

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

Die Geschlechtsverhältnisse der Brachiopoden, im besonderen die Spermato- und Oogenese der Gattung *Lingula*.

Mit phylogenetischen Ausblicken.

Von
ERNST SENN (Zürich).

(Als Manuscript eingegangen am 26. Januar 1934.)

1. Einleitung.

Vor einigen Jahren hatte CORNELIA SCHAEFFER verschiedene Organsysteme einiger Arten der Brachiopodengattung *Lingula* untersucht und in manchen Punkten auf noch ungeklärte Probleme hingewiesen. Einige allgemein einführende und zusammenfassende Mitteilungen ihrer Arbeit sind ebenfalls in dieser Zeitschrift erschienen (vgl. SCHAEFFER, CORNELIA, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Brachiopodengattung *Lingula*. Acta Zoologica. Bd. VII [1926] und Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Jhg. LXXII [1927]).

Von dieser Arbeit ausgehend wurden nun hier speziell die Geschlechtsverhältnisse und die Genitalorgane der Linguliden eingehend untersucht. Auch bei SCHAEFFER hatte dieses Organsystem Berücksichtigung und einige weitere Aufhellungen erfahren. Stellte doch die Autorin als erste fest, dass in den Eierstöcken neben den Eizellen noch andere, bestimmt differenzierte, ernährende Zellen vorkommen. Die späteren Untersuchungen zeigten zwar, dass sich die Autorin in der Deutung der Grösse dieser Hilfszellen etwas geirrt hatte. Da SCHAEFFER unter ihrem Untersuchungsmaterial nur weibliche Tiere vorfand, blieb die Frage, ob *Lingula* zwittrig oder getrenntgeschlechtlich sei, noch ungelöst. Diese Frage aber wurde schon seit mehr als hundert Jahren von den verschiedensten Zoologen, die *Lingula* studierten, zu lösen versucht, und dabei sind die widersprechendsten Ansichten geäussert worden, ohne dass die eine oder andere Auffassung als erwiesen gelten konnte.

Meinen eigenen Untersuchungen waren daher die Lösungen folgender Fragen zum Ziele gestellt:

1. Sind die Linguliden gonochoristisch oder hermaphroditisch?
2. Wie verläuft ihre Spermato- und Oogenese?
3. Welche übereinstimmenden und abweichenden Merkmale ergibt ein Vergleich der Bildung der Geschlechtszellen bei den verschiedenen Brachiopoden?
4. Zu welcher anderen Tiergruppe deuten die Resultate nähere phylogenetische Beziehungen an?

2. Die Geschlechtsorgane der Linguliden. Spermato- und Oogenese.

An einem reichlichen Materiale wurden nach verschiedensten Methoden genaue Untersuchungen in toto und in Schnitten angestellt. Durch sorgfältige Studien an Schnittserien der Gonaden von über 80 Individuen verschiedener *Lingula*-Arten konnte bewiesen werden, dass zweierlei Arten des Aufbaues und der Verteilung der Stützsubstanz innerhalb der Gonaden je nach dem Individuum zu beobachten sind. Zusammenstellungen und Vergleiche mit Geschlechtsdrüsen, bei denen deutlich entwickelte Ei- und Samenzellen festzustellen waren, ergaben eindeutig, dass dieser typische Strukturunterschied in der Verästelung der Stützsubstanzbänder durch das Geschlecht bedingt ist und dass männliche und weibliche Individuen zu unterscheiden sind.

Beim männlichen und beim weiblichen Tiere kommen vier deutlich getrennte Abteilungen von Gonaden vor. Sie liegen dorsal seitlich vom Darm und ventral an dem medialen Teile der Segmentalorgane und entstehen durch Verästelung der freien Ränder der Ileoparietalbänder. Die Verzweigungsart aller vier Drüsen bleibt in der vollen Ausdehnung der Gonaden die gleiche und auch der Zustand des Entwicklungsgrades der Geschlechtszellen zu ein und derselben Zeit ist hinten, wie vorn, bei den Darm-, wie bei den Segmentalorgangonaden übereinstimmend. Keim-, Wachstums- oder Reifezonen innerhalb der ganzen Gonaden sind keine festzustellen. Durch die reiche Verzweigung der Stützsubstanz und der sie begleitenden Cölothelien zerfallen nun die Keimdrüsen in viele grössere und kleinere Gonadenlappen. An diesen Lappen hingegen können wir in der Regel innerhalb der letzten und zweitletzten Abzweigungen eine zentrale Partie mit weniger weit entwickelten Geschlechtsprodukten und peripher anschliessende Lagen mit reifen Keimzellen beobachten.

Bei allen Verzweigungen ist immer, wie beim Mesenterium, die Stützsubstanz innen und trägt aussen die Cölothel- oder die Geschlechtszellen. Alle grösseren Äste sind band- oder blattartig. Nur die feinsten Endverzweigungen der Stützsubstanz der Keimgerüstbänder und der Keimlamellen sind fadenförmig. (Mit Keimgerüstband oder Keimlamelle wurden die zweitletzten Abzweigungen der Stützsubstanz samt den an ihnen sich bildenden Geschlechtszellen bezeichnet.)

Trotzdem nun bei der männlichen und weiblichen Keimdrüse dasselbe Prinzip der Verästelung verwirklicht wird, so entstehen doch für beide Geschlechter, wie schon erwähnt wurde, durch verschiedene Verzweigungsgrade in den einzelnen Lappen charakteristische Strukturen und typische Band- und Lamellenformen. Dagegen sind die letzten, die fadenförmigen Verzweigungen der Stützsubstanz einander ganz ähnlich und die ersten sich bildenden Keimzellen bei beiden Geschlechtern gleich gross.

Durch diesen typischen Strukturunterschied zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen, den wir bei allen vier untersuchten *Lingula*-Arten vorfinden, ist es möglich, Hoden und Eierstöcke jederzeit zu unterscheiden. Da bis jetzt dieser Unterschied im Bau der verschiedenen Geschlechtsdrüsen von keinem der Autoren, die *Lingula* anatomisch oder histologisch untersuchten, festgestellt worden ist, war die Erkennung des Geschlechtes bei Tieren mit noch wenig weit entwickelten Keimdrüsen nicht möglich. Denn irgendein äusserer Unterschied zwischen weiblichen und männlichen Individuen ist makroskopisch weder an den Gonaden, noch an andern Organen zu beobachten. Um rasch und sicher auch eine ganz undifferenzierte Genitaldrüse als Hoden oder als Ovarium zu erkennen, ist ein Querschnitt oder ein Längsschnitt durch einen grösseren Teil einer Gonade notwendig. Am günstigsten ist für die Beobachtung eine mittlere Vergrösserung von 100—300 mal.

Der Hoden zeigt eine reiche Verzweigung, die vom Ileoparietalband weg fast gleichmässig bis zu den kleinsten Verästelungen vor sich geht.

Beim Ovarium fehlt diese starke, weitgehende und fast gleichmässige Verästelung; dadurch werden die Keimlamellen viel ausgedehnter, legen sich aneinander und passen sich durch Faltungen und starke Biegungen den Raumverhältnissen an.

Ferner entwickelt das männliche Keimband die Geschlechts-

zellen meistens nur auf der einen Seitenfläche und an den Rändern, die weibliche Keimlamelle hingegen auf beiden Seiten.

Mit der Vermehrung und dem Wachstum der generativen Zellen nimmt die Grösse der Keimbänder und Keimlamellen stets zu und die Gonade erreicht so gegen das Ende der Geschlechtsreife die grösste Ausdehnung. Bei Individuen mit reifen Geschlechtsprodukten wird der ganze viscerele Teil der sekundären Leibeshöhle von den sich nach allen Richtungen erstreckenden Lappen der vier generativen Drüsen ausgefüllt. Am Anfang einer wieder beginnenden Bildungsperiode der Keimzellen zeigen dagegen die Ränder der Ileoparietalbänder, mit blossem Auge gesehen, nur kleine Überwucherungen, und die Gonaden gleichen so dünnen Schnüren. Mit der weiteren Ei- und Samenbildung nimmt dann auch die Dicke dieser langen, dünnen Drüsenstränge rasch zu und immer stärker tritt der körnige, lappige und faltige Charakter des Organes hervor.

Während der Periode der Geschlechtszellenbildung können alle möglichen Entwicklungsstadien von Keimzellen wahllos nebeneinanderliegend angetroffen werden. Mit der vollen Reife aber gleichen sich diese Entwicklungsunterschiede bei den Gonocyten der entsprechenden Gonaden stark aus.

Die Vorgänge der Spermatogenese sind vom gewöhnlichen Schema etwas abweichend, indem der Kern während der Wachstumsperiode der Keimzellen nicht sichtbar gemacht werden kann. Die Spermatocyten sind gegen das Ende dieser Periode stark eosinophil, und ihr Kern selbst wird erst wieder im Moment der Reifeteilung sichtbar.

Zum Teil scheinen die vier Spermatiden erst nach der zweiten Teilung frei zu werden, während vorher noch alle vier Kerne von der gemeinsamen Hülle der Spermatocyte umschlossen werden.

Alle Spermatozoen sind gleich gebaut, besitzen ein fast kugeliges Köpfchen und einen langen Schwanzfaden. (Grösse des Köpfchens mehr oder weniger 2μ .)

Gleiche Zellen, wie wachsende Spermatocyten beim Hoden, finden wir auch im Eierstocke. Aus vielen Beobachtungen geht hervor, dass es Nährzellen sind. Kerne können, da sich diese Zellen ihrer Natur entsprechend nicht mehr weiter teilen, nicht deutlich gemacht werden.

Da die sich bildenden Nährzellen und die wachsenden Spermatozyten in wenig entwickelten Gonaden als solche allein nicht unterschieden werden können, ist begreiflich, dass es den vielen Forschern, die *Lingula* untersuchten, nicht gelang, bei weniger

ausgedehnten, speziellen Studien der Geschlechtsorgane, ihre Natur zu erkennen. Tiere mit deutlich entwickelten Eizellen wurden mit Sicherheit als Weibchen erkannt, und da neben den Oocyten noch andere Gebilde zu beobachten waren, so glaubte man eben, alle jene Tiere, in deren Gonaden nur solche kugelige, granulaartige Gebilde vorhanden waren, als weibliche Individuen bezeichnen zu können. Man sah in solchen Gonaden wenig entwickelte Ovarien mit noch nicht differenzierten Eizellen. Mit grosser Wahrscheinlichkeit und in einigen Fällen sogar mit Sicherheit können wir jetzt sagen, dass frühere Forscher auch männliche Tiere vor sich hatten, trotzdem sie vielfach betonten, eigentümlicherweise nur weibliche Tiere angetroffen zu haben. So hat z. B. SCHAEFFER ohne Zweifel auch männliche Tiere geschnitten und sogar solche Schnitte durch Hoden abgebildet, wie dies aus ihrer Arbeit eindeutig hervorgeht.

Wie ich nun schon in der Einleitung anführte, hat SCHAEFFER zum erstenmal auf eine nutritive Eibildung bei den Linguliden hingewiesen. Sie erfasste die tatsächlichen Verhältnisse richtig, trotzdem sie die wirkliche Morphologie der Nährzellen nicht erkannte. Sie redet von Dotterzellen mit vielen eosinophilen Dotterkügelchen. Was SCHAEFFER als Dotterkugeln bezeichnet, sind in Wirklichkeit die Nährzellen selbst, und was sie Dotterzellen nennt, entspricht einer kleinern Gewebepartie eines Ovariumlappens. Über die Aufnahme des Nährmaterials durch die Eizellen ist sich SCHAEFFER nicht ganz klar, vermutet aber, dass sich die Oocyten „offenbar phagocytär auf Kosten der umliegenden Dotterzellen“ vergrössern. Meine Untersuchungen haben nun gezeigt, dass die Nährzellen-Aufnahme durch die Eizellen tatsächlich in direkter Weise erfolgen muss. In den jungen Eizellstadien zeigt das Cytoplasma sogar amöboidartige Fortsätze. *Lingula* besitzt so eine ausgesprochene nutritive Eientwicklung.

Unter den kugeligen, eosinophilen Nährzellen können wir in Eierstöcken häufig, mehr oder weniger zahlreich, grössere, kugelförmige Gebilde wahrnehmen, die wir als abortive Eizellen ansprechen dürfen.

Diese Abortiveier werden wohl wie die Nährzellen von den weiter wachsenden Oocyten auch als Nahrung verwendet. Bei stark wachsenden Eizellen liegen die Nährzellen in grosser Zahl dicht der Eioberfläche an. Viele von ihnen erscheinen sogar ganz in das Ooplasma eingerückt oder sind von einem Plasmafortsatz fast vollständig umschlossen. Im Eiinnern liegende Nährzellen kann man

nicht oder nur undeutlich wahrnehmen. Die Auflösung der aufgenommenen Nährstoffe in der Oocyte muss also rasch erfolgen.

Am Anfang einer neuen Periode der Geschlechtszellenbildung sind die Nährzellen an den Keimlamellen und ihren Endfäden allein vorhanden, verschwinden dann mit dem Auftreten und Anwachsen der Oocyten immer mehr und liegen schliesslich nur noch vereinzelt zwischen den dicht gedrängten, entwickelten Eizellen, die an der Stützsubstanz der Keimlamellen ihren Halt finden. Diese Feststellung lässt wieder ganz deutlich eine nutrimentäre Eientwicklung erkennen.

In den ersten Stadien der Eibildung zeigt das Ooplasma starke Cyanophilie, während der Kern bläschenförmig und hell erscheint. Im Cytoplasma selbst treten häufig Vakuolen auf. In den Eizellen können wir während des weitem Wachstums auffallende cytologische Vorgänge im Plasma, Kern und Nucleolus beobachten. Im Ooplasma treten nach der Phase der Cyanophilie der jungen Oocyten immer mehr feine Dotterkörner auf und die Farbreaktion wird wieder mehr erythrophil. Die reifen Eizellen sind vollständig mit dunkelroten kleinen Dotterkörnern angefüllt.

Der Kern selbst scheint keine grosse Bedeutung bei der Nährzellen-Aufnahme zu besitzen, dagegen um so mehr bei den Umwandlungen der Nährstoffe und den Vorgängen im Cytoplasma. So liegt der Kern meistens entgegengesetzt der Seite, auf welcher die Nährzellen-Aufnahme am regsten stattfindet. Dagegen wird zur Zeit der Dotterbildung die Kernmembran dünner und undeutlicher.

Ganz besonders scheint der Nucleolus eine Rolle beim Wachstum der Eizelle und der Dotterbildung zu spielen. Anfangs ist er homogen und nimmt mit dem weitem Wachstum von Zelle und Kern auch stets an Grösse zu. Aber schon in der Mitte des Eiwachstums scheint keine Volumenvergrösserung mehr stattzufinden. Zur selben Zeit treten auch in seinem Inneren dichtere Strukturen auf und finden sich häufig neben ihm im Kerne kleinere nucleolenartige, peripher liegende Körperchen.

Interessante, noch nicht abgeklärte Vorgänge scheinen sich an reifen Eizellen abzuspielen. Bei drei Individuen konnte ich in den entwickelten Oocyten um den Kern herum oder zwischen Deutoplasma und Dottermembran auf der freiliegenden Eiseite eine helle Zone mit cyanophilen Körnern beobachten. Wahrscheinlich haben diese Erscheinungen etwas mit der Reifeteilung zu tun.

In den ersten Entwicklungsstadien zeigen die Eizellen keine oder eine nur undeutliche Membran. Ihre Form selbst ist dann recht

ungleich. Mit der weiteren Entwicklung wird die Gestalt gleichmässiger, kugelig oder länglich, und bei reifen Oocyten ist eine deutliche, ziemlich dicke Dottermembran ausgebildet.

Die Wachstumskorrelation des Kernes mit dem Grösserwerden der Eizelle ist nicht bei allen Arten gleich. Drei Arten zeigten anfangs eine ziemlich gleichmässige Volumenzunahme des Eikerns und dann ein stetiges Abschwächen seiner Vergrösserung. Bei den Eizellen der vierten *Lingula*-Art (aus Santua) vergrössert sich der Kern in der zweiten Phase merklich langsamer als das Cytoplasma, darauf wieder viel stärker, dann aber gegen das Ende der Eientwicklung zu wieder fortwährend schwächer.

Interessant ist die regelmässige Erscheinung, dass der Kern des *Lingula*-Eies während der Eibildung eine ganz bestimmte Wanderung ausführt. In den ersten Entwicklungsstadien liegt der Nucleus peripher innen gegen die Stützsubstanzlamelle gerichtet und wandert dann nach dem freiliegenden Eiteil. Ungefähr von der Mitte der Eientwicklung weg liegt er stets peripher aussen.

Aus allen Beobachtungen über die Geschlechtsorgane, die Ei- und Samenbildung der Linguliden geht mit Sicherheit hervor, dass Gonochorismus vorliegt.

3. Vergleichung der Geschlechtsorgane verschiedener Brachiopodenarten.

Um auch bei andern Brachiopodenformen in manchen noch nicht abgeklärten Punkten Klarheit zu schaffen, untersuchte ich neben den *Lingula*-Spezies noch mehrere andere Brachiopodenarten. So wurden die Studien ausgedehnt auf Individuen von *Terebratulina retusa* Linné (syn. *T. caputserpentis*), *Macandrevia cranium* Müller (syn. *Waldheimia cranium*), *Crania anomala* Müller und *Gryphus vitreus* Born (syn. *Terebratula vitrea*), die ich ebenfalls im Zoologischen Institut in Zürich untersuchen konnte. Ferner wurden während eines zweimonatigen Aufenthaltes an der zoologischen Station von Neapel zahlreiche Tiere der dort vorkommenden Brachiopodenarten, wie *Mühlfeldtia truncata* Linné (syn. *Megerlea truncata*), *Megathyris detruncata* Gmelin (syn. *Argiope decollata*), *Argyrotheca cuneata* Risso (syn. *Argiope cuneata*), *Argyrotheca cordata* Risso (syn. *Argiope neapolitana*) und *Argyrotheca cordata varietas* zu eingehenden Studien herbeigezogen.

Alle diese untersuchten Brachiopodenarten sind in Grösse und in äusserer Form verschiedenartig gebaut. Selbst die Lage der

Geschlechtsdrüsen in der sekundären Leibeshöhle und ihre Gestaltung weichen zum Teile bei den verschiedenen Arten deutlich voneinander ab, und dennoch zeigen alle untersuchten Arten einschliesslich *Lingula* den gleichen histologischen Aufbau der Gonaden und ist die Bildung der Keimzellen im grossen und ganzen bei allen übereinstimmend. Eine Stützsubstanzlamelle, bedeckt auf beiden Seiten vom Cölo- oder Keimepithel, dringt in die sekundäre Leibeshöhle vor und verteilt sich nach allen Richtungen. Bei den Ecardines (*Lingula*, *Discinisca*, *Crania*) entwickeln sich die Geschlechtsorgane entweder allein oder nur zum Teil im visceralen Abschnitte der Cölohmöhle, dagegen bei den Testicardines ausschliesslich in den Ausbuchtungen der sekundären Leibeshöhle in den Mantellappen, in den sogenannten Mantelsinussen. Bei allen liegt also die Stützsubstanz innen und entwickeln sich die Keimzellen aussen um diese Abzweigungen.

Im Bindegewebe der Genitalbänder und zum Teil noch in ihren Ästen sind Hohlräume oder ganze Kanäle wahrzunehmen, die mit dem Blutgefäßsystem in direkter Verbindung stehen. Die Geschlechtszellen selbst entstehen aus den Zellen des Endothels der Leibeshöhle. Eine die Gonade umschliessende Membran gibt es nicht. Die reifen Geschlechtsprodukte fallen direkt in die sekundäre Leibeshöhle.

Von einer konzentrischen Anordnung der Bildungszonen der Geschlechtszellen im Hoden, wie sie von einigen Autoren in der männlichen Keimdrüse der Brachiopoden etwa beschrieben worden ist, kann allgemein nicht gesprochen werden. Sie scheint lediglich auf die männliche Gonade von *Macandrevia* beschränkt zu sein.

Die Spermien aller Brachiopoden sind übereinstimmend einfach gebaut, sind stecknadelförmig und gleichen sehr denen der Polychaeten.

Die Ovarien sind gleich wie die Hoden der entsprechenden Arten gebaut, nur ist die Zerteilung der Äste und Lappen eine weit geringere.

Während der Periode der Geschlechtszellenbildung finden wir im Ovarium wieder alle möglichen Stadien von Eizellen und Abortiveiern. Eine ausgesprochene Cyanophilie bei jungen Oocyten, wie bei *Lingula*, zeigen auch *Argyrotheca cordata* und ihre Varietät. Bei den andern untersuchten Arten fehlt diese Erscheinung.

Im Gegensatz zu *Lingula* besitzen die andern Brachiopoden Follikelzellen. Bei einigen sind deutliche, zahlreiche, bei an-

dern allerdings nur spärliche, kleine, flache, anliegende Kerne um die Eizellen wahrzunehmen.

Die Eizellen der meisten Arten besitzen nur einen Nucleolus, gleichwie das *Lingula*-Ei. In der Regel hingegen zeigen die Oocyten von *Terebratulina* und *Gryphus* neben einem grössern Nucleolus noch ein oder mehrere nucleolenartige Körperchen.

Terebratulina und *Gryphus* entwickeln ferner neben den Follikelzellen noch Nährzellen, die samt der Eizelle in einem Follikelsack eingeschlossen sind und mit dem Wachstum der Oocyte aufgebraucht werden. Diese Nährzellen besitzen deutliche Kerne und zeigen Übergänge zu den Follikelzellen einerseits und zur Eizelle andererseits.

Bei *Megathyris* und *Argyrotheca cuneata* kommen neben nur spärlichen Follikelzellen auch noch ähnliche Nährzellen wie bei *Lingula* vor, aber nur in beschränktem Masse und weniger regelmässig.

Abweichend von allen andern bis jetzt bekannten Brachiopodenarten, bei denen wir stets die Geschlechter getrennt finden, zeigen die *Argyrotheca*-Arten Hermaphroditismus. Die meisten Zoologen, die *Argyrotheca*-(*Argiope*)-Arten untersuchten, betonten, keine männlichen Tiere gefunden zu haben, sprachen sich aber dennoch entschieden für Gonochorismus aus, da die Tiere Brutpflege trieben, deshalb sicher für Weibchen gehalten wurden und Hermaphroditismus so ausgeschlossen schien.

Meine genauen, speziellen Untersuchungen haben aber eindeutig gezeigt, dass Zwitterigkeit vorliegt. Die Zwitterdrüse liegt in den dorsalen Mantelsinussen. Der spermabildende Teil ist nur klein, erreicht bei voller Entwicklung etwa die Ausdehnung eines reifen Eies, ist meistens aber kleiner und wird daher leicht übersehen.

Hoden- und Ovarialteil der Zwitterdrüse sind zwar mehr oder weniger deutlich voneinander getrennt und die Lage der männlichen Keimdrüsenpartie ist bei allen drei untersuchten *Argyrotheca*-formen dieselbe. Der Anteil des Hodens entwickelt sich symmetrisch links und rechts vom Darne beim Übergang der dorsalen Mantelsinüsse in den zentralen Teil der sekundären Leibeshöhle und zwar stets an dem dem Darne nähergelegenen Abschnitte des Aufhängebandes der Genitaldrüse, während der Ovarialteil noch mehr seitlich liegt. Weiter vorn im Mantelsinus finden wir nur noch Eientwicklung.

Sobald man die genaue Lage des Hodens kennt, ist es leicht, die Zwitterdrüse zu finden. Da aber die *Argyrotheca*-Arten kleine Tiere sind, müssen unbedingt vollständige Schnittserien durch ganze Tiere ausgeführt werden, wenn ihre Zwitterigkeit nachgewiesen werden soll.

In einzelnen Zwitterdrüsen konnte ich schon viele Spermatozoen und sogar schon Spermienbildung beobachten. Grösse und Form der verschiedenen Entwicklungsstadien männlicher Keimzellen stimmen mit denen anderer Brachiopoden überein.

Da die Arten der Gattung *Argyrotheca* Brutpflege treiben und die reifen Eizellen direkt von der sekundären Leibeshöhle in die Bruttaschen gelangen, dürften diese Hermaphroditen wahrscheinlich Selbstbefruchtung aufweisen, denn männliche und weibliche Keimzellen scheinen zur gleichen Zeit reif zu werden.

Aus dem Angeführten geht klar hervor, dass bei den Brachiopoden sich die Entwicklung der Eizellen auf verschiedene Weise vollzieht, — obgleich alle Arten alimentäre Eibildung besitzen.

In Übereinstimmung zeigen alle untersuchten Formen, dass Ei-, Follikel- und Nährzellen gleichen Ursprunges sind. Sie sind alle aus generativen Zellen, aus ursprünglich fertilen Cölothelzellen entstanden.

Die Geschlechtszellenbildung und die Entleerung der Produkte erfolgt bei den Brachiopoden in der Regel periodisch. Nur die zwitterigen Formen, *Argyrotheca cordata* und ihre Varietät, scheinen davon abzuweichen.

4. Zur Phylogenie der Brachiopoden.

Auf Grund der Ergebnisse dieser ziemlich ausgedehnten Untersuchungen habe ich zum Schlusse versucht, gestützt auf die wichtigsten und übereinstimmenden Resultate, etwas zur Kenntnis der Phylogenie der Brachiopoden beizutragen. Dabei beschränkte ich mich im wesentlichen auf die Vergleichung des Cöloms, der Geschlechtsorgane und ihrer Ausführungswege bei den Brachiopoden und den noch heute für die Verwandtschaft der Armfüsser in Betracht kommenden Tiergruppen.

Auf diese Weise konnten nun ganz interessante, nähere Beziehungen zu der einen und andern Tiergruppe gefunden werden. Für die Vergleichung kamen in Betracht: Enteropneusta, Pterobranchia, Chaetognatha, Entoprocta, Priapulidea, Echiuridea, Sipunculidea, Phoronidea, Bryozoa (Ectoprocta) und Polychaeta.

Gestützt auf die Vergleichenungen der Geschlechtsorgane, der Keimzellenbildung, des Cöloms und der Cölomodukte bei Brachiopoden und den angeführten Tierklassen, lassen sich für die Brachiopoden nähere Beziehungen zu den Polychaeta Sedentaria einerseits und den Phoronidea, Sipunculidea und Bryozoa (Ectoprocta) andererseits feststellen.

In vielen Punkten aber weisen gerade die Brachiopoden, und vor allem *Lingula*, besonders gegen die Polychaeta hin. Wir besitzen manche Hinweise, die auf eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen beiden Tiergruppen hindeuten, doch fehlt uns ein endgültiger Beweis dafür zur Zeit noch.

Die vorstehenden Mitteilungen sind die Zusammenfassung einer Arbeit, die in den „Acta Zoologica“, Band 15, 1934, erscheinen wird. Die Anregung zu diesen Studien verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER, der mir auch in zuvorkommender Weise den Aufenthalt am Meere ermöglichte.
