind *Cirrifera aculeata* von 2–3 mm Länge (nach Karling, 1958, S. 564) und *Coelogynopora distortofolio* von 2.5–3 mm. Die übrigen Arten reihen sich dazwischen ein; dabei erreicht der Körper bei überwiegender Mehrzahl der Coelogyoporiden nicht eine Länge von über 10 mm.

Die Coelogyoporiden haben als interstitielle Bewohner ausnahmslos eine langgestreckte Gestalt (cf. Ax, 1966a; Bush, 1968 u.a.) und zwar bieten bisweilen einen äußerst fadenförmigen Habitus (z.B. *Vannuccia hastata*). Einzelne Arten zeigen sich aber einigermaßen gedrunken (z.B. *Vannuccia tripapillosa* und *Invenusta paracnida* Abb. 1 A). Auf jeden Fall ist der Körper sehr ausdehnbar. Der Vorderkörper verschmälert sich und geht kontinuierlich in den Rumpf über. Bei *Coelogynopora steinboeckii*, *Vannuccia tripapillosa* und *Invenusta paracnida* (Abb. 1F) wird er aber ausnahmsweise leicht abgesetzt und bildet ein knopfartig verbreitertes Kopfende. Der Hinterkörper läuft andererseits caudal des Atrialorgans mehr oder weniger konisch zu. Bei einigen Arten zeichnet sich der Schwanzteil durch eine Einschnürung auf beiden Seiten des Kopulationsorgans ab (z.B. *Ezona pinnigera*, *E. habomaiensis* und *Vannuccia tripapillosa*). Die Coelogyoporiden sind weder mit einer Schwanzplatte noch mit einem Schwanzfaden versehen (cf. Ax, 1963).

Der Körper ist an Querschnitten leicht abgeflacht. Bei *Coelogynopora con-iuncta* und *C. alata* trägt der Körper in Bewegung auf der Dorsalseite Querrunzeln.

Mehrere Coelognoporidae sind farblos und erscheinen bisweilen je nach Individuen durch reichliche Nahrungseinschlüsse leicht braun bis schwärzlich gefärbt.

Bei *Vannuccia tripapillosa* und *Invenusta paracnida* (Abb. 1 F) ist das Vorderende des Körpers teilweise evertibel, als ob es ein kleiner Rüssel wäre (Entstehungsweise der Rüssel bei Turbellarien, vgl. Karling, 1961 u. Rieger, 1974).

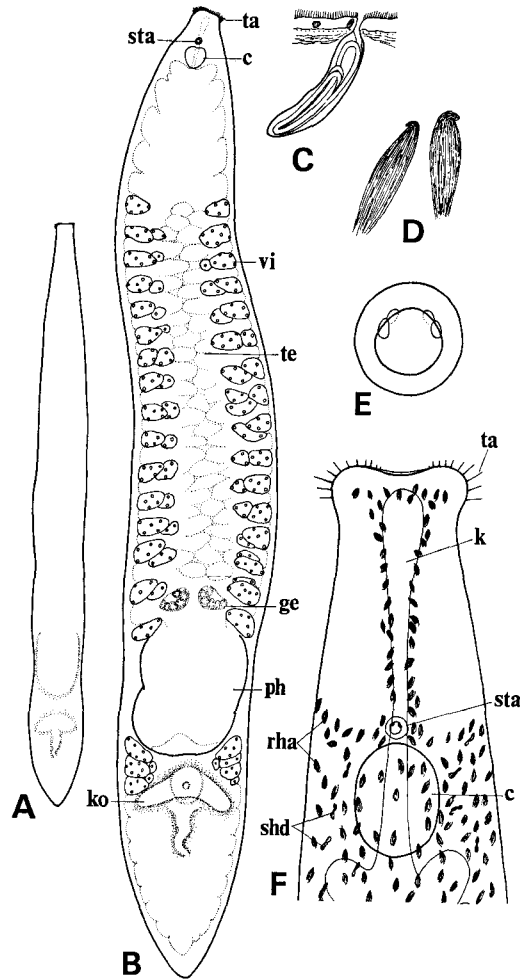


Abb. 1. *Invenusta paracnida* (Karling, 1966). A. Habitus. B. Organisation. C. Paracnide. D. Rhammitendrüsen. E. Statocyste. F. Vorderkörper. (nach Tajika, 1981a).

2. Deckepithel

Das Deckepithel besteht aus einer Schicht von bewimperten Zellen, deren Kerne intraepithelial liegen. In bezug auf Kernverhältnisse bilden *Vannuccia martae* und *V. talea* eine einzige Ausnahme, wovon weiter unten noch näher eingegangen wird.

Die Bewimperung bedeckt sicher den ganzen Körper einschließlich des Hinterendes zum Unterschied von mehreren Monocelididen. Nur ausnahmsweise ist bei *Vannuccia tripapillosa* und *Ezona habomaiensis* ein Ausmündungsbereich des Frontalorgans wimperfrei.

Die Höhe der Bewimperung variieren je nach Arten. Einige Beispiele werden auf Tabelle 1 dargestellt.

Tab. 1. Höhen der Körperbewimperung und des Deckepithels

	Bewimperung (μm)		Deckepithel (μm)
	dorsal	ventral	
<i>Coelogygnopora coniuncta</i>	4	6	2-4
<i>Coelogygnopora birostrata</i>	3.8	6.7	3-4
<i>Coelogygnopora alata</i>	5	5-6	3
<i>Invenusta paracnida</i>	3.5-5	6-7	2-3
<i>Vannuccia tripapillosa</i>	4-5.5	6-8	2-3
<i>Vannuccia hirutai</i>	5	5-6	2
<i>Ezona pinnigera</i>	5	5-7	2.5
<i>Ezona habomaiensis</i>	3-4	4.5-5.5	2.5

Die Bewimperung ist bei jeder Art zwei- oder dreimal so hoch wie das Deckepithel. Sie ist fernerhin auf der Ventralseite etwas höher als auf der Dorsalseite; diese Höheverschiedenheit der Bewimperung weist vermutlich auf eine Denkmöglichkeit hin, daß innerhalb der Coelogygnoporidae eine funktionelle Differenzierung des Cilienkleides zwischen den Bauch- und Rückenseiten gekommen ist, insofern die ungenügenden Unterlagen der in der Tab. 1 erwähnten Arten einen Vergleich erlauben. Wie schon von Karling (1966a, S. 498) hingewiesen, dient wahrscheinlich das ventrale höhere Cilienkleid als Kriechsohle, die an auf die Ventralseite beschränkte, typische Kriechsohle bei mehreren Otoplaniden (Ax, 1956a, S. 511) erinnert.

Die Höhe der Zellschicht beträgt bei von uns untersuchten Tieren ungefähr 2-4 μm . Ihre Höhe ist variabel je nach Körperregionen, im allgemeinen ist sie etwas höher am Vorderkörper sowie auf der Dorsalseite und erhält auf der Ventralseite demgegenüber eine relativ konstante Höhe.

Marcus (1954, S. 468) teilt Zellgrenzen im Deckepithel bei *Vannuccia talea* mit. Bei meinen Materialien waren sie schwer zu erkennen.

Zellkerne des Deckepithels sind bekanntlich allein bei *Vannuccia martae* und *V. talea* unter einen Hautmuskelschlauch eingesenkt. Die übrigen Coelogygnoporiden

besitzen normale, intraepitheliale Kerne. Bei *Ezona habomaiensis* befinden sich die intraepithelialen Kerne selten im Deckepithel des Vorderkörpers und der Ventralseite hinter der Geschlechtsöffnung. Es ist aber unsicher, ob die Kerne bei der Art eingesenkt sind.

Die Zellkerne sind mehr oder weniger, abgeflacht. Bisweilen liegen sie im Vorderkörper dicht und zeigen eine rundliche Form.

Eine Basalmembrane ist nicht leicht zu beobachten. Bei den von uns untersuchten Materialien kann eine dünne cyanophile Grenzschicht im Vorderkörper von *Coelogynopora alata* besonders klar bestätigt werden.

Anmerkung

Hier muß die Bedeutung der Kernverhältnisse des Deckepithels für Systematik und Phylogenie der Coelogynoporidae beachtet werden. Die Kernverhältnisse sind bei der Familie alternativ; d.h. überall eingesenkt oder überall intraepithelial. Darin weicht leicht diese von den Otoplanidae (Ax, 1956a) ab, bei denen zudem auch die regionale Einsenkung des Epithels bekannt ist.

Es ist nun kein Zweifel, daß die intraepitheliale Lage der Zellkerne bei den Coelogynoporidae ein primitives Merkmal ist. In dieser Beziehung können wir ohne Schwierigkeiten sehen, daß sich das eingesenkte Epithel vom normalen Epithel ableitet. Das deutet also darauf, daß die zwei *Vannuccia*-Arten (*martae* und *talea*) mit der Einsenkung der Zellkerne eine höhere Spezialisierung innerhalb der Familie zeigen.

Marcus (1949, 1954) maß der Einsenkung des Epithels eine primäre Bedeutung für Definition von *Vannuccia* bei. Die Kernlage ist aber gegenwärtig innerhalb der Familie nur von systematisch untergeordneter Bedeutung; bei *Vannuccia* wird systematischer Nachdruck wirklich auf die Geschlechtsorgane gelegt.

3. Hautmuskelschlauch und Körpermuskulatur

Der Hautmuskelschlauch setzt sich bei den Coelogynoporidaen aus äußeren Ringmuskeln und inneren Längsmuskeln zusammen, insofern es mitgeteilt ist. Die Ringmuskelfasern sind meistens schmaler und stets in einer dünneren Schicht angeordnet. Die stärkeren Längsmuskelfasern bilden demgegenüber eine zwei- oder dreimal so dicke Schicht wie die anderen, wie es von Marcus (1948, S. 157) bei *Vannuccia martae* erklärt ist.

Bei einigen Arten ist der Schlauch auf der Dorsal- und Ventralseite bloß gleichgradig entwickelt (z.B. *Coelogynopora coniuncta*, *C. birostrata*, *Ezona pinnigera*, *E. habomaiensis* und meine Proben von *Invenusta paracnida*). Bei *Coelogynopora alata*, *Vannuccia tripapillosa* und *V. hirutai* läßt sich aber eine stärkere Entwicklung der Muskeln auf der Ventralseite beobachten. Auch Marcus (1954, S. 468) hat dies bei *Vannuccia talea* beobachtet, wie auch Sopott (1972, S. 47) bei *Cirrifera cirrifera*.

Diagonalmuskeln sind derzeit nicht bestätigt.

Die Körpermuskeln liegen im Parenchym der beiden Körperenden sowie lateral des Darmkanals und ziehen meistens in dorsoventraler Richtung (Abb. 2 C,

km). Bei *Vannuccia hirutai* können außerdem tangentielle Körpermuskeln an den Körperseiten beobachtet werden. *Coelogynepora birostrata* repräsentiert unmittelbar hinter der Kopulationsregion eine teilweise Entwicklung der Körpermuskeln. Infolgedessen krümmt sich die betreffende Körperregion stark nach dorsal.

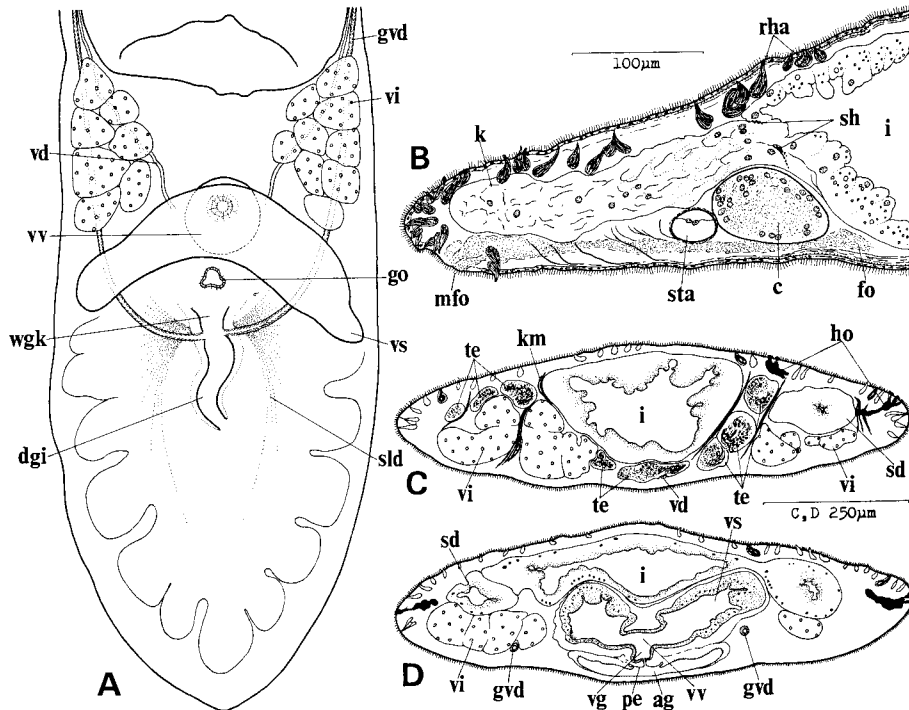


Abb. 2. *Invenusta paracnida* (Karling, 1966). A. Organisation des Hinterkörpers. B. Sagittalschnitt des Vorderkörpers. C. Querschnitt durch die Region der Hoden- und Vitellofollikel. D. Querschnitt durch den Penis. (nach Tajika, 1981a).

4. Hautdrüsen und Frontalorgan

Abgesehen von *Coelogynepora solifer*, *C. nodosa* und *Carenscoilia monostyla* sind die Coelogyneporiden mit Hautdrüsen versehen (Tab. 2). Bei *Coelogynepora bresslawi*, *C. schulzi*, *C. hangoensis*, *C. frondifera* und *Vannuccia umbilica* ist leider nichts über Hautdrüsen festgestellt, insofern ich Literaturen darüber nachgeforscht habe.

Die Hautdrüsen lassen sich durch ihre Organisation in zweierlei, verschiedene Drüsen unterteilen. Die einen haben ovale bis birnförmige, Nematocyste-ähnliche Strukturen, die mehr oder weniger einen evertiblen Apparat besitzen (Abb. 1 C).

Tab. 2. Verbreitung der Hautdrüsen innerhalb der Coelogyneporidae
(+ positiver Nachweis; - negativer Nachweis)

	Para- eniden	Rhammiten- drüsen	
<i>Coelogynepora bresslaui</i>	?	?	
<i>Coelogynepora biarmata</i>	+	?	Karling, 1966c
<i>Coelogynepora gynocotyla</i>	+	-	Sopott, 1972
<i>Coelogynepora tenuis</i>	+	-	Meixner, 1938; Karling, 1966c; Sopott, 1972
<i>Coelogynepora schultzei</i>	?	?	
<i>Coelogynepora gigantea</i>	+	+	Meixner, 1938
<i>Coelogynepora hangoensis</i>	?	?	
<i>Coelogynepora brachystyla</i>	-	+	Karling, 1966a
<i>Coelogynepora tenuiformis</i>	+	-	Karling, 1966a, c
<i>Coelogynepora axi</i>	+	-	Sopott, 1972
<i>Coelogynepora distortifolia</i>	+	-?	"
<i>Coelogynepora solifer</i>	-	-	"
<i>Coelogynepora gallica</i>	{ + + }	-	Sopott-Ehlers, 1976
<i>Coelogynepora forcipis</i>	-	+	"
<i>Coelogynepora coniuncta</i>	+	+	Tajika, 1978
<i>Coelogynepora birostrata</i>	+	+	"
<i>Coelogynepora falcaria</i>	+	-	Ax u. Sopott-Ehlers, 1979
<i>Coelogynepora frondifera</i>	?	?	
<i>Coelogynepora cochleare</i>	+	+?	Ax u. Sopott-Ehlers, 1979
<i>Coelogynepora scalpri</i>	+	+	"
<i>Coelogynepora nodosa</i>	-	-	"
<i>Coelogynepora steinboeckii</i>	+	-	Sopott-Ehlers, 1980
<i>Coelogynepora hamulis</i>	+	-	"
<i>Coelogynepora alata</i>	+	-	Tajika, 1981
<i>Invenusta aestus</i>	+	+	Sopott-Ehlers, 1976
<i>Invenusta paracnida</i>	+	+	Karling, 1966a, c; Sopott-Ehlers, 1976
<i>Vannuccia martae</i>	+	+?	Marcus, 1948
<i>Vannuccia talea</i>	+	+	Marcus, 1954
<i>Vannuccia umbilica</i>	?	?	
<i>Vannuccia hastata</i>	+	+	Ax u. Ax, 1974
<i>Vannuccia tripapillosa</i>	+	+	Tajika, 1977
<i>Vannuccia rotunduncinata</i>	-	+	Ax u. Sopott-Ehlers, 1979
<i>Vannuccia campana</i>	-?	+	Ehlers u. Ehlers, 1980
<i>Vannuccia hirutai</i>	+	+	Tajika, 1981
<i>Ezona pinnigera</i>	-	+	Tajika, 1980
<i>Ezona habomaiensis</i>	-	+	"
<i>Carenscoilia biforamen</i>	+	-	Sopott, 1972
<i>Carenscoilia bidentata</i>	+	-	"
<i>Carenscoilia monostyla</i>	-	-	Ax u. Ax, 1974
<i>Cirrifera cirrifera</i>	+	-	Sopott, 1972
<i>Cirrifera dumosa</i>	+	-	"
<i>Cirrifera boletiformae</i>	+	-	"
<i>Cirrifera aculeata</i>	+	-	Karling, 1958

Diese sind von Meixner (1938, S. 22–23) bei *Coelogyropora gigantea* als Schlauchdrüsen bezeichnet, bei *C. tenuis* als Gallertdrüsen. In Betracht der eingehenden Morphologie sind die Strukturen verschieden je nach den Arten. Sie haben aber den oben erwähnten gleichen Grundaufbau und können daher durchaus für homologen gehalten werden. In dieser Hinsicht nennt Karling (1966c, S. 9) diese Strukturen zusammengenommen richtig „Paracnid“. Die Paracniden sind unter den Hautmuskelschlauch eingesenkt und liegen meistens auf beiden Körperseiten verstreut. Bei den von uns untersuchten Materialien und *Vannuccia talea* sind sie kaum auf der Ventralseite sowie der medianen Dorsalseite. Bei einigen Arten sind sie über den ganzen Körper verteilt (z.B. *Coelogyropora gynocotyla*, *C. scalpri*, *C. steinboeckii*, *C. hamulis*, *Cirriferia cirriferia* und *C. boletiformae*).

Die anderen Hautdrüsen sind wassertropfenförmige oder birnförmige Rhammitendrüsen, die gewöhnlich mit eosinophilen Rhammiten (Name nach Meixner, 1938, S. 23; Hyman, 1951 S. 68) dicht angefüllt sind (Abb. 1 D). Ein wandständiger Kern liegt auf dem Boden jeder Drüsenzelle. Cytoplasma ist schwierig zu finden. Die Rhammitendrüsen liegen ebenso wie Paracniden unter dem Hautmuskelschlauch und ragen nur teils durch das Epithel nach außen hervor. Hinsichtlich ihres Aufbaus sind keine auffallende Unterschiede zwischen verschiedenen Arten. Die Drüsen stehen auf beiden Körperseiten und am Hinterende des Tieres dicht, aber kaum auf der Ventralseite sowie der medianen Dorsalseite. Auf der Dorsalseite des Vorderkörpers liegen sie bisweilen den Kopfdarm entlang angeordnet, selten lateral vor dem Gehirn (z.B. bei *Vannuccia tripapillosa*, *Invenusta paracnida* Abb. 1. F, rha). Nach Ehlers u. Ehlers (1980) hat *Vannuccia campana* die Drüsen in allen Körperregionen.

Echte Rhabditen sind bei den Coelogyroporiden nicht mitgeteilt. Marcus (1948, S. 157) hat im Deckepithel der Hinterhälfte des praecerebralen Vorderkörpers bei *Vannuccia martae* basophile Rhabdoiden entdeckt. Diese entsprechen möglicherweise den echten Rhabditen.

Das Frontalorgan ist bei den folgenden Arten bekannt: *Coelogyropora brachystyla*, *C. conivincta*, *C. birostrata*, *C. alata*, *Invenusta paracnida*, *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai*, *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis*. Das Organ verbreitert sich lateral kurz hinter das Gehirn und verläuft als schmaler Strang ventral davon. Schließlich mündet es in eine kleine Grube an der Ventralseite kurz hinter der Körperspitze aus (Abb. 2 B, fo). Das Sekret ist cyanophil anzufärben; bei *Vannuccia tripapillosa* wird außerdem eosinophiles Sekret gerade vor der Ausmündungsgrube des Organs ergossen. Diese Mündungsweise erinnert an diejenige bei den mehreren Otoplaniden. Ferner bei *Vannuccia tripapillosa* sind viele Stäbchen in der Grube beobachtet worden. Andererseits fehlt dieses Organ bei *Coelogyropora gynocotyla* (nach Sopott, 1972, S. 21), *C. falcaria* und *Vannuccia talea*, solange ein Vergleich in Originalabbildungen des Vorderkörpers angestellt wird.

Ax u. Ax (1974) beobachteten bei *Carenscoilia monostyla* gewisse Drüsen, die vor und hinter dem Gehirn liegen und dichte Klumpen spindelförmiger Sekrete ent-

halten. Sie bezeichneten diese Drüsen damit als Rhammitendrüsen; in der Lagebeziehung scheinen mir diese eine Art Frontalorgan.

Anmerkung

Als einem Schlüssel zur Verwandtschaftsbeziehung der Coelognoporidae können wir der Verbreitung dieser zweierlei Hautdrüsen eine große Bedeutung beimessen. In erster Linie kann man die weitgehende Verbreitung der Paracniden für ein konservatives Merkmal der Familie halten. In dieser Beziehung kann das Fehlen der Paracniden bei den Vertretern von *Ezonia* meines Erachtens als eine sekundäre Reduktion interpretiert werden, denn die vier Gattungen (*Coelognopora*, *Invenusta*, *Carenscoilia* und *Cirrifera*), die relativ niedrige Organisation haben (cf. S. 54), sind auch mit den Paracniden versehen.

Die Rhammitendrüsen sind andererseits ohne Zweifel bei *Invenusta*, *Vannuccia* und *Ezonia* kennzeichnend. Sie lassen sich auch bei den Vertretern — aber nicht alle — von *Coelognopora* beobachten. Bei *Carenscoilia* und *Cirrifera* sind jedoch derzeit die betreffenden Drüsen nicht bestätigt. Diese zwei Gattungen können gleichfalls durch den Mangel von Bursalorgan gekennzeichnet werden (cf. S. 43). In den beiden Gattungen kommen diese zweierlei Merkmale (Rhammitendrüsen und Bursalorgan) in Korrelation zueinander. Meiner Auffassung nach ist die Verbreitungsdifferenz der Rhammitendrüsen auf zwei verschiedene Verwandtschaftslinien zurückzuführen. Die Verbreitung der Drüsen mag zwei Claden (nach Simpson, 1961, S. 125) innerhalb der Coelognoporidae zeigen.

5. Haftorgane

Wie bei mehreren interstitiellen Arten sind die Coelognoporiden mit Haftorganen besetzt. Sie machen wahrscheinlich in der Hinsicht keine Ausnahme, trotzdem bei einigen Coelognoporiden nichts darüber beschrieben ist.

Die Organe bestehen ebenso wie bei den Otoplaniden (Ax, 1956a) aus spezialisierten Zellen des Deckepithels, den sog. Haftpapillen und den mehr oder minder tief unter dem Hautmuskelschlauch gelegenen Klebdrüsen (Abb. 2 C D, ho).

Die Haftpapillen sind bei den meisten Arten 2–4 μm hoch, niedrig bei *Ezonia habomaiensis* von 1.5 μm Höhe und am höchsten bei *Coelognopora alata* von 7 μm . Die Haftzellen sind natürlich abgeflacht und zeigen sich an Schnittserien polsterförmig. Bewimperung ist daran nicht vorhanden. Die Zellen liegen meistens in gleicher Höhe wie die normalen Epithelzellen, bei *Coelognopora alata* fallen sie etwas nach innen herein.

Die Klebdrüsen zeichnen sich andererseits im Parenchym durch ihre schwarze Anfärbung ab. Sie stehen direkt oder durch ihre schmale Äste mit Haftpapillen in Verbindung.

Mehrere Haftzellen schließen sich zu einem Haftfeld zusammen. Das Feld besteht zum Beispiel bei *Vannuccia tripapillosa* aus einem Dutzend Haftzellen, bei meiner Probe von *Invenusta paracnida* aus etwa vierzig.

Die Haftfelder liegen auf den Körperseiten verstreut, aber sie mangeln in der Pharynxregion. Bei *Vannuccia talea* sind sie in zwei unregelmäßigen Längsreihen

angeordnet, sie lagen z.B. bei *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* und *Coelogygnopora coniuncta* zickzack. Bei jeder Art ist der Hinterkörper besonders auf beiden Seiten caudal des Kopulationsorgans mit vielen Haftorganen versehen. Außerdem werden zwei kurze parallele Längsreihen der Haftorgane an der Ventralseite nahe dem Gehirn bei den folgenden Arten beobachtet: *Coelogygnopora coniuncta*, *C. scalpri*, *C. alata*, *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai*, *Invenusta paracnida*, *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis*. Die Haftorgane umringen daher bei diesen Arten den ganzen Körper.

Eine auffallende Entstehung der Haftorgane kann auch bei den Coelogygnoporiden zusammen mit dem längeren Körper als eine Anpassungsfähigkeit im interstitiellen Lebensraum interpretiert werden.

6. Darmtrakt

Lage des Pharynx. Der Pharynx der Coelogygnoporiden ist als krausenförmig oder kragenförmig oder zylinderförmig verschiedentlich gestaltet und auf jeden Fall ein Plicatus-Typus. Bei einer großen Zahl Arten liegt er am Anfang des letzten Drittels oder Viertels des Körpers. Nach Den Hartog (1964, S. 29) hat *Coelogygnopora schulzii* diesen im letzten Körperfünftel. Die Richtung des Pharynxkörpers in der Pharyngealtasche ist nicht konstant je nach den Arten. Die Pharynges sind dadurch in drei Gruppen unterzuteilen:

1) der Pharynx parallel zur Körperlängsachse bei *Coelogygnopora axi*, *C. solifer*, *Invenusta paracnida* (meine Proben), *Vannuccia tripapillosa* (Abb. 3) und *V. hirutai*,

2) der Pharynx in ventrocaudaler Richtung bei *Coelogygnopora coniuncta*, *C. birostrata*, *C. alata*, *Vannuccia martae*, *Ezona pinnigera*, *E. habomaiensis* und *Carenscoilia monostyla*,

3) der Pharynx in dorsoventraler Richtung bei *Coelogygnopora gigantea*, *C. forcipis*, *Vannuccia talea* und *Cirrifera cirrifera*.

Aufbau des Pharynxkörpers (cf. Abb. 3). Das Pharynxepithel ist sehr dünn, z.B. bei von mir untersuchten Arten unter $1\ \mu\text{m}$ dick. Kerne des Epithels sind bei darüber beschriebenen Arten ausnahmslos unter die Muskulatur eingesenkt. Der Pharynxkörper ist mit einer 3–5 μm hohen, einheitlichen Bewimperung besetzt. Diese ist so hoch auf der Innenseite wie auf der Außenseite. Bei den meisten Arten läßt sich Bewimperung am Distalende des Pharynxkörpers nicht bestätigen. *Coelogygnopora brachystyla* (?), *Vannuccia hirutai* und *Ezona pinnigera* haben aber außerdem kürzere, spärliche Wimpern am Distalende.

Die Pharynxmuskulatur zeigt bei allen Coelogygnoporiden gleiche Verhältnisse. Sie besteht stets aus den folgenden Schichten:

- äußere Längsmuskeln
- äußere Ringmuskeln
- Radiärmuskeln
- innere Ringmuskeln
- innere Längsmuskeln

Im allgemeinen sind die Ringmuskelfasern selbst dicker als die Längsfasern und zwar die inneren Ringfasern ferner etwas dicker als die äußeren Ringfasern, z.B. bei *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis*. Gegenüber den zweierlei äußeren einschichtigen Muskelfasern und den inneren Längsmuskeln bilden die inneren Ringmuskeln eine sehr dicke Schicht. Die Muskulatur wird am Distalende des Pharynxkörpers spärlich. Der Pharynxkörper ist in seinem Hauptteil mit den Radiärmuskeln versehen; diese sind aber selten im Proximalteil des Pharynx. Die Pharynxbasis ist mit Retraktoren (ret) ausgestattet, die sich bis zum Hautmuskelschlauch ziehen. Diese Retraktoren habe ich bei *Coelogyndopora birostrata*, *Vannuccia tripapillosa*, *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis* beobachtet.

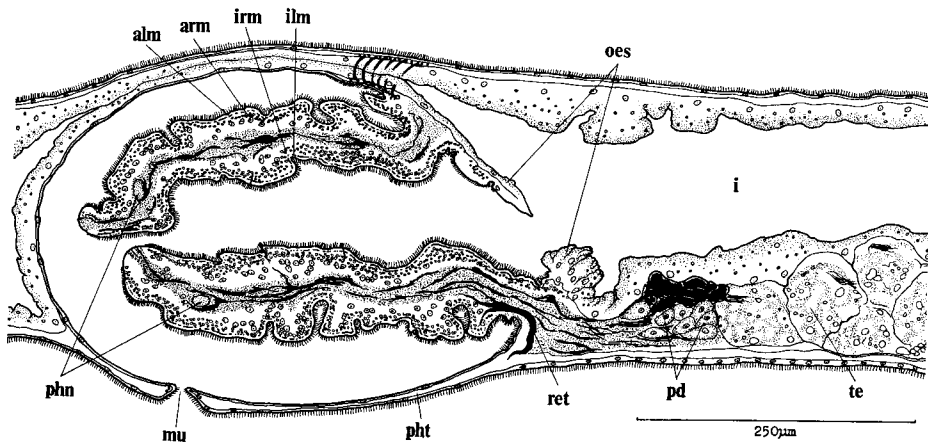


Abb. 3. *Vannuccia tripapillosa* Tajika, 1977. Sagittalschnitt der Pharynxregion. (nach Tajika, 1977).

Ein großer Pharynxringnerv (phn) kann in der Mitte zwischen den inneren und äußeren Muskelschichten bestätigt werden. Er ist in den meisten Fällen im distalen Drittel oder Viertel des Pharynxkörpers lokalisiert. Bei *Vannuccia tripapillosa* entfernt er sich relativ weit (im distalen Viertel), er liegt andererseits bei *Ezona habomaiensis* im Mittelteil.

Der Ösophagus (oes) existiert am Proximalende des Pharynxkörpers. Er ist in eine Ringfalte z.B. bei *Coelogyndopora conivincta*, *C. birostrata*, *Vannuccia tripapillosa* und *Ezona pinnigera* umgebildet, oder in einen kurzen Kanal bei *Vannuccia hirutai* und *Invenusta paracnida* (meine Proben). Karling (1966a, S. 496) beobachtet den "membraneous" Ösophagus bei *Coelogyndopora brachystyla*. Wie es bereits von Marcus (1948, S. 158) bei *Vannuccia martae* erklärt ist, trägt das Epithel des Ösophagus intraepitheliale Kerne und fehlt Wimperung zum Unterschied von dem Pharynxepithel. Der Ösophagus ist dennoch mit Muskeln gefüttert.

Auch bei den Coelogyndoporidae sind extrapharyngeale Drüsen (pd) entwickelt.

Sie sind in den meisten Fällen rostral sowie caudal vom Pharynx zwischen Seitendivertikeln des Darms vorhanden. Bei *Invenusta paracnida*, *Vannuccia tripapillosa* und *V. hirutai* liegen sie selten im postpharyngealen Körperabschnitt. Das steht vermutlich in Korrelation zur Richtung des Pharynxkörpers. Sekrete der Drüsen lassen sich teils eosinophil, teils cyanophil anfärben. Die eosinophilen Sekrete sind fein granuliert; die cyanophilen zeigen sich dagegen amorph. Diese Sekrete werden durch den Mittelteil zwischen den äußeren und inneren Muskelschichten nach distal des Pharynxkörpers transportiert. Dabei verlaufen die cyanophilen Sekrete bei den meisten Arten außerhalb der eosinophilen. Schließlich werden sie am Distalende des Pharynxkörpers nach außen abgesondert; bei *Vannuccia tripapillosa* und *Invenusta paracnida* münden sie außerdem unterwegs ins innere Pharynxlumen aus.

Die Pharyngealtasche (pht) ist nicht immer geräumig genug zu Einsetzung des Pharynxkörpers. Bei *Invenusta paracnida* (meine Proben) und *Ezonia habomaiensis* ist sie verhältnismäßig klein, infolgedessen ist der Pharynx mehr oder weniger in der Tasche zusammengefaltet. Das Epithel der Tasche ist unbewimpert und hat intraepitheliale Kerne.

Die Mundöffnung (mu) entsteht ventral nur in der Hinterhälfte der Pharyngealtasche.

Der ganze Körper aller Coelogynoporiden ist von einem Darmkanal durchzogen, der keinen Darmafter hat. Der Kanal legt sich auf die übrigen Organsysteme an und krümmt sich an dem Gehirn, dem Pharynx und den Atrialorganen nach dorsal. Ich komme hier auf den Kanal ausschließlich des praecerebralen Darmabschnittes zu sprechen, der später dargestellt wird.

Ebenso wie bei den Otoplaniden läßt sich der Darmkanal in drei Teile unterteilen, d.h. eine praepharyngeale, eine suprAPHARYNGEALe und eine postpharyngeale Region. Die prae- und postpharyngealen Darmabschnitte sind sehr geräumig und stehen miteinander durch den schmaleren suprAPHARYNGEALen Darmabschnitt in Verbindung, der dorsomedial über den Pharynx verläuft.

Der Darmkanal ist abgesehen vom suprAPHARYNGEALen Darmabschnitt mehr oder weniger mit manchen Seitendivertikeln versehen (Abb. 2 A D, sd). *Vannuccia martae* zeigt aber ausnahmsweise keine lobuläre Differenzierung vom Darmkanal (nach Marcus, 1948, S. 158). Zwischen den hintereinanderliegenden Seitendivertikeln ziehen in den meisten Fällen die dorsoventralen Körpermuskeln (Abb. 2 C, km). Wir können damit ohne Schwierigkeiten Steinböcks Annahme (1924b, S. 497) verstehen, daß die Darmdivertikel von der Ausbildung der Körpermuskulatur abhängig sind. Leider beschreibt Marcus (l. c.) aber nichts über Körpermuskeln bei der betreffenden divertikelfehlenden Art.

Das Epithel des Darmkanals ist bei den Coelogynoporiden unbewimpert, mit einschichtigen Zellen gegliedert; dort lassen sich zwei Zelltypen, die Verdauungszellen und die Darmdrüsenzellen (Minot'sche Zellen), unterscheiden. Die Verdauungszellen sind kolbenförmig oder zylinderförmig und enthalten mehr oder weniger an Größe verschiedene Körnchen. Die Höhe dieser Zellen bietet meistens keine

auffallende Differenz zwischen der Ventralseite und der Dorsalseite des Darmkanals, ferner auch zwischen dem Hauptkanal und den Seitendivertikeln. Aber normalerweise sind die Zellen verhältnismäßig niedrig in den suprpharyngealen und supraatrialen Darmabschnitten, wo außerdem die oben erwähnten Körnchen mangeln. Bei *Vannuccia hirutai* beobachtete ich sehr hohe Zellen teilweise rings des Eingangs zum Darmkanal. Die Darmdrüsenzellen sind andererseits mit relativ großen Körnchen dicht angefüllt, die auf fast alle Fälle eosinophil angefärbt werden, bei *Ezona pinnigera* jedoch ausnahmsweise cyanophil. Diese Drüsenzellen liegen im Darmkanal verstreut, in der Hinterhälfte des praepharyngealen Darmabschnittes besonders dicht. Auf jeden Fall sind die Zellgrenzen des Darmepithels deutlich erkennbar, während sie aber bei *Coelogyndopora alata* und *Vannuccia tripapillosa* unklar sind.

Eine Darmmuskulatur ist bei einigen Arten entwickelt; ich fand selten ringförmig verlaufende, zarte Muskeln am Darmkanal bei *Coelogyndopora coniuncta* und *C. birostrata*.

Eine Gruppe von Sphinktermuskeln umgibt den suprpharyngealen Darmabschnitt (Abb. 3). Ich habe bereits diese bei *Vannuccia tripapillosa*, *Coelogyndopora coniuncta*, *C. birostrata*, *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis* beobachtet. *Invenusta paracnida*, *Coelogyndopora alata* und *Vannuccia hirutai* besitzen auch einige nebeneinander verlaufende Ringmuskeln.

Hier muß man eine besondere Entstehung der Darmsphinktere bei *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis* hervorheben (cf. Tajika, 1980). Bei diesen Arten wird der mediane Hauptdarmkanal jeweils zwischen den Seitendivertikeln von einem starken Ringmuskel umschlossen; infolgedessen wird eine pseudometamere Anordnung der Ringmuskeln um den ganzen Darmkanal nachgewiesen. Diese starken Ringmuskeln sind in den Coelogyndoporidae abgesehen von den *Ezona*-Arten unbekannt und leiten sich meines Erachtens vermutlich bei *Ezona* von den zwischen den Seitendivertikeln liegenden Körpermuskeln ab. Sie sind mit einem Muskelring bei den einigen Macrostomiden (z.B. bei *Myozona* und *Myozonaria*; Marcus, 1949; Ax, 1956b; Rieger, 1971) zu vergleichen.

Man vermutet zweierlei Funktionen dieser Muskelringe: eine mechanische Zerkleinerung von Nahrungskörpern bei *Myozona* (Marcus, 1949, S. 19; Marcus u. Marcus, 1951, S. 5; Ax, 1956b, S. 257) oder eine Erleichterung des gerichteten Transports von Nahrungspartikeln bei *Myozonaria* (Rieger, 1971, S. 293). Die pseudometamere Anordnung der Muskelringe zeigt, daß diese bei *Ezona* wahrscheinlich einer Ortsregulierung von Nahrungskörpern dienen, wie bei *Myozonaria*.

Wir können als Kopfdarm einen praecerebralen Darmabschnitt kennzeichnen, der besonders vom übrigen Darmkanal differenziert ist. Innerhalb der Coelogyndoporidae existiert der Kopfdarm gewöhnlich, aber bekanntlich nehmen sich *Coelogyndopora hamulis* (nach Sopott-Ehlers, 1980, S. 161) und *Vannuccia martae* (nach Marcus, 1948, S. 158) aus.

Er ist normalerweise ungezweigt und erstreckt sich kolbenartig meistens nach vorn über das Gehirn hinaus bis ins Vorderende des Körpers (Abb. 1 F; 2 B, k). Ich

habe bei einem Exemplar von *Vannuccia hirutai* eine kurze Abspaltung im Vorder- teil des Kopfdarms beobachtet, diese Spaltung ist sehr selten in der Familie. Bei *Coelogynepora schulzii* (nach Ax, 1957, S. 392) und *Carenscoilia monostyla* ragt der Kopfdarm vor das Gehirn nur ein wenig über.

Der Kopfdarm ist in der ganzen Ausdehnung vom Gehirn bei den meisten darüber beschriebenen Arten mit einer zellulären Struktur angefüllt und bildet keinen Hohlraum, der zum Darmlumen führt. Bei *Coelogynepora gynocotyla* (nach Sopott, 1972, S. 21, Abb. 6) verhält sich es etwas anders: das Darmlumen reicht über das Gehirn bis kurz vor die Statocyste, dorthin nach vorn ist der Kopfdarm ausgebildet.

Die Ausbildungszellen des Kopfdarms sind mehr oder weniger vakuolisiert und werden dadurch als ein entodermals chordoides Gewebe (nach Ax, 1957, 1966a, b) charakterisiert. Die großen Kerne sind rundlich bis oval. Die Cytoplasmen sind locker und enthalten keine Nahrungstropfen zum Unterschied vom normalen Darmepithel. Interessanterweise ist bei *Coelogynepora schulzii* (nach Ax, 1957, S. 392) eine Übergangszelle des chordoides Gewebes bekannt, die noch wenige Nahrungstropfen besitzt. Leicht abweichend sind bei *Coelogynepora coniuncta* und *C. birostrata* sehr feine, eosinophile Körnchen in den Cytoplasmen nachgewiesen. Die Kopfdarmzellen sind meistens zusammengelegt angeordnet. Die Zellgrenzen sind im chordoiden Gewebe von *Coelogynepora schulzii* und *C. gynocotyla* (nach Sopott, 1972, S. 21) genug zu finden. Sie sind aber nicht immer deutlich erkennbar, z.B. bei *Coelogynepora coniuncta*, *C. birostrata*, *Invenusta paraenida* (meine Proben), *Vannuccia tripapillosa* u.s.w. Bei *Coelogynepora coniuncta*, *C. birostrata*, *C. alata* und *Ezonia pinnigera* ist eine Grenzmembrane des Kopfdarms bestätigt, die sich an diejenige des Darmkanals anschließt. Der chordoide Kopfdarm ist bei *Vannuccia talea* hervorstechend, da das Gewebe nach Marcus (1954, S. 470) weiter bis hinter das Gehirn ausdehnt. Solche Ausdehnung ist auch bei *Vannuccia hastata* gleichfalls von Ax u. Ax (1974, S. 18) beobachtet worden. Der Kopfdarm ist an der Übergangsstelle zum Darmkanal bei den folgenden Arten mit Sphinkteren umgeben: *Coelogynepora coniuncta*, *C. birostrata*, *C. alata*, *Vannuccia hirutai* und *Ezonia habomaiensis*.

Den chordoiden Kopfdarm kennen wir nicht nur bei den Coelogyneporidae, sondern auch bei den Monocelididae, den Otoplanidae, den Nematoplanidae und den Polystyliphoridae. Hauptsächlich dient dieser mit Sicherheit als ein Stützorgan in Anpassung an die speziellen Lebensbedingungen im Sandlückensystem (nach Ax, 1957; gleiche Ansicht von Marcus u. Marcus, 1951, S. 8; Steinböck, 1958, S. 166; Reisinger, 1961, S. 47). Gedenken wir des kurzen Kopfdarms bei *Coelogynepora schulzii* und *Carenscoilia monostyla*, mag dieser auch zum Schutz des Gehirns fungieren. Auf jeden Fall sind wohl diese Funktionen durch eine Differenzierung des Kopfdarms vom Darmkanal mit Verdauungsfunktion sekundär entstanden. In dieser Beziehung werfen Ax. u. Ax (1969) eine phylogenetische Bedeutung des chordoides Gewebes (besonders Chorda intestinalis) in die Diskussion.

7. Exkretionsorgane

Über das Exkretionssystem der Coelognoporidae sind keine eingehende Untersuchungen angestellt. Ich für meine Person habe weder bei Lebendbeobachtung noch am Schnittmaterial das System verfolgt.

Ax. u. Sopott- Ehlers (1979) bestätigten sicherlich Gänge der Protonephridien bei *Coelognopora cochleare*.

Karling (1966a) gab bei seinem Material von *Invenusta paracnida* ein problematisches System von Tübchen an, die den Blutgefäßen ähnlich sind. Nach dem gleichen Verfasser (Privatmitteilung) ist das System seitwärts vor dem Pharynx deutlich erkennbar. Die eingehende Besprechung des Systems ist bis heute nicht geführt. Ich konnte noch bei meinen Proben dieser Art das betreffende System nicht entdecken.

8. Nervensystem

Das ovale Gehirn befindet sich im Vorderkörper. In den meisten Fällen ist es ungefähr nach ventral verlagert. Das Innere ist mit Fasersubstanz angefüllt; die meisten Zellkerne liegen in der Randzone. Das Ganze ist von einer eigenen, dünnen Kapsel umgeben. Unmittelbar vor dem Gehirn ist eine Statocyste lokalisiert; die beiden Organe zeigen eine enge Relation zueinander.

Hinsichtlich des Nervensystems haben wir sonst nur ungenügende Kenntnisse. Ich habe das System nicht eingehend untersucht. Bei den von mir behandelten Arten läßt sich noch ein Paar ventrale Längsnerven beobachten, die am Hinterende des Körpers miteinander in Verbindung stehen.

9. Sinnesorgane

Hier werden als Sinnesorgane Tastborsten, Sehkolben und Statosyste dargestellt. Bei den Coelognoporiden sind derzeit Augen oder dergleichen unbekannt.

Die Arten haben am Vorderende des Körpers mehr oder weniger auffällige Tastborsten (Abb. 1 F, ta). Eine einzige Ausnahme macht *Vannuccia martae*. Die Borsten entstehen einzeln und formen keine Borstenbündel. Sie sind im allgemeinen länger und zwar dichter an beiden Ecken des Vorderendes als am zentralen Vorderende. Einzelne Borsten wachsen auch mehr oder weniger an beiden Körperseiten, z.B. bei *Coelognopora biarmata*, *C. gynocotyla*, *Carenscoilia biforamen*, *C. bidentata*, *Cirrifera cirrifera*, *Vannuccia campana*, *Ezona habomaiensis* u.s.w. Bei *Vannuccia campana* werden auch Tastilien am Hinterende des Körpers beobachtet (Ehlers u. Ehlers, 1980).

Vorn oben in der Gehirnkapsel ist bisweilen eine hantelförmige Struktur zu finden, die auch mit Fasersubstanz gefüllt ist, wie das Gehirn. Diese Struktur wird bei *Coelognopora coniuncta*, *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* und *Invenusta paracnida* (Abb. 2 B, c) bestätigt. Sie entspricht hinsichtlich der Lagebeziehung Sehkolben bei den Otoplaniden.

Die Statocyste ist stets vor dem Gehirn vorhanden (Abb. 1 B, sta). Bei Lebendbeobachtung entfernt sie sich etwas davon; an Schnittserien liegt sie aber

meistens unmittelbar vorn oder ventral am Gehirn an (Abb. 2 B). Die Statocyste setzt sich aus einem Statolith und einigen Lithocyten zusammen (Abb. 1 E). Das Statolith ist konstant an Zahl auch bei jeder Art und weist tatsächlich beim Leben einen etwa seckseckigen Umriß auf, wie es schon von Steinböck (1924b) bei *Coelogynopora biarmata* und *C. gynocotyla* beobachtet wurde. Die Zahl der Lithocyten ist andererseits variabel ein bis drei Paare je nach den Arten. Die meisten Arten besitzen zwei Paar Lithocyten (Tab. 3).

Tab. 3. Zahl der Lithocyten bei den Coelogyoporiden

Zahl	Arten
1 Paar	<i>Coelogynopora tenuis</i> (nach Meixner, 1938, S. 7)
2 Paare	<i>Coelogynopora alata</i> <i>Coelogynopora brachystyla</i> <i>Coelogynopora coniuncta</i> <i>Coelogynopora birostrata</i> <i>Invenusta paracnida</i> <i>Vannuccia tripapillosa</i> <i>Vannuccia hirutai</i> <i>Carenscoilia monostyla</i>
3 Paare u. darüber ?	<i>Coelogynopora biarmata</i> (nach Meixner, l.c.) <i>Ezona pinnigera</i> <i>Ezona habomaiensis</i>

10. Geschlechtsorgane

a. Hoden und Vasa deferentia

Wie bei der Mehrzahl der verwandten Proseriata-Familien sind die Hoden der Coelogyoporidae ausnahmslos als zahlreiche serial angeordnete Follikel ausgebildet; diese enthalten männliche Geschlechtszelle, die in verschiedenen Stadien von Spermatogenese stehen. Die Zahl der Hodenfollikel, die bis heute nicht genau aufgezählt ist, überschreitet wenigstens einige Dutzende bei von mir untersuchten Arten. Die Follikel sind selbst dabei variabel an Größe je nach Individuen und liegen an Quetschpräparaten rautenförmig aneinander.

Die Hodenfollikel sind stets in der Medianlinie des praepharyngealen Körperabschnittes vorhanden (Abb. 1 B, te) und bilden einen unpaaren ununterbrochenen Hodenstrang auf der Ventralseite des Darmkanals. In Querschnitten befinden sie sich meistens mehrfach dichtgedrängt gerade unter dem Darmkanal. Der Hodenstrang beginnt weit hinter dem Gehirn und endet vor den Germarien oder dazwischen. Er besetzt drei Fünftel bis drei Viertel des praepharyngealen Körpers.

Die ventromediane Anordnung der Hodenfollikel ist ein Grundzug aller Coelogyoporiden. Ein wenig abweichend von diesem Grundzug zeigen meine mehreren größeren Proben von *Invenusta paracnida* eine unregelmäßige Ausdehnung der Hodenfollikel, nämlich liegen diese nicht nur ventromedial des Körpers, sondern

dehnen sich auch zwischen den Seitendivertikeln des Darmkanals bis zu den Körperseiten aus (Abb. 2 C, te). Ich interpretiere diese extreme Ausdehnung als eine überschüssige Entwicklung im Verhältnis zur Körpergröße.

Eine sehr dünnwandige Tunica propria habe ich um die Hodenfollikel bei *Coelogygnopora birostrata* und *Vannuccia tripapillosa* gefunden, gleichfalls auch bei einigen Exemplaren von *Coelogygnopora coniuncta*. Sie ist tatsächlich bei den anderen Arten undeutlich.

Ventromedial des Hodenstrangs verläuft ein unpaares Vas deferens nach caudal (Abb. 2 C, vd), wie es bereits von Steinböck (1924b) bei *Coelogygnopora bresslawi*, *C. biarmata* und *C. gynocotyla* bestätigt ist. Die Unpaarigkeit des Vas deferens entspricht natürlich derjenigen des Hodenstrangs. Nach meinen Beobachtungen liegt das Vas deferens je nach den Orten in den Lücken der Hodenfollikel oder zwischen dem Hodenstrang und dem Hautmuskelschlauch. Bei von mir untersuchten Arten erscheint es direkt mit den Hodenfollikeln in Verbindung; dort sind keine Vasa efferentia unterscheidbar. Bei *Coelogygnopora birostrata* habe ich stellenweise Spermaströmungen zum Vas deferens gefunden. Die Wandung des Vas deferens ist sehr dünn und muskellos. Bewimperung ist nicht festgestellt. Ein wenig vor oder zwischen den Germarien zweigt das Vas deferens sich in beide paarige Vasa deferentia ab.

Diese durchlaufen beide ventrolateral der Pharyngealtasche, dann die ventralen Längsnerven entlang nach hinten. Sie sind anfänglich nur dünnwandig, wie das ventromediane Vas deferens, werden aber nach und nach im Hinterteil mit Ringmuskeln ausgestattet. Schließlich stehen sie mit den Samenblasen in Verbindung; die Muskeln der Vasa werden in diejenigen der Samenblasen zusammengewickelt.

Bei den Coelogygnoporiden können zwei Weisen, wie sich die paarigen Vasa deferentia mit der Vesicula seminalis verbinden, voneinander unterschieden werden. Eine davon ist, wie die Vasa deferentia voneinander getrennt in die Samenblasen einmünden (Abb. 4 B, C, E, F, H). Diese Weise ist bei der Mehrzahl der Coelogygnoporiden zu beweisen, z.B. für *Coelogygnopora bresslawi*, *C. biarmata*, *C. gynocotyla*, *C. coniuncta*, *C. birostrata*, *Invenusta paracnida*, *Cirrifera boletiformae*, *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* u.s.w. Diese Einmündungsweise steht doch mit Blasenverhältnissen der Vesicula seminalis nicht in Beziehung: während die Arten, wie z.B. *Cirrifera boletiformae* und *Vannuccia tripapillosa*, nur eine unpaare Samenblase tragen, haben *Coelogygnopora bresslawi* und *C. coniuncta* die paarigen Samenblasen.

Die andere Verbindungsweise bieten typisch *Vannuccia martae* und *V. campana* (Abb. 4 I, J). Bei diesen Arten mündet in die Samenblase ein gemeinsamer Kanal der Vasa deferentia, den Marcus (1948, S. 158) bei der ersteren Art als *duto eferente comum* bezeichnet. Leider stellt Marcus (l.c.) selbst nirgendanders den bestimmten Verlauf der Vasa deferentia dar. Bei *Vannuccia campana* vereinigen sich die paarigen Vasa deferentia zu einem sehr kurzen Kanal; vor der Vereinigung schwillt jedes von beiden zu einer falschen Samenblase an (Ehlers u. Ehlers, 1980).

In dieser Beziehung gehören *Vannuccia rotundouncinata*, *Ezona pinnigera* (Abb. 4 K) und *E. habomaiensis* hinsichtlich der Verbindungsweise zur gleichen Kategorie wie *Vannuccia campana*.

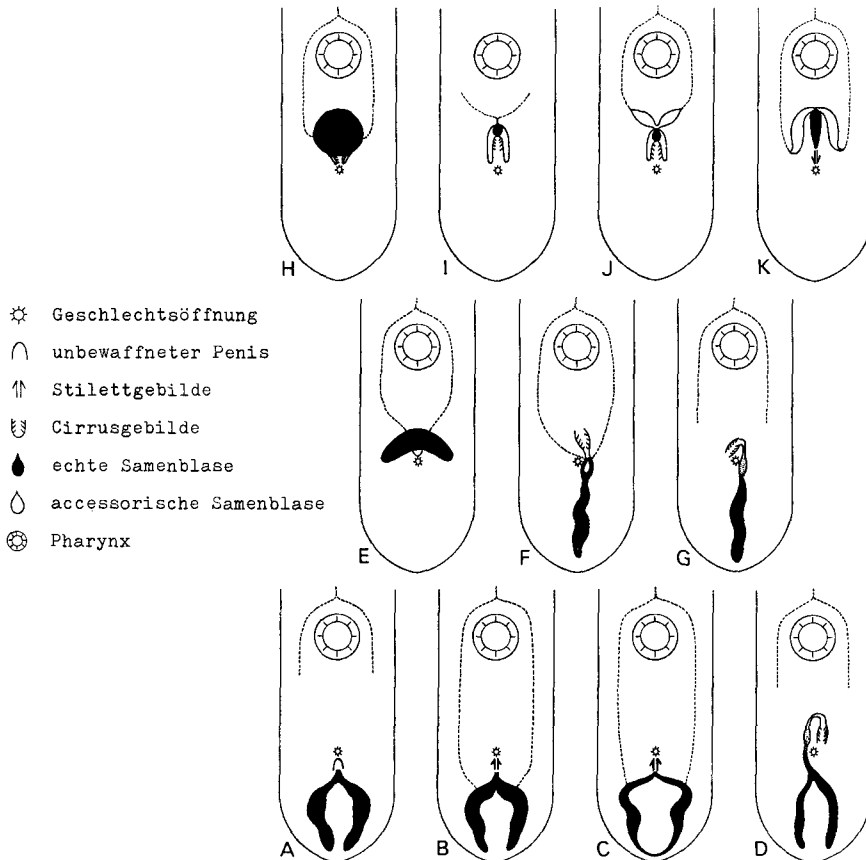


Abb. 4. Verschiedene Organisationsschemata des männlichen Kopulationsorgans bei den Coelogyneporidae (gestrichelte Linie: Vasa deferentia). A. *Coelogynepora gynocotyla*, *Invenusta aestus*, B. Meiste *Coelogynepora*-Arten, alle *Carenscoilia*-Arten. C. *Coelogynepora coniuncta*. D. *Cirrifera cirrifera*, *Cirrifera aculeata*. E. *Invenusta paracnida*. F. *Cirrifera boletiformae*. G. *Cirrifera dumosa*. H. *Vannuccia hirutai*, *Vannuccia tripapillosa*. I. *Vannuccia martae*, *Vannuccia hastata*. J. *Vannuccia campana*, (*Vannuccia rotundouncinata*). K. *Ezona pinnigera*, *Ezona habomaiensis*.

Die Einmündungsstellen der Vasa deferentia in die Samenblasen sind verschieden je nach den Arten (Abb. 4). Sie liegen an der vorderen Ventralseite der Samenblase (z.B. bei *Coelogynepora coniuncta*) oder im oberen lateralen Teil

(z.B. bei *Vannuccia tripapillosa*) oder am Vorderende (z.B. bei *V. hastata*). Diese Differenzen stehen im Grunde mit der Organisation der Samenblasen im engen Zusammenhang (vgl. unten).

Anmerkung

Es handelt sich hier um die phylogenetische Evaluation der Weise, wie sich die Vasa deferentia mit der Vesicula seminalis verbinden. Bereits erkennen wir ihre voneinander getrennten Verbindungen mit derselben bei der nächstverwandten Familie, Monocelididae; z.B. bei einer primitiveren Gattung, *Archimonocelis* münden die zwei Vasa deferentia voneinander getrennt in die Samenblase ein, ob diese paarig ob unpaarig ist (nach Karling, 1966a, auch Tajika, 1981b).

Da ihre voneinander getrennten Verbindungen ferner innerhalb der Coelogynoporidae weitreichend geschehen, ist diese Verbindungsweise meines Erachtens ein primitiver Charakter. Damit läßt sich die andere Weise, wie sich die paarigen Vasa deferentia erst nach ihrer Vereinigung mit der Vesicula seminalis verbinden, für phylogenetisch abgeleitet von der oben erwähnten Weise halten. Diese Abwechslung der Verbindungsweise hängt andererseits bei der Familie nicht wenig mit der Lage der Samenblase zusammen (cf. S. 34).

b. Kopulationsorgan

Der Aufbau des männlichen Kopulationsorgans ist bei den Coelogynoporidae sehr variabel. Die Strukturen der Begattungsapparaturen sind besonders außerordentlich differenziert; sie liefern jene artspezifischen, taxonomisch wertvollen Kriterien, die auf fast alle Fälle bei sorgfältiger Beobachtung bereits an Quetschpräparaten eine sichere Identifizierung jeder einzelnen Art ermöglichen. Hier stelle ich verschiedene Elemente des Kopulationsorgans im einzelnen dar.

Das Kopulationsorgan wird bei den meisten Coelogynoporiden in drei relativ klar gegeneinander abgegrenzte Teile gegliedert: die Vesicula seminalis (Samenblase, Samenbehälter), die Vesicula granulorum (Kornsekretbehälter) und der Ductus ejaculatorius.

Spermien werden einmal auf alle Fälle in der Vesicula seminalis behalten, mit der alle Coelogynoporiden ausnahmslos versehen sind. In der Familie sind nun falsche und echte Samenblasen (Graff, 1904–08, S. 2221) voneinander unterscheidbar. Wir finden bei *Vannuccia rotundouncinata* und *V. campana* die falschen Samenblasen als Auftreibung der Vasa deferentia. Gleichfalls haben *Ezona pinnigera* und *E. habomaiensis* die paarigen Blasen ohne Eigenmuskulatur. Diese lassen sich daher auch als „falsch“ kennzeichnen, trotzdem sie wenigstens bei *Ezona pinnigera* konstante Lage und Gestalt haben. Alle Coelogynoporiden besitzen jedoch die echten Samenblasen, die durch seine Eigenmuskulatur und konstante Lage charakterisiert sind (Abb. 4).

Die echte Vesicula seminalis liegt bei vier Gattungen, *Coelogynopora*, *Invenusta*, *Carenscoilia* und *Cirrifera*, caudal von einer Geschlechtsöffnung. Bei den meisten Arten dieser Gattungen ist sie außerdem gepaart, während *Cirrifera*

boletiformae und *C. dumosa* nur eine unpaare Samenblase haben. Auf jeden Fall strecken sich die Samenblasen in schlanker Form beinahe bis zum Hinterende des Körpers. Sie schwellen doch besonders in der Mitte leicht an und sind mehr oder weniger geschlängelt. Ihr Hinterende läuft meistens spitz zu. Bei einem Exemplar von *Coelogynepora solifer* sind die paarigen äußeren Samenblasen durch eine schmale Brücke am Caudalende miteinander verbunden (Sopott, 1972, S. 35). Ich habe auch bei mehreren Exemplaren von *Coelogynepora coniuncta* und *C. birostrata* ein gleiches Phänomen festgestellt (Tajika, 1978, S. 312). *Cirrifera boletiformae* hat hinsichtlich der Vesicula seminalis eine hervorstechende Gestalt, da sich nach Sopott (1972, S. 54) die unpaare Samenblase cranial in zwei Arme aufspaltet, die sich kurz vor der Einmündung in die Begattungsapparatur wieder zu einem kurzen unpaaren Kanal vereinigen (Abb. 4 F). Die Samenblasen von *Invenusta paracnida* zeichnen sich unter diesen erwähnten Gattungen ab; sie sind sehr kurz, in verbreiteter Hufeisenform gestaltet und liegen bei meinen Beobachtungen vielmehr fast oberhalb der Geschlechtsöffnung.

Die Wandung dieser Samenblasen besteht aus einem dünnen, unbewimperten Epithel, das geplattete Kerne trägt. Natürlich ist das Epithel mit starken Ringmuskeln umgeben. Diese Muskelhülle läßt sich nicht immer auf den ganzen Blasen finden. Wie es Meixner (1938, S. 60) bei *Coelogynepora gigantea* und *C. schulzi* schon abbildete, ist die Muskelhülle bei einigen Arten auf die Vorderhälfte der Samenblasen beschränkt. Ich habe diese Beschränkung der Eigenmuskeln bei *Coelogynepora coniuncta*, *C. birostrata* und *C. alata* beobachtet, wovon die ersteren zwei Arten besonders eine klare Grenze der Muskelhülle in der Mitte der Blasen zeigen. Eine teilweise Bewimperung der Samenblasen ist ausnahmsweise bei meinen Proben von *Invenusta paracnida* rings um die Einmündungsstellen der Vasa deferentia zu bestätigen. Das Epithel der Blasen bei dieser Art ist ferner relativ hoch und voll Kornsekret.

Hingegen besitzen die *Vannuccia*- und *Ezona*-Arten die unpaare Samenblase rostral von der Geschlechtsöffnung. Die Blase von *Vannuccia* liegt in einem Cirrusbeutel und ist von dessen Eigenmuskulatur umschlossen. Sie kann daher als innere Samenblase (Graff, 1904–08, S. 2221) bezeichnet werden. Das ist bei *Vannuccia umbilica* nicht nachgewiesen worden. Es verhält sich etwas anders bei *Vannuccia rotundouncinata*; die Blase ist vom Cirrusbeutel getrennt, obgleich die beiden durch einen Ductus intervesicularis gebrückt sind. Bei *Vannuccia tripapillosa* und *V. hirutai* ist das unbewimperte Epithel der Blase höher und trägt ein wenig rundliche Kerne. Die Samenblase der *Ezona*-Arten ist gegenteils vielmehr rohrartig und bei Lebendbeobachtungen in anteroposteriorer Richtung gelegt. Das unbewimperte Epithel hat rundliche Kerne und ist an sich von Ringmuskeln umkleidet.

Anmerkung

Im Vergleich mit den verschiedenen Organisationen der Vesicula seminalis innerhalb der Familie (Abb. 4), können wir hinsichtlich der Blasenverhältnisse eine morphologische Abwandlungstendenz („Morphocline“ nach Maslin, 1952) finden.

Es handelt sich hier erstens um die Blasenverhältnisse von *Cirrifera*. Gegenüber den paarigen Samenblasen bei *C. cirrifera* und *C. aculeata* besitzen *C. boletiformae* und *C. dumosa* die unpaare einzige Blase. Allein bei *C. boletiformae* spaltet sich, wie erklärt, die Samenblase cranial in zwei Arme auf, die sich kurz vor der Einmündung in die Begattungsapparatur wieder zu einem kurzen unpaaren Kanal vereinigen. Auf Grund der vorderen Spaltung bei dieser Art hat Sopott (1972, S. 56) eine vernünftige Ansicht, daß die unpaare Vesicula phylogenetisch aus einer Verschmelzung von zwei Samenblasen hervorgegangen ist. Nach der Verfasserin deutet die Paarigkeit der Samenblasen auf einen ursprünglichen Zustand des Charakters hin.

Zweitens wurde von Tajika (1978) durch die Aufzucht von *Coelogygnopora coniuncta* belegt, daß die paarigen, langgestreckten Samenblasen später in der Ontogenese am Hinterende miteinander verbunden werden. Das eröffnet uns das Verständnis dafür, daß die Verbindung der paarigen Samenblasen auch in der Phylogenese entstanden ist. Die Tendenz der Samenblase zum unpaaren Zustand ist bei weitem denkbarer als der verkehrte Prozeß. Übereinstimmend mit Sopotts Ansicht kann man verstehen, daß die primitive Vesicula seminalis eigentlich im paarigen Zustand war.

In Hinblick auf die Lagebeziehung und die Gestalt der Samenblasen kommt es drittens viel auf die Fall von *Invenusta paracnida* an. Wie schon erklärt, sind die Samenblasen bei dieser Art sehr kurz und liegen caudal von der Geschlechtsöffnung, vielmehr oberhalb derselben (Abb. 2 A; 4 E; 6 D). In dieser Beziehung stehen sie in der Mitte zwischen den paarigen caudal vom Gonoporus gelegenen, längeren Samenblasen wie bei *Coelogygnopora* und *Carenscoilia* und der unpaaren rostral von diesem gelegenen, einheitlichen Samenblase wie bei *Vannuccia* und *Ezona*. Gedenken wir der bereits angegebenen Diskussionen!

1) Die primitiven Vasa deferentia münden vielleicht voneinander getrennt in die Vesicula seminalis ein.

2) Die primitive Vesicula seminalis ist vermutlich paarig.

3) Die Vesicula seminalis liegt bei der überwiegenden Mehrheit der Coelogygnoporidae caudal von der Geschlechtsöffnung.

Dann zweifle ich nicht an einer Denkmöglichkeit, daß die Vesicula seminalis von zwei Gattungen, *Vannuccia* und *Ezona* in bezug auf Lagebeziehung mit der Geschlechtsöffnung von caudal nach rostral verlagert worden ist. Diese zwei Gattungen sind vielleicht über eine „Grade“ (nach Simpson, 1961, S. 125) hinsichtlich der Lage der Samenblasen hinübergangen.

Die Samenblasen laufen distal gewissermaßen als Ductus seminalis fort oder münden direkt in die Begattungsapparatur ein. Hier ist es besser, in bezug auf den Verlauf drei Gattungsgruppen, die infolge der Lage der Samenblasen gegliedert werden, im einzelnen in die Diskussion zu werfen.

Erstmals vereinigen sich bei meisten Arten von *Coelogygnopora*, *Carenscoilia* und *Cirrifera* die Samenblasen zum kurzen Ductus seminalis. Das ist auch der Fall von *Cirrifera boletiformae* und *C. dumosa* mit der unpaaren

Samenblase. Die Blasen fließen aber nur bei *Coelogynepora alata* voneinander unabhängig direkt in die Begattungsapparatur zusammen. Der Ductus seminalis ist gleichfalls schließlich mit der Apparatur verbunden; er schwillt oft unterwegs als *Vesicula granulorum* (Kornsekretblase) an, wovon Kornsekret-drüsen einmünden. Die *Vesicula granulorum* gibt es bei den folgenden Arten: *Coelogynepora gynocotyla*, *C. gigantea*, *C. hangoensis*, *C. brachystyla*, *C. distortifolia*, *C. gallica*, *C. forcipis*, *C. nodosa*, *C. hamulis*, *Carenscoilia bidentata*, *C. monostyla*, *Cirrifera cirrifera*, *C. dumosa* und *C. aculeata*. Sie liegt proximal (z.B. bei *Coelogynepora gigantea*) oder distal (z.B. *Coelogynepora nodosa*). Bei *Coelogynepora gynocotyla* ist sie aber in der Begattungsapparatur (Penis) ausgebildet. Nach Ax u. Ax (1974, S. 25) besteht ihre Wandung bei *Carenscoilia monostyla* aus dem kernhaltigen, bewimperten Epithel, während es aber bei den anderen Arten unbewimpert ist. Bei den *Vesicula granulorum* entbehrenden Arten öffnen sich die Kornsekretdrüsen direkt in die Begattungsapparatur (z.B. bei *Coelogynepora alata* und *Carenscoilia biforamen*) oder distal in den Ductus seminalis (z.B. bei *Cirrifera boletiformae*). Ihr Sekret läßt sich eosinophil (z.B. bei *Coelogynepora birostrata*) oder cyanophil (z.B. bei *Coelogynepora coniuncta*) anfärben.

Bei *Invenusta aestus* münden die paarigen Samenblasen durch einen kurzen Ductus seminalis in die Begattungsapparatur ein. *Invenusta paracnida* hat andererseits kein Ductus; die paarigen Samenblasen führen unmittelbar zur Apparatur, die gerade unter dem Verbindungsraum der Blasen liegt (Abb. 2 D). Die Arten haben beide aber in der Begattungsapparatur eine blasenartige Auftreibung, die wie *Vesicula granulorum* von *Coelogynepora gynocotyla* aussieht. Nach Sopott-Ehlers (1976, S. 19) fungiert die Auftreibung bei *I. aestus* als *Vesicula granulorum*. Wirklich ist sie bei *I. paracnida* durch eine allseitige Bewimperung von den Samenblasen zu unterscheiden; in bezug auf ihre Lagebeziehung läßt sich sie als homolog mit der *Vesicula granulorum* der verwandten Arten ansehen. Aber ihre Funktion ist problematisch, indem sich Kornsekret im Epithel der Samenblasen befindet, aber nicht in ihrem Epithel.

Bei *Vannuccia* sowie *Ezona* ist die unpaare Samenblase meistens distal direkt mit dem Ductus ejaculatorius verbunden, ob sie die innere oder die äußere ist. Die Kornsekretdrüsen dringen ins Parenchym des Kopulationsorgans ein, aber bei *Ezona* ist das unbeweisbar. *V. rotunduncinata* und *V. campana* allein zeigen einen weiteren unregelmäßigen Verlauf von der Samenblase; die *Vesicula granulorum* ist vom Ductus seminalis differenziert. Die *Vesiculae seminalis* und *granulorum* liegen bei *V. campana* innerhalb des Kopulationsorgans wie bei mehreren anderen *Vannuccia*-Arten, demgegenüber bei *V. rotunduncinata* außerhalb des Kopulationsorgans.

Der Ductus ejaculatorius ist ein Endabschnitt des Ausleitungskanals für Spermien und bei den Coelogyneporiden mit verschiedenen Begattungsapparaturen zur Kopulation geschmückt. Er selbst ist bei den Arten von *Coelogynepora*, *Carenscoilia*, *Invenusta* und *Vannuccia* unbewimpert. Bei *Ezona*-Arten ist andererseits eine Bewimperung auf den ganzen Kanal, bei *Cirrifera*-Arten

nur im proximalen Abschnitt. Eine phylogenetische Bedeutung der Existenz dieser Bewimperung bleibt bis heute noch ungelöst.

Die Begattungsapparatur ist nun im größten Teil der *Coelogygnoporida* mehr oder weniger mit kutikularem Gebilde versehen. Innerhalb der *Coelogygnopora* besitzt jedoch demgegenüber allein *C. gynocotyla* keine Kutikularstruktur am Ductus ejaculatorius, der als eine einfache, unbewaffnete Penisapille Dienste leistet (Abb. 4 A). In der Originalbeschreibung dieser Art wies Steinböck (1924b, S. 464) an den Wülsten der Penisapille kleine kutikulare Spikel auf; diese lassen sich aber nach Sopott (1972, S. 21) weder an Quetsch- noch an Schnittpräparaten beobachten.

Außerdem ist eine unbewaffnete Begattungsapparatur auch bei *Invenusta* nachgewiesen worden (Abb. 4 A,E). Bei *I. aestus* ist sie gewiß ein typisches Penialgebilde, bei *I. paracnida* ein kleiner Penialkegel (Abb. 6 D). Die Penisapille zeigt durch den Mangel am Kutikulargebilde und die eingeschlossene Vesicula granulorum eine enge morphologische Beziehung mit derjenigen von *Coelogygnopora gynocotyla*.

Anmerkung

Nach Karling (1943, S. 14) „kann das oft sehr verwickelt gebaute Begattungsorgan der Turbellarien in der Regel auf den einfachen Grundtypus des zu einer primären Kornsekretblase aufgeschwollenen Ductus ejaculatorius zurückgeführt werden.“ In dieser Beziehung zeigt die kutikularfehlende Begattungsapparatur von *Coelogygnopora gynocotyla* sicher einen primitiven Zustand gegen die kutikulierten Apparaturen der übrigen *Coelogygnopora*-Arten, was Sopott (1972, S. 23) erklärt. Das gilt auch von *Invenusta*; die Gattung konserviert den primären Typus des Begattungsorgans innerhalb der Familie. Es wird damit angedeutet, daß wir die phylogenetische Bedeutung der unbewaffneten Penisapille auch der Familie beimessen kann.

Der Ductus ejaculatorius ist bei drei Gattungen, *Coelogygnopora*, *Carenscoilia* und *Ezona*, mit kutikularem Stilettsgebilde oder dergleichen bewaffnet. Wie im vorstehenden angegeben, bildet *Coelogygnopora gynocotyla* eine Ausnahme von dieser Aussage.

Das Stilettsgebilde besteht bei *Coelogygnopora* aus verschieden ausgebildeten Nadeln, die rings um den Ductus ejaculatorius angeordnet sind. Der Aufbau der Nadeln ist different zwischen den Arten; je nach den Arten steht jede Nadel einzeln (z.B. bei *C. hangoensis*, *C. scalpri* u.s.w.) oder am Proximalende mit den anderen in Verbindung (z.B. bei *C. tenuis*, *C. brachystyla* u.s.w.). Bei einigen Arten (*brachystyla*, *coniuncta*, *birostrata*) kommt eine Kutikularmembrane noch dazu und bildet ein Trichterrohr, in das der Ductus ejaculatorius einmündet. Außerdem haben die meisten *Coelogygnopora*-Arten ein oder zwei Begleitnadeln auf beiden Seiten des Nadelkomplexes; diese Begleitnadeln fehlen aber bei *C. brachystyla*, *C. coniuncta*, *C. falcaria*, *C. frondifera* und *C. alata*. Der zentrale Nadelkomplex weist allein bei *C. tenuis* und *C. birostrata* anders als bei den übrigen *Coelogygnopora*-Arten nach caudal.

Bei *Carenscoilia* ist die Begattungsapparat ein solides Trichterrohr, das, ausgenommen bei *C. monostyla*, proximal mit 4 Nadeln (oder Zähnechen) versehen ist. Das Rohr nimmt die Einmündung des Ductus ejaculatorius an seinem Proximalende auf. Es besitzt bei *C. biforamen* in der Dorsalwand zwei Öffnungen, in die das Kornsekret von dorsal abgesondert wird. In der Gattung hat nur diese Art ein Paar Begleitnadeln. Das Trichterrohr von *C. biforamen* und *C. bidentata* ist nach vorn gerichtet, während dasjenige von *C. monostyla* nach ventral steht.

Die Begattungsapparatur der *Ezonia*-Arten ist mit verschiedenen Nadeln und deren Abwandlungen aufgebaut. Bei *E. pinnigera* bilden mediane Nadeln ein Trichterrohr; solch eines besteht bei *E. habomaiensis* aus Kutikularbändern. Der Ductus ejaculatorius geht bei *E. pinnigera* über dem Trichterrohr, getrennt von diesem, parallel und mündet ins Atrium genitale ein. In dieser Beziehung verläuft er bei dieser Art anders, als bei *E. habomaiensis*, den *Coelogynepora*- und *Carenscoilia*-Arten. Mit einem Paar Begleitnadeln ist *E. habomaiensis* ausgestattet. Die Kopulationsnadeln sind bei *Ezonia* nach caudal gelegt.

Der Ductus ejaculatorius ist bei zwei Gattungen, *Vannuccia* und *Cirrifera*, zu einem Cirrusorgan umgebildet. Nach Karling (1956) besteht das Wesentliche des Cirrusgebildes in der Ausstülpbarkeit des Ductus ejaculatorius; die Lage und die Bestachelung sind untergeordnete Attribute für die Definition des Cirrusgebildes.

Das Cirrusorgan der Coelogyneporiden ist in den meisten Fällen bestachelt. Die Formen und die Verbreitung der Bestachelung sind artspezifisch verschieden. Nur bei *V. hirutai* fehlt auffallendes Kutikulargebilde; *V. hastata* trägt verschiedene Haken statt der Stacheln.

Bei den meisten *Vannuccia*-Arten ist das Organ zusammen mit der Samenblase und der Vesicula granulorum in einen Cirrusbeutel eingeschlossen, der mehr oder weniger mit Eigenmuskeln umgeben ist. Abweichend von dieser Organisation liegen bei *V. rotundouncinata* zweierlei Blasen außerhalb des Cirrusbeutels, durch den nur der Cirrus verläuft. Bei *V. tripapillosa* und *V. hirutai* sind nicht nur der Hauptcirrus, sondern auch mehrere Nebencirri festgestellt worden. Die erstere Art hat zwei Nebencirri auf beiden Seiten des Hauptcirrus und einen ventral davon; bei der letzteren sind 11 Nebencirri radial rings um den Hauptcirrus angeordnet. Jeder Nebencirrus ist meines Erachtens homolog bei diesen Arten. Bei *V. umbilica* ist ein Trichterrohr auf beiden Seiten des Cirrusorgans bekannt; gleichfalls ist es bei *V. hastata* ventral davon vorhanden. Der Cirrusbeutel von *Vannuccia* liegt gerade rostral von der Geschlechtsöffnung und nimmt die Einmündung des Ductus ejaculatorius von vorn her auf.

Auf der anderen Seite nimmt das Cirrusorgan von *Cirrifera* die Einmündung des Ductus ejaculatorius von hinten her auf. Es ist ohne Ausnahme bestachelt und zwar bei jeder *Cirrifera*-Art proximal bewimpert, trotzdem Bewimperung bei *C. aculeata* unbewiesen ist. Nur der Cirrus zieht bei dieser Gattung im Cirrusbeutel; die Samenblasen und die Vesicula granulorum liegen außerhalb des Beutels. In dieser Beziehung ähnelt die Organisation derjenigen von *Vannuccia rotundouncinata*.

Im ganzen genommen ist es aber schwierig, eine enge morphologische Beziehung des Cirrusorgans zwischen den beiden Gattungen zu finden.

c. Vitellarien und Germarien

Wie die Hoden befinden sich die Vitellarien der Coelogynoporidae follikulär. Die zahlreichen Vitellofollikel liegen auf beiden Körperseiten und bilden zwei laterale Längsreihen (Abb. 1 B, vi). Diese Anordnung ist einheitlich innerhalb der Familie und daher als ein Grundorganisationszug der Familie anzusehen.

Die Vitelloreihen beginnen hinter dem Gehirn und enden kurz vor dem Kopulationsorgan oder lateral davon. In der Pharynxregion und bisweilen außerdem kurz vor dem Pharynx sind sie aber nicht vorhanden. Diese Unterbrechung der Vitelloreihen ist vermutlich ein sekundär abgeleitetes Kennzeichen. Der Beginn der Vitelloreihen liegt bei den meisten Coelogynoporidae ungefähr vor dem Anfang des Hodenstrangs; bei *Coelogynopora falcaria* und *C. scalpri* beginnen demgegenüber die Reihen auf der gleichen Höhe wie die Hoden.

Nach meinen Beobachtungen an Querschnitten bei den japanischen Arten sind die Vitellofollikel ventrolateral zwischen den hintereinanderliegenden Seitendivertikeln des Darms lokalisiert. Stellenweise werden die ganzen Körperseiten lateral am Darmkanal mit den zusammengeschlossenen Follikeln besetzt. Die Follikel bei den gereiften Proben sind mit Öltropfen und eosinophilen Körnchen voll gepropft. Eine dünne, kernhaltige Tunica propria habe ich bei *Ezona pinnigera* beobachtet. Paarige, bewimperte Vitellodukte verlaufen ventral der Vitelloreihen, das konnte ich bei *E. pinnigera* und meine Proben von *Invenusta paracnida* klar bestätigen.

Ein Paar Germarien sind kurz oder knapp vor dem Pharynx vorhanden und zeigen für alle Coelogynoporidae eine gemeine Lagebeziehung (Abb. 1 B, ge). Sie liegen oben am Darmkanal an und sind meistens unten teilweise zwischen die Pharyngealdrüsen eingesenkt. Sie befinden sich voneinander getrennt seitwärts; bei einigen Arten (*Coelogynopora falcaria* und *Vannucia hirutai* u.s.w.) nähern sie sich aber einander auf der Mediallinie des Körpers.

Die Germarien sind oval oder ellipsenförmig. Jedes enthält meistens etwa ein Dutzend Oocyten, die an Größe verschieden sind. Bei *Carenscoilia biforamen* sind 3–4 Oocyten beiderseits bekannt, bei *Coelogynopora steinboeckii* 7–8 Oocyten. Bei *Ezona pinnigera* sind die größeren Oocyten radial angeordnet; die kleineren schließen sich zu einer Masse zusammen. Die Germarien sind bekanntlich bei jeder Art von einer dünnen Tunica propria umgeben, die geplattete Kerne trägt. Die Tunica schließt sich ventral des Germars an einen Germidukt an.

d. Weibliche Genitalgänge

Der Vitellodukt naht von jeder Vitelloreihe dem GERMAR und vereinigt sich caudolateral davon mit dem Germidukt zu einem GERM OVITELLODUKT. Bei *Coelogynopora alata* ist es direkt mit dem GERMAR verbunden. Beide Germovitello-

dukte verlagern sich wieder auf die Körperseiten. Sie gehen zusammen mit den Vasa deferentia am Pharynx vorbei und verlaufen ventral der postpharyngealen Vitelloreihen die ventralen Längsnerven entlang nach caudal (Abb. 2 A, gvd). Bei *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai*, *Invenusta paracnida* und *Ezona pinnigera* liegen die Germovitellodukte außerhalb der Vasa deferentia, demgegenüber innerhalb derselben bei *Coelogynepora coniuncta* und *C. alata*. Schließlich münden sie von ventrolateral her ins Proximalende des weiblichen Genitalkanal ein (Abb. 5). Bei *Coelogynepora hangoensis* sind die Einmündungsstellen der Germovitellodukte als Drüsengang (Steinböck, 1924b, S. 474) oder Ootype (Karling, 1958, S. 563) vom weiblichen Genitalkanal differenziert; hier öffnen sich auch Schalendrüsen. Dieser Gang ist kürzer, fast kugelförmig erweitert und entbehrt sogar eine Bewimperung. Der gleichartige Gang ist fernerhin bei *Coelogynepora bresslawi*, *C. biarmata*, *C. gynocotylo*, *C. brachystyla* und *Vannuccia rotundouncinata* bekannt.

Die Germovitellodukte sind mit Cilien besetzt, soweit bisher gut bekannt. Die Cilien richten sich meistens nach distal. Bei meinen Beobachtungen der japanischen Arten bestehen die Germovitellodukte aus einer Schicht von kubischen oder leicht abgeplatteten Zellen, deren Kerne gleichfalls leicht erdrückt sind. Innen sind sie bei den meisten Arten eosinophil anzufärben; an meinen Präparaten konnte ich aber schwer entscheiden, ob die Färbung auf Muskeln der Germovitellodukte deutet. Rings der Zellschicht sind zarte Längsmuskeln angeordnet; diese habe ich bei *Coelogynepora coniuncta*, *C. birostrata* und *Vannuccia tripapillosa* bestätigt. Sie werden aber erst in der Nähe des Kopulationsorgans deutlich.

Bei den Coelogyneporidae läßt sich der weibliche Genitalkanal als ein aus der Vereinigung der distalen Enden der Germovitellodukte entstehender Kanal definieren, der von hinten oder oben her ins Atrium genitale einmündet (Abb. 5, wkg). Hier nimmt die Einmündungsstelle der Schalendrüsen nicht an der Definition teil. In Wirklichkeit dient eine Atriumausstülpung (Graff, 1904–08, S. 2322) bei *Cirrifera* als Kanal; er zeigt aber bei der überwiegenden Mehrheit der Coelogyneporiden besonders auffallende Differenzierungen in Hinblick auf die Bewimperung, das Epithel, die Kutikularisierung, die Basalmembrane und die Muskulatur, durch die der weibliche Genitalkanal vom Atrium genitale klar abgezeichnet werden kann.

Der Kanal der meisten Coelogyneporiden zieht sich kontinuierlich bis zum Atrium genitale; er ragt aber bei einigen Arten (*Coelogynepora bresslawi*, *C. distortifolio*, *C. coniuncta* und *C. birostrata*) papillenförmig ein wenig ins Atrium hervor. Eine extreme Organisationsabwandlung des Kanals finden wir bei *Coelogynepora forcipis*; der Kanal bietet eine bewimperte zungenförmige Differenzierung. Seine Länge und Einmündungsrichtung sind je nach den Arten verschieden. Er verläuft nicht in gerader Linie, sondern mehr oder weniger krumm.

Eine Bewimperung entsteht auf dem fast ganzen Kanal. Sie ist bei *Coelogynepora*, *Invenusta*, *Vannuccia* und *Carenscoilia* essentiell vorhanden; es ist aber doch keine bei *Ezona* und *Cirrifera*. Die Bewimperung verlieren sich sekundär bei *Coelogynepora hangoensis*, *C. forcipis*, *Vannuccia martae*, *V. talea* und *V. rotun-*

douncinata. Die Höhe der Bewimperung ist einheitlich und beträgt 4–8 μm , soweit ich es weiß. Sie ist aber ausnahmsweise bei *Vannuccia tripapillosa* kurz (ca. 1 μm) im proximalen Abschnitt des Kanals, lang (4 μm) im distalen. *Coelogy-nopora falcaria* zeichnet sich durch eine umfangreiche Ausdehnung der Bewimperung bis zum Atrium genitale ab.

Das Epithel des weiblichen Genitalkanals ist in den meisten Fällen geplattet; die Kerne liegen intraepithelial. Abweichend von diesem Aufbau ist das Epithel bei *Coelogy-nopora hangoensis* kernlos und stark gefaltet. Diese unregelmäßigen Kernverhältnisse, die auch bei *Coelogy-nopora brachystyla*, *Vannuccia talea* und *V. hirutai* beobachtet worden sind, haben ein spezialisiertes Merkmal gegen das normale Epithel der übrigen Arten. Das gefaltete Epithel wird gleichfalls auch bei *Ezona pinnigera* bestätigt; in diesem Fall ist der Kanal verhältnismäßig lang, eine kräftige Basalmembrane liegt unter, wie bei *Coelogy-nopora hangoensis*. Das Epithel mißt bei *Coelogy-nopora bressloui* und bei *C. biarmata* 8 μm beziehungsweise 10 μm . Nach Marcus (1948, S. 158) ist der unbewimperte Kanal von *Vannuccia martae* kutikularisiert. Bei *Coelogy-nopora coniuncta*, *Vannuccia tripapillosa* und *V. hirutai* wird der Kanal leicht eosinophil angefärbt; aber damit ist es nicht gemeint, daß er ein Kutikluargebilde hat.

Der Kanal ist mehr oder weniger mit Muskeln umgeben. Diese bestehen aus inneren Ringmuskeln und äußeren Längsmuskeln. Bei *Vannuccia hastata* ist ausnahmsweise eine Umkehr dieser Muskelschichten bekannt. Die Muskeln sind am Distalende des Kanals besonders stark entwickelt. Bei *Vannuccia rotundouncinata* und *Ezona pinnigera* ist der Kanal vom Atrium genitale durch den starken Muskelring abgegrenzt, der meines Erachtens vermutlich dem Greiforgan bei der Kopulation dient.

Ein gleicher ringförmiger Muskelwulst ist wie bei *Ezona pinnigera* auch bei *Coelogy-nopora gynocotyla* distal des weiblichen Genitalkanals vorhanden (Sopott, 1972, S. 22). Er wurde original von Steinböck (1924b, S. 463) als Saugnapf nur ventral des Kanals beschrieben. Sopott (l.c.) sieht anderseits den Muskelwulst bei dieser Art für Greiforgan an. Das gilt wahrscheinlich auch für *Coelogy-nopora alata*, die eine muskulöse Ringfalte in der Mitte der Verlaufs des Kanals besitzt.

Eine problematische Struktur ist ferner bei *Coelogy-nopora schulzii* und *C. solifer* als Sonnenorgan bekannt, das aus einem Stachelkranz besteht. Nach Karling (1958, S. 561) gehört das Sonnenorgan der distalen Dorsalwand des weiblichen Genitalkanals an. Meixner (1938, S. 60) bezeichnete die Struktur bei der ersteren Art als Reizorgan. Die gleiche Struktur erachtet Karling (l.c.) anderseits auch für Greiforgan bei der Begattung. Karling (ebenda S. 565) beobachtete ferner bei *Cirrifer a-culeata* am betreffenden Ort ein kugelförmiges, muskulöses Organ, das ringförmig angeordnete Zähne trägt. Leider ist die eingehende Organisation des Organs unbekannt.

Bei einigen Arten ist der weibliche Genitalkanal mit einer epithelialen Ringfalte versehen. Diese liegt bei *Ezona pinnigera* ein wenig entfernt von der Einmündungsstelle der Schalendrüsen, bei *Ezona habomaiensis* distal des Kanals. Die Funktion

der Ringfalte ist bei diesen Arten nicht festgestellt.

Auch bei *Coelogynopora nodosa* ist eine ringförmige Verdickung der Basalmembrane an der Einmündungsstelle des Genitalkanals ins Atrium mitgeteilt. Die Funktion ist gleichfalls undeutlich.

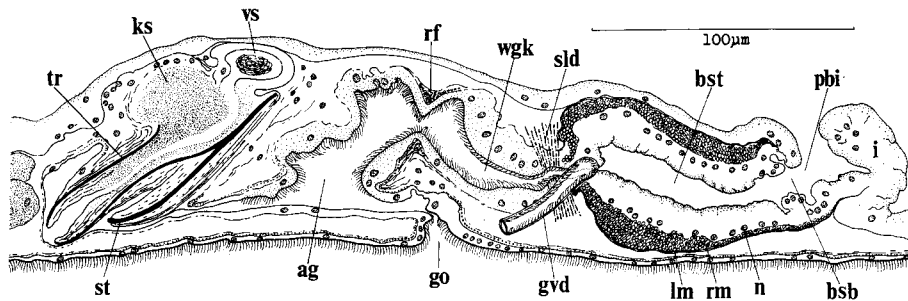


Abb. 5. *Coelogynopora alata* Tajika, 1981. Sagittalkonstruktion der Genitalorgane. (nach Tajika, 1981a).

Anmerkung

Wie oben erklärt, haben die sämtlichen Coelogyoporiden den einheitlichen weiblichen Genitalkanal; sein Verlauf und Lagebeziehungen zum Atrium genitale sowie Einmündungsort der Schalendrüsen weisen uns auf den ursprünglichen Zustand des Kanals hin, der dem primitiven Genitalgang der Tricladiden (Typus I nach Meixner, 1928) entspricht.

Die Bewimperung des Kanals ist auch ein wichtiges Merkmal; es besteht kein Zweifel, daß der primitive Kanal mit Cilien besetzt war. Diese sind daher bei *Ezonia*, *Cirrifera* und einigen anderen Arten sekundär degeneriert. Es muß hier aber kurz angemerkt werden, daß der Mangel an Bewimperung keine enge Verwandtschaftsbeziehung der beiden oben erwähnten Gattungen zeigt; es ist vielmehr als Konvergenz zu interpretieren.

e. Schalendrüsen, Kittdrüsen und Atrium genitale

Als accessorische Geschlechtsdrüsen sind bei den Coelogyoporidae Schalendrüsen und Kittdrüsen bekannt. Die Schalendrüsen sind bei allen Coelogyoporiden zu bestätigen. Ihr körnerreiches Sekret kann eosinophil stark angefärbt werden. Die Drüsen sind rings um den weiblichen Genitalkanal entwickelt; darein wird das Sekret stets distal von der Vereinigungsstelle der paarigen Germovitellogenese abgesondert (Abb. 5, sid.) Diese einheitliche Einmündungsweise der Drüsen ist daher ein von den Grundorganisationszügen der Familie.

Die Kittdrüsen entstehen andererseits in der Familie sporadisch. Ihre Entstehung entspricht der taxonomischen Kategorie nicht, da in einem Taxon die Drüsen je nach Individuen existieren oder nicht (z.B. bei *Coelogynopora birostrata*,

Tajika, 1978, S. 311). Nach meinen Beobachtungen lassen sie sich auch eosinophil (vielmehr matt rot) anfärben. Das Sekret wird auf die Ventralseite kurz hinter der Geschlechtsöffnung (z.B. bei *Coelogygnopora forcipis* u.s.w.) entleert oder weit dahinter (z.B. bei *C. coniuncta* u.s.w.).

Die männliche Begattungsapparatur und der weibliche Genitalkanal münden beide zusammen in ein gemeinsames *Atrium genitale* ein (Abb. 5, ag). Die männliche Einmündungsstelle liegt stets im Vorderteil des Atriums, die weibliche demgegenüber im Hinterteil. Die meisten Coelogygnoporidae haben das fast einheitliche *Atrium genitale*, das nach Karling, Mack-Fira u. Dörjes (1972, S. 265) phylogenetisch nicht anders als Einstülpung des Integuments ist. Bei einigen Arten findet sich dennoch eine unvollkommene Verteilung auf beide Geschlechter vor. Zum Beispiel hat *Ezona pinnigera* sicher das *Atrium masculinum*, das mit einer die Begattungsapparatur umhüllenden Penisscheide ausgebildet ist. Fernerhin ist bisweilen auch eine Verteilung hintergelassen, wie sie durch eine dorsale Vorwölbung der Atriumwandung (bei *Coelogygnopora bresslaui*) oder eine im Mittelstück liegende Ringfalte (bei *Vannuccia tripapillosa* und *Invenusta paracnida*) gegeben wird.

Das Epithel des Atriums ist in den meisten Fällen unbewimpert. Bei *Coelogygnopora falcaria* ist es ausnahmsweise mit einer Bewimperung versehen, die sich bis zum weiblichen Genitalkanal zieht. Das *Atrium masculinum* von *Ezona pinnigera* ist auch schwach bewimpert. Bei *Vannuccia talea* sind Cilien an der Ausgang zur Außenwelt bestätigt. Kerne des Epithels liegen meines Wissens intraepithelial. Nach Steinböck (1924b) ist das Epithel bei *Coelogygnopora bresslaui* im Hinterteil des Atriums schwach kutikularisiert. Die Wandung ist bisweilen gefaltet (z.B. bei *C. bresslaui*, *C. tenuis*, *C. coniuncta* und *C. birostrata*). Bei *Coelogygnopora nodosa* ist sie mehr oder weniger mit einer relativ verdickten Basalmembran gefüttert. Von Muskulatur sind bei *Coelogygnopora axi* und *Carenscoilia biforamen* quergestreifte Längsmuskeln mitgeteilt. *Coelogygnopora coniuncta* allein hat im Atrium paarige, von vorn her hervorragende Muskelbuckel, die die Begattungsapparatur einklemmen.

Das *Atrium genitale* führt schließlich durch eine ventral gelegene gemeinsame Geschlechtsöffnung nach außen.

f. Hilfsapparate des weiblichen Genitaltraktes

Die anatomischen und morphologischen Untersuchungen von Steinböck (1924a, b), in denen er die Hilfsapparatur des weiblichen Genitaltraktes (*Bursa lorgan*) der Turbellarien behandelte, haben umfangreiche Dispute nicht nur über ihre Aufgabe, sondern auch über ihre Herkunft erhoben. Steinböck selbst (1924b) entfaltete weiter durch seine histologischen Prüfungen hinsichtlich des Organs bei *Coelogygnopora bresslaui*, *C. biarmata* und *C. gymocotyla* zwei untrennbare Theorien: Ductus-genitointestinalis-Theorie und Bursa-intestinalis-Theorie, die er (1924a) auf Grund von *Hofstena atroviridis* Bock, 1923 (Acoela, vgl. Steinböck, 1966; Dörjes, 1968) aufstellte. Diese Theorien eröffneten uns zwar ein Verständnis für

Grundorganisation des weiblichen Ausleitungssystems der Turbellarien. Es ist aber noch heute durchaus notwendig, durch weitere Untersuchungen der nachher entdeckten Formen alle Bursalorgane innerhalb der Coelogynoporidae noch einmal zu übersehen.

Das Bursalorgan der Coelogynoporiden liegt stets hinter der Vereinigung der paarigen Germovitellodukte und besteht essentiell aus einem von der Vereinigung nach hinten laufenden Kanal (Bursastiel) und einem blasenartig erweiterten Abschnitt (Bursablase) (Abb. 6 A). Dieses Organ finden wir bei drei Gattungen, *Coelogynopora*, *Vannuccia* und *Ezona*, und ferner auch bei einer Art von *Invenusta*, *I. paracnida*; es magnet aber offenkundig bei einer anderen Art von *Invenusta*, *I. aestus* und bei zwei übrigen Gattungen, *Carenscoilia* und *Cirrifera*. In der folgenden Darstellung gebe ich eine Übersicht über die Struktur der verschiedenen Bursabildungen.

Der Bursastiel bei *Coelogynopora* ist nicht länger als die Durchmesser der

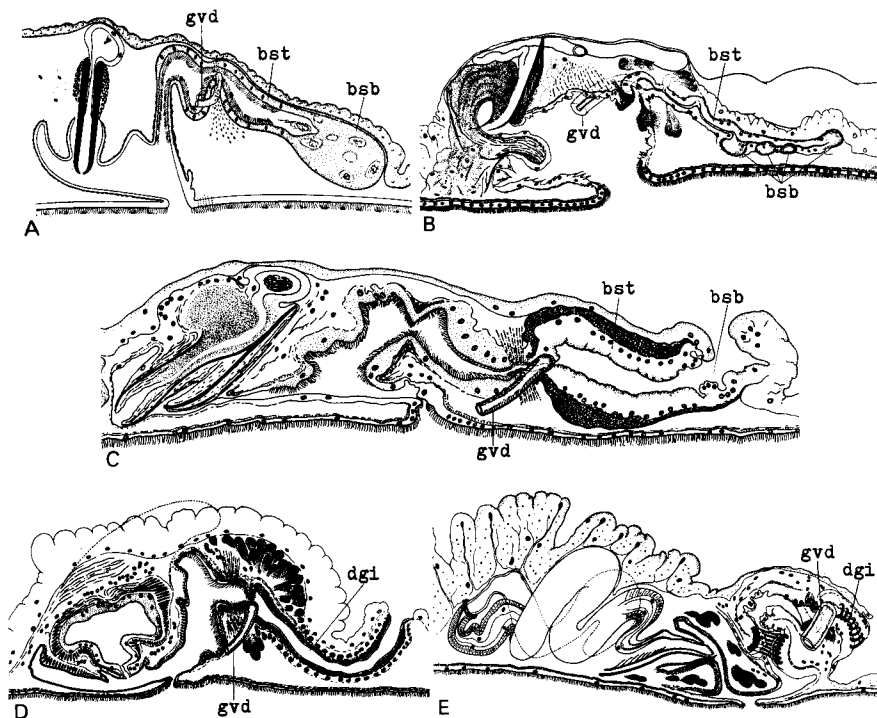


Abb. 6. Verschiedene Bursalorgane innerhalb der Coelogynoporidae. A. *Coelogynopora scalpri* (nach Ax u. Ehlers, 1979, S. 29, Abb. 7c). B. *Coelogynopora coniuncta*. C. *Coelogynopora alata*. D. *Invenusta paracnida*. E. *Ezona pinnigera*. (B-E, nach Tajika, 1978, 1980 und 1981a).

Bursablase, abgesehen von *C. coniuncta* und *C. birostrata*, die sich durch den außerordentlich langen Bursastiel innerhalb der Familie abzeichnen. Bei *C. gigantea* und *C. forcipis* ist er aber schwer unterscheidbar. Das Epithel des Bursastiels besteht, soweit bisher bekannt, aus einer rundliche Kerne tragenden Zellschicht. Diese ist in den meisten Fällen unbewimpert, während eine teilweise Bewimperung bei *C. schulzii* und *C. falcaria* bestätigt ist und zwar auf dem ganzen Verlauf des Bursastiels bei *C. coniuncta*, *C. birostrata*, *C. scalpri* und *C. nodosa*. Karling (1958, S. 563) beobachtete umschließende Längsmuskeln um den Bursastiel bei *C. hangoensis*. Der Bursastiel von *C. nodosa* ist andererseits mit Ringmuskeln umgeben. Leicht abweichend von übrigen *Coelogygnopora*-Arten hat *C. alata* den gedunsenen Bursastiel, der mit einer dicken Muskelschicht von inneren Ring- und äußeren Längsmuskeln versehen ist. Bei *C. biarmata*, *C. gynocotyla*, *C. axi* und *C. distortofoio* setzen sich kräftige Ringmuskeln in die Wände des Bursastiels. Nach Sopott (1972, S. 22) fungieren diese Ringmuskeln als Sphinkter. Leider geben aber doch die Originalbeschreibungen dieser vier Arten keine Lagebeziehung der betreffenden Ringmuskeln mit den Zellkernen des Bursastiels. Bei *C. coniuncta* und *C. birostrata* ist der Bursastiel mit manchen drüsenartigen Zellen umschlossen, deren Funktion nicht festgestellt ist.

Auf der anderen Seite endet der Bursastiel in die birnförmige bis ovale Bursablase. Stets ist nur eine vorhanden; Ausnahmen von dieser Regel bilden *C. coniuncta* und *C. birostrata* allein, auf die ich weiter unten noch näher eingehe. Das Bursalrogan von *C. alata* auch wird später andernorts dargestellt. Nach Steinböck (1924b) besteht das Epithel der Bursablase von *C. bresslawi* aus abgegrenzten hohen, zylindrischen bis kolbenförmigen Zellen, deren Mehrzahl zur Zeit der Geschlechtsreife ein eosinophiles körniges Sekret bildet. Bei den meisten Arten ist das Epithel eine Zellschicht, deren Zellgrenzen schwer zu unterscheiden sind. Die Blase hat zentral einen großen Hohlraum; außerdem bei *C. bresslawi*, *C. biarmata*, *C. gynocotyla*, *C. axi*, *C. distortofoio* und *C. nodosa* finden sich einige Nebenhohlräume in der Umgebung des zentralen Hohlraumes vor. Aber bei *C. scalpri* fehlt ein zentraler Hohlraum; die Blase schließt nur kleine Hohlräume ein (Abb. 6 A). Bei *C. bresslawi* ist keine Muskulatur an der Bursablase vorhanden. Nach Luther (1960) ist die Bursablase von *C. biarmata* aber von einem feinen Muskelnetz umhüllt. Bei *C. forcipis* sind Ringmuskeln an der Blase bekannt; sie sind bei *C. falcaria* besonders stark entwickelt. Bei *C. bresslawi*, *C. gynocotyla* (nach Sopott, 1972, S. 22) und *C. forcipis* steht die Bursablase durch eine Öffnung mit dem anliegenden Darmkanal in Verbindung. Steinböck (l.c.) beschrieb über *C. bresslawi*, *C. biarmata* und *C. gynocotyla*, daß eine histologische Grenze zwischen der Bursablase und dem Darm unbeweisbar ist. Diese Beobachtungen sind jedoch wenigstens bei den letzteren zwei Arten nicht untergestützt (Karling, 1958, S. 560; Sopott, 1972, S. 22 vgl. dazu aber Steinböck, 1966, S. 170 u. S. 173). Nach Ax u. Sopott-Ehlers (1979) sind dennoch Brusa- und Darmgewebe von *C. scalpri* im Dorsalbereich der Blase schwer unterscheidbar (Abb. 6 A).

C. coniuncta und *C. birostrata* zeigen eine eigentümliche Bursabildung nicht

nur mit dem sehr langen, bewimperten Bursastiel, sondern auch mit den dünnwandigen, mehrfächerigen Bursablasen (Abb. 6 B). Die Zahl der Blasen schwankt je nach Individuen zwischen 1 und 4 bei *C. coniuncta*, zwischen 1 und 5 bei *C. birostrata*. Der Bursakanal der beiden Arten steht im Hinterabschnitt mit jeder Blase im einzeln in Verbindung. Er endet je nach Individuen bloß blind oder in eine von den Blasen. Im ersteren Fall führt der Bursakanal häufig durch einen terminalen Porus zum Darmlumen. Der Aufbau der Blasen zeigt keine Besonderheiten. In einer Bursablaste von *C. birostrata* werden Spermien beobachtet, wie bei *C. biarmata* (Steinböck, 1924b, S. 466, Abb. 6).

C. alata bietet einen abweichenden Organisationszug (Abb. 5). Die Blase ist sehr klein im Vergleich mit dem gedunsenen Bursastiel (Abb. 6 C). Ihr Epithel geht ohne strukturelle Veränderungen zu demjenigen des Bursastiels über. Die Muskulatur verdünnt sich nur an der Bursablaste. In der Dorsalwand entsteht eine größere Öffnung, durch die die Bursablaste direkt zum Darmlumen führt. Im ganzen genommen ist es vielmehr angemessen, das Bursalorgan von *C. alata* als Ductus genitointestinalis zu bezeichnen.

Die Bursalorgane von *Vannuccia* lassen sich in die typische Bursabildung und den sogenannten Ductus genitointestinalis kategorisieren. Die erstere tragen *V. martae*, *V. talea*, *V. hastata* und *V. campana*. Demgegenüber findet sich der letztere bei *V. tripapillosa*, *V. rotunduncinata* und *V. hirutai* vor.

Auch bei *Vannuccia* ist der Bursastiel nicht länger als die Durchmesser der Bursablaste. Er ist bei *V. martae* mit Ringmuskeln umgeben; Kerne des Epithels liegen vielleicht intraepithelial, soweit in der Abbildung dargestellt (Marucs, 1948, Fig. 61). Keine Bewimperung ist abgesehen von *V. campana* bekannt. *V. talea* hat rings um den Bursastiel gewisse Drüsen, die mit denjenigen von *Coelogynepora coniuncta* und *C. birostrata* vergleichbar sind. Eine Bursablaste befindet sich am Ende des Bursastiels. Sie ist kugelförmig bis oval gestaltet. Das Epithel der Bursablaste ist verhältnismäßig hoch; die Zellgrenzen sind bei *V. martae* klar zu unterscheiden, während sie bei *V. campana* undeutlich sind. *V. talea* besitzt demgegenüber ein vakuolisiertes Epithel. Im Zentrum der Blase steht ein Hohlraum wie bei *Coelogynepora*. In der Blase von *V. martae* werden Spermien beobachtet. Die Bursablaste von *Vannuccia* hat keine Verbindung mit dem Darmkanal.

Der Ductus genitointestinalis zieht sich andererseits ebenso von der Vereinigung der Germovitellodukte nach hinten, wie der Bursastiel, mündet jedoch unmittelbar in den Darmkanal ein. Er ist bei *V. tripapillosa* und *V. hirutai* länger als der weiblichen Genitalkanal und mehr oder weniger geschlängelt, während er bei *V. rotunduncinata* sehr kurz ist und infolgedessen in gerader Linie verläuft. Der Ductus ist bei jeder Art mit keiner Bewimperung besetzt. Das Epithel von *V. rotunduncinata* hat gleiche intraepitheliale Kerne wie der weibliche Genitalkanal; Muskulatur ist leider nicht bekannt. Bei *V. tripapillosa* und *V. hirutai* sind die Kerne aber unter die Muskulatur des Ductus eingesenkt, die aus inneren Ring- und äußeren Längsmuskeln besteht.

Bei *Ezona* findet sich als das Bursalorgan nur der Ductus genitointestinalis vor (Abb. 6 E), der hinsichtlich des geraden Verlaufs demjenigen von *Vannuccia rotunduncinata* ähnlich ist. *E. pinnigera* hat den kürzeren Ductus genitointestinalis als den weiblichen Genitalkanal; die Längeverhältnisse sind aber bei *E. habomaiensis* umgekehrt. Auch bei *Ezona* ist der Ductus auf die ganze Länge unbewimpert. Er ist mit inneren Ring- und äußeren Längsmuskeln umgeben; die Kerne des Epithels sind zwischen diese beiden Muskelschichten verlagert, zum Unterschied von *Vannuccia tripapillosa* und *V. hirutai*.

Zum Schluß zeigt das Bursalorgan von *Invenusta paracnida* (Abb. 6 D) eine enge morphologische Beziehung mit dem Ductus genitointestinalis von *Vannuccia tripapillosa* und *V. hirutai*. Die Ductus genitointestinales dieser drei Arten stimmen miteinander in den folgenden Organisationszügen überein: längerer, geschlängelter Verlauf, Mangel von Bewimperung und Lage der Epithelkerne unter den Muskelschichten. Der Ductus genitointestinalis der Coelogynoporidae besitzt auf jeden Fall keine besondere Drüsen.

Anmerkung

Nach Steinböck (1924b, S. 471) sind dreierlei Funktionen der Hilfsapparatur des weiblichen Genitaltraktes denkbar: einmal Aufnahme der Spermien bei der Begattung, sodann Aufbewahrung derselben bis zur Befruchtung und endlich Resorption überschüssiger Geschlechtsprodukte (Diskussionen über den Funktionswechsel vgl. z.B. Bresslau, 1928–33; Remane, 1951, S. 282–283). Wir erkennen wirklich in den meisten Turbellariengruppen verschiedene, auf den vermutlichen Funktionen beruhende Terminologien (Bursa copulatorix, Bursa seminalis, Receptaculum seminis, Uterus, Vagina u.s.w.), haben jedoch heute keine genügenden Beweise dafür. Nur aus morphologischen Gesichtspunkten bezeichnete Remane (1951) daher die Hilfsapparatur korrekt als das Bursalorgan. Dieses ist nur von taxonomisch untergeordneter Bedeutung, aber größte phylogenetische Wichtigkeit kann man diesem beilegen, wie es von Remane (l.c.) hervorgehoben wird.

Übersehen wir nun die verschiedenen Bursabildungen der Coelogynoporidae, dann muß die Rede besonders von dem Bursalorgan bei *Coelogynopora alata* sein (Abb. 6 C). Wie im vorstehenden erklärt, bietet das Organ dieser Art eine leicht abweichende Organisation von demjenigen der meisten *Coelogynopora*-Arten. Der Bursastiel ist auffällig gedunsen, unbewimpert und mit der dicken Muskelschicht versehen, während die Bursablase sehr klein ist und zwar durch die Dorsalöffnung direkt mit dem Darmkanal in Verbindung steht. Dieser Aufbau des Organs (besonders die Kernverhältnisse des Epithels im Bursastiel u.s.w.) trifft natürlich mit demjenigen der anderen *Coelogynopora*-Arten überein. Die Generalorganisation erinnert uns andererseits an den Ductus genitointestinalis von *Invenusta paracnida* und den *Vannuccia*- und *Ezona*-Arten. Bringen wir hier die Homologiekriterien (nach Remane, 1956, S. 58, 1961, S. 449; Rieger u. Tyler, 1979, S. 656) zur Anwendung, dann kann der Ductus genitointestinalis dieser Arten ohne Zweifel mit dem Bursastiel der *Coelogynopora*- sowie einigen *Vannuccia*-Arten homologisiert werden. In Hinblick auf die Lagebeziehung und die speziellen Qualitäten

(strukturell als rohrförmige Gestalt, funktionell als Hilfsapparat des weiblichen Genitaltraktes) stimmen die zweierlei Bursabildungen der Familie miteinander überein. Dabei läßt sich eine größte Bedeutung dem Bursalorgan von *Coelogynepora alata* als Zwischenform beimessen.

Mit dieser Homologisierung zwischen dem Bursastiel des typischen Bursalorgans und dem Ductus genitointestinalis findet sich daher eine morphologische Abwandlungstendenz („Morphocline“ nach Maslin, 1952) der Bursabildungen innerhalb der Familie vor (Abb. 6). Für Entscheidung über die Abwandlungsdirektion müssen hier die folgenden Merkmale des Bursastiels und daher auch des Ductus genitointestinalis beurteilt werden: Bewimperung, Muskeln und Kernverhältnisse des Epithels.

Zuerst ist die Bewimperung am Bursastiel bei *Coelogynepora schulzii*, *C. coniuncta*, *C. birostrata*, *C. falcaria*, *C. scalpri*, *C. nodosa* und *Vannuccia campana* zu bestätigen. *C. coniuncta*, *C. birostrata* und *C. scalpri* zeichnen sich besonders mit der dichten Bewimperung ab. Trotzdem die Bewimperung des Bursastiels unseres Wissens so auf einige von den normale Bursalorgane tragenden Arten beschränkt wird, ist dennoch jeder Ductus genitointestinalis gegenteils niemals bewimpert, soweit bisher bekannt. Es besteht nun kein Zweifel, daß der bewimperte Bursastiel einen primitiveren Zustand der Merkmale gegen den unbewimperten Ductus genitointestinalis zeigt.

Bei *Coelogynepora biarmata*, *C. gynocotyla*, *C. axi* und *C. distortofolio* ist der Bursastiel mit manchen Ringmuskeln (Sphinkter) ausgestattet, die Differenzierung zu den Sphinkteren tritt aber am Bursastiel von den *Coelogynepora*- und einigen *Vannuccia*-Arten nicht immer auf. Die meisten Arten haben nur ungenügende Muskeln. Der Ductus genitointestinalis von *Ezona*-Arten ist andererseits mit manchen Ringmuskeln umgeben, wie z.B. bei *Coelogynepora gynocotyla*. Die hochgradige Entwicklung der Muskeln können wir am Ductus von *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* und *Invenusta paracnida* finden. Bei *Vannuccia rotundouncinata* sind Muskeln am Ductus leider nicht bestätigt. Von diesem Befund kann ich nur darauf schließen, daß die Muskeln rings um den Ductus genitointestinalis besonders stark entwickelt sind.

Es handelt sich drittens um die Kernverhältnisse des Epithels. In dieser Hinsicht haben wir nur ungenügende Kenntnisse, aber nach Originalbeschreibungen jeder Art läßt sich die Kernverhältnisse in drei Typen kategorisieren (Abb. 7). Ein überwiegender Unterschied besteht in Einsenkung der Kerne des Ductus genitointestinalis. Bei *Ezona* sind die Kerne zwischen die Ringmuskeln und die Längsmuskeln eingesenkt; bei *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* und *Invenusta paracnida* unter diese zwei Muskelschichten. Das bildet einen Gegensatz zum normalen Epithel des Bursastiels, z.B. bei *Coelogynepora alata*, *C. nodosa* und *C. hangoensis*. Damit zweifle ich durchaus nicht, daß das eingesenkte Epithel des Ductus genitointestinalis als ein abgeleitetes Merkmal betrachtet werden kann. In der Feststellung dieser Aussage liegt aber bei *Vannuccia rotundouncinata* eine gewisse Schwierigkeit, da das Epithel des Ductus bei dieser Art normale Kerne

trägt, insofern mit Abbildung (Ax u. Sopott-Ehlers, 1979, Abb. 11) verglichen. Es ist hier das andere Problem, was der oben erwähnte Unterschied zwischen zweierlei Kernverhältnissen des Ductus genitointestinalis (Abb. 7, Typus II u. Typus III) bedeutet.

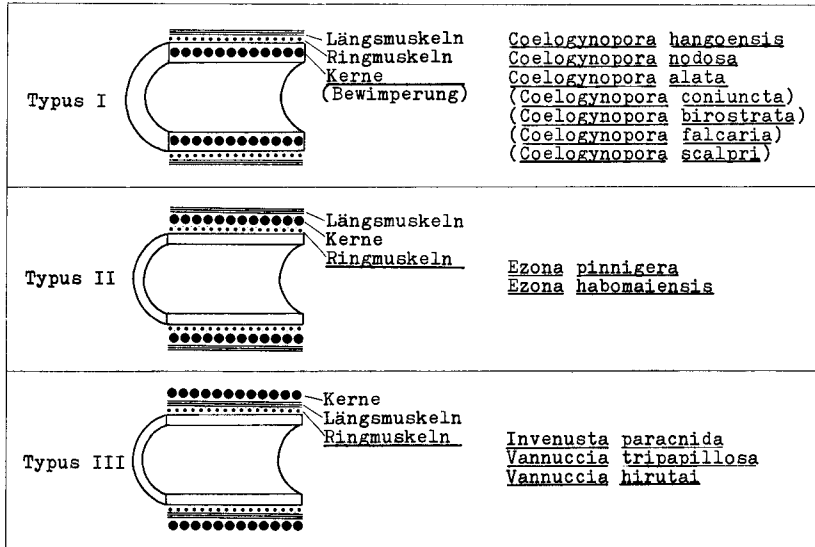


Abb. 7. Histologischer Aufbau des Bursastiels sowie des Ductus genitointestinalis der Coelogynoporidae.

Von den Beurteilungen dieser dreierlei Merkmale kann man mit Sicherheit darauf schließen, daß sich der Ductus genitointestinalis phylogenetisch vom normalen Bursalorgan ableitet, das aus dem Bursastiel und der Bursabläse besteht, und daß die Bursabläse von *Vannuccia tripapillosa*, *V. rotunduncinata*, *V. hirutai*, *Ezona pinnigera*, *E. habomaiensis* und *Invenusta paracnida* daher reduziert ist und der Bursastiel bloß als Ductus genitointestinalis übriggeblieben ist, wie es von Ax u. Sopott-Ehlers (1979, S. 34) nur innerhalb der Gattung *Vannuccia* kurz berührt wurde. Meiner Auffassung nach hat vermutlich *Invenusta aestus* gleichfalls das Bursalorgan vollkommen verloren. Der Mangel an Bursalorgan bei *Carenscoilia* und *Cirrifera* ist andererseits schwer zu interpretieren. Möglicherweise zeigt der Mangel auch einen reduzierten Zustand des Bursalorgans, es bleibt jedoch die Möglichkeit übrig, daß das eine Anfang des betreffenden Organs darstellen könnte. Das Bursalorgan der Coelogynoporidae läßt sich daher auch durch eine Reduktion der Bursa charakterisieren. Die Annahme der Bursareduktion ist nicht nur innerhalb der Coelogynoporidae aufzustellen. Bei den Otoplanidae haben Ax (1956a, S. 648–652, 1961, S. 35, 1966a, S. 58) und Karling (1964, S. 533) bereits die

gleiche Annahme von der Bursareduktion angegeben. So ist es auch bei den Tricladiden (Holmquist u. Karling, 1972, S. 182–183; Ball, 1977b, S. 154, 1977c, S. 29). Damit zeigt es sich, daß eine Tendenz des Bursalorgans zur Reduktion in der Ordnung Seriata besteht (die Diskussion über die Homologie der Bursa von Proseriata und Tricladida vgl. Ax, 1956a).

Die aus dem vorhergehenden Vergleich der Bursalorgane der Coelogynoporidae gezogenen Schlüsse deuten darauf, daß der Ductus genitointestinalis sekundär ausgebildet worden ist und sich durch die Reduktion der Bursabläse deutlich auch sekundär mit dem Darmkanal verbunden hat, trotzdem sich eine vorbedeutende Verbindung des Bursalorgans mit dem Darm bei *Coelogynopora bresslawi*, *C. forcipis* und einigen Exemplaren von *C. gynocotyla*, *C. conivincta* und *C. birostrata* vorfindet. Damit möchte ich hier zwei von Steinböck aufgestellten Theorien 1924a, b, 1927, 1966) erwähnen.

Nach Steinböck (1924a) wurden die reifen Eier am Darmbeginn in diesen entleert. Mit der Ausbildung des Syncytiums zu einem wohl differenzierten Darm (Bursa-intestinalis-Theorie) wurde die Eientleerung in denselben an eine bestimmte Stelle gebunden. Später erst wurde eine direkte Verbindung der Außenwelt mit den Ovidukt hergestellt, der frühere Ovidukt als Ductus genitointestinalis blieb (Ductus-genitointestinalis-Theorie). Die letztere Theorie, die von Bresslau (1928–33) und Reisinger (1926, 1929, 1961) stark untergestützt worden ist, zeigt kurzum die Primitivität der Verbindung des Oviduktes mit dem Darm. In dieser Hinsicht stehen meine Schlüsse offenkundig im Gegensatz zur Ansicht Steinböcks. Ball (1977a, S. 29) hält bei den Tricladiden die Verbindung für ein wiederentstehendes angestammtes Merkmal. Wir brauchen aber hier nicht zweimal anzunehmen. *Pluralitas non est ponenda sine necessitate*. Wenigstens innerhalb der Coelogynoporidae, bei denen Steinböck (1924b) seine eigene Theorien entwickelte, muß die Rede von drei erwähnten Merkmale des Bursalorgans sein: d.h. die Bewimperung, die Entwicklung der Muskulatur und die Kernverhältnisse des Epithels. Können wir durch die Beurteilungen dieser Merkmale eine gleiche Abwandlungstendenz wie Steinböcks Theorie akzeptieren? Man kann den Ductus genitointestinalis durchaus für sekundär erachten, wie es mancher Forscher aussagt (Bock, 1927; Meixner, 1928, 1938; Hyman, 1951; Remane, 1951; Ax, 1956a, 1961, 1966a; Karling, 1964; Holmquist u. Karling, 1972).

Wenn das Bursalorgan, wie oben erwähnt, sekundär mit dem Darm verbunden wäre, wäre es unvernünftig, daß die Bursabläse original vom Darm abstammte (Bursa-intestinalis-Theorie). Wenn die Bursabläse von diesem abstammte, müßten wir annehmen, daß zweimalige Verbindungen während der Umwandlung des Bursalorgans aufgetreten wäre. Je weniger Annahmen sind, desto besser ist es. In dieser Beziehung liegt der Beginn der Bursabläse vermutlich außerhalb des Darms. Wirklich ist die Bursabläse fast aller Coelogynoporiden vom Darm deutlich zu unterscheiden. Bei *Coelogynopora scalpri* sind die beiden Gewebe schwer unterscheidbar, das ist aber allem Anschein nach auf eine sekundäre Fusion (cf. Bock, 1927) zurückzuführen. Hyman (1951) dachte die Herkunft vom Darm.

Oparina-Charitonowa (1927) zeigte die Darmnatur der Bursa bei einigen Monocelididen. Negative Ansichten sind aber in verschiedenen Turbellariengruppen ausgesprochen worden (Bock, 1927; Meixner, 1928, 1938, 1943; Marcus, 1946; Karling, 1958). In bezug auf die Herkunft der Bursablase der Coelogynoporidae sind die Ansichten von Karling und Bock wichtig. Nach Karling (1940, 1950, 1953, 1958, 1963, 1966a; Karling et al, 1972; Holmquist u. Karling, 1972) ist zu erklären, daß die Bursalorgane entweder aus Epithel oder aus parenchymatösem Stroma- (Tunica-) Gewebe entstanden sind. Bock (1927) gibt andererseits eine Möglichkeit an, daß die Bursabase durch „outgrowth“ aus dem weiblichen Genitalkanal entsprungen ist. Jede Ansicht ist bei den Coelogynoporidae denkbar. Hier halte ich aber mit meiner Ansicht zurück.

11. Parasiten

Alle Coelogynoporidaen sind unseres Wissens ohne Ausnahme frei-lebende Turbellarien. Sie werden gegenteils bisweilen Wirte für verschiedene Parasiten.

Den Hartog (1964, S. 33) beobachtete Sporozoen bei *Coelogynopora schulzii*. Diese treten ferner nach Sopott (1973, S. 102) bei *Coelogynopora gynocotyla* und *Cirrifera cirrifera* auf. Ich habe gleichfalls die Sporozoen bei den folgenden Arten entdeckt: *Coelogynopora coniuncta*, *C. alata*, *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* und *Invenusta paracnida*. Nach meinen Schnittuntersuchungen lokalisierten die Parasiten im Darmkanal.

Die parasitischen Ciliaten sind bei *Coelogynopora schulzii* mitgeteilt (Sopott, l.c.).

Sopott (l.c.) hat außerdem bei *Coelogynopora axi* Mesozoen beschrieben, die wahrscheinlich allem Anschein nach Orthonectiden sind. Der Orthonectiden Parasitismus ist bereits bei verschiedenen Turbellariengruppen bestätigt: nämlich bei Acoela (Westblad, 1942, S. 35; Dörjes, 1979), bei Macrostomida (Papi u. Swedmark, 1959, S. 240), bei Polycladida (Keferstein, 1868, Taf. II, Fig. 8; Nouvel, 1935, S. 217), bei Seriata (Karling, 1966b, S. 38 für Monocelididae; Sopott, l.c. für Coelogynoporidae) und bei Neorhabdocoela (Kalyptorhynchia) (Lang, 1954, S. 604; Schilke, 1970, S. 164; Dörjes, 1979). Ich für meine Person (1979) ergriff eine Gelegenheit, die Orthonectiden bei Coelogynoporidaen zu untersuchen. Der Parasit war eine neue Form, *Ciliocincta akkeshiensis* Tajika, 1979 und parasitierte im Parenchym der Wirte. Die Wirte konnten andererseits leider nicht identifiziert werden, weil ihre Geschlechtsorgane vollkommen degeneriert waren. Auf Grund der Hautdrüsen und des faunistischen Befundes werden sie aber eine von drei Arten, *Vannuccia tripapillosa*, *V. hirutai* und *Invenusta paracnida* vermutet.

II. System der Coelogynoporidae

Die ersten Coelogynoporidaen beschrieb Steinböck (1924b) und ordnete dabei die Gattung *Coelogynopora* provisorisch in die Familie Otoplanidae ein, aber nachher (1932, S. 327–331) in die umfangreiche Familie Monocelididae, die auch eine otoplanide Gattung umfaßten. Bresslau (1928–33, S. 278–279) teilte die Monocelididae in drei Unterfamilien, Monocelidinae, Otoplaninae und Coelogynoporinae, unter.

Meixner (1938, S. 6) erhob die Otoplaninae wieder in die Familie und ließ noch die Coelogynoporidae beruhen. Nach solcher Klassifikation richteten sich darauf taxonomische Untersuchungen (Marcus, 1948, S. 156, 1949, S. 36–39; Ax, 1956a, S. 661). Erst von Karling (1966a) wurde ordentlich die Coelogynoporidae selbständig.

Reisinger (1929, S. 61–63, 1961, S. 47) führte die Coelogynoporidae vor Karling (l.c.) an. Die Priorität wird aber Karling gegeben, weil die bloße Anführung von Reisinger die Anforderung vom „International Code of Zoological Nomenclatur 1961, article 12)“ nicht befriedigt.

Familiendiagnose

Proseriata mit langgestrecktem, allseits bewimpertem Körper. Kerne des Deckepithels intraepithelial oder versenkt. Statocyste vor dem Gehirn, das von einer Kapsel umgeben ist. Hodenfollikel in einem unpaaren, ventromedianen Strang. Vasa deferentia abgezweigt vor dem Pharynx plicatus. Vitellarien in zwei lateralen Reihen. Paarige Germarien vor dem Pharynx. Paarige Germovitellodukte, die voneinander getrennt in den weiblichen Genitalkanal zusammenfließen. Weiblicher Genitalkanal mit oder ohne Bursalorgan, von hinten her in das Atrium einmündend. Gemeinsames Atrium und gemeinsame Geschlechtsöffnung.

1. *Coelogynopora* Steinböck, 1924

Coelogynoporidae mit intraepithelialen Kernen im Deckepithel. Männliches Kopulationsorgan unbewaffnet oder mit Stilettnadeln. Paarige Samenblasen caudal vom Gonoporus. Weiblicher Genitalkanal mit Bursalorgan.

Coelogynopora bresslavi Steinböck, 1924; Typus der Gattung

Coelogynopora biarmata Steinböck, 1924

Coelogynopora gynocotyla Steinböck, 1924

Coelogynopora tenuis Meixner, 1938

Coelogynopora schulzii Meixner, 1938

Coelogynopora gigantea Meixner, 1938

Coelogynopora hangoensis Karling, 1953

Coelogynopora brachystyla Karling, 1966

Coelogynopora tenuiformis Karling, 1966

Coelogynopora axi Sopott, 1972

Coelogynopora distortifolia Sopott, 1972

Coelogynopora solifer Sopott, 1972

Coelogynopora gallica Sopott-Ehlers, 1976

Coelogynopora forcipis Sopott-Ehlers, 1976

Coelogynopora coniuncta Tajika, 1978

Coelogynopora birostrata Tajika, 1978

Coelogynopora falcaria Ax u. Sopott-Ehlers, 1979

Coelogynopora frondifera Ax u. Sopott-Ehlers, 1979

Coelogynopora cochleare Ax u. Sopott-Ehlers, 1979

Coelogynopora scalpri Ax u. Sopott-Ehlers, 1979

Coelogynopora nodosa Ax u. Sopott-Ehlers, 1979

Coelogynopora steinboeckii Sopott-Ehlers, 1980

Coelogynopora hamulis Sopott-Ehlers, 1980

Coelogynopora alata Tajika, 1981

2. *Invenusta* Sopott-Ehlers, 1976

Coelogynoporidae mit intraepithelialen Kernen im Deckepithel. Männliches Kopulationsorgan der weichen, unbewaffneten Penisapille. Paarige Samenblasen caudal vom Gonoporus. Weiblicher Genitalkanal nur mit Ductus genitointestinalis oder ohne Bursalorgan.

Invenusta aestus Sopott-Ehlers, 1976; Typus der Gattung

Invenusta paracnida (Karling, 1966)

3. *Vannuccia* Marcus, 1948

Coelogynoporidae mit versenkten oder intraepithelialen Kernen im Deckepithel. Männliches Kopulationsorgan mit einem Cirrus, der bisweilen mit Nebencirrus geschmückt wird. Echte Samenblase unpaar, rostral vom Gonoporus, bisweilen mit paarigen accessorischen Blasen. Weiblicher Genitalkanal mit Bursa oder nur mit Ductus genitointestinalis.

Vannuccia martae Marcus, 1948; Typus der Gattung

Vannuccia talea Marcus, 1954

Vannuccia umbilica Sopott, 1972

Vannuccia hastata Ax u. Ax, 1974

Vannuccia tripapillosa Tajika, 1977

Vannuccia rotundouncinata Ax u. Sopott-Ehlers, 1979

Vannuccia campana Ehlers u. Ehlers, 1980

Vannuccia hirutai Tajika, 1981

4. *Ezona* Tajika, 1980

Coelogynoporidae mit intraepithelialen Kernen im Deckepithel. Männliches Kopulationsorgan mit Stilettnadeln und einer Art Trichterrohr. Echte Samenblase und die paarigen accessorischen, rostral vom Gonoporus. Weiblicher Genitalkanal nur mit Ductus genitointestinalis, ohne Bursablase.

Ezona pinnigera Tajika, 1980; Typus der Gattung

Ezona habomaiensis Tajika, 1980

5. *Carenscoilia* Sopott, 1972

Coelogynoporidae mit intraepithelialen Kernen im Deckepithel. Männliches Kopulationsorgan mit Trichterrohr. Paarige Samenblasen caudal vom Gonoporus. Weiblicher Genitalkanal ohne Bursalorgan.

Carenscoilia biforamen Sopott, 1972; Typus der Gattung

Carenscoilia bidentata Sopott, 1972

Carenscoilia monostyla Ax u. Ax, 1974

6. *Cirrifera* Sopott, 1972

Coelogynoporidae mit intraepithelialen Kernen im Deckepithel. Männliches Kopulationsorgan mit bestacheltem Cirrus. Mit paariger oder unpaarerer

Vesicula seminalis caudal vom Gonoporus. Paarige Germovitelldukte, die von hinten in eine Aussackung des Atriums einmünden. Weiblicher Genitalkanal ohne Bursalorgan.

Cirrifera cirrifera Sopott, 1972; Typus der Gattung

Cirrifera dumosa Sopott, 1972

Cirrifera boletiformae Sopott, 1972

Cirrifera aculeata (Ax, 1951)

III. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Coelogynoporidae

Notwendig für Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen der Organismen sind weitgehende Untersuchungen nicht nur über die funktionelle Anatomie und die vergleichende Morphologie, sondern auch über die Ökologie, die Geographie, die Paläontologie u.s.w. In Hinsicht auf das letztgenannte Wissensgebiet der Coelogynoporidae besitzen wir leider nur ungenügenden Kenntnisse. Wenigstens bei den Coelogynoporidae stehen die heutigen herrschenden Untersuchungen noch im Stadium von Alpha-Taxonomie.

Es ist aber doch bei der Familie wichtig, bis heute angehäuften Kenntnisse zusammenzufassen. Das gibt mir dennoch eine Möglichkeit über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie zu denken. Durch den früher angestellten Vergleich der verschiedenen Organisationen lassen sich für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen die folgenden wichtigen Merkmale angeben:

- 1) Kernverhältnisse des Deckepithels
- 2) Verbreitung der Rhammitendrüsen
- 3) Einmündungsweise der Vasa deferentia
- 4) Zahl und Lage der Vesicula seminalis
- 5) Begattungsorgan
- 6) Bewimperung des weiblichen Genitalkanals
- 7) Aufbau des Bursalorgans.

Es handelt sich zunächst um Direktionen jeder Merkmale-Phylogenie. Aus zahlreichen Literaturen, wo die Merkmale-Phylogenie in Frage kommt, führe ich hier die Abhandlungen von Maslin (1952), Hennig (1966) und De Jong (1980) an. De Jong hat neulich durch kritische Beurteilung sieben zweckdienliche Beweisgründe angegeben, um die Direktion der Merkmale-Phylogenie zu entscheiden und hat vier Hilfsbeweisgründe hinzugefügt. Davon wende ich bei der Familie die folgenden Beweisgründe an, die im Verhältnis zu den morphologischen Merkmalen stehen:

I) If a character occurs in more than one state in a monophyletic group, the state that occurs also outside the group is likely to be the plesiomorphous state (argument of out-group occurrence).

II) Superficially situated organs tend to become retracted into the body or covered with protected tissue in the course of evolution (argument of retraction and protection).

III) A character state is considered apomorphous if it reduces the amount of energy required to survive (argument of economisation).

IV) If in a monophyletic group two or more phenoclines occur in the same species, the direction of change is identical in these transformation series (argument of correlation of transformation series).

V) If a phenocline occurs in two sister groups, it has the same direction of change in both groups (argument of parallelism in sister groups).

Anhand dieser Beweisgründe entscheide ich über plesio-apomorphen Direktionen jeder Merkmale-Phylogenie (Tab. 4). Im Paragraph von der vergleichenden Morphologie sind bereits die einigen Merkmale aus phylogenetischen Gesichtspunkten beurteilt worden.

Tab. 4. Merkmale-Phylogenie innerhalb der Coelognoporidae
(+ positiver Nachweis; - negativer Nachweis)

Merkmal	Plesiomorph	apomorph	Beweisgrund
Kernverhältnisse	intraepithelial	eingesenkt	I
Rhammitendrüsen	(+)	(-)	?
Einmündungsweise der Vasa deferentia	getrennt	vereinigt	I, IV
Vesicula seminalis			
Zahl	paarig	unpaar	I, III
Lage	caudal	rostral	I, II
Begattungsorgan	unbewaffnet	bewaffnet	I, III (?)
♀ Genitalkanal	bewimpert	unbewimpert	I, IV, V
Bursablase	+	-	I (?), III
Bursalorgan	(+)	(-)	?

Bei Beurteilungen des Mangels von den Rhammitendrüsen sowie von dem Bursalorgan stößt man nun auf größere Schwierigkeiten. Diese zweierlei Strukturen fehlen sicher bei zwei Gattungen, *Carenscoilia* und *Cirrifera*; der Mangel steht bei diesen Gattungen miteinander in Wechselbeziehung (bei *Invenusta aestus* mangelt auch Bursalorgan; die Gattung *Invenusta* mit den Rhammitendrüsen gehört aber meines Erachtens zu einer das Bursalorgan tragenden Gattungsgruppe). Ein Schlüssel zu diesem Problem liegt in einem apomorphen Merkmal, dem Mangel von Bewimperung an der Vereinigungsstelle der Germovitellodukte (im weiteren Sinne am weiblichen Genitalkanal) bei *Cirrifera* und *Ezona*. Da die *Ezona*-Arten in der Evolution die Bursablase vollkommen verloren haben müssen, mag die gleichartige Reduktion des Bursalorgans auch für *Cirrifera* gelten. Damit halte ich den Mangel vom Bursalorgan bei *Cirrifera* und *Carenscoilia* für apomorph, gleichfalls auch den Mangel von den Rhammitendrüsen, indem diese zwei Merkmale miteinander in Wechselbeziehung stehen. Tabelle 5 stellt die Verbreitung der plesio-apomorphen Merkmale in der Familie dar. Für die Rekonstruktion der Phylogenie der Familie lege ich großen Wert vor allem auf die Kombination der zwei Merkmale; d.h. Rhammitendrüsen und Bursalorgan, da diese beiden in Korrelation miteinander stehen, trotzdem sie strukturell sowie funktionell voneinander unabhängig sind.

Tab. 5. Verbreitung der plesio-(P) apomorphen (A) Merkmale innerhalb der Coelognoporidae

Gattung	Merkmal	Kernverhältnisse	Rhammitendrüsen	Einmündungsweise der Vasa deferentia	Vesicula seminalis		Begattungsorgan	♀ Genitalkanal	Bursablase	Bursalorgan
					Zahl	Lage				
<i>Coelognopora</i>		P	(P/A)	P	P	P	(P/A)	(P/A)	P	P
<i>Invenusta</i>		P	P	P	P(A)	P(A)	P	P	A	(P/A)
<i>Vannuccia</i>		(P/A)	P	(P/A)	A	A	A	(P/A)	(P/A)	P
<i>Ezona</i>		P	P	A	A	A	A	A	A	P
<i>Carenscoilia</i>		P	A	P	P	P	A	P	—	A
<i>Cirrifera</i>		P	A	P	(P/A)	P	A	A	—	A

Auf Grund dieser Beurteilungen sowie Verbreitungen der Merkmale schildere ich mögliche Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Coelognoporidae (Abb. 8). In der Familie bilden *Vannuccia* und *Ezona* eine nächstverwandte Schwestergruppe, die durch die unpaare, rostral vom Gonoporus gelegene Vesicula seminalis charakterisiert ist. Die beiden Gattungen sind damit über „Grade“ hinsichtlich der Lage der Vesicula seminalis hinübergegangen, während vier übrige Gattungen mit der caudal vom Gonoporus liegenden Vesicula seminalis ein angestammtes Merkmal erhalten. Bei *Ezona* müssen zusammen mit dem Verlust der Bursablase die Bewimperung am weiblichen Genitalkanal und die Paracniden vollkommen verschwunden sein. *Vannuccia* zeigt andererseits teils eine Spezialisierung auf die Einsenkung der Epithelkerne (bei *martae* und *talea*). Die Gattung bewahrt das Bursalorgan auf, das aber doch im Prozeß zur Bursareduktion steht (z.B. bei *rotundouncinata*). Die beiden Gattungen leiten sich wahrscheinlich von *Coelognopora* ab, da diese Gattung sowohl das Bursalorgan als auch die Rhammitendrüsen hat.

Invenusta mit den Rhammitendrüsen gehört auch zu der *Coelognopora*, *Vannuccia* und *Ezona* Gruppe. Die unbewaffnete Begattungsapparatur von *Invenusta* ist sicher ein plesiomorphes Merkmal gegenüber der kutikularisierten Apparatur von fast allen übrigen Coelognoporiden. Aber mehr oder weniger degeneriert jedenfalls das Bursalorgan. *Invenusta* war vermutlich daher vor der *Vannuccia-Ezona* Gruppe auch von *Coelognopora* differenziert. Es mag sich hier auch um *Coelognopora*-Arten handeln, deren Begattungsapparatur wie bei *Coelognopora gynocotyla* nicht bewaffnet ist.

Eine besonders unsichere Stellung in der Familie nehmen die zwei Gattungen *Carenscoilia* und *Cirrifera* ein, die sich beide durch den Mangel an Bursalorgan sowie Rhammitendrüsen abzeichnen. Annehmen wir, wie oben erwähnt, daß primitive *Coelogygnoporidae* mit dem Bursalorgan wie die *Coelogygnopora*-Arten versehen sind, zeigen die zwei betreffenden Gattungen eine frühere Abspaltung von einem primitiven Vertreter der *Coelogygnoporidae* und bilden durch den Verlust von Rhammitendrüsen eine andere Verwandtschaftslinie als der Gattungsgruppe, *Coelogygnopora*, *Invenusta*, *Vannuccia* und *Ezona*. Andererseits bietet *Cirrifera* wenigstens mit der Tendenz zur unpaaren *Vesicula seminalis* eine größere Differenzierung als *Carenscoilia*. Das kann bei *Cirrifera* auch durch den Mangel an Bewimperung des weiblichen Genitalkanals verstärkt werden.

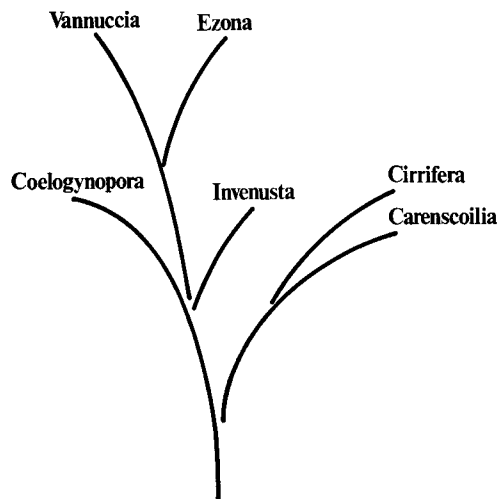


Abb. 8. Mögliche Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Coelogygnoporidae*.

Coelogygnopora steht meines Erachtens mit Sicherheit basal in der Gattungsgruppe, die sowohl das Bursalorgan als auch die Rhammitendrüsen hat. Die hauptsächlichsten Organisationen der Gattung sind von der primitiven *Coelogygnoporidae* abstammend. Die Stiletapparat des Begattungsorgans nimmt aber sich aus und ist wahrscheinlich von einem einfachen, unbewaffneten Penisgebilde differenziert. *Coelogygnopora* mag vor der Differenzierung der Stiletapparat einen Ast zur *Carenscoilia-Cirrifera* Gruppe ausgebreitet haben.

Innerhalb der Familie sind zweierlei Begattungsapparaturen (Stilet- und Cirrusgebilde) in der vorliegenden Diskussion nicht beachtenswert. Zum Beispiel gibt es sonst keine auffallenden enge morphologische Beziehung zwischen *Vannuccia* und *Cirrifera*, trotzdem sie beide das Cirrusorgan haben. Vermutliche entstehen die zweierlei Apparaturen unabhängig voneinander in der Familie.

Zum Schluß erlauben uns auch der Vergleich jedes Organsystems abschließende Grundorganisationszüge der Coelognoporidae zu rekonstruieren, die folgendermaßen zusammengestellt werden.

1. Körper mit langgestreckter Gestalt. Deckepithel mit intraepithelialen Kernen. Bewimperung auf den ganzen Körper.
2. Hautmuskelschlauch aus äußeren Ring- und inneren Längsmuskeln.
3. Paracniden und auch Anlage von Rhammitendrüsen vorhanden.
4. Polsterförmige Haftpapille, die sich zu größeren Haftfeldern zusammenschließen; am Rand des Hinterkörpers besonders dicht.
5. Pharynx plicatus, außen und innen bewimpert, mit 4 einheitlichen Muskelschichten von äußeren Längs- und äußeren Ringmuskeln, inneren Ring- und inneren Längsmuskeln.
6. Darmkanal mit Seitendivertikeln und einem unabgezwigten Kopfdarm.
7. Rundliches Gehirn mit einer eigenen Kapsel. Statocyste vor dem Gehirn.
8. Schwache Tastborsten am Vorderende des Körpers.
9. Hodenfollikel als ein unpaarer, ventromedianer Strang im praepharyngealen Körper. Anfangs unpaare Vasa deferentia, die sich vor dem Pharynx abzweigen, jedes voneinander getrennt ins Kopulationsorgan einmündend.
10. Paarige Vesicula seminalis caudal von Geschlechtsöffnung. Eine Vesicula granulorum als einfache Auftreibung im Begattungskomplex. Unbewaffnetes Begattungsorgan, das wahrscheinlich eine einfache Penispapille ist, in Vorderteil des Atriums hervorragend.
11. Vitellarienfollikel in zwei lateralen Reihen; sie mangeln aber in der Pharynxregion. Paarige Germarien vor dem Pharynx. Paarige Germovitellodukte münden voneinander getrennt in den Hinterteil des Atriums ein.
12. Schalendrüsen öffnen sich gerade distal von vereinigter Einmündungsstelle der Germovitellodukte.
13. Unnpaare Bursa, die durch einen bewimperten Bursastiel mit der Vereinigungsstelle der Germovitellodukte in Verbindung steht.
14. Ein gemeinsames Atrium genitale und eine gemeinsame Geschlechtsöffnung.

Es ist heute immer noch wichtig, verschiedene Organe der Turbellarien morphologisch bis ins Einzelne zu analysieren. Auf der anderen Seite ist auch das synthetische Verstehen der Turbellarien von weitgehenden Gesichtspunkten aus notwendig, die zukünftige Untersuchungen geben sollen.

Zusammenfassung

1. Auf Grund der Homologisierung wurden die folgenden Organisationen der Coelognoporidae bis in alle Einzelheiten geprüft und miteinander verglichen: Habitus, Deckepithel, Muskulatur, Hautdrüsen und Frontalorgan, Haftorgane, Darmtrakt, Exkretionsorgane, Nervensystem, Sinnesorgane, männliche und weibliche Geschlechtsorgane und Bursalorgan. Daneben wurden Parasiten in den Coelognoporiden beiläufig genannt.

2. Die Coelogynoporidae umfassen bisher 6 Gattungen und 43 Arten. Das System der Familie wurde überblickt; die Familien- sowie Gattungsdiagnosen wurden dargestellt.

3. Durch den Vergleich zwischen den Organisationen wurden 7 Merkmale für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie nominiert; d.h. Kernverhältnisse des Deckepithels, Verbreitung der Rhammitendrüsen, Einmündungsweise der Vasa deferentia in die Vesicula seminalis, Zahl und Lage der Vesicula seminalis, Begattungsorgan, Bewimperung des weiblichen Genitalkanals und Aufbau des Bursalorgans.

4. Die intraepitheliale Lage der Zellkerne ist bei der Familie ein primitives Merkmal. Davon wird die Einsenkung der Kerne abgeleitet, die bei den zwei *Vannuccia*-Arten bestätigt wird.

5. Das Vorhandensein oder Nicht-Vorhandensein der Rhammitendrüsen deutet zwei verschiedene Verwandtschaftslinien an, die eine Gruppe: *Coelogynopora*, *Invenusta*, *Vannuccia*, *Ezona*, und die andere Gruppe: *Carenscoilia*, *Cirrifera*.

6. Es gibt zwei Weisen von Verbindung der paarigen Vasa deferentia mit der Vesicula seminalis. Die Vasa mündeten ursprünglich in die Samenblasen voneinander getrennt ein. Bei *Vannuccia* (aber nicht alles) und *Ezona* vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Kanal vor der Einmündung; diese Verbindungsweise ist für phylogenetisch abgeleitet von der ersten zu halten.

7. Die primitive Vesicula seminalis ist paarig. Das kann mit den folgenden Beweisen belegt werden: der eigentümliche Verlauf der Samenblasen bei *Cirrifera boletiformae*, die sekundäre Verbindung der beiden Samenblasen bei *Coelogynopora conivincta* und das Übergangsstadium der Formveränderung der Samenblase bei *Invenusta paracnida*. Fernerhin wird damit die Denkmöglichkeit angegeben, daß die Vesicula seminalis von *Vannuccia* und *Ezona* in bezug auf Lagebeziehung mit der Geschlechtsöffnung in der Phylogenie von caudal nach rostral verlagert worden ist.

8. *Coelogynopora gynocotyla* und *Invenusta* haben eine einfache unbewaffnete Penisapille; diese ist einwandfrei primitiv und zeichnet sich gegen die mehr oder weniger kutikularisierten Begattungsorgane der übrigen Coelogynoporiden ab.

9. Sowohl *Ezona* als auch *Cirrifera* haben sekundär in der Evolution die Bewimperung des weiblichen Genitalkanals verloren, und zwar voneinander unabhängig.

10. Der Ductus genitointestinalis wird mit dem Bursastiel des Bursalorgans homologisiert, indem das eigentümliche Bursalorgan von *Coelogynopora alata* als Zwischenform der beiden Strukturen beurteilt werden kann. Aus den histologischen Analysen über die Bewimperung, die Entwicklung der Muskulatur und die Kernverhältnisse folgt, daß sich der Ductus genitointestinalis phylogenetisch vom normalen Bursalorgan ableitet, und daß das Bursalorgan daher innerhalb der Familie in verschiedenen Graden reduziert ist und der Bursastiel bei einigen Arten bloß als Ductus genitointestinalis übriggeblieben ist. Dieser Schluß schwächt unzweifelhaft den Beweisgrund der Ductus-genitointestinalis-Theorie Steinböcks ab.

11. Durch die Beurteilungen dieser Merkmale wurde ein möglicher Stammbau der Coelogygnoporidae rekonstruiert. Die hauptsächlichlichen Organisationen der *Coelogygnopora* sind von einer primitiven Coelogygnoporidae ererbt. *Carenscoilia* und *Cirrifera* stammen beide früh in der Evolution von der primitiven Coelogygnoporidae ab. *Invenusta* ist von *Coelogygnopora* differenziert. Beide Gattungen *Vannuccia* und *Ezona* sind nach der Differenzierung der *Invenusta* auch aus *Coelogygnopora* evolviert. Zum Schluß wurden die Grundorganisationen der Coelogygnoporidae repräsentiert.

Literaturverzeichnis

- Ax, P. 1951. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. Zool. Jb. Syst. **80**: 277–378.
- 1956a. Monographie der Otoplanidae (Turbellaria) Morphologie und Systematik. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abhandl. Math. naturw. Kl. Jg. 1955, **13**: 499–796.
- 1956b. Studien über psammobionte Turbellaria Macrostromida IV. *Myozona stylifera* nov. spec. Zool. Anz. **157**: 251–260.
- 1957. Ein chordooides Stützorgan des Entoderms bei Turbellarien. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, **46**: 389–396.
- 1961. Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien. Ergebn. Biol. **24**: 1–68.
- 1963. Die Ausbildung eines Schwanzfadens in der interstitiellen Sandfauna und die Verwertbarkeit von Lebensformcharakteren für die Verwandtschaftsforschung. Zool. Anz. **171**: 51–76.
- 1966a. Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. Sonderband II: 15–66.
- 1966b. Das chordoide Gewebe als histologisches Lebensformmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. Naturw. Rundsch. **19**: 282–289.
- Ax, P. u. R. Ax 1969. Eine Chorda intestinalis bei Turbellarien. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abhandl. Math. naturw. Kl. Jg. 1969, **5**: 1–18.
- u. ——— 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos VII. Nematoplanidae, Polystyliphoridae, Coelogygnoporidae (Turbellaria, Proseriata). Mikrofauna Meeresboden **29**: 1–28.
- Ax, P. u. B. Sopot-Ehlers, 1979. Turbellaria Proseriata von der Pazifikküste der USA (Washington) II. Coelogygnoporidae. Zool. Ser. **8**: 25–35.
- Ball, I. R. 1977a. A monograph of the genus *Spathula* (Platyhelminthes: Turbellaria: Tricladida). Aust. J. Zool. Suppl. **47**: 1–43.
- 1977b. A new and primitive retrobursal planarian from Australian fresh waters (Platyhelminthes, Turbellaria, Tricladida). Bijdrag. Dierkunde **47**: 149–155.
- 1977c. On the phylogenetic classification of aquatic planarians. Acta Zool. Fennica **154**: 21–35.
- Bock, S. 1923. Eine neue marine Turbellariengattung aus Japan. Uppsala Univ. Årsskr. Mat. Nat. **1**: 1–55.
- 1927. Ductus genito-intestinalis in the polyclads. Ark. f. Zool. **19**: 1–15.
- Bresslau, E. 1928–33. Turbellaria. Handb. Zool. **2**, 1: 52–320.
- Bush, L. 1968. Characteristics of interstitial sand turbellaria: the significance of body elongation, muscular development, and adhesive organs. Trans. Amer. Microsc. Soc. **87**: 244–251.

- Dörjes, J. 1968. Die Acoela (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. *Zeitsch. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **6**: 56–452.
- 1979. Protozoische und mesozoische Parasiten in acoelen Turbellarien. *Senckenbergiana marit.* **11**: 139–169.
- Ehers, B. u. U. Ehlers 1980. Zur Systematik und geographischen Verbreitung interstitieller Turbellarien der Kanarischen Inseln. *Mikrofauna Meeresboden* **80**: 1–23.
- Graff, L. von, 1904–08. Turbellaria I. Acoela und Rhabdocoelida, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs XXII, 1733–2599.
- Hartog, C. den, 1964. Proseriate flatworms from the deltaic area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt I. *Kon. Ned. Akad. Wetenscha.* **67**: 10–34.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, London, 1–263.
- Holmquist, Ch. u. T. G. Karling, 1972. Two new species of interstitial marine triclads from the North American Pacific coast, with comments on evolutionary trends and systematics in Tricladida (Turbellaria). *Zool. Scr.* **1**: 175–184.
- Hyman, L. H. 1951. *The invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela, the acoelomate Bilateria*. 550 S.
- Jong, R. de 1980. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **18**: 1–23.
- Karling, T. G. 1940. Zur Morphologie und Systematik der Alloecoela cumulata und Rhabdocoela lecithophora (Turbellaria). *Acta Zool. Fenn.* **26**: 1–260.
- 1943. Studien an *Halammovortex nigrifrons* (Karling) (Turbellaria, Neorhabdocoela). *Ibid.* **37**: 1–23.
- 1950. Studien über Kalyptorhynchien (Turbellaria) III. Die Familie Schizorhynchidae. *Ibid.* **59**: 1–33.
- 1953. *Cytocystis clitellatus* n. gen., n. sp., ein neuer Eukalyptorhynchien-Typus (Turbellaria). *Ark. Zool.* **4**: 493–504.
- 1956. Morphologisch-histologische Untersuchungen an den männlichen Atrialorganen der Kalyptorhynchia (Turbellaria). *Ibid.* **9**: 187–279.
- 1958. Zur Kenntnis der Gattung *Coelogytopora* Steinböck (Turbellaria, Proseriata). *Ibid.* **11**: 559–567.
- 1961. Zur Morphologie, Entstehungsweise und Funktion des Spaltrüssels der Turbellaria Schizorhynchia. *Ibid.* **13**: 253–286.
- 1963. Some evolutionary trends in turbellarian morphology. In „The lower metazoa“ ed. by Dorgherty, Univ. Califor. Press, 225–233.
- 1964. Marine turbellaria from the Pacific coast of North America III. Otoplanidae. *Ark. Zool.* **16**: 527–541.
- 1966a. Marine turbellaria from the Pacific coast of North America IV. Coelogytoporidae and Monocelididae. *Ibid.* **18**: 493–528.
- 1966b. On the defecation apparatus in the genus *Archimonocelis* (Turbellaria, Monocelididae). *Sarsia* **24**: 37–44.
- 1966c. On nematocysts and similar structures in turbellarians. *Acta Zool. Fenn.* **116**: 1–28.
- Karling, T. G. u. H. Kinnander 1953. Några virvelmaskar från Östersjön. *Särtryck ur Svensk Faunistisk Revy* **3**: 73–79.
- Karling, T. G., V. Mack-Fira u. J. Dörjes 1972. First report on marine microturbellarians from Hawaii. *Zool. Scr.* **1**: 251–269.
- Keferstein, W. 1868. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. *Abhandl. Königl. Gesellsch. Wissensch. Göttingen* **14**: 3–38.
- Lang, K. 1954. On a new orthonectid, *Rhopalura philinae* n. sp., found as a parasite in the opisthobranch *Philina scabra* Müller. *Ark. Zool.* **6**: 603–610.

- Luther, A. 1960. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. I. Acoela, Catenulida, Macrostromida, Lecithoepitheliata, Proleceithophora, und Proseriat. Fauna Fennica 7: 1-155.
- Marcus, E. 1946. Sobre Turbellaria Brasileiros. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. São Paulo, Zoologia 11: 5-254.
- 1948. Turbellaria do Brasil. *Ibid.* 13: 111-244.
- 1949. Turbellaria Brasileiros (7). *Ibid.* 14: 7-156.
- 1954. Turbellaria Brasileiros XI. Papéis Avulsos do Depa. d. Zool., Secr. d. Agri., São Paulo, XI: 419-489.
- Marcus, E. u. E. Marcus 1951. Contributions to the natural history of brazilian turbellaria. Comuni. Zool. Mus. Hist. nat., Montevideo, 3: 1-25.
- Maslin, T.P. 1952. Morphological criteria of phyletic relationships. Syst. Zool. 1: 49-70.
- Meixner, J. 1928. Der Genitalapparat der Tricladen und seine Beziehungen zu ihrer allgemeinen Morphologie, Phylogenie, Ökologie und Verbreitung. Z. Morph. Ökol. Tiere 5: 570-612.
- 1938. Turbellaria (Strudelwürmer). D. Tierw. d. Nord- u. Ostsee 4b: 1-146.
- 1943. Über die Umbildung einer Turbellarienart nach Einwanderung aus dem Meere ins Süßwasser. Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 43: 453-468.
- Nouvel, H. 1935. Notes sur la faune marine de la région de Roscoff. Trav. Stat. Biol. Roscoff 13: 213-218.
- Oparina-Charitonowa, N. 1927. Über den Zusammenhang zwischen dem Geschlechtsapparat und dem Darm in der Gattung *Monocelis* Ehrenberg. Bull. Inst. recherc. biol. Univ. Perm 5: 209-218.
- Papi, F. u. B. Swedmark 1959. Un turbellario con lo scheletro: *Acanthomacrostromum spiculiferum* n. gen. n. sp. Monitore Zool. Ital. 66: 229-250.
- Reisinger, E. 1926. Zur Turbellarienfauna der Antarktis. Dtsch. Südpol.-Exped. XVIII. Zool. X: 417-462.
- 1929. Zum Ductus genito-intestinalis-Problem. Z. Morph. Ökol. Tiere 16: 49-73.
- 1961. Allgemeine Morphologie der Metazoen. Morphologie der Coelenteraten, acoelomaten und pseudocoelomaten Würmer. Fortschrif. Zool. 13: 1-82.
- Remane, A. 1951. Die Bursa-Darmverbindung und das Problem des Enddarmes bei Turbellarien. Zool. Anz. 146: 275-291.
- 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Aufl. 364S. Leipzig.
- 1961. Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität. Zool. Anz. 166: 447-465.
- Rieger, R. u. S. Tyler 1979. The homology theorem in ultrastructural research. Amer. Zool. 19: 655-664.
- Rieger, R. M. 1971. Die Turbellarienfamilie Dolichomacrostromidae nov. fam. (Macrostromida) I. Teil. Vorbemerkungen und Karlingiinae nov. subfam. I. Zool. Jb. Syst. 98: 236-314.
- 1974. A new group of Turbellaria-Typhloplanoida with a proboscis and its relationship to Kalyptorhynchia. In „Biology of the turbellaria” ed. by N.W. Riser u. M.P. Morse: 23-62.
- Schilke, K. 1970. Zur Morphologie und Phylogenie der Schizorhynchia (Turbellaria, Kalyptorhynchia). Z. Morph. Tiere 67: 118-171.
- Simpson, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press. 247S.
- Sopott, B. 1972. Systematik und Ökologie von Proseriaten (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste. Mikrofauna Meersboden 13: 1-72.

- 1973. Jahreszeitliche Verteilung und Lebenszyklen der Proseriata (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. *Ibid.* **15**: 1–106.
- Sopott-Ehlers, B. 1976. Interstitielle Macrostromida und Proseriata (Turbellaria) von der französischen Atlantikküste und den Kanarischen Inseln. *Ibid.* **60**: 1–35.
- 1980. Zwei neue *Coelogygnopora*-Arten (Turbellaria, Proseriata) aus dem marinen Sublitoral. *Zool. Scr.* **9**: 161–163.
- Steinböck, O. 1924a. Die Bedeutung der *Hofstenia atroviridis* Bock für die Stellung der Alloecoela im System der Turbellarien. *Zool. Anz.* **59**: 156–166.
- 1924b. Untersuchungen über die Geschlechtstrakt-Darmverbindung bei Turbellarien nebst einem Beitrag zur Morphologie des Trikladendarmes. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **2**: 461–504.
- 1927. Monographie der Prorhynchidae (Turbellaria). *Ibid.* **8**: 538–662.
- 1932. Die Turbellarien des arktischen Gebietes. *Fauna arctica* **6**: 295–342.
- 1958. Zur Phylogenie der Gastrotrichen. *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. Graz, 1957*: 128–169.
- 1966. Die Hofsteniiden (Turbellaria Acoela) Grundsätzliches zur Evolution der Turbellarien. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **4**: 58–195.
- Tajika, K.-I. 1977. Eine neue Art der Gattung *Vannuccia* Marcus, 1948 (Proseriata, Coelogygnoporidae) aus Hokkaido, Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool.* **21**: 31–43.
- 1978. Zwei neue Arten der Gattung *Coelogygnopora* Steinböck, 1924 (Turbellaria, Proseriata) aus Hokkaido, Japan. *Ibid.* **21**: 295–316.
- 1979. A new species of the genus *Ciliocincta* Kozloff, 1965 (Mesozoa, Orthonectida) parasitic in a marine turbellarian from Hokkaido, Japan. *Ibid.* **21**: 383–395.
- 1980. Eine neue Gattung der Familie Coelogygnoporidae (Turbellaria, Proseriata) aus Hokkaido, Japan. *Annot. Zool. Japon.* **53**: 18–36.
- 1981a. Marine Turbellarien aus Hokkaido, Japan V. Coelogygnoporidae (Proseriata). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool.* **22**: 451–473.
- 1981b. Eine neue Art der Gattung *Archimonocelis* (Turbellaria : Proseriata: Monocelididae) aus Hokkaido, Japan. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.*, **21**: 1–9.
- Westblad, E. 1942. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela II. *Ark. Zool.* **33**: 1–48.

Addendum

Nachdem das Manuskript dieser Abhandlung in Drucke gegeben wurde, habe ich eine nachstehende Arbeit geschenkt bekommen:

Riser, N.W. 1981. New England Coelogygnoporidae. *Hydrobiologia* **84**, 139–145.

In der Arbeit stellt Riser neun Coelogygnoporiden dar, wovon sechs Arten neu für die Wissenschaft sind: *Coelogygnopora hymanae* n. sp., *C. justaforcipis* n. sp., *C. poaceaglandis* n. sp., *C. erotica* n. sp., *Cirrifera xanthoderma* n. sp., und *Macroatrium setosum* n.g., n. sp.

M. setosum besitzt das Bursalorgan und zudem Rhammitendrüsen („epidermal bacillary glands packed with elongated rhabdites“ nach Riser). Die Gattung *Macroatrium* gehört daher meiner Auffassung nach zur Gattungsgruppe von *Coelogygnopora*, *Invenusta*, *Vannuccia*, und *Ezona*.