

Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

## Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Brachiopodengattung *Lingula*.

Von

CORNELIA SCHAEFFER (Holland).

Die folgenden Mitteilungen sind als Einleitung und Zusammenfassung zu einer Arbeit anzusehen, die in den „Acta Zoologica“, Band 7, 1926–27, erscheinen wird.

(Als Manuskript eingegangen am 14. Februar 1927.)

Die allgemeine Bedeutung der Brachiopoden für die  
Geologie und Palaeontologie. Äussere Morphologie.

Die *Brachiopoden* bilden eine etwas abseitsstehende, aber sehr interessante Tiergruppe. Interessant sind sie vor allem durch ihr hohes erdgeschichtliches Alter, gehören doch die *Brachiopoden* zu den ältesten bisher bekannten Fossilresten. Wohl keine Tiergruppe hat denn auch, ohne wesentliche Umwandlung ihres anatomischen Baues, eine so weit zurückreichende Geschichte aufzuweisen wie diese *Brachiopoden*, die sich in allen Meeren unserer Erde angesiedelt und erhalten haben.

Die *Brachiopoden*, die man in schlosslose (*Ecardines*) und schlosstragende (*Testicardines*) einteilt, werden schon in reicher Zahl in den marinen Ablagerungen des unteren Kambriums gefunden. Es sind fast ausschliesslich die *Ecardines*, die hier vertreten sind. Im Silur jedoch nehmen die *Testicardines* an Häufigkeit zu und erreichen in dieser Periode ihre Blütezeit, während die *Ecardines* bedeutend zurückgehen und bis auf heute sich ungefähr in der gleichen Vertretung erhalten haben. Mit Schluss des Palaeozoicums ist ein starkes Schwinden der ganzen Abteilung zu konstatieren; während Trias, Jura und Kreide sind vor allem die *Terebratulacea* und *Rhynchonellacea* unter den *Testicardines* vorherrschend, und im Tertiär ist der Rückgang ein sehr starker. Heute sind besonders die *Terebratulacea* noch reichlich vertreten, indem sie 112 der 160 noch lebenden Arten bilden, während von fossilen Arten etwa 6000 bis jetzt bekannt sind.

Die *Brachiopoden* halten und hielten sich seit jeher mit Vorliebe auf in Kalkschlammböden und in den feinen Sandgründen des seich-

teren Wassers an den Meeresküsten. Kalksteine, die reichliches fossiles Brachiopodenmaterial führen, hat man auch Brachiopodenkalke genannt. Viele Brachiopodenarten sind ausgezeichnete Leitfossilien, charakteristisch für die verschiedenen Stufen, die die Stratigraphie unterscheidet.

Der Brachiopodenkörper wird von zwei Schalenklappen umgeben, die von den beiden Mantellappen abgetrennt werden. Die richtige morphologische Orientierung ist die, dass die Schale, die vom Stiel durchbohrt wird oder der Unterlage fest angewachsen ist, als ventrale Schale betrachtet wird, die andere als dorsale Schale. Die beiden Schalenklappen können in keiner direkten Verbindung miteinander stehen (*Ecardines*) oder aber werden durch einen schlossähnlichen Apparat miteinander verbunden (*Testicardines*). Als lebende Vertreter der *Ecardines* sind zu nennen: *Lingula*, *Discina* und *Crania*, während alle übrigen Formen von heute zu den *Testicardines* gerechnet werden.

Nur ein kleiner Teil des von den beiden Schalen und Mantellamellen umschlossenen Hohlraums wird vom eigentlichen Brachiopodenkörper eingenommen; dieser beschränkt sich auf den hinteren Teil dieses Raumes, während vor demselben die Mantelhöhle sich ausdehnt.

In die Mantelhöhle ragt der charakteristische Armapparat vor: zwei spiralig aufgewundene Arme, beiderseits der Mundöffnung entspringend und mit vielen feinen Cirren fransenartig besetzt. Dieser Armapparat funktioniert wohl, wie die Mantellamellen, vorwiegend als Atmungswerkzeug, daneben hat er zweifelsohne eine ernährende Funktion, indem die Nahrungspartikelchen durch die doppelreihigen Cirren zur Mundöffnung gestrudelt werden. Bei vielen Formen werden diese Arme durch innere kalkige Spiralen oder Schleifen gestützt, die wichtige Anhaltspunkte für die systematische Gruppierung der Gattungen bilden. Beim Öffnen und Schliessen der Schalen spielen die Arme niemals eine Rolle. Dieses Öffnen und Schliessen wird ausschliesslich bewirkt durch ein System von paarigen selbständigen Muskeln, bei den *Testicardines* ausserdem reguliert durch die Schlosseinrichtungen. Alle Muskeln entspringen an der ventralen Schale und inserieren an der dorsalen Schale.

Ungefähr mit der Körperachse zusammenfallend erstreckt sich der Darmkanal, der proximal mit der ventralgelegenen Mundöffnung anfängt und distal sich in einigen grossen Schleifen windet, um schliesslich entweder blind zu enden (*Testicardines*) oder distal median (*Crania*), oder, nach der rechten Seite umbiegend, seitwärts zu enden (*Lingula*, *Discina*). Im proximalen Teil des Darmes münden einige Leberdrüsen, die wohl als einfache Darmausstülpungen und als Hauptsitz der Verdauung anzusehen sind.

Ein auffallendes Organ des Brachiopodenkörpers ist dessen Haftorgan, der Stiel, eine bei den *Ecardines* und *Testicardines* grundverschiedene Bildung, der am distalen Körperende ansetzt und zwischen den Schalenenden (*Ecardines*) hervortritt oder durch ein Loch in der ventralen Schalenklappe austritt. Bei der übergrossen Mehrzahl der *Brachiopoden*, die ja eine festsitzende Lebensweise führen, bewirkt der Stiel die Anheftung. Nur bei der Gattung *Lingula*, die sich durch einen verhältnismässig langen Stiel auszeichnet, kann man nicht von einer Anheftung mittelst des Stieles reden, da die Tiere sich, ähnlich wie gewisse *Polychäten*, mit ihrem Stiel in Sandröhren eingraben, ohne dort festzuwachsen.

#### Geographische Verbreitung. Lebensgewohnheiten.

Das Hauptverbreitungsgebiet der *Lingulae* ist wohl im Indischen und Pazifischen Ozean gelegen, wo sie gefunden wurden auf den Hawaii-Inseln, den Samoa-Inseln, den Viti-Inseln, an der Ost- und Nordostküste Australiens, ferner an den Küsten Javas, der Molukken-Inseln und der Philippinen. Weiter nördlich sind Fundorte beschrieben an den Küsten Chinas, Koreas und Japans. Eine vereinzelte Angabe gibt einen Fundort in Karachi (Vorder-Indien) an, während FISCHER (1887 Man. de Conch.) eine Spezies, *Lingula parva*, an der Westküste Afrikas (Guineas) erwähnt.

Als vikariierende Gattung für *Lingula* in Amerika wird *Glottidia* angegeben. Sie kommt vor an den Küsten Californiens, an der Insel Punam vor der Küste Ecuadors und an den Küsten von North-Carolina und Florida.

Die *Lingula*-Exemplare, die ich zur Untersuchung bekam, stammten zum kleineren Teil aus Japan, zum grösseren Teil aus China. Die grössten Exemplare besaßen durchschnittlich  $45 \times 25$  mm Schalenlänge und -breite. Die Farbe der Schalen kann eine hellgrüne sein, oder mehr dunkelgrün mit rötlich-braunem Überflug oder gelblich-braun mit schwarzem Anflug; sie ist je nach der Art verschieden.

In Japan kommt *Lingula*, nach Angaben von YATSU, nur am Strande der Südküsten vor, und zwar stellenweise so reichlich, dass z. B. die Einwohner von Yanagawa, einem Dörfchen an der Ariake-Bay, die *Lingulae* sammeln und als Nahrungsmittel verkaufen. Das ganze Tier wird gekocht und gegessen, während an anderen Orten nur der dicke, fleischige Stiel gegessen wird.

Die beliebtesten Aufenthaltsorte der *Lingulae* sind Sandbänke, die bei Ebbe trocken liegen und bei Flut unter Wasser stehen, die schwärzlich aussehen und übelriechen infolge von verwesenden organischen

Substanzen. Nähert man sich einer solchen Sandbank, so ist keine Spur von *Lingulae* und ihren Röhren zu sehen, da alle Öffnungen vom zurücktretenden Wasser mit Schlamm zugedeckt werden. Erst wenn man gräbt, findet man leicht Exemplare in einer Tiefe von 30 cm.

Wie schon oben angedeutet, leben die Tiere einzeln in Röhren, die sie in den feuchten Sand graben. Hauptsächlich benützen sie hierbei ihren Stiel, während durch kräftiges Ausstossen von Wasser durch die Ausströmungsöffnung, und weiter durch das seitwärts drehende Übereinandergleiten der beiden Schalen, die Grabbewegung unterstützt wird. Durch Schleimabsonderung einer Randpartie der Mantellappen werden die Wände der Röhre einigermassen gepflastert.

So eingegraben kann das Tier sich bis zur halben Schalenlänge aus seiner Röhre hinausstrecken. Sobald es Gefahr wittert, zieht der muskulöse Stiel sich energisch zusammen, und die *Lingula* verschwindet in die Tiefe. Die spiralig aufgerollten Arme werden nie aus der Schale vorgestreckt. Höchstens ragen einige Cirren hervor.

Die geschlechtsreifen Tiere legen ihre Geschlechtsprodukte ins Meerwasser ab; dies geschieht plötzlich, wie der Ausbruch eines Miniaturvulkans, wie YATSU sich ausdrückt. Die Befruchtung findet also allem nach im Wasser statt.

Die Brutzeit der *Lingula* in Japan (Misaki) fällt in Mitte Juli bis Ende August; die der übrigen bisher beobachteten *Brachiopoden* wechselt stark, je nach dem Aufenthaltsort und dem betreffenden Klima.

Die Larve führt während einiger Zeit eine pelagische Lebensweise. Nach einigen Wochen setzt sie sich am Strande fest und hat dann eine Schalenlänge von 5 mm. Aus dem Vergleich dieser Grössenangaben mit der Grösse des erwachsenen Tieres könnte man schätzungsweise schliessen, dass *Lingula* mindestens ein Alter von fünf bis sieben Jahren erreichen kann.

#### Stellung im System. *Lingula*-Probleme.

Interessant sind die *Brachiopoden* auch durch ihre noch sehr un-abgeklärte Abstammung; wusste man doch lange nicht recht, in welchem Stamme oder in welcher Klasse man diese schalentragenden Tiere unterbringen sollte.

Man hat sie zu den *Mollusken*, den *Chaetognathen*, den *Bryozoen* und den *Chaetopoden* in engste Beziehung gebracht und schliesslich sie zusammen mit den *Bryozoen* und den *Sipunculiden* zu den *Prosopygiern* vereinigt.

Das leitende Motiv meiner Untersuchungen war, Näheres über die genauere Histologie einzelner Organsysteme bei der Gattung *Lingula*

festzustellen. Denn an Hand solcher Befunde liessen sich vielleicht einige Schlüsse über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Lingula* im besondern und den *Brachiopoden* im allgemeinen zu den übrigen Tiergruppen ziehen.

Hiefür kam besonders die histologische Untersuchung von folgenden Organsystemen in Betracht: Stiel, Blutgefäßsystem, Geschlechtsorgane und Segmentalorgane. Jedes dieser Organsysteme stellt seine eigenen Probleme in Bezug auf Abstammung und Verwandtschaft. Die Fragestellung lautet in der Hauptsache: Ist im Stiel oder im Lingulakörper eine offenkundige oder verdeckte Segmentierung nachzuweisen, etwa in der Muskulatur, in der Innervierung oder in einer Segmentierung des Cöloms, die möglicherweise auf eine nähere Verwandtschaft mit den *Anneliden* (*Polychäten*) hindeuten könnte?

Gibt die genauere Untersuchung des Baues der Segmentalorgane und der Entwicklung der Geschlechtsprodukte ebenfalls Aufschlüsse über verwandtschaftliche Beziehungen?

Bringen die histologischen Untersuchungen des Gefäßsystems eine Bejahung oder eine Verneinung der Thesen, die von LANG (1903) in seiner Trophocoeltheorie auf Grund theoretischer Betrachtungen aufgestellt wurden?

Das Gefäßsystem. Die Geschlechtsorgane. Die Segmentalorgane. Der Stiel.

Die Kenntnis des Blutgefäßsystems war in der *Brachiopoden*-Anatomie längere Zeit einer der meist umstrittenen Punkte, bis BLOCHMANN endgültige Abklärungen über das Vorhandensein eines solchen Systems brachte.

Das Zentralorgan ist das birnförmige Herz, dorsal dem Darne aufgelegt. Es ist ein muskulöses, kontraktiles Organ. Vom Herzen zieht sich nach vorn über dem Darm ein Blutgefäß, das sich proximal, etwa senkrecht oberhalb der Mundöffnung, in die beiden Armarterien gabelt. Diese Armgefäße verlaufen weiter in den Armen, indem sie jeder Windung folgen und jedesmal feine Seitengefäße in die Cirren entsenden. Unterhalb des Mundes verläuft ein Quergefäß, das die Armarterien verbindet und selbst ebenfalls feine Abzweigungen an die unter dem Munde gelegenen Cirren abgibt.

Vom Herzen verläuft nach hinten zu ein Rückengefäß über dem Darm, das sich ebenfalls gabelt und nachher vom Darm abgeht und auf die Mesenterien, die Ileoparietalbänder, übertritt. Diese beiden Genitalgefäße, wie sie jetzt genannt werden, biegen nach vorne um und begleiten die Segmentalorgane median in der ganzen Länge.

Streckenweise bilden die Genitalgefäße, immer im Ileoparietalband gelegen, ein Netz von Blutlakunen. Auch spalten sich zwei Äste ab; einer verläuft seitlich vom Darm nach vorne, der zweite Ast verläuft, ebenfalls im Mesenterium gelegen, seitlich vom Darm, nach hinten.

Die Untersuchungen ergaben, dass der histologische Bau des Herzens von *Lingula* nicht so sehr mit dem der *Testicardines* übereinstimmt, wie man auf Grund der äusseren Ähnlichkeit annehmen würde. Wenn bei den *Testicardines* die Stützsubstanzlamelle dem Herzen seine Festigkeit verleiht, wird diese Funktion bei *Lingula* von der hier stark entwickelten Muskulatur übernommen, während die Stützsubstanz nur an der Anheftungsstelle ihre Aufgabe beibehält.

Weiter ergab sich, dass die einfachen Blutlakunen, die Genitalgefäße, das Rückengefäß und das Herz von *Lingula* eine schöne Stufenreihe der histologischen Differenzierung aufweisen:

- a) Die Blutlakunen sind einfache Spalten und Lücken, in der Stützsubstanz der Mesenterien gelegen.
- b) Die Genitalgefäße und das Rückengefäß sind nicht mehr in der Stützsubstanz eingelagert, sondern verlaufen als selbständige Gebilde, die sich von ihrem ursprünglichen Mutterboden, der Darmwandung oder dem Mesenterium, gelöst haben. Sie besitzen deutliche Wandungen, bestehend aus einer Stützsubstanzmembran innen und einem wohl entwickelten Cölothel aussen. Hie und da sind, an der Basis der Cölothelzellen, Muskelfibrillen eingelagert.
- c) Das Herz und das Rückengefäß in der Nähe des Herzens zeigen die höchste Differenzierung, indem ihre Wandung eine kräftige Muskulatur aufweist.

Das Blutgefäßsystem weist kein inneres zusammenhängendes Endothel auf. Es ergibt sich eine vollständige Bestätigung der Thesen der LANGSchen Haemocoeltheorie.

Die Geschlechtsorgane liegen bei *Lingula* ausschliesslich im Cölom des Hauptkörpers und nicht, wie bei den *Testicardines*, in der sekundären Leibeshöhle der Mantelfalten. Sie finden sich an der Dorsal- und Ventralseite der Ileoparietalbänder. Die Gonaden bilden vier deutliche Gruppen: zwei an den Teilen des Ileoparietalbandes, die rechts und links am Darm ansetzen, und zwei an den frei vorstehenden Lamellen, die die Segmentalorgane begleiten.

Von aussen gesehen bilden die Geschlechtsprodukte eine grobkörnige, im fixierten Zustande gelbliche Masse, die zur Zeit der Ge-

schlechtsreife die ganze Cölomhöhle mit Ausnahme des Abschnittes im Mantel und im Stiel ausfüllt.

Die Verzweigungen des Ileoparietalbandes innerhalb der Gonaden sind im Grunde bei beiden Gruppen von Geschlechtsorganen (den an den Darmflügeln und den an den Segmentalorganen gelegenen) die gleichen, nämlich terminale und bäumchenförmige. Das will besagen, dass die Ileoparietalbänder sich anfänglich unverzweigt, flach und horizontal ausbreiten und erst an ihren freien Rändern die Verzweigungen ansetzen lassen, die, dorsal und ventral umbiegend, bäumchenartig sich weiter teilen.

An den feinen Verzweigungen dieser bäumchenförmigen Verästelungen sind die Ei- und Dotterzellen gelegen, die sich hier festsitzend bis zur Eireife entwickeln. Ist dieses Stadium erreicht, so lösen die Eier sich von der Stützsubstanzlamelle des Ileoparietalbandes ab, gelangen in die Leibeshöhle und von hier mit der Strömung der Leibeshöhlenflüssigkeit in den Trichter des Segmentalorganes, von wo sie dann weiter durch den Segmentalorgankanal nach aussen befördert werden. Mit Recht kann also von den Geschlechtsorganen von *Lingula* als von einer „offenen“ oder „umgekehrten“ Drüse gesprochen werden.

An den Verzweigungen der Ileoparietalbänder entstehen und entwickeln sich die Eier und ihre Dotterzellen aus dem jene in allen Teilen bekleidenden Cölothel. Neben den Eizellen kommen also auch Dotterzellen vor. Diese Zellen, die meistens grösser sind als die noch in Entwicklung begriffenen Eier und die auch in viel grösserer Anzahl vorhanden sind, besitzen einen Kern, der vielfach wandständig ist, und viele runde, sich mit Eosin hellrosa färbende Dotterkugeln.

Das Vorkommen getrennter Dotterzellen neben den Eizellen ist eine sehr auffallende, bis jetzt bei Brachiopoden nicht beschriebene Tatsache. Ob die Verhältnisse bei den *Testicardines* andere sind, oder ob auch hier getrennte Dotterzellen vorkommen, ist noch unaufgeklärt.

Die jungen Eizellen entwickeln sich aus den Cölothelzellen und vergrössern sich offenbar phagocytär auf Kosten der umliegenden Dotterzellen und auch anderer Eizellen. Vermutlich fällt die erste Differenzierung von Eizellen und Dotterzellen in die frühesten Entwicklungsstadien der *Lingular*larve. Im Verlaufe der Entwicklung werden alle Dotterzellen absorbiert, so dass man in den reifen Gonaden alles Dottermaterial, das sich in früheren Stadien in den Dotterzellen vorfand, jetzt in den grossen reifen Eiern findet. Die Eier bleiben während ihrer ganzen Entwicklung bis zur Reife an den Mesenterien befestigt. Das grösste Ei, das festsitzend an den Gonaden gefunden

wurde, war  $76 \times 98 \mu$  im Durchmesser, während der Nucleus  $30 \mu$  durchschnittlich mass.

In den Gonaden von *Lingula* kommen alle Stadien dieser Entwicklung gleichzeitig nebeneinander vor, und zwar nicht nach verschiedenen Stadien in bestimmten Regionen angeordnet, so wie man dies bei vielen *Anneliden* antrifft, sondern es können wahllos nebeneinander am Ileoparietalband liegen: weit entwickelte, weniger fortgeschrittene und ganz junge Eizellen-Stadien. In wesentlichen Punkten lässt sich eine Übereinstimmung für das Vorkommen und die Entwicklung der Geschlechtsprodukte bei den *Polychäten* und den *Brachiopoden* feststellen.

*Lingula* besitzt ein paar Segmentalorgane, die in allen wesentlichen Verhältnissen mit denen der übrigen *Brachiopoden* übereinstimmen. Es sind schlanke, schlauchförmige Organe, die mit einem weiten, plattgedrückten Trichter in der Leibeshöhle beginnen, sich mit einem langen, schlauchförmigen Teil, den wir Kanal nennen, nach vorne fortsetzend die ganze Leibeshöhle durchziehen, um schliesslich in der Nähe der Mundöffnung durch einen unscheinbaren Porus nach aussen zu münden.

Der Trichter ist hübsch gefaltet, seine Öffnung ist meist dorso-lateral gerichtet und im fixierten Zustand gelblich-weiss gefärbt. Der schlauchförmige Teil ist anfänglich breit, dorso-ventral abgeflacht; er verschmälert sich dann auf der Höhe des Musculus lateralis, dem er sich eng anschmiegt, um sich weiter vorne bis zur Mündung immer mehr zuzuspitzen. Die Farbe dieses Teiles ist rot-braun. Der Trichter ist auf dem Kanal mit einer zur Längsachse des letzteren schief stehenden Mündung aufgesetzt.

Die Segmentalorgane liegen der lateralen Körperwand ziemlich eng an und gehören dem Gebiet der Ileoparietalbänder an. Die ventrale Lippe des linken Trichters besitzt eine doppelte Befestigung: 1. mittels des Ileoparietalbandes und 2. mittels Cölothel am Musculus cutaneus. Diese doppelte Befestigung der ventralen Lippe wurde am rechten Segmentalorgan nicht beobachtet. Hier fehlt anscheinend die Befestigung durch die Trichterlippe am Musculus cutaneus.

Was den feinen Bau der Segmentalorgane anbelangt, so bildet auch hier, wie bei allen Organen der *Brachiopoden*, die Lamelle aus Stützsubstanz die Grundlage des Organes. Diese Stützlamelle, im schlauchförmigen Teil sehr dünn, ist im Trichter stellenweise mächtig entwickelt und ruft durch ihre Auswüchse die zierliche, gefaltete Struktur des Trichters hervor. Inwendig wird der Trichter von einem



hohen Epithel, mit vielen übereinander liegenden Kernen und ohne erkennbare Zellgrenzen, das einen mächtigen Wimpersaum trägt, ausgekleidet. Dieses Wimperepithel geht einerseits an der Trichterperipherie allmählich in ein einfaches, aus einer Lage von Zellen bestehendes Coelothel, das die Ileoparietalbänder, sowie den Trichter und Schlauch von aussen bekleidet, über, andererseits flacht es sich, beim Übergang vom Trichter zum schlauchförmigen Teil, zum inneren, ebenfalls aus einer Zelllage bestehenden Epithel des Kanales ab. Dieser Übergang wird jedoch immer durch eine mehr oder weniger tiefe Furche markiert.

Muskelfibrillen kommen weder im Trichter- noch im Kanal-epithel vor, so dass man hieraus schliessen kann, dass sowohl der Trichter als der schlauchförmige Teil zu selbständigen Kontraktionen nicht befähigt sind. Auch Blutgefässe oder Blutlakunen wurden weder am Trichter noch am schlauchförmigen Teil beobachtet.

Wie schon oben erwähnt, wird das Segmentalorgan gleich allen Organen der Körperhöhle vom Cölothel überzogen. Dieses ist eine ganz dünne Membran mit stark abgeflachten Kernen. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Nur an bestimmten Stellen erhebt sich das Epithel zu deutlichen runden Zellen, die sich an diesen Stellen vermehren und anhäufen. Diese Zellen lösen sich, wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, ab und vermehren sich durch Teilung, entweder an Ort und Stelle, indem sie noch der Stützlamelle aufsitzen, oder nachher, während sie schon frei in der Körperflüssigkeit flottieren. Es sind zweifelsohne Cölomocyten, die sich an diesen Stellen aus den Zellen des Cölothels entwickeln. Scharf umrissen sind diese Bildungs-herde nicht, doch kommen sie regelmässig vor:

1. an der ganzen Dorsalfläche des schlauchförmigen Teiles,
2. weniger häufig und bei weitem nicht so ausgedehnt an der Ventralseite des Schlauches,
3. am Cölothel der ventralen Trichterlippe,
4. an der Dorsalseite des Ileoparietalbandes, das das Segmentalorgan mit der Körperwand verbindet,
5. seltener an der Ventralseite des gleichen Aufhängebandes.

Zwischen den Segmentalorganen der *Brachiopoden* und *Polychäten* lassen sich überraschende Ähnlichkeiten nachweisen. Sowohl auf Grund der embryologischen Übereinstimmungen als auch der zahlreichen Ähnlichkeiten in den histologischen und äusseren morphologischen Verhältnissen bei denjenigen Familien der *Polychäten*, die *Nephromixia* besitzen, kann man schon nach Durchsicht der Literaturangaben kaum

umhin, auch den Segmentalorganen von *Lingula* mit ihren grossen Wimpertrichtern, ihren rot-braunen Nephridialschläuchen und nicht zuletzt mit ihrer zweifachen Anlage, eine doppelte Bedeutung zuzuerkennen und sie somit als *Nephromixia* zu bezeichnen, wie sie auch in funktioneller Hinsicht Geschlechtsgänge und Exkretionsorgane sind.

Die Literatur über den Stiel, diesen so charakteristischen Abschnitt des *Lingula*-Körpers ist eine umfangreiche und weist verschiedene sich widersprechende Angaben auf. Er stellt ein weiches, muskulöses Organ dar, inwendig hohl und mit einer mächtigen Längsmuskelschicht versehen und aussen mit einer dicken cuticularen Hülle umkleidet. Dazwischen schieben sich noch zwei Schichten: die Stützsubstanzlamelle und das Ectoderm ein. Die bedeutende Muskelmasse im Innern des Stieles weist darauf hin, dass derselbe willkürlich kontraktile ist. Die Unterschiede zwischen dem Stiel der *Ecardines* und der *Testicardines* sind erheblich. Bei den *Ecardines* ist der Stiel eine Ausstülpung, gewissermassen eine Fortsetzung des Körpers. Das Cölom setzt sich durch den ganzen Stiel als Stielhöhle fort und ist ausgekleidet mit einem typischen Cölothel, das im Leben bewimpert ist. Bei den *Testicardines* ist das kurze stielartige Organ massiv, von einer Bindegewebsmasse erfüllt. Bei *Lingula* (*Ecardines*) ist eine nicht weiter differenzierte Längsmuskulatur vorhanden, die als eine Fortsetzung der Körpermuskulatur zu betrachten ist. Diese Längsmuskelfibrillen, die mit beiden Enden an der Stützlamelle des Stieles inserieren, gewähren dem Stiel eine selbständige, also aktive Bewegung. Der Stiel der *Testicardines* dagegen ist ein passives Organ, das durch ein System von Muskelpaaren, die alle an der Stielbasis und an der Körperwand inserieren, in Bewegung gebracht wird. Die Wand des Stieles bei den *Ecardines* ist ganz gleich wie die Körperwand gebaut. Der Unterschied ist bloss der, dass während der frühesten Entwicklung das Ectoderm der Körperwand eine Schale abgeschieden hat, während das Ectoderm des Stieles zur Bildung einer Cuticula überging, beides also Modifikationen der Sekretion des Ectoderms. Bei den *Testicardines* stimmen ebenfalls Stiel und Körperwand überein, mit dem Unterschied, dass am Stiel, von aussen nach innen auf die Cuticula und das Ectoderm das Stielbindegewebe folgt. Dieses Stielbindegewebe wird an der Basis des Stieles gegen die Leibeshöhle durch das Cölomepithel abgeschlossen.

Der Stiel der *Ecardines* und der der *Testicardines* können also nicht ohne weiteres verglichen werden, sie sind zwei analoge, aber nicht streng homologe Gebilde. Der Stiel der *Ecardines*, zum mindesten bei *Lingula*, besitzt eine viel grössere Selbständigkeit und kann deshalb

nicht bloss als ein Körperanhang betrachtet werden. Man kann ihn aber auch nicht ohne weiteres mit einem caudalen Abschnitt eines wurmartigen Tieres vergleichen, da sich keine Reste einer einstigen Segmentation dieses Körperteiles nachweisen liessen. Ob er auf phylogenetischen Vorstufen mit dem *Brachiopoden*-Körper i. e. S. zusammen ein annelidartiges Ganzes bildete, darüber schweigen sowohl ontogenetische als vergleichend-anatomische Befunde, da jede Spur, die dieses Problem beleuchten könnte, ausgewischt erscheint.

---