

(Aus der Biologischen Station Lunz am See, N.-Ö., und dem Zoologischen
Institute der Universität Graz.)

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

II. Mitteilung.

Morphologie und Physiologie des Fangapparates eines Ostra-
koden (*Notodromas monacha*). II¹⁾.

Von

Otto Storch.

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingelangt am 17. Februar 1932.)

Fortsetzung.

3. Die Kehr- und Zubringevorrichtung.

Es ist schon früher angedeutet worden, wie wir uns den Filtrationsvorgang durch die Filterkämme der Mandibeltaster vorzustellen haben. Die Mandibeltaster bewegen sich seitlich und dadurch treten die Filterkämme auseinander und nehmen ein größeres Wasserquantum zwischen sich auf. Daraufhin bewegen sie sich wieder einwärts, das zwischen den Filterkämmen befindliche Wasserquantum, dem in dieser Bewegungsphase das Entweichen durch den sich hierbei bildenden Verschuß der vorderen Öffnung des Filterraumes und durch den stets bestehenden hinteren Verschuß in diesen Richtungen verwehrt ist und dem durch die bei der Einwärtsbewegung auch bald sich zusammenlegenden obersten (ventralsten) Filterborsten ein ungehindertes Abströmen nach oben (in ventraler Richtung) unmöglich gemacht ist, kann nur dadurch auf den im Filterraume entstehenden höheren Druck reagieren, daß es, unter

¹⁾ Mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

Zurücklassung der in ihm enthaltenen Schwebepartikelchen, seitlich durch die Filterkämme abströmt. Es hilft bei Entstehung dieser quer orientierten Abströmungsrichtung der transversale Schlag der Mandibelexopoditen mit. Die Frage, die nun weiter zu beantworten ist, lautet: Wie gelangen die von den Filterkämmen zurückgehaltenen Partikelchen im Filterraume nach hinten und so über den Eingang zum Mundvorraume? Da die durch die sich nähernden Filterkämme entstehende Strömungsrichtung des im Filterraume eingeschlossenen Wassers im wesentlichen nach den beiden Seiten gerichtet ist, durch die Filterkämme nach außen geht, kann damit nur bewirkt werden, daß die Partikelchen an den Filterborsten liegen bleiben, es bleibt weiter noch festzustellen, wie sie von hier flott gemacht, zusammengeführt und über dem Eingange des Mundvorraumes zu einem für die Lippen erfaßbaren Nahrungsballen zusammengebacken werden. Dieser Aufgabe dient die Zubringevorrichtung, zu deren Besprechung nun übergegangen werden soll.

Doch sei noch folgende Überlegung vorausgeschickt: Die Filterborsten nehmen von der Basis gegen die Spitze zu an Querschnitt ab, werden dünner und damit biegsamer. Hinzu kommt, daß sie im proximalen Abschnitte gebogen sind, im peripheren Abschnitte dagegen geradegestreckt. Wenn die Filterkämme sich einander nähern und dadurch das zwischen ihnen befindliche Wasser unter Druck gerät, ist es selbstverständlich, daß auch die Filterborsten selber auf den von innen auf sie einwirkenden Druck reagieren. Dieser auf die Medialfläche der Borsten wirksame Druck wird zur Folge haben, daß die biegsamen peripheren Teile ihm leichter nachgeben als die gebogenen, dickeren, steiferen Teile. Sie werden demnach in ihren peripheren Teilen etwas auseinanderweichen, dadurch sozusagen Raum schaffen und so auch eine, wenn auch nicht übermäßig starke, von vorne nach hinten gerichtete Strömung innerhalb des Filterraumes entstehen lassen. Dadurch wird schon, wenn auch nicht in genügendem Grade, eine stärkere Ansammlung des Filterrückstandes im hinteren Bereiche des Filterraumes erreicht werden.

Die wirklich sichere und erfolgreiche Beförderung des Filterrückstandes zum Eingange in den Mundvorraum wird aber erst durch das Eingreifen der Zubringevorrichtung gewährleistet, die ganz eine Bildung der 1. Maxille ist. Die Strukturen, die dazu von den 1. Maxillen in Anspruch genommen werden, sind die uns schon bekannten Endite. Eine allgemeine Beschreibung der 1. Maxille haben

wir schon früher gegeben. Wir erinnern uns, daß sie drei Endite besitzt und vor diesen eine enditenartige Bildung vorhanden ist, die vergleichend-morphologisch als Taster angesprochen wird (Fig. 1 und 2). Alle diese Differenzierungen, die hier der Einfachheit halber als 4 Endite angesprochen werden mögen, sind mit Borsten ausgestattet. Die Endite liegen so, daß der vorderste (der Taster) hoch (am ventralsten) sitzt und die nachfolgenden je immer tiefer zu liegen kommen, so daß sie in einem Bogen angeordnet sind (Fig. 10, 11, 15). Unterhalb des (dorsal vom) 4. Enditen entspringen dann die zwei langen Filterborsten, die wir eben ausführlicher besprochen haben. Der vorderste Endit liegt dabei ungefähr im Niveau der obersten (ventralsten) Filterborsten, und zwar so weit nach vorne gelagert, daß er ungefähr in der Mitte ihrer Längserstreckung an sie herantritt. Der hinterste, 4. Endit dagegen liegt sehr tief (dorsal), so daß er im Niveau der Lippenoberflächen sich befindet, und zwar so weit hinten, daß er knapp über den Eingang in den Mundvorraum zu stehen kommt (Fig. 23). Alle diese Endite treten so nahe von der Seite her an die Filterkämme heran, daß ihre Borsten mit den Filterborsten in Berührung kommen oder sogar mit ihren Spitzen zwischen den Filterborsten hindurchtreten und ins Innere des Filterraumes hineinragen.

Von besonderer Wichtigkeit ist natürlich die spezielle Form der Borstenausstattung. Der vorderste Endit (der Taster) ist mit einer Reihe in einfacher Weise (wie die Verschlüßborsten des Mandibeltasters) doppeltgefiederter, einwärts gerichteter Borsten besetzt (Fig. 4 rechts), die so hoch über der Vorderlippe liegen, daß sie für gewöhnlich über (ventral von) den obersten Filterborsten sich befinden. Diese Borsten der vordersten Endite greifen, wenn die 1. Maxillen sich stark nähern, ineinander und legen sich dabei wie ein flaches Dach über dem Filterraum zusammen. Sie sind nicht zum Zubehör der Zubringevorrichtung zuzurechnen, sondern bilden vielmehr einen weiteren Bestandteil der Vorrichtungen, die die Abdichtungen des Filterraumes zu sichern haben. Die Borsten des Endgliedes der Mandibeltaster, die sich median zwischen die obersten (ventralsten) Filterborsten hereinlegen und den oberen (ventralen), medianen Verschlüß des Filterraumes bilden, besitzen, wie wir gehört haben, nicht die Länge der Filterborsten. Gleichsam in Bedacht auf diesen Umstand, um auch weiter hinten, wohin diese Borsten nicht reichen, den ventralen Verschlüß des Filterraumes zu sichern oder

ihn doch zu vervollständigen, übergreifen diese Borsten des 1. Enditen der 1. Maxillen den Filterraum und tragen zu dessen Abdichtung bei.

Ganz anders sind die Borsten des 2. Enditen (des 1. echten) der 1. Maxille ihrem Feinbau nach beschaffen. Sie sind Bildungen ganz eigener Art, denen wir bisher bei *Notodromas* nicht begegnet sind. Es handelt sich in ihnen um besonders kräftige, nicht übermäßig lange Borsten, die sich in ihren basalen zwei Dritteln kaum ver-



Fig. 24. Zwei Fächerborsten des 2. Enditen der 1. Maxille. Vergrößerung nach einer Aufnahme mit Reichert Immersion $\frac{1}{12}$. Vergrößerung über 2000 mal.

jungen, um dann plötzlich in eine kegelförmige, einer Bleistiftspitze ähnliche Spitze auszulaufen. Entlang zwei gegenüberliegenden Linien dieser Kegelspitze gehen steife, leicht divergierend gestellte Haare aus, die in einer Ebene liegen und so dicht beisammen sitzen, daß es den Eindruck erweckt, als wären sie miteinander verklebt und bildeten zusammen eine, nach beiden Seiten sich erstreckende, durch dicke, leicht divergierende, fächerförmig verlaufende Leisten verstärkte, lamellenartige Verbreiterung der Kegelspitze, die die Achse dieses Fächers einnimmt (Fig. 14 und 24). Fig. 24 ist die Vergrößerung eines Photogrammes, das bei Immersion nach einem mit Kalilauge

behandelten Quetschpräparate aufgenommen ist und das, wie ich glaube, die eigentümliche Struktur dieser Borsten mit hinreichender Deutlichkeit zeigt. Für diese Borsten, die wir „Fächerborsten“ benennen wollen, ist es weiter charakteristisch, daß sie stets in einer Reihe ziemlich enge nebeneinander stehen, niemals in Unordnung angetroffen werden und daß dabei die Fächerlamellen der Nachbarborsten aneinanderstoßen, so daß von ihnen eine einheitliche Fläche gebildet wird. Diese Fächerborsten liegen stets ungefähr in der Höhe der obersten (ventralsten) Filterborsten.

Ich kann mir die Funktion dieser eigenartigen Borsten nur auf folgende Weise zurechtlegen: Sie haben ihre Lage am Endabschnitte der Filterborsten und reichen bis gegen den Eingang in den Mundvorraum (Fig. 14). Sie legen sich also an die Filterborsten von außen her dort an, wo diese am dünnsten und biegsamsten sind, aber gleichzeitig auch dort, wo schon verdichteter Filterrückstand, wie wir früher besprochen haben, sich ansammelt. Gerade hier ist eine Sicherung vor einem unrechtmäßigen Entweichen von Filterrauminhalt am nötigsten. Die Fächerborsten sind so in einer Reihe angeordnet, daß sie einen leichten, nach unten konkaven Bogen einnehmen, der über mindestens zwei übereinanderliegende Filterborsten greift (Fig. 14). Wenn wir annehmen — was noch näher zu besprechen sein wird —, daß die Endite der 1. Maxillen nach vorne und rückwärts geführt werden und bei der Vorbewegung die beiden Maxillen auseinandertreten, bei der Rückbewegung sich medialwärts nähern, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Fächerborsten bei der Rückbewegung sich an die obersten Filterborsten anlegen und diese median hereindrücken bis zu ihrem Zusammenschlusse und damit im hintersten Abschnitte einen verlässlichen ventralen Verschuß des Filterraumes bewerkstelligen. Wenn dem so ist, dann wird die Bauweise der Fächerborsten verständlich. Denn spitz zulaufende Borsten könnten dies nicht bewerkstelligen, da sie mit ihren Spitzen die Filterwand durchstoßen würden. Die lamellenförmig verbreiterten Borsten aber, die, eng gestellt, sich zu einer Platte zusammenschließen, sind dazu imstande, da sie sich nur von außen her an die Filterborsten anlegen und sie so einwärts pressen können.

Haben auch die eben besprochenen Borsten der 2. Enditen mit der Zubringevorrichtung direkt nichts zu tun, so doch die übrigen Enditenborsten der 2. Maxillen. Fast durchwegs handelt es sich in den noch zu besprechenden Borsten um diejenige Sorte, welche wir

Pinselforsten genannt haben, welche also gegen das Ende in eine größere Anzahl feinsten Haare aufsplintern. Wir finden sie an folgenden Stellen ausgebildet. Vor allem in einigen Exemplaren an dem Enditen, der die Fächerborsten trägt, und zwar sitzen sie, nicht einreihig gestellt, sondern unregelmäßig verteilt, unterhalb der (dorsal von den) Fächerborsten (Fig. 15, 17). Weiter finden wir sie am

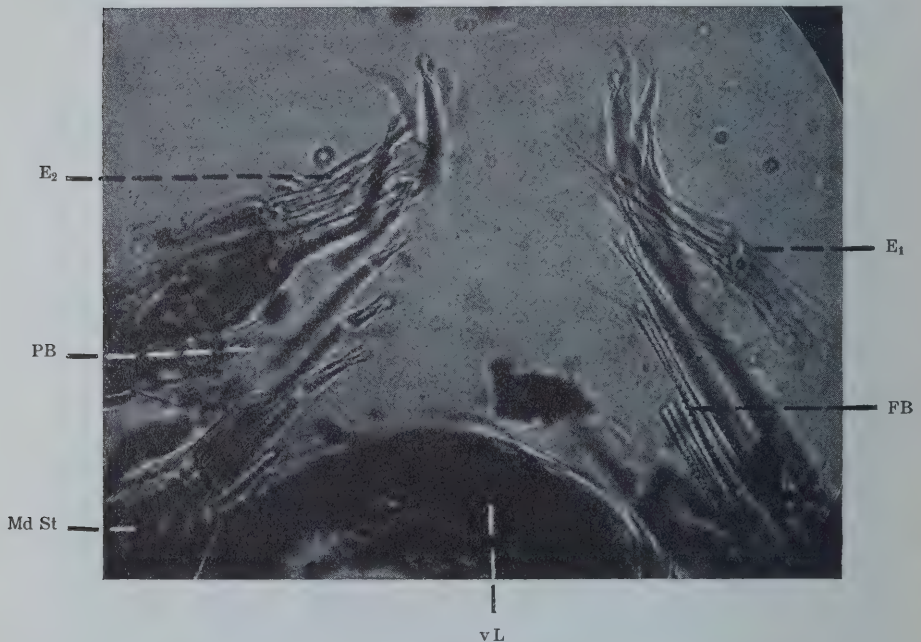


Fig. 25. Photogramm des in Fig. 4 gezeichneten Querschnittes. *E*₁ 1. Endit (Taster) der 1. Maxille, *E*₂ 2. Endit mit einer Reihe Fächerborsten, *PB* Pinselforsten des 2. Enditen, die mit ihren aufgefasernden Enden die Filterwand durchstoßen. Von den Filterborsten (*FB*) sind Teile der linken bei der Schnittführung abgebrochen worden. Mikrophotogramm, Vergrößerung 490 mal.

3. Enditen, auch hier unregelmäßig gestellt und locker verteilt, und endlich am 4. Enditen, hier dicht beisammen und in reichlicher Anzahl, so daß sie hier eine Bürste bilden. Alle diese Borsten sind länger als die Fächerborsten und ragen zumindest medialwärts weiter vor, so daß sie, wenn sich die Fächerborsten an die Filterborsten anlegen, mit ihren Endteilen durch die Filterwand dringen und ins Innere des Filterraumes hineinragen (Fig. 4 und 5). Um auch hierfür dokumentarische Belege zu bringen, seien zwei Photogramme beigegeben. Fig. 25 zeigt den in Zeichnung Fig. 4 schematisch wieder-

gegebenen Querschnitt in photographischer Aufnahme. Man sieht links den 2. Enditen der 1. Maxille an die Filterborsten sich anlegen, oben, in Verkürzung gesehen, die Fächerborsten, die die Filterborsten berühren, darunter einige der Pinselborsten, die in feinste Haare aufgesplittert sind und durch die Filterwand in den Filterraum eindringen. Fig. 26 zeigt einen seitlich von der Mediane geführten Sagit-

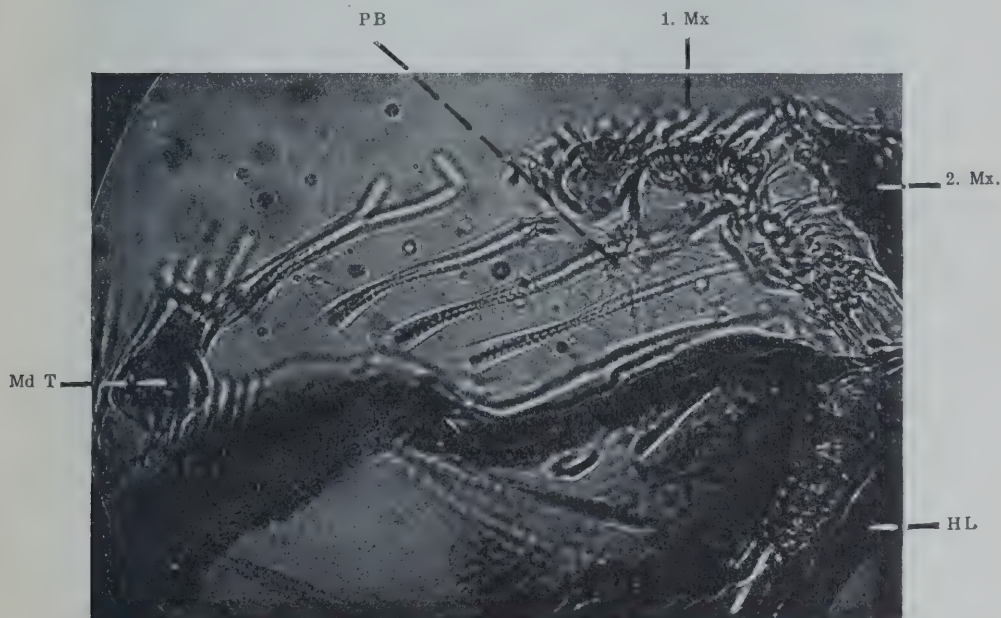


Fig. 26. Sagittalschnitt durch den Fangapparat. PB Pinselborsten des 2. Enditen in Aufsicht. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 490 mal.

talschnitt, man sieht die Vorderlippe und die Mandibelkauzähne, links den vorderen Verschuß des Filterraumes, Teile der Filterwand, endlich den ganzen Komplex der Endite der 1. Maxille und die „Kaulade“ der 2. Maxille. Auch hier ist deutlich zu erkennen, wie die unterhalb der vorderen Enditen der 1. Maxille befindlichen Borsten in feine Haarbüschel sich auflösen. Es ist ohne weiteres verständlich, daß die besondere Form der Pinselborsten gerade hier am Platze ist und gute Dienste leistet. Denn ihre feinen Haarenden können ohne Schädigung die Filterwand durchstoßen, sie sind so fein, daß sie ohne weiteres die minimalen Zwischenräume zwischen den Filterhäarchen durchsetzen, und so weich, daß sie dabei die, wie erwähnt, ziemlich kräftigen und starren Filterhäarchen nicht in Unordnung

bringen können. Sie lösen dabei die bei der Druckfiltration sich an die Wände ansetzenden Partikelchen los und kehren sie bei der Rückwärtsbewegung der 1. Maxillen innerhalb des Filterraumes nach hinten.

Es ist hierbei auch die Lage der Enditen zur Filterwand von Bedeutung, die aus Fig. 26 klar hervorgeht. Während 1. und 2. Endit der 1. Maxille mit ihren horizontal gestellten Borstenreihen hoch sitzen, sich an die höchsten (ventralsten) Borsten des Filterraumes anlegen, sind die eigentlichen Zubringeborsten (die Pinselborsten des 2. Enditen und der ganze 3. und 4. Endit) tiefer (dorsaler) gelagert und besitzen so die Möglichkeit, mitten in den Filterraum hineinzuwirken. Vorne sind solche Borsten spärlicher vorhanden (die tieferen des 2. Enditen), wogegen sie weiter hinten dichter stehen und dabei immer tiefer rücken, bis endlich die Borsten des 4. Enditen ins Niveau der Vorderlippe gelangen und so unmittelbar den Bereich des Einganges in den Mundvorraum beherrschen. Das zeigt auch deutlich Fig. 23, in der das Hinterende der Vorderlippe und, rechts und links in der Mitte des Bildes, etwas unscharf gezeichnet, die dicht gestellten Borsten des 4. Enditen zu sehen sind, die sich direkt über dem Eingange des Mundvorraumes befinden, hier stark genähert stehen und, wie man sieht, reichlich Nahrungspartikelchen zwischen sich halten. Während die vorderen Borsten der Zubringevorrichtung, die des 2. und 3. Enditen, die Aufgabe haben, die Partikelchen innerhalb des Filterraumes nach hinten zu kehren, stehen die Borsten des 4. Enditen, wie man an Fig. 23 erkennt, unmittelbar am Ausgange des Filterraumes und nehmen hier die in diesem aufgesammelten Partikelchen zwischen sich. Dabei muß erwähnt werden, daß bei diesem Nachhintenschaffen der Nahrungspartikelchen noch eine Differenzierung der Vorderlippe mitwirkt. Es ist dies der hintere Haarsaum (*hHS*, Fig. 5, 12, 16, 22), dessen Haare schräg nach hinten gerichtet sind und die so verhindern, daß schon nach hinten beförderte Nahrungspartikelchen wieder im Filterraume nach vorne zurückweichen. An dem Eingang in den Mundvorraum angelangt, ist das Nahrungsmaterial nun bereit, von einem weiteren System von Vorrichtungen übernommen zu werden, das es durch den Mundvorraum empor zum Munde befördert, womit es dem Darmkanal übergeben wird. Die dieser Aufgabe dienenden Einrichtungen sollen nun noch besprochen werden.

4. Die Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme.

Bei allen Tieren haben wir im Prozesse, wie sie sich mit Nahrung versorgen, zwei grundverschiedene Vorgänge zu unterscheiden, die bisher nicht auseinandergehalten wurden, obwohl dies zur Klärung des Problems der Ernährung der Tiere viel beitragen würde. Ich will dies hier nur kurz andeuten und behalte mir vor, bei anderer Gelegenheit darauf ausführlich zurückzukommen. Die Pflanzen leben in einer Nährlösung, werden von ihren Nahrungssubstanzen allseits umgriffen und, wenn diese aus der Umgebung der Pflanzenoberfläche in ihren Körper aufgenommen sind, werden sie von selber, ohne Zutun der Pflanze, durch einfache physikalische Vorgänge ersetzt und sind so stets zur Aufnahme bereitgestellt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Tieren. Ihre Nahrung ist eine nur sporadisch gegebene, da und dort in der Umgebung des Tieres vorhandene, und es gibt keine vom Tiere unabhängigen, allgemein physikalischen Vorgänge, die diese Nahrungskörper an das Tier herantragen. Das Tier muß selbst dafür sorgen, daß es mit seinen Nahrungskörpern in Kontakt kommt. Diese erste Etappe bei der Nahrungsversorgung der Tiere, wodurch also die Nahrungssubstanzen irgendwie und irgendwo mit der Körperoberfläche der Tiere in Berührung gelangen, will ich als den „Nahrungserwerb“ der Tiere bezeichnen. Es gibt eine ganze Reihe verschiedener Arten, wie von den Tieren dieser Nahrungserwerb, dieses Kontaktgewinnen mit der Nahrung, durchgeführt wird. Ich will mich an dieser Stelle auf eine ausführliche Aufzählung und Charakterisierung der verschiedenen, im Tierreiche realisierten Möglichkeiten nicht einlassen, sondern nur zwei sich diametral entgegenstehende Arten des Nahrungserwerbes kurz kennzeichnen, da es zum besseren Verständnis des uns hier interessierenden Falles wesentlich beitragen wird. Bei sehr vielen Tieren spielt sich der Nahrungserwerb in der Weise ab, daß sie vom Vorhandensein einer Nahrung in ihrer Umgebung durch spezifische Sinnesorgane aufmerksam gemacht werden und daraufhin in gerichteter Bewegung sich ihr nähern, bis sie mit ihr in direktem Kontakt stehen. Als allgemeine Charakteristik dieser Form des Nahrungserwerbes sei hervorgehoben, daß es sich hierbei um ein gesetzmäßiges, für jede Tierart typisches Zusammenspiel von Sinnesorganen und von durch diese veranlaßten Bewegungsreaktionen handelt. Das für sie Wesentliche ist die wichtige und primäre Rolle, die dabei die Sinnesorgane einnehmen.

Ihr steht eine zweite Form des Nahrungserwerbes gegenüber, bei der die Rolle der Sinnesorgane, wenigstens als primären Veranlassers von Bewegungen, vollständig wegfällt. In der Organisation solcher Tiere sind Einrichtungen getroffen, durch die automatisch, ohne vorherige Signalisierung durch Sinnesorgane, ohne singuläre Bewegungsreaktionen, die im Einzelfalle von, vom speziell vorliegenden Nahrungskörper ausgehenden Reizen veranlaßt werden, Nahrungsmaterial mit der Körperoberfläche des Tieres in Berührung gebracht wird. In der besonderen, uns hier interessierenden Abart dieser Form des Nahrungserwerbes handelt es sich um Fangeinrichtungen, die, mehr oder weniger kompliziert gebaut, in fast ständiger rhythmischer Bewegung begriffen sind und vermöge ihrer Organisation die Fähigkeit besitzen, in ihrem Wirkungsbereiche befindliches Nahrungsmaterial einzusammeln und dem Tiere in einer solchen Form darzubieten, daß es in den Darmkanal aufgenommen werden kann. Solche Einrichtungen sind die Fangapparate niederer Krebse, wie sie bei Phyllopoden (STORCH 1925, *Sida* STORCH 1929 a, *Daphnia* STORCH 1924, *Chydorus* FRANKE 1925, *Bosmina* GRAF 1930), Copepoden (*Diaptomus*, STORCH und PFISTERER 1925, Nauplien, STORCH 1928) beschrieben worden sind und wie er auch bei *Notodromas* vorliegt. Das für sie Charakteristische ist das ständig in Tätigkeit Begriffen-sein dieser Apparaturen, das Unbeeinflußtsein der Arbeit dieser Einrichtungen vom Vorhandensein oder Fehlen von Nahrungskörpern, und überdies die Auslese, die durch solche Einrichtungen in bezug auf das Nahrungsmaterial getroffen wird, die niemals eine qualitative, sondern nur eine physikalische ist. Nur Körper einer bestimmten Größenordnung werden eingesammelt ohne Rücksicht auf ihren qualitativen Wert. Es ist wohl ersichtlich, daß der in der vorausgehenden Darstellung ausführlich beschriebene Mechanismus diesem Zwecke dient und als die eigentliche Nahrungserwerbseinrichtung bezeichnet werden darf.

Ein Zweites ist der Vorgang, wie die „erworbene“, mit dem Tierkörper in Kontakt gebrachte Nahrung ins Körperinnere, zur Mundöffnung und durch sie in den Darmkanal geschafft wird. Dieser Vorgang mag als „N a h r u n g s a u f n a h m e“ bezeichnet werden und ihn wollen wir nun noch bei *Notodromas* näher besprechen. Durch die bisher beschriebenen Einrichtungen sind in rhythmisch-automatischem Geschehen die im Speisewasser vorhandenen Partikelchen eingesammelt, verdichtet und, zu Ballen zusammengebacken, vor den

Eingang in den Mundvorraum geschafft worden. Hier wird das Nahrungsmaterial von einem System von Einrichtungen übernommen, das die eigentliche Nahrungsaufnahme zu besorgen hat. Für dieses System ist es charakteristisch, daß nun das automatisch-rhythmische Geschehen ersetzt wird durch gelegentliche Arbeitsweise. Erst wenn Nahrungsmaterial durch die Fangeinrichtungen vorgelegt wird, tritt dieses System in Tätigkeit.

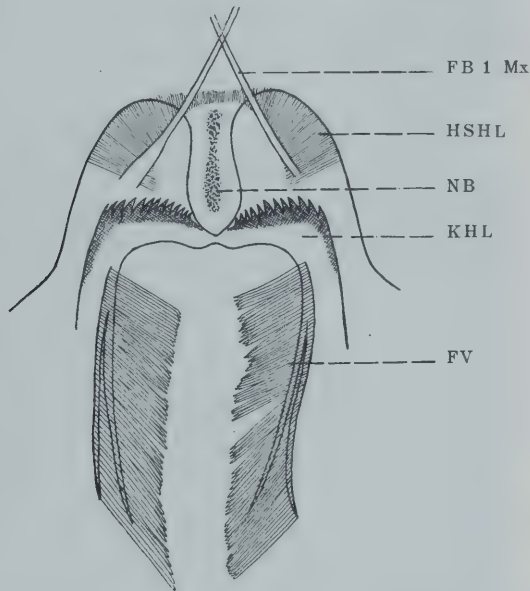


Fig. 27. Vorderfläche der Hinterlippe. *FV* Fransenvorhang am Vertikalbalken der Kieferplatte (*KHL*) der Hinterlippe. *NB* Nahrungsballen in der medianen Ausnehmung der Hinterlippe. Übrige Bezeichnungen wie früher.

Die hier namhaft zu machenden Einrichtungen werden wieder von verschiedenen Organen beigestellt. An deren Aufbau sind die Vorderlippe, die Hinterlippe und die Mandibelkauladen beteiligt. Die Vorderlippe sowohl als auch die Hinterlippe sind mit bezahnten Kauplatten versehen, die — beide Lippenbildungen sind mit Muskulatur versorgt (CLAUS 1892) — sich gegeneinanderlegen und so vor dem Eingange in den Mundvorraum liegendes Material packen und in den Mundvorraum hineinziehen können. Bei der Vorderlippe ist es eine chitinöse, kieferförmige Spange, die bogenförmig gestaltet und in der Mitte eingebuchtet ist. Median trägt sie eine Reihe zarter Zähnchen, zu beiden Seiten sind die Zähnchen wesentlich kräftiger

als in der Mitte (*KVL* Fig. 5, 14, 15, 22, 23, 29). An der Hinterlippe ist ebenfalls eine, mit kräftigen Zähnchen ausgestattete Kieferplatte vorhanden, die paarig entwickelt, median unterbrochen ist (Fig. 19, 22, 27—29). Diese beiden Kieferplatten der Hinterlippe sind seitlich umgebogen und gehen in einen vertikal gestellten, auf der Vorderseite der Hinterlippe liegenden, in den Mundvorraum tief hinein sich

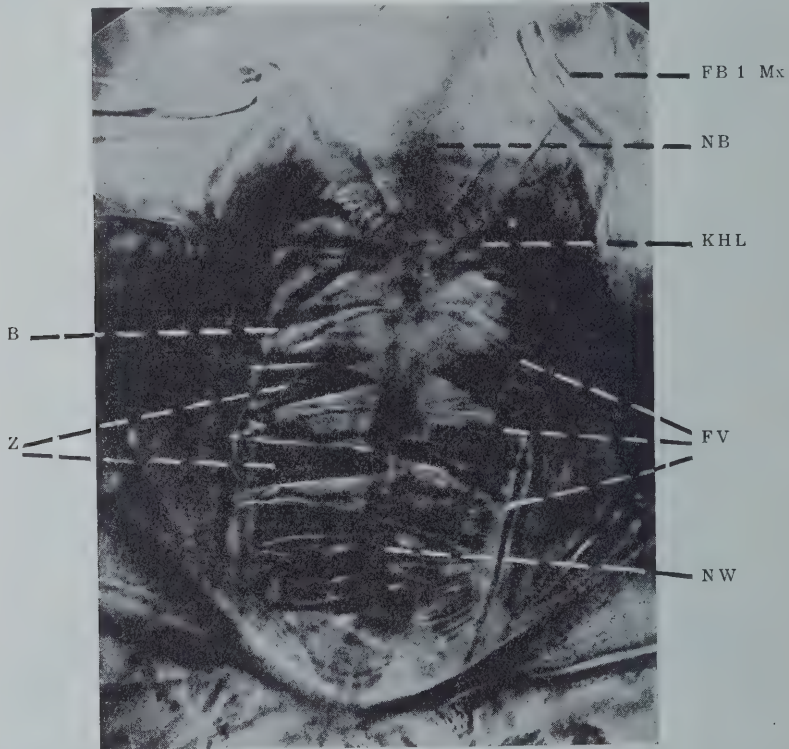


Fig. 28. Querschnitt durch den Mundvorraum mit Blick auf die Vorderfläche der Hinterlippe. *B* Borste in der Zahnücke, *FV* in Büschel aufgelöster Fransenvorhang, die Büschel greifen in die Zahnücken hinein; *NB* Nahrungsballen in der medianen Ausnehmung der Hinterlippe; *NW* Nahrungswurst in der Mediane zwischen den Zähnen (*Z*) der Mandibelkaulade. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Aufnahme mit Reichert Immersion $\frac{1}{12}$, Vergrößerung 870mal.

erstreckenden Balken über, der sich bald in zwei Stäbe teilt. Diese vertikal stehenden Stangen sind beide mit Chitinfransen besetzt, die ganz dicht nebeneinander stehen und so eine Art Vorhang bilden, der beiderseits, gegen die Mitte gerichtet, in den Mundvorraum hereinhängt (Fig. 27, 28, 29). Diese chitinöse Bildung der Hinterlippe ist

schon lange bekannt und wurde zuerst von ZENKER (1854) als „rechenartiges Kauorgan“, später von CLAUS (1892) als „Hypopharynx“ und neuerdings wieder bei *Pionocypris vidua* von CANNON (1926) genauer beschrieben. Über die funktionelle Deutung herrscht

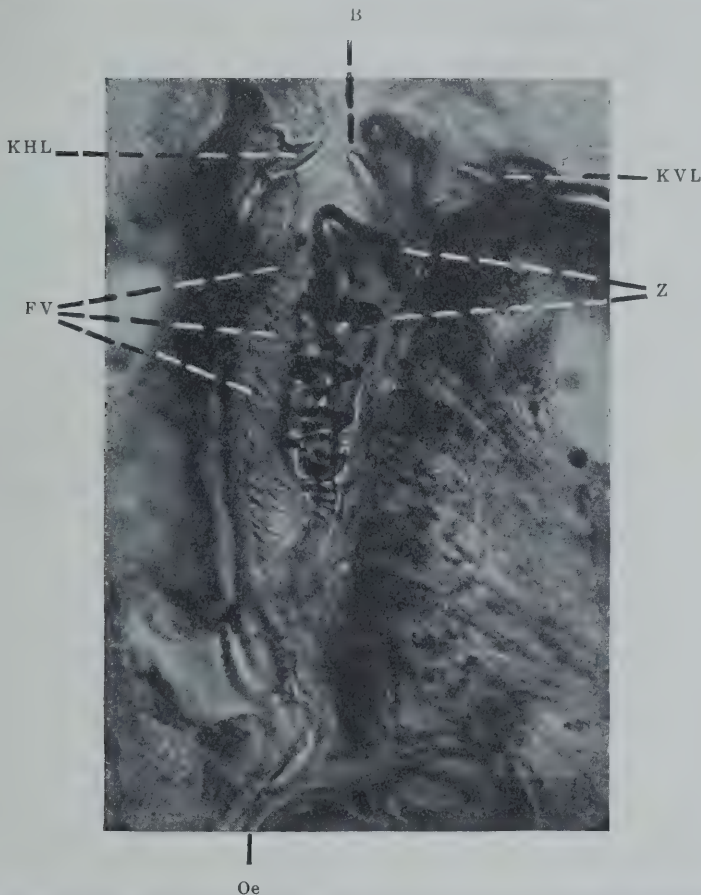


Fig. 29. Medianer Sagittalschnitt durch den Mundvorraum. *Oe* Oesophagus. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 28. Aufnahme mit Reichert Immersion $\frac{1}{12}$, Vergrößerung 870 mal.

Uneinigkeit. ZENKER's Meinung ging dahin, daß die „Rechen“, die von mir als paarig ausgebildeten Kieferplatten der Hinterlippe angesprochenen Organe, gegeneinander beweglich seien. „Die Zähne beider rechenartigen Organe sind einander zugekehrt und können ineinandergreifen“ (S. 33). Seiner Auffassung schloß sich VÁVRA (1891) an und neuerdings tritt auch CANNON für diese Ansicht ein.

Er beschreibt eigene „food-rake muscles“, die die Aufgabe haben, die Rechen wie die Blätter einer gesägten Schere zusammenzubringen. CLAUS (1892) dagegen konnte keine eigene Muskulatur der Rechen feststellen und betont, daß sie in die Wand der Hinterlippe eingebettet liegen und Bewegungen nur indirekt durch Bewegungen der Hinterlippe ausführen können. Nach meinen Untersuchungen muß ich mich der Meinung von CLAUS anschließen, freilich kann ich das nur in bezug auf seine morphologischen Befunde, nicht auch in bezug auf die Deutung, die er über die Funktion dieses Organes gibt. Er sagt weiter (S. 32): „Ebensowenig wie die Zähne der Rechen haben die Zähnchen, welche am vorderen Teile eines jeden Seitenrandes der Oberlippe bis zu einem medianen von Härchen bekleideten Ausschnitt jener sich erheben (das ist unser Kiefferrand der Vorderlippe, Fig. 22 und 23), eine direkte Beziehung zum Zerkleinern der Nahrung. Vielmehr dienen dieselben, wie ganz besonders die Rechen und die von den Stielen getragenen stärkeren Haarreihen (unsere Fransenvorhänge), als eine Art Reusenapparat, welcher den Eintritt größerer Nahrungskörper in die Vorhöhle des Mundes verhindert.“

Eine Vorrichtung zur Abhaltung größerer Nahrungskörper vom Eintritte in den Mundvorraum kann vor allem bei *Notodromas* nicht in Betracht kommen. Solche werden schon durch den nur geringfügig klaffenden vorderen Schalenspalt und durch die zumeist über den Fangapparat herübergelegten 2. Antennen am Eintritte in den Filterraum verhindert. Dagegen zeigt wohl Fig. 29 mit Deutlichkeit, daß die Kieferplatten der Vorder- und der Hinterlippe zueinander gehörige und zusammenarbeitende Organe darstellen. Ich glaube, daß Vorder- und Hinterlippe, die beide eine eigene Muskulatur und eine gewisse Beweglichkeit besitzen, sich mit ihren Kieferplatten heben und gegeneinander bewegen können und so Teile der über dem Eingange in den Mundvorraum aufgestapelten Nahrung zu fassen und in den Mundvorraum hereinzuziehen imstande sind, wo sie der Bearbeitung durch die Mandibelkauladen übergeben werden. Auf die funktionelle Bedeutung der Fransenvorhänge können wir erst eingehen, wenn wir die Mandibelkauladen besprochen haben.

Den Kaurand der Mandibelkaulade zeigt Fig. 28 in Flächenansicht (vgl. Fig. 19), Fig. 29 in Aufsicht. Man sieht, daß er sieben kräftige, spitz auslaufende Zähne trägt, zwischen denen ziemlich große Zahnücken vorhanden sind. Der obere (ventrale) Zahn ist der kräftigste, die übrigen von abnehmender Größe, der dorsalste der

kleinste. Betrachtet man den Kaurand von der Medialseite her (Fig. 29), so erkennt man, daß die Zähne Platten darstellen, die je drei Zahnhöcker tragen. Im inneren Winkel der Zahnluken entspringt überdies noch (in Fig. 19 nicht eingezeichnet, in Fig. 28 in den zwei obersten Zahnluken links erkennbar) ein nicht stark chitinisiertes, dick borstenförmiges Gebilde von Zahnlänge, das die Mitte der Zahnluke einnimmt. Die Arbeitsweise der Mandibelkauladen ist leicht vorzustellen: Durch den Zubiß der Vorder- und Hinterlippenkauplatten wird Nahrungsmaterial in den Mundvorraum hereingeholt und dieses durch das Gegeneinanderarbeiten der Mandibelkauladen einer Zerkleinerung zugeführt und dabei in die Tiefe des Mundvorraumes geschafft. Die borstenförmigen, in den Zahnluken stehenden Gebilde sorgen dabei dafür, daß das Nahrungsmaterial in der Mittellinie des Mundvorraumes liegt und so der Kautätigkeit der Zähne ausgesetzt bleibt. In Fig. 28 sieht man sehr schön, wie das Nahrungsmaterial, strangförmig angeordnet, in der Mittellinie des Mundvorraumes hinabzieht.

Es fragt sich nun noch, was für eine Bedeutung den Fransenvorhängen der Chitinbalken der Hinterlippe zukommt. Fig. 29 zeigt, daß sie schräg nach vorne gerichtet und dabei in einzelne Fransbüschel aufgelöst sind, die in die Zahnluken hineingreifen. Das gleiche erkennt man an Fig. 28, auf der rechten Seite, wo der Fransenvorhang in der Einstellungsebene liegt und hinreichend scharf abgebildet ist. Daß diese Gebilde als Reusenapparat dienen, der den Eintritt größerer Nahrungskörper in die Vorhöhle des Mundes verhindert, wie CLAUS das will, ist wohl aus den vorgenannten Gründen und nach ihrer Lage eine unhaltbare Annahme. Vielmehr scheint sich folgende Auffassung aus den topographischen Verhältnissen zu rechtfertigen. Wie das CLAUS schon erwähnt und die anatomische Untersuchung ergibt, sind die die Fransen tragenden Balken nicht selbständig beweglich, sondern können nur zusammen mit der ganzen Hinterlippe geringfügige Bewegungen durchführen, die vor allem dem zusammen mit der Vorderlippenkauplatte bewerkstelligten Zubiße der Hinterlippenkauplatte dienen. Eine gegenseitige Verschiebung können die Fransenvorhänge demnach nicht erleiden, sie sind unbeweglich an der Hinterlippenwand angebracht. Dagegen werden die Mandibelkauplatten gegeneinander bewegt. Es ist klar, daß dabei die in Bündel aufgelösten Fransenvorhänge, die sich in die Zahnluken hineinlegen, in diesen hin und her gleiten müssen, wobei natürlich

die Zähne der bewegte Teil sind. Aus den topographischen Verhältnissen und den Bewegungsmöglichkeiten der hier in Betracht kommenden Organe läßt sich nur eine einzige Deutung der Funktion der Fransenvorhänge herauslesen. Sie wirken, um mich drastisch auszudrücken, als „automatische Zahnbürsten“, denen die Aufgabe zufällt, die großen Zahnlücken vor einer Auffüllung durch Material zu schützen, wodurch die Mandibelkauladen für ihre Aufgabe unbrauchbar würden. Wir müssen bedenken, daß diese in einem engen Raume, der Mundvorhöhle, eingebettet liegen und keine übermäßige Bewegungsmöglichkeit besitzen. Bei dem ihnen allein dargebotenen Nahrungsmaterial, das aus kleinen Partikelchen besteht, wäre eine Verstopfung ihrer Kauränder und auch des engen Lippenpaltes bald gegeben, wenn nicht durch die früher beschriebenen „Zahnlückenborsten“ und überdies durch die automatische Zahnbürste dafür gesorgt wäre, daß das Nahrungsmaterial stets der Wirkung der Kauzähne ausgesetzt bleibt und klaglos durch den Mundvorraum in den Oesophagus abtransportiert wird. Ich habe auch tatsächlich niemals, so viele Präparate ich auch durchgesehen habe, eine Verschmutzung der Zahnlücken bemerken können, sondern stets, wie auch in Abb. 27 zu sehen ist, das Nahrungsmaterial nur in Form eines Stranges zwischen den Zahnreihen liegend gefunden.

CANNON (1926) beschreibt bei *Pionocypris vidua* das Vorkommen einer Lippendrüse, die an der Hinterfläche der Vorderlippe im Niveau der Beißkante der Mandibel ausmündet, und hält es für wahrscheinlich, daß diese Drüsen ein schleimiges Sekret in die Mundregion ausscheiden, das die von den 1. Maxillen aufgesammelte Nahrung verklebt. Ich bin der Frage der Lippendrüse bei *Notodromas* nicht nachgegangen, doch ist ihr Vorhandensein bei unserer Form wahrscheinlich und die von CANNON ihr zugeschriebene Funktion einleuchtend.

IV. Funktionelle Analyse des Fangapparates auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

Die bisher gegebene Darstellung des Fangapparates von *Notodromas* war eine vorzugsweise morphologisch-topographische, wenn dabei auch überall, soweit es einstweilen möglich war, auf die Funktion Bezug genommen wurde. Freilich war die topographische Beschreibung mit gewissen Schwierigkeiten verbunden, da es sich in dem Gebilde des Fangapparates nicht um ein in festem Rahmen gebautes Organ handelt, an dem die funktionell wichtigen Lagebezie-

hungen an konservierten Totopräparaten und an Schnitten ohne weiteres ersichtlich sind. Es ist ein solcher Fangapparat vielmehr ein sehr labil aufgebautes Organsystem, aus den verschiedensten Teilen morphologischer Einheiten zusammengesetzt, von denen die meisten eine ziemliche Beweglichkeit und Verschiebbarkeit besitzen und aus denen sich im Rhythmus der Betriebsbewegung momentweise das eine Mal dieses, im nächsten Augenblick jenes funktionelle System aufbaut. Bei der topographischen Beschreibung habe ich insbesondere diejenigen Lagebeziehungen der Einzelteile herangezogen, welche in der wichtigsten Phase der Fangapparat-tätigkeit bestehen, nämlich in der Filtrationsphase, in der sich der Filterraum aufbaut, die Filtration durchgeführt wird und in der in direktem Anschlusse daran der Filterrückstand zum Eingange in den Mundvorraum nach hinten gekehrt wird. Daß eine solche Zusammenlegung der Mandibeltaster erfolgt, daß deren Filterkämme sich zur Bildung eines Filterraumes zusammenschließen, kann man sehr wohl am lebenden Klemmpräparate trotz der großen Schnelligkeit, mit der sich die einzelnen Bestandteile des Fangapparates bewegen, erkennen. Man hat so die Gewähr, daß hierin die wichtigste Teilapparatur der Fangeinrichtung gegeben ist. Aber damit ist noch nicht alles bekannt, was zur Aufklärung des Getriebes des Fangapparates notwendig ist. Wenn man ihn an einem solchen Klemmpräparate in Tätigkeit beobachtet und sieht, was alles an Organteilen in rhythmischer Tätigkeit sich befindet und mit welcher exakter Regelmäßigkeit sich die Bewegungen stets wiederholen, ahnt man, daß dieser spezielle Filterapparat nur einen Einbau in einen größeren, komplizierteren Mechanismus darstellt. Es steigt in einem das Verlangen auf, die Ganzheit dieser Einrichtung in ihrem Bewegungsgange erkennen und so ein umfassenderes Verständnis derselben sich verschaffen zu können. Aber das ist durch bloße Augenbeobachtung des bewegten mikroskopischen Bildes auch im Zusammenhalt mit einer eingehenden Kenntnis der morphologischen und topographischen Details nicht möglich.

Diesem wünschenswerten Ziele näher geführt hat mich der Umstand, daß es mir möglich geworden ist, eine Einrichtung für mikroskopische Zeitlupenaufnahmen zu schaffen (STORCH 1929 b) und nach mehreren fehlge geratenen Versuchen eine hinreichend gute und auswertbare Aufnahme von *Notodromas* zu erreichen. Das war nicht leicht. Denn erstens verlangt eine solche Aufnahme eine außerordentlich starke Beleuchtung. Dies nicht so sehr, weil eine besonders starke

Vergrößerung nötig ist (die Aufnahme wurde mit REICHERT Apochromat 8 mm, Komp. Ok. II gemacht), sondern weil das dunkle, stark pigmentierte Objekt sehr viel des durchgesandten Lichtes verschluckt. Bei meiner Mikrozeitlupeneinrichtung verwende ich eine GOERZ-Bogenlampe mit verkupferten GOERZ-BECK-Kohlen, die mit Strom bis zu 35 Ampère beschickt werden kann. Ein großer Vorteil dieser Lampe liegt darin, daß sie auch bei wesentlich schwächerer Stromstärke arbeitet. Bei den Vormanipulationen, vor allem beim Einstellen des Objektes im Bildkader und bei der Scharfeinstellung verwende ich nur schwache Stromstärken, 3 bis 5 Ampère, was den großen Vorteil hat, daß bei diesen oft längere Zeit in Anspruch nehmenden Manipulationen die Tiere nicht dem starken Lichte und der mit diesem verbundenen Wärme ausgesetzt bleiben. Erst im Momente, wo alles zur Aufnahme bereit ist, wird die volle Stromstärke eingeschaltet. Aber immer und immer wieder geschieht es, daß im Augenblicke, wo volles Licht eingeschaltet ist, *Notodromas* sofort alle Glieder von sich streckt und rasch abstirbt. So waren viele vergebliche Versuche nötig, bis es endlich gelang, manchmal auf ein Tier zu stoßen, das die starke Beleuchtung anstandslos und schadlos durch die wenigen Sekunden, die eine solche Aufnahme in Anspruch nimmt, ertragen hat.

Eine zweite Schwierigkeit bei solchen Aufnahmen liegt in der Scharfeinstellung. Denn da sich, wenn man im Bildausschnitte nur den Fangapparat vor sich hat, sozusagen alles bewegt, und zwar so rasch, daß keine Konturen, kein Organ scharf zu sehen ist, hat man keine Anhaltspunkte für die Einstellung. Dabei ist zu berücksichtigen, daß, wie wir ja im früheren Abschnitte gesehen haben, der Fangapparat sich sehr hoch aufbaut und es, wenn die Aufnahme lehrreich sein soll, notwendig ist, die Einstellungsebene so zu treffen, daß alle wesentlichen bewegten Teile des Fangapparates im Bilde erscheinen. Ist die Einstellung zu hoch oder zu tief, fällt Wesentliches aus der Abbildung heraus und man gewinnt keinen Überblick über die gesetzmäßige Zusammenarbeit der Einzelteile. Aber es ist nur ein Zufall, wenn man eine verwendbare Einstellung trifft! So ist man hier doppelt vom Glücke abhängig. Man muß zufällig auf ein Tier treffen, das die starke Beleuchtung erträgt, und wenn man von einem solchen Tiere eine Aufnahme macht, muß man zufällig auch die richtige Einstellung treffen. Trotz mehrfacher Versuche ist mir dies nur einmal geglückt. Aber diese Aufnahme zeigt alles Wichtige in wünschens-

werter Klarheit, sie allein dient der nachfolgenden Analyse zur Unterlage.

Diese Aufnahme ist mit einer Frequenz von ungefähr 120 Bildern in der Sekunde gemacht, und zwar noch mit dem ersten Kinoapparate, mit dem ich arbeitete, mit dem Hochfrequenzapparate der ASKANIA-Werke, Berlin. Er besaß keine Einrichtung für Zeitregistrierung, so daß die Frequenz nur annäherungsweise, nach der Angabe des Tachometers, bestimmt werden konnte. In der Positivprojektion kann demnach die Tätigkeit des Fangapparates bei ungefähr $7\frac{1}{2}$ facher Verlangsamung gezeigt werden. Verwendet wurde bei der Aufnahme eine Kreisblende mit einem Sektorausschnitte von 60° , so daß die Expositionszeit der Einzelbilder zirka $\frac{1}{700}$ Sek. betrug. Die Dauer einer Schlagperiode des Fangapparates läßt sich mit ungefähr $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{7}$ Sek. angeben, so daß also in einer Sekunde 6 bis 7 Schläge, in einer Minute 360 bis 420 Schläge erfolgen. Meine späteren Versuche, auch mit dem Rapidapparate GV der Firma DEBRIE, Paris, der eine genaue Zeitregistrierung besitzt, eine verwendbare Aufnahme zu erreichen, schlugen bislang fehl.

Diese Filmaufnahme, die der nachfolgenden Analyse zugrunde gelegt ist, bietet den Vorteil, daß alle wesentlichen, bei der Tätigkeit des Fangapparates bewegten Organe in den Filmbildern wenigstens soweit abgebildet sind, daß sich von jedem sein Bewegungsgang gut erkennen und so die zeitliche Zusammenarbeit der Einzelteile sich genau feststellen läßt. Als wichtigste bewegte Organe oder Organteile sind zu nennen: Der Mandibeltaster mit dem Filterkamme, der Exopodit des Mandibeltasters, die 1. Maxille mit ihren Kauladen (Enditen) und der Exopodit der 1. Maxille. Wie schon erwähnt, führt auch die 2. Maxille scheinbar regelmäßige aktive, rhythmische Bewegungen durch, aber sie haben nur einen geringen Ausschlag und, wie aus der morphologisch-topographischen Schilderung dieser Extremität hervorgegangen sein wird, können sie von keiner wesentlichen Bedeutung im Betriebe des Fangapparates sein. Es ist leider an Hand der Filmbilder der Bewegungsgang der 2. Maxillen nicht mit Sicherheit zu erkennen, die wichtigste Kontur, die Ränder der sogenannten Kauladen, verfließt vielfach mit der Abbildung der 1. Maxillen, so daß keine Ausmessungen über die Exkursionen dieser Extremität gemacht werden konnten. Nach Feststellungen am bewegten Fangapparate des Totopräparates durch Augenbeobachtungen scheint die sogenannte Kaulade der 2. Maxille vor- und zurückgeführt

zu werden, jedoch ist der Exkursionsweg ein so geringer, daß es einem nur als leichtes, zitterndes Vibrieren imponiert.

Das für eine funktionelle Analyse des Fangapparates notwendige ist natürlich die Kenntnis der genauen Zeitabfolge der Bewegungen der Einzelteile. In Fig. 30 sind 8 Vergrößerungen von

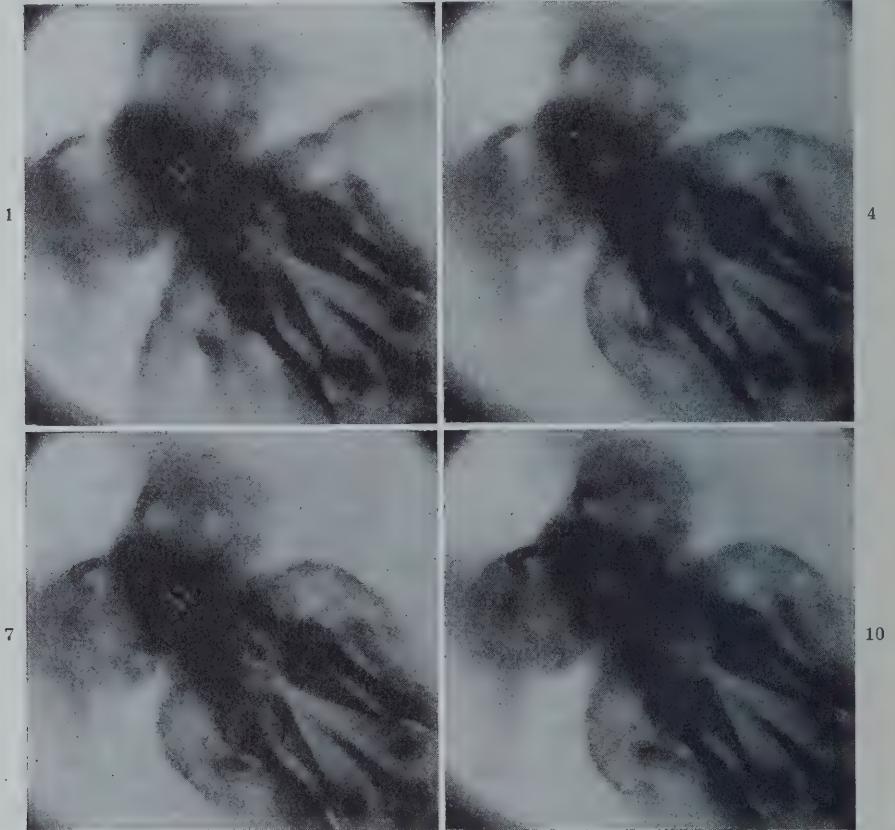


Fig. 30. Vergrößerungen aus einer Zeitlupenaufnahme des Fangapparates von *Notodromas* zwei ausgelassen. Sie stellen etwas mehr als eine Schlagperiode dar. Frequenz ca. 120 Bilder
8 mm

Filmbildern wiedergegeben, die etwas mehr als eine Schlagperiode des Fangapparates darstellen. Es sind im Filme aufeinanderfolgende Bilder, doch ist unter Auslassung von je zwei nur immer das 3. Bild dargestellt. Unter Zusammenhalt mit Fig. 2 werden die Bilder leicht zu verstehen sein. Es sind die Vorderlippe (die vier hellen Punkte

auf ihr sind pigmentfreie Stellen) und die Hinterlippe, weiter die Mandibeltaster mit den Borstenkämmen und den Exopoditen, die 1. Maxillen mit ihren mächtigen Exopoditen, die 2. Maxillen, die 1. Thorakalbeine, die Putzfüße und die Furca gut zu erkennen. Wie



monacha nach einem Klemmpräparate. Im Filme aufeinanderfolgende Bilder, doch sind stets in der Sekunde, Expositionszeit der Einzelbilder ca. $\frac{1}{700}$ Sekunde. Reichert Apochromat Komp. Ok. II.

man sieht, entspricht die in Bild 19 dargestellte Bewegungsphase ungefähr der in Bild 1 dargestellten und Bild 22 dem Bilde 4. Während von den für uns wichtigen Teilen der Mandibeltaster und die 1. Maxille mit ihrem Exopoditen sehr deutlich sich abbilden, ist der schon an sich zarte Exopodit der Mandibel in den Filmbildern nur

leicht angedeutet, aber doch bei genauerer Betrachtung in Umriß und Lage recht gut zu erkennen.

Wenden wir uns nun der Beschreibung des Ablaufes der Bewegung der einzelnen Fangapparatbestandteile zu. Zur bequemerem Übersicht ist in Fig. 31 der Bewegungsgang der einzelnen Teile in Tabellenform für zwei Schlagperioden dargestellt. Eine Schlagperiode nimmt 18 aufeinanderfolgende Filmbilder in Anspruch. Beginnen wir mit den Mandibeltastern. In Bild 1 der Fig. 30 finden wir sie in extremer Spreizstellung, die Mandibeltaster sind hier extrem offen, ziemlich große Teile der Filterkämme liegen seitlich von der Vorderlippe und sind deshalb gut abgebildet. Von den Filterborsten selbst sind nur einige im Filmbilde zur Darstellung gekommen. Wir wissen ja, daß die Filterborsten schräg übereinander liegen, damit hängt es zusammen, daß nur ein Teil derselben in der Einstellungsebene liegt und so zur Abbildung gelangt. In Bild 13 finden wir die Mandibeltaster in extremer Zusammenlegung, sie haben sich so stark einander genähert, daß selbst das ganze fingerförmige Endglied über die Vorderlippe zu liegen kommt. Auch die Filterkämme liegen fast zur Gänze über der Vorderlippe, es ist dies jenes Stadium, von dem im morphologisch-topographischen Teile des öfteren die Rede war: Hier haben sich die beiden Filterkämme bis zum Zusammenschlusse zusammengelegt, in dieser Phase ist der Filterraum aufgebaut. Die Vorderlippe bildet (in der vorliegenden Ansicht) den Boden, die beiden Kämme die dachförmig zusammenschließenden Seitenwände des Filterraumes. Die verschiedenen Differenzierungen, die wir als Bestandteile des vorderen Verschlusses des Filterraumes kennengelernt haben, treten hier in dieser ihrer Funktion in Tätigkeit und bewirken, daß der Filterraum vorne, vorne oben und vorne seitlich abgedichtet wird. Wie man aus den Bildern 1—13 der Fig. 30 gut ansehen kann, beschreiben die Endteile der Mandibeltaster bei ihrer Schließbewegung ungefähr einen Viertelkreisbogen. Wenn es auch in den Filmbildern nicht zu erkennen ist, ist doch leicht zu erschließen, daß dabei die Enden der Filterborsten weit nach hinten verschoben werden und bis über den Eingang in den Mundvorraum reichen. Dann liegt natürlich die hintere Öffnung des Filterraumes über dem Eingange in den Mundvorraum und direkt anschließend an diese finden sich die verschiedenen Einrichtungen, die wir als Bestandteile des hinteren Verschlusses des Filterraumes kennengelernt haben und die seine hintere Abdichtung bewerkstelligen. In Fig. 32, 1, ist schemati-

siert in einfacher Umrißzeichnung die Lage der Mandibeltaster mit ihren Filterkämmen in dieser extremen Näherungsstellung dargestellt und Lage und Ausdehnung des Filterraumes erkennbar.

Auf diese Adduktion der Mandibeltaster mit dem dabei vor sich gehenden Aufbau des Filterraumes folgt die Abduktion, bei der es zum Zusammenbruche des Filterraumes kommt. Wie aus Fig. 30 und insbesondere aus der Tabelle der Fig. 31 hervorgeht, dauert die Adduktion wesentlich länger als die Abduktion. Während jene einen Zeitraum von mehr als 10 Bildern in Anspruch nimmt, erfolgt die Abduktion innerhalb eines Zeitraumes von ungefähr vier aufein-

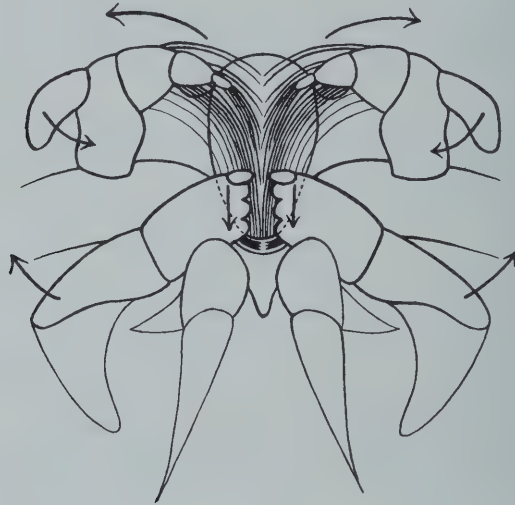
	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58				
Mand.-Taster	geschlossen										offen										geschlossen										offen									
Mand.-Exopodit	lateral										medial										lateral										medial									
1. Max. Kaulade	hinten										vorne										hinten										vorne									
1. Max. Exopodit	angelegt										quer										an gelegt										quer									

Fig. 31. Schema des Bewegungsganges der wichtigsten Komponenten des Fangapparates von *Notodromas monacha* im Verlaufe von zwei Schlagperioden. Die Zahlen über den Vertikal-kolonnen sind die Nummern der Bilder des Negativs, die aufeinanderfolgend nummeriert sind.

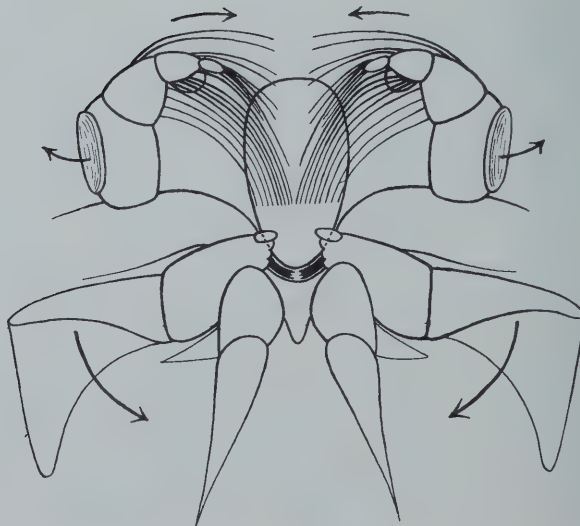
Von Bild zu Bild ist ein Zeitraum von $\frac{1}{120}$ Sekunde verstrichen.

anderfolgenden Filmbildern. Man beachte an der Hand der Fig. 30, wie rasch die Öffnung vor sich geht. Sie spielt sich im wesentlichen in der zwischen der Aufnahme der Filmbilder 13 und 19 abgelaufenen Zeitspanne ab. Die Schließbewegung dagegen nimmt den Zeitraum von Filmbild 1 bis 13 in Anspruch. Die Adduktion dauert also fast dreimal so lange als die Abduktion. Die Öffnung ist ein plötzlicher, ruckartiger Vorgang, das Schließen ein verhältnismäßig langsamer. Das ist funktionell verständlich. Die Abduktion ist vergleichbar dem Auseinandertreten zweier zu einem Hohlkörper sich ergänzender hohler Schalen. Durch die Lagerung der Filterkämme, die in ihren basalen, starreren Partien in der Richtung der Öffnungsbewegung liegen, ist es gegeben, daß sie in dieser Bewegungsphase einen geringen Widerstand dem Wasser darbieten. Das gleiche gilt für die verschiedenen Verschlußborsten, die am Mandibeltaster ausgebildet sind. Dazu kommt, daß, wie wir gehört haben, die Filterhärchen der Kamm-

borsten schräg medialwärts gerichtet sind. Auch sie werden dem Wasser bei der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster keinen großen Widerstand darbieten, da sie, soweit sie sich dem Wasserströme entgegenstellen (an den peripheren Teilen der Filterborsten), in der Lage sind, ihren firsförmigen Zusammenschluß über den Borstenzwischenräumen aufzugeben und so dem Wasser eine Passage zu erlauben.



1



2

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Schließbewegung der Mandibeltaster. Hier liegen die freien, peripheren, biegsamen Teile der Filterborsten quer zur Bewegungsrichtung der Mandibeltaster (siehe Fig. 32, 2). Sie werden sich als eine geschlossene, dichte Fläche dem Wasser entgegenstellen, da sich in dieser Bewegungsphase die Filterhärchen über den Borstenzwischenräumen firstartig zusammenlegen. Dazu kommt, daß dieser am freien Ende der Filterkämme auf-

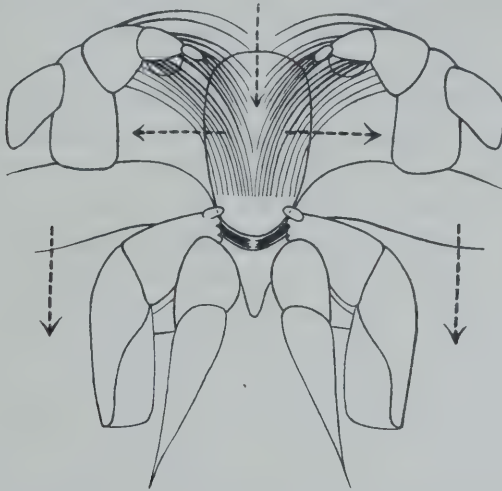


Fig. 32. Schema des Bewegungsganges des Fangapparates von *Notodromas monacha*. 1 Mandibeltaster extrem genähert, Filterraum aufgebaut. 2 Mandibeltaster extrem geöffnet. 3 Mandibeltaster in Schließbewegung begriffen. Die ausgezogenen Pfeile in 1 und 2 geben die auf das dargestellte Stadium anschließenden Bewegungen an, die gestrichelten Pfeile in 3 die in diesem Bewegungstadium erzeugten Wasserströmungen.

tretende starke Widerstand die Filterborsten basal etwas abbiegen wird, so daß sie sich in längerer Erstreckung quer zur Bewegungsrichtung stellen werden und sich so während der Einwärtsbewegung der Widerstand der Filterkämme vergrößert. Überdies besitzen die verschiedenen Verschlussborsten, die an den drei distalen Gliedern der Mandibeltaster ausgebildet sind, einen derart divergierenden Verlauf, daß auch sie bei der Schließbewegung sich noch stärker spreizen und so einen erhöhten Widerstand dem Wasser entgegensetzen werden (Fig. 32, 2). Sie werden wie Schaufeln wirksam werden, die das Wasser in Bewegung setzen und von vorne nach innen in den Filterraum schöpfen werden. Bei stärkerer Näherung der Mandibeltaster (Fig. 32, 3) beginnen sich überdies die vorderen Verschlüsse des Filterraumes aufzubauen, die zwischen den Filterkämmen liegende

Wassermasse wird dichtend eingeschlossen und gerät dadurch unter erhöhten Druck. Sie kann diesem im wesentlichen nur dadurch begegnen, daß das Wasser durch die Filterkämme hindurchtritt; damit setzt also die Druckfiltration ein. Kurz zusammengefaßt, können wir also sagen, daß bei der Schließbewegung der Mandibeltaster ein größeres Wasserquantum von diesen erfaßt und nach hinten zu, in Richtung des sich bildenden Filterraumes, in Bewegung versetzt, später in diesen eingeschlossen und einer Druckfiltration unterzogen wird. Es ist klar, daß damit eine beträchtliche Arbeit geleistet wird. Darum ist es leicht zu verstehen, daß die Adduktion der Mandibeltaster wesentlich mehr, fast die dreifache Zeit, in Anspruch nimmt als die Öffnungsbewegung, die ohne Überwindung größeren Widerstandes und ohne Leistung einer besonderen Arbeit vor sich geht.

Interessant ist es, im Hinblick auf die eben genauer präzierte Tätigkeit der Mandibeltaster das Verhalten der Exopoditen der Mandibeln zu betrachten. Aus Fig. 30, Filmbild 1 und 19 geht hervor, daß diese Exopoditen zur Zeit, wo die Mandibeltaster maximal geöffnet sind, medial umgelegt sind. Diese Platten stehen hier fast vertikal, so daß sie im Bilde in Verkürzung, in Kantenansicht zu sehen sind. Kurz nach Beginn der Schließbewegung legen sie sich seitlich um, in Filmbild 7 sehen wir sie soweit gedreht, daß sie fast flächenhaft abgebildet erscheinen. Diese Stellung bleibt längere Zeit erhalten; erst während der — rasch erfolgenden — Öffnungsbewegung der Mandibeltaster drehen sie sich wieder zurück und stellen sich dabei vertikal auf (Filmbild 16 und 19). Aus der Tabelle (Fig. 31) sind die relativen Zeiten ihrer Bewegungen und ihrer medial aufgerichteten und ihrer lateral umgelegten Lagerung abzulesen. Daraus ist zu ersehen, daß ihr Umlappen stets ziemlich rasch erfolgt (ungefähr über 4 Bildschritte), daß sie jedoch länger in der seitlich umgelegten Stellung (durch ungefähr 6 Bildschritte) verharren als in der medialen, vertikal aufgerichteten Stellung (durch zirka 3 Bildschritte). Kurz ausgedrückt, können wir sagen, daß sich die Exopoditen rasch aufrichten und bald wieder seitlich umklappen, um in dieser Stellung den Rest der Periode zu verbleiben. Und zwar findet dieses Sichaufrichten und Zurückklappen im Verhältnis zur Bewegung der Mandibeltaster stets derart statt, daß sie zur Zeit der maximalen Öffnung der Mandibeltaster vertikal stehen und kurz nach Beginn der Schließbewegung in die horizontale Lage zurückklappen.

Die weitere Frage ist nun, was es mit diesem Organe und seiner Bewegung im Rahmen des Fangapparates für eine Bewandnis hat. Da müssen wir uns zuerst darüber ins Klare kommen, welcher Schlag der Exopoditen der in der Fangapparattätigkeit wirksame ist. In bezug auf die Mandibeltaster haben wir gesehen, daß es die Schließbewegung ist, daß durch sie zuerst ein Einschöpfen von Wasser mit Hilfe der Verschlusborsten in den in Entstehung begriffenen Filterraum hinein, also ein Inbewegungsetzen des Wassers in Richtung von vorne nach hinten im Bereiche über der (ventral von der) Vorderlippe statthat und es im Anschlusse daran, wenn der Filterraum aufgebaut, allseitig umwandet und abgedichtet ist, zu einer Druckfiltration des im Filterraume eingeschlossenen Wassers durch die Filterwände hindurch kommt. Oder anders ausgedrückt, daß die zuerst in Gang gebrachte, von vorne nach hinten gerichtete Wasserströmung nach Zusammenschluß des Filterraumes zum Stillstande kommt und abgelöst wird von einem zweiten, sicher schwächeren Strömungsphänomen, einer aus dem Filterraume zu beiden Seiten durch die Filterwände hindurch lateral gerichteten Strömung, durch welche die Filtration des Speisewassers und das Zurückhalten der Schwebepartikelchen im Filterraume bewerkstelligt wird. Dagegen ist nicht ersichtlich, daß beim Öffnen der Mandibeltaster irgendwie besonders geregelte und für die Fangapparattätigkeit wichtige Wasserströmungen entstehen können. Die Öffnungsbewegung ist ja auch eine rasche, ruckförmige. Schon aus diesen Umständen muß man schließen, daß auch nur diejenige Bewegung der Mandibexopoditen, die mit dem wirksamen Schlage der Mandibeltaster gleichzeitig einhergeht und geregelte Strömungsphänomene vorfindet, auf die sie einwirken können, eine funktionelle Bedeutung im Geschehen des Fangapparates besitzt.

Eine nähere Betrachtung der vorliegenden Verhältnisse erweist, daß diese Überlegung richtig ist. Wie die Tabelle (Fig. 31) zeigt, geschieht das Umklappen der Exopoditen aus der lateralen Horizontalstellung in die vertikale Mediallage ziemlich gleichzeitig mit der raschen Öffnungsbewegung der Mandibeltaster. Dieses Umklappen könnte an sich eine transversale, von beiderseits außen nach innen gegen den Filterraum gerichtete Strömung bewirken. Aber wir müssen dabei zweierlei bedenken. Erstens ist zu beachten, daß die Ansatzstellen der Exopoditen, die sich am lateralen Bogen der Mandibeltaster befinden, bei deren Öffnung sich selbst bewegen, und zwar

in entgegengesetzter Richtung zur Bewegung der Exopoditen. Während die Ansatzstellen sich lateralwärts verschieben, werden die Exopoditen einwärts umgeschlagen. Wenn auch das Rückklappen der Exopoditen in die Vertikallage sicher eine aktive Bewegung derselben sein wird, so wird dabei doch die Lateralverschiebung der Mandibeltaster mitwirken, indem der durch diese Verschiebung erzeugte Wasserwiderstand dem Aufrichten der Exopoditen entgegenkommt und so ihm ein gut Teil seiner mechanischen Wirkung auf das Wasser benimmt. Dies fällt hier um so mehr in Betracht, als die Öffnung der Mandibeltaster eine sehr rasche ist und diese Wirkung des bei der Verschiebung erzeugten Wasserwiderstandes demnach ziemlich beträchtlich sein wird.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Umklappen der Exopoditen aus der Vertikallage in die Horizontallage. Es erfolgt wohl gleichfalls bei einer entgegengesetzten Bewegung der Träger, der Mandibeltaster. Während diese sich medialwärts bewegen, werden die Exopoditen lateral umgeschlagen. Wenn also auch hier die im wesentlichen relativ gleichen, nur mit entgegengesetzten Vorzeichen versehenen Umstände obwalten und überdies nach dem Anscheine der Filmbilder auch das Aufrichten der Exopoditen gleich rasch erfolgt wie das Umklappen in die Horizontallage, so sind doch bedeutende Unterschiede in den beiden Bewegungsphasen der Exopoditen durch folgenden Umstand gegeben: Die Schließbewegung der Mandibeltaster ist vergleichsweise zur Öffnungsbewegung sehr langsam, braucht ungefähr dreimal so lange wie die Öffnungsbewegung. So kann die Verschiebung des Trägers die Wirkung des Umklappens der Exopoditen nur geringfügig herabmindern, man hat im Lateral-schlage der Exopoditen den wirksamen Schlag zu erblicken. Man sehe nur, wie unbedeutend die Medialverschiebung der Mandibeltaster in Fig. 30 von Filmbild 1 bis 7 ist, während welchen Zeitraumes das Umlegen der Exopoditen in die Horizontale erfolgt, wie ausgiebig dagegen die Lateralverschiebung der Mandibeltaster von Bild 13 bis 16 ist, während welchen Zeitraumes die Aufrichtung erfolgt.

Ist also tatsächlich das laterale Umklappen der Exopoditen der wirksame Schlag, dann kann seine Leistung nur darin bestehen, daß durch ihn eine beiderseits in Richtung medial $\rightarrow$ lateral, also vom Filterraume heraus jederseits in transversaler Richtung eine Strömung hervorgerufen wird. Nun wissen wir, daß durch die Schließ-

bewegung der Mandibeltaster zuerst ein von vorne ausgehender Einstrom in den Filterraum verursacht wird, dem bald, bei stärkerer Näherung der Mandibeltaster, die Druckfiltration folgt, die eben in einer infolge der starken Näherung der Filterkämme veranlaßten Strömung aus dem Filterraume heraus in lateraler Richtung besteht. Und genau zu der Zeit, wo die Druckfiltration einzusetzen beginnt oder eigentlich schon etwas vorher, erfolgt der wirksame Schlag der Mandibelexopoditen, der eine gleiche Strömung außerhalb des Filtraumes verursacht (Fig. 31; 32, 2, 3). Der wirksame Schlag der Mandibelexopoditen unterstützt also die Druckfiltration, er wirkt dabei ergänzend, indem er der durch die Druckerhöhung im Filterraume in Gang gesetzten Druckfiltration durch die seitlich außerhalb des Filtraumes erzeugten Transversalströmungen eine Saugwirkung von außen auf den Filterraum hinzufügt, ja schon etwas früher in Gang setzt. Während bei der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster ebenso wie bei der ungefähr gleichzeitig erfolgenden Aufrichtung der Mandibelexopoditen nur unwirksame, wirbelartige Strömungsphänomene entstehen können, arbeiten die Schließbewegung der Mandibeltaster und das laterale Umklappen der Mandibelexopoditen zusammen, um einen geregelten Einstrom in den Filterraum und das durch die Dichte der Filterwände viel Kraft verbrauchende Hindurchtreten des Speisewassers durch diese hervorzurufen.

Dazu kommt noch folgendes, was ebenfalls darauf Einfluß hat, daß nur die Schließbewegung der Mandibeltaster und das seitliche Umklappen der Mandibelexopoditen funktionell bedeutsame Strömungserscheinungen zur Folge haben können. Wir müssen immer bedenken, daß *Notodromas* als Muschelkrebse von der Schale eingeschlossen ist und daß die Bilder, wie sie in Fig. 30 und 32 dargestellt sind, nur durch einen Kunstgriff das Tier so freiliegend zeigen. In natürlicher Haltung ist, wie schon eingangs erwähnt worden ist, die Schale nahezu geschlossen, nur ein schmaler Spalt, der Einstromungsspalt, klappt vorne und hinten ist ein schmaler Ausströmungsspalt offen. Für Wasserströmungen im Schalenraume wegsam ist vorne nur ein unpaares mediales Gebiet, über (ventral von) der Vorderlippe gelegen, von den Filterkämmen seitlich eingesäumt. Weiter hinten, vom Niveau der Hinterlippe ab, ist der Medialraum für Wasserströmungen unwegsam. Wir wissen, daß hier solchen der Hinterlippenhaarsaum und die hoch aufgebauten sogenannten Kau-ränder der 2. Maxillen sich in den Weg stellen. Von hier ab wegsam

sind nur jederseits die seitlichen Räume, in die aber wieder die mächtigen Exopoditen der 1. Maxillen hereinragen. Von ihnen werden wir gleich hören, daß auch sie nur eine Strömung von vorne nach hinten gestatten. Wenn also die Exopoditen der Mandibeltaster eine pendelnde Bewegung zwischen lateraler Horizontal- und medialer Vertikalstellung durchführen, kann nur der Schlag wirksam sein, der das Wasser aus einer Richtung, aus der es nachströmen kann, in einer Richtung weiterbefördert, wo es wieder abströmen kann. Das ist aber nur beim Lateralschlage der Fall.

Die nächste Extremität, deren Bewegung im Fangapparatgeschehen eine wichtige Rolle spielt, ist die 1. Maxille. Auch an ihr können wir, ähnlich wie bei der Mandibel, zwei selbständig bewegte Teile unterscheiden: Erstens den eigentlichen Maxillenstamm, dessen medial gerichteter Kaurand mit den Enditen von Bedeutung ist, und zweitens den Exopoditen, der, vom Maxillenstamm wohl getragen und mitbewegt, doch überdies noch eine Eigenbewegung besitzt. Beginnen wir mit dem sogenannten Kaurand, den Enditendifferenzierungen, von denen wir früher gehört haben, daß sie außer ergänzenden Verschlusseinrichtungen des Filterraumes vor allem auch die Kehr- und Zubringeapparatur darstellen, die den Filterrückstand zum Eingange in den Mundvorraum befördert. Leider sind die Enditen in der Filmaufnahme (Fig. 30) von undurchsichtigen Organen unterlagert, so daß sie selbst nicht deutlich zur Abbildung gelangt sind. Aber immerhin zeichnet sich der Maxillenstamm im Photogramm so weit gut ab, daß die allgemeine Bewegungsform der 1. Maxille und das zeitliche Zusammenarbeiten mit den übrigen bewegten Teilen des Fangapparates hinreichend erkennbar erscheinen.

Freilich muß insbesondere bei der 1. Maxille noch auf eine weitere Mangelhaftigkeit der Filmbilder aufmerksam gemacht werden. Sie sind ja die photographische Wiedergabe der Verhältnisse, wie sie sich am durch Klemmung offen gehaltenen lebenden Totopräparate finden. Die Schale ist hier künstlich unnatürlich weit zum Klaffen gebracht, und dies hat auch Einfluß auf die Lage der 1. Maxillen, die dadurch auseinandergezogen, lateral verschoben sind. Wenn man die Lageverhältnisse im Klemmpräparate vergleicht mit denen, die sich aus den Schnittpräparaten ablesen lassen, wird einem das klar. Man beachte z. B. in Fig. 30 diejenigen Filmbilder, an denen die Medialränder der 1. Maxillen leidlich gut sich herausheben. Sie liegen etwas seitlich von der Hinterlippe. Wie aus einem Ver-

gleich dieser Bilder mit dem, was die Schnittpräparate lehren (Fig. 9 bis 11, 14, 16, 25), weiter hervorgeht, sind durch die unnatürlich starke Spreizung die Maxillen nicht nur stark auseinandergezerrt, sondern auch ein gutes Stück weit nach hinten verschoben. Diese Wirkung der künstlichen Schalenspreizung ist ja verständlich. Da der Maxillenstamm einen schräg nach vorne-medial gerichteten Verlauf mit hinterer lateraler Insertion besitzt, müssen bei kräftiger Öffnung der Schale die Insertionsstellen sich stark seitlich verlagern, die schräge Lagerung des Stammes wird dadurch in eine mehr transversale übergeführt und die Medialränder kommen so mehr seitlich und mehr nach hinten zu liegen. Diese Verzerrung der natürlichen Lagerungsverhältnisse müssen wir wohl oder übel mit in Kauf nehmen, da auf keine sonst ersichtliche Art ein Einblick in das Getriebe des lebenden Tieres gewonnen werden kann. Wenn man sich nur bei Auswertung der Filmbilder die künstlich gesetzten Lagerungsveränderungen vor Augen hält und sie bei der funktionellen Analyse in Rechnung zieht, braucht dieser Mangel auch nicht gar zu schwer ins Gewicht zu fallen.

Daß durch die starke künstliche Öffnung der Schale tatsächlich die oben beschriebenen Lagerungsverschiebungen stattgefunden haben, erweist in gleicher und vielleicht noch klarerer Weise die Lagerung der 2. Maxillen. Daß deren „Kauränder“ normalerweise bis gegen den Hinterrand der Vorderlippe vorragen, genau über dem Eingange in den Mundvorraum liegen, das haben wohl die im morphologisch-topographischen Teile gebrachten Zeichnungen und Mikrophotogramme in genügender Weise erhärtet. Wenn wir nun die Filmbilder auf die Lage der „Kauränder“ der 2. Maxillen hin prüfen, die in den meisten Bildern sich gut erkennen lassen (Fig. 30), so erkennt man, daß auch sie unnatürlich weit hinten liegen. Sie befinden sich im Niveau der hinteren Spitze der Hinterlippe, während sie, nach den Schnittpräparaten zu schließen, normalerweise über den Vorderrand der Hinterlippe hinausgreifen sollen. Und auch sie zeigen nicht allein diese Verschiebung nach hinten im Klemmpräparate, sondern gleichfalls auch eine Verlagerung in lateraler Richtung. Erinnern wir uns, wie nahe, nach den Schnittpräparaten zu schließen, die Kauränder der beiden 2. Maxillen beisammen liegen (Fig. 8, 18, 19, 20, 21, 22). Nur ein verhältnismäßig schmaler medianer Zwischenraum liegt zwischen ihnen, der durch die eigentümlich gekrümmten Pinselborsten aufgefüllt wird. Man vergleiche

damit die weite Auseinanderzerrung, die diese Kauränder im Klemmpräparate aufweisen. 1. und 2. Maxillen zeigen also im Klemmpräparate aus gleicher Ursache gleiche Lageveränderungen. Sie besitzen ja auch eine ähnliche, verhältnismäßig weit seitliche Insertion. Bei den Mandibeln hat die starke künstliche Öffnung der Schale kaum besondere Folgen. Sie sind viel tiefer inseriert, so daß die Insertionsstellen durch die Schalenspreizung weniger stark seitlich verlagert werden, und überdies bringt es der halbkreisförmige Verlauf der Mandibeltaster mit sich, daß eine geringe Verlagerung nicht so stark zur Geltung kommen kann.

Diese abnormen Umstände müssen wir bei der Auswertung der Filmbilder berücksichtigen. Doch sei dazu folgendes nachdrücklich hervorgehoben: Wenn auch die allgemeine Lagerung der 1. Maxillen durch die Schalenspreizung eine Änderung erlitten hat, so ist dies offensichtlich ohne jedweden Einfluß auf ihren typischen Bewegungsgang. Das zeigt sich darin — und jeder, der ein solches Klemmpräparat einer lebenden *Notodromas* zu beobachten Gelegenheit hatte, wird mir da wohl zustimmen —, daß ebenso wie die Mandibeln auch die 1. Maxillen mit absolut exakter Regelmäßigkeit sich durch Stunden, ja Tage hindurch, in ganz charakteristischer, immer sich in gleicher Weise wiederholender Form bewegen. Geändert haben sich im Klemmpräparate nur die Lagebeziehungen der Extremitäten, ihr Bewegungsmodus dagegen ist in typischer Weise erhalten geblieben. Und so glaube ich, daß man berechtigt ist, das, was der Film uns als typischen Bewegungsgang der 1. Maxillen erkennen läßt, für die funktionelle Analyse des Fangapparates unter Setzung der entsprechenden Korrekturen für die etwas geänderten Lagerungsverhältnisse auswerten zu dürfen.

Aus den Filmbildern geht deutlich hervor, daß die 1. Maxillen entsprechend dem Rhythmus des Fangapparatgeschehens nach vorne sich bewegen und sich darauf wieder zurückschieben. Und zwar befinden sich die Enditen stets zu der Zeit am weitesten vorne, wenn die Mandibeltaster extrem medial verschoben sind, und im ersten Beginne der Öffnungsbewegung (Fig. 30, 13, 16). Dann verlagern sie sich rasch nach hinten und befinden sich sehr bald, schon wenn die Mandibeltaster sich ganz geöffnet haben (Filmbild 19), an der am weitesten hinten gelegenen Stelle. Im späteren Verlaufe der Schließbewegung der Mandibeltaster bewegen sie sich dann wieder ruckartig nach vorne (Filmbild 10 bis 13). In der Tabelle Fig. 31

ist ungefähr der Bewegungsgang der 1. Maxillen eingetragen. Die Abbildung der 1. Maxillen ist in den Filmbildern nicht so gut, daß die Ablesung der Zeit genau geschehen konnte, in der sie ihre Bewegungen durchführen. Doch ist jedenfalls folgendes aus den Filmbildern zu ersehen. Wenn wir in Fig. 30 die Bilder 1, 4 und 7 betrachten, sehen wir, daß zwischen der hinteren medialen Querkontur der Mandibeltaster und der vorderen medialen Querkontur der 1. Maxillen ein ziemlich beträchtlicher Zwischenraum liegt. In den Bildern 10 und insbesondere 13 und 16 dagegen ist dieser Zwischenraum ziemlich verschwunden, die genannten Konturen sind zusammengeschoben, Mandibel und 1. Maxille verfließen hier ineinander. In Bild 19 und 22 ist wieder der Zwischenraum zwischen diesen beiden Extremitäten an der betreffenden Stelle vorhanden. Da nun der Teil der Mandibel, der hier zur Betrachtung herangezogen wird, der Stiel der Kaulade ist, der hier an die Vorderlippe herantritt, um dann in den engen Spalt zwischen Vorder- und Hinterlippe einzutreten, ist es kaum möglich, daß dieser Teil der Mandibel eine Verschiebung nach vorne oder hinten erleidet. Die Mandibelkaulade kann sich wohl nur in querer Richtung verschieben. Die stattgefundene Verlagerung kann nur auf Kosten der 1. Maxillen zu setzen sein. Dies kann man noch weiter erhärten, wenn man andere Bezugspunkte zur Feststellung desjenigen Organes wählt, welches tatsächlich eine Verschiebung erleidet. Doch soll darauf nicht näher eingegangen werden. Auf jeden Fall läßt sich feststellen, daß die Enditen der 1. Maxillen bei adduzierten Mandibeltastern, also bei aufgebaumtem Filterraum, eine ruckartige Bewegung nach vorne durchführen und im Verlaufe der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster wieder zurückgeführt werden.

Was bei diesem ruckartigen Vorführen und Zurückverschieben der 1. Maxillen von den Enditen und ihren Borstendifferenzierungen für eine funktionelle Leistung vollbracht wird, ist in einem früheren Kapitel (S. 357 ff., 362) ausführlich dargelegt worden. Ich will die betreffenden Angaben hier nicht wiederholen, sondern mich mit der Konstatierung begnügen, daß nach dem Zeugnisse der Filmbilder dies Vorgreifen und Zurückgleiten der 1. Maxillen gerade in dem Stadium erfolgt, in dem der Filterraum voll aufgebaut und die Druckfiltration im Durchführen begriffen und fast schon vollendet ist. Dies nun ist der Zeitpunkt, wo sich ein Filterrückstand im Filterraume angesammelt hat. Es bestehen also tatsächlich die topographischen Ver-

hältnisse zurecht, die im morphologisch-topographischen Teile geschildert wurden und es erklärlich erscheinen lassen, daß die Endite der 1. Maxillen mit ihrer hochdifferenzierten und charakteristischen Borstenausstattung zum Teil noch einen festeren Verschuß des hinteren Abschnittes des Filterraumes, zum Teil ein Lockermachen der innen an den Filterkämme sitzenden Partikelchen und ihre Beförderung innerhalb des Filterraumes nach hinten bewirken. Überdies halten, wenn später bei Öffnung der Mandibeltaster die Filterwände nach vorne gezogen werden, insbesondere die Borsten der hinteren Endite den nun freiliegenden Filterrückstand zwischen sich fest und befördern ihn bei der Rückbewegung der 1. Maxillen nach hinten zum Eingang in den Mundvorraum. Wohl muß ich leider für eine dazu notwendige Annahme in bezug auf die Bewegungsweise der 1. Maxillen den Beweis schuldig bleiben. Es ist dies die Annahme, daß die 1. Maxillen bei der Vorbewegung auseinander-treten, sich etwas lateral verschieben und daß sie bei der Rückbewegung zusammentreten, sich nähern, daß die Borsten der Endite sich dabei zum Teil an die Filterkämme anlegen, zum Teil, und zwar mit den Enden ihrer Pinselborsten, die Filterborstenzwischenräume durchstoßen und so in den Filterraum hineingreifen und dessen Inhalt an Filterrückstand nach hinten kehren. Dies Auseinander-treten der 1. Maxillen bei der Vorbewegung und ihre Näherung bei der Rückbewegung braucht sicher nicht beträchtlich zu sein und wird es auch nicht sein. Es ist deshalb zu begreifen, daß die Film-bilder, die keine hinreichenden Anhaltspunkte für eine genauere Ausmessung zur Konstatierung einer Lateral- und Medialverschiebung der Maxillenenditen bieten, da diese sicher nicht besonders auffallend sein werden, den Nachweis dafür nicht zu erbringen gestatten.

Außer allgemeinen Überlegungen, die insbesondere die Tatsache zur Grundlage haben, daß der Effekt der Tätigkeit des Fangapparates darin besteht, daß sich die herausfiltrierten Partikelchen verdichtet über dem Eingang in den Mundvorraum ansammeln und als Instrument dazu nach den Bauverhältnissen nur die Enditenborsten der 1. Maxillen angesprochen werden können, diese aber nur dann derart fungieren können, wenn sich ihr Bewegungsmodus in der angenommenen Weise verhält, spricht noch ein anderer Umstand für diese Annahme. Fast nirgends, soweit Krustazeenbeine und insbesondere Fangapparatbeine in ihrem Bewegungsmodus

analysiert sind, finden wir bei ihnen eine einfache, nach vorne und und hinten erfolgende Pendelbewegung. Überall läßt sich noch eine zweite, transversale Verschiebungskomponente nachweisen. Das ist z. B. bei den Fangapparatbeinen (Thorakalbeinen) von *Daphnia* der Fall (STORCH 1924), die ebenfalls bei der Vorbewegung seitlich auseinanderweichen, bei der Rückführung zusammentreten. Es bewegen sich die Beine nicht einfach pendelnd, sondern in einer schmalen Ellipse. Es ist sehr naheliegend, daß in dieser Beziehung auch die 1. Maxillen von *Notodromas* keine Ausnahme machen.

Es ist schon oben hervorgehoben worden, daß die Filmbilder, die die bei Klemmpräparaten vorliegenden Verhältnisse wiedergeben, nicht die normale Lage der 1. Maxillen zeigen. Wir müssen annehmen, daß die Maxillenenditen bei der Vorbewegung viel weiter nach vorne gehen, bis ungefähr in die Mitte der Längserstreckung der Filterborsten, und daß sie bei der Rückbewegung nicht weiter nach hinten gelangen, als ungefähr bis ins Niveau des Lippenspaltes über den Eingang in den Mundvorraum.

Es sei gestattet, hier noch ergänzende Ausführungen zu dem früher (S. 183 ff.) über den hinteren Verschuß des Filterraumes Gesagten anzufügen. Wie erinnerlich, haben wir den Haarsaum der Hinterlippe und die Borsten der „Kauladen“ der 2. Maxillen als Einrichtungen kennengelernt, die diesen hinteren Abschluß des Filterraumes besorgen. Es wurde weiter ausgeführt, daß die Borsten der 1. Enditen (der Maxillartaster) der 1. Maxillen über den Filterraum hinübergreifen und so den ventralen Verschuß des Filterraumes ergänzen und daß die lamellenartig sich verbreiternden Borsten der 2. Enditen sich an die obersten (ventralsten) Filterborsten anlegen, diese von beiden Seiten her bis zur Berührung zusammendrängen und so einen gesicherten ventralen Verschuß des Filterraumes bewerkstelligen. Weiter wurde dort gezeigt und durch Abbildungen belegt, daß die vier Enditen bogenförmig angeordnet sind in der Weise, daß der 1. Endit am höchsten (ventralsten) sitzt, der 4. dagegen sehr tief (dorsal) lagert und sich fast im Niveau des Einganges in den Mundvorraum befindet. Nun lehren die Filmbilder, daß die Mandibeltaster bei der Öffnungsbewegung sehr weit auseinander-treten (Fig. 30, Bild 1 und 19) und dadurch die Filterborsten sehr weit nach vorne gezogen werden. Ungefähr das hintere Drittel der Vorderlippe ist in diesem Stadium frei von den Filterborsten (Fig. 32, 2). Es muß nun ergänzend hinzugefügt werden, daß die

eben genannten Einrichtungen nicht bloß im Stadium des aufgebauten Filterraumes in der angedeuteten Weise funktionell wirksam, sondern darüber hinaus während der ganzen Schlagperiode des Fangapparates von Bedeutung sind. Die Endite der 1. Maxillen bilden zusammen mit den Borstendifferenzierungen der „Kauladen“ der 2. Maxillen eine stets vorhandene, gewölbeförmige, nach vorne offene Nische, die über dem Eingang in den Mundvorraum aufgebaut ist und die wohl in der bestimmten Phase dem sich bildenden Filterraume nach vorne entgegenrückt und sich mit ihm dann zu einem einheitlichen, allseits abgeschlossenen Filterraume zusammenschließt. Aber wenn dann in der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster der „Filterraum“ nach vorne rückt und sich abbaut, bleibt dieses nischenartige Gewölbe, nach hinten rückend, weiter bestehen, den Filterrückstand in sich bergend, der nun insbesondere von den Borsten der 4. Enditen der 1. Maxillen festgehalten wird. Aus den Filmbildern ist zu ersehen, daß die 1. Maxillen verhältnismäßig lange in dieser hinteren Stellung verharren und so durch längere Zeit ein doppeltes Gewölbe den Eingang in den Mundvorraum überdacht, nämlich erstens das von den Enditen der 1. Maxillen gebildete Gewölbe und zweitens das von den „Kauladen“ der 2. Maxillen aufgebaute. Nur für den kurzen Zeitraum, wo die Endite der 1. Maxillen unter Auseinandertreten sich nach vorne verschieben, um den Zusammenschluß mit dem gleichzeitig sich bildenden Filterraum herzustellen, löst sich das von ihnen gebildete innere Gewölbe auf. Es bleibt dann aber immer noch das zweite, von den Kauladen der 2. Maxillen aufgebaute äußere Gewölbe bestehen, so daß noch vorhandener, von den Mandibelkauern noch nicht verarbeiteter Filterrückstand stets seine abgeschirmte Lagerstätte besitzt, wodurch verhindert wird, daß er verlorengeht. Und so enthüllt sich uns noch eine weitere Bedeutung des von den Enditen der 1. Maxillen aufgebauten Baugebildes. Es ist ein bewegliches Verbindungsstück, das einmal mit den Filterborsten, diese von außen her umgreifend, zum gänzlich abgeschlossenen Filterraume sich verbindet, dann, sich nach hinten bewegend, den Filterrückstand mit sich nehmend, unter das von den Kauladen der 2. Maxillen gebildete Gewölbe sich hereinlegt und den Filterrückstand hier deponiert.

Die Filmbilder geben uns endlich noch Aufschluß über das Verhalten der Exopoditen der 1. Maxillen. Sie sind, wie wir schon früher gehört haben und aus Fig. 30 ersichtlich ist, recht mächtige

Gebilde. Sie bewegen sich um eine vertikale Drehachse und beschreiben eine Drehung von ungefähr 90° , wobei sie sich nach vorne drehen und sich wieder zurücklegen. In der einen Extremlage sind sie quer gestellt (Fig. 30, Bild 1, 16 und 19), in der anderen sind sie nach hinten umgelegt, so daß ihre Platten ungefähr parallel zur Sagittalebene liegen (Fig. 30, Bild 7). Aus den Filmbildern ist auch ersichtlich, daß der Rückschlag wesentlich rascher und kräftiger erfolgt als der Vorschlag. In der kurzen Zeitspanne zwischen Bild 1 und 4 und ebenso zwischen Bild 19 und 22 ist die Rückführung im wesentlichen erfolgt, wenn auch die eigentliche Extremlage erst im Bilde 7 erreicht ist. Daraus geht hervor, daß der Rückschlag den wirksamen Schlag darstellt. Gerade der Beginn des Rückschlages, bei dem sich den Exopoditenplatten ein ganz beträchtlicher Widerstand entgegenstellt, erfolgt sehr rasch; dabei muß dem Wasser ein kräftiger Bewegungsimpuls erteilt werden, wodurch eine von vorne nach hinten gerichtete Strömung erzeugt wird. Ganz entgegengesetzt verhält sich der Vorschlag. Er erfolgt, wie die Bildfolge 7, 10, 13, 16 (Fig. 30) zeigt, recht gemächlich, mit stark nach hinten abgebogenen Terminalteilen der Exopoditenplatten, so daß ein recht geringfügiger Wasserwiderstand zu überwinden ist, doppelt geringfügig, da erstens die Vorbewegung langsam vor sich geht und zweitens die Widerstandsfläche sehr verkleinert erscheint. Das Vorholen der Exopoditen wird also höchstens kraftlose Wasserwirbel, aber keine entgegengesetzt gerichtete, von hinten nach vorne gehende Wasserströmung hervorrufen. Der Gesamteffekt der rhythmischen Schlagweise der Exopoditen der 1. Maxillen besteht also in der Erzeugung eines kräftigen, zu beiden Seiten des Tieres innerhalb des Schalenraumes von vorne nach hinten gerichteten Wasserstromes.

Von Wichtigkeit für die Leistung dieser Exopoditen innerhalb des Geschehens des Fangapparates ist nun weiter noch die Zeit, zu der der wirksame Rückschlag und die damit verbundene Erzeugung der nach hinten gehenden Wasserströmung erfolgt. Wie insbesondere aus Fig. 30, Bild 1, 4 und 19, 22, ersichtlich, geht er gleichzeitig mit dem wirksamen Schlage der Mandibelexopoditen vor sich. In Bild 1 und 19 sind die Mandibelexopoditen aufgerichtet und die Maxillenexopoditen quer gestellt, drei Bilder später, in Bild 4 und 22, sind die Mandibelexopoditen schon ziemlich seitlich in die Horizontale umgeschlagen und die Maxillenexopoditen weit nach hinten umgelegt. Wir erinnern uns, daß das Umklappen der Mandibelexopoditen

beiderseits eine transversale Wasserströmung verursacht, die aus dem Filterraume heraus durch die Filterborsten hindurch in lateraler Richtung geht. Aber gleichzeitig damit erfolgt nun auch der wirk-same Rückschlag der Maxillenexopoditen, der eine nach hinten gerichtete Strömung erzeugt. Die beiden Exopoditenpaare wirken also zusammen und verursachen durch ihren wirksamen Schlag eine durch den Schalenraum des Tieres hindurchgehende Strömung, die, vom Filterraume ausgehend, zuerst in transversaler Richtung (Mandibelexopoditen) vor sich geht und die durch den Schlag der Maxillenexopoditen in Richtung nach hinten abgelenkt wird. Wir können diese beiden Exopoditenpaare als die eigentlichen Motoren der durch den Schalenraum gehenden Strömung ansprechen.

Und dabei ist der Zeitpunkt von Wichtigkeit, zu dem die von diesen Organen ausgehenden und die Wasserströmung bewirkenden Impulse erfolgen. Es ist genau der Zeitpunkt, in dem die Mandibeltaster ihre Näherungsbewegung beginnen, in dem also der Filterraum sich aufzubauen beginnt. Diese Wasserströmung ist im Gange, wenn sich bei stärkerer Näherung der Mandibeltaster die verschiedenen daran beteiligten Differenzierungen zur Bildung eines geschlossenen Filterraumes zusammenlegen und wenn durch die weitere Näherung eine Drucksteigerung im Filterraume zustande kommt. Es sind also, wie wir sehen, genügend Kräfte vorhanden, die den Durchtritt des Wassers durch die engen Spalträume der Filterwände zu bewirken imstande sind und so eine filternde Ausnützung des Speisewassers des Fangapparates durchzuführen vermögen. Dabei ist noch die eine Tatsache von Wichtigkeit, daß, wie die Filmbilder 4, 7, 10, 13 (Fig. 30) zeigen, während der ganzen Zeit, in der bei sich nähernden Mandibeltastern die Filtration möglich ist, der Abzugsweg für das Speisewasser des Fangapparates offen bleibt. Durch diese ganze Zeit hindurch, in all den genannten Filmbildern, sind die Mandibelexopoditen nach außen in die Horizontale und die Maxillenexopoditen nach hinten umgelegt. Nur während der kurzen Zeit, in der sich die Mandibeltaster öffnen, sind die Mandibelexopoditen im Aufrichten begriffen und die Maxillenexopoditen stehen quer (Fig. 30, Bild 1 und 16, 19). Dies bedeutet nichts anderes, als daß zu dieser Zeit sich jederseits der von der durch den Schalenraum ziehenden Wasserströmung benutzte Weg sich zweifach verlegt. Und diese Verlegung müssen wir uns noch wirksamer vorstellen, als die Filmbilder dies erkennen lassen. Denn bei natürlichem Zustande der Schale, wo sie

geschlossen ist, liegen, wie wir gehört haben, die 1. Maxillen weiter vorne und die quer gestellten Maxillenexopoditen befinden sich näher an den Mandibelexopoditen. Dadurch wird die Verlegung der Abzugskanäle viel erfolgreicher. Überdies müssen wir uns die Seitenräume, die der Wasserströmung als Weg dienen, bei geschlossener Schale viel weniger weit vorstellen, als die Filmbilder ihn erscheinen lassen.

Was den allgemeinen Vorgang der Durchströmung des Schalenraumes betrifft, kann man sich ihn gut sichtbar machen, indem man *Notodromas* in mit Tusche oder Karmin versetztes Wasser bringt. Man erkennt dann an Tieren in Seitenlage sehr deutlich, daß der Wasserstrom nur im vorderen Abschnitte, wo sich der in der allgemeinen Übersicht beschriebene Einströmungsspalt befindet, in die Schale eintritt und nur im hinteren Bereiche, im Bereiche des Ausströmungsspalt, den Schalenraum verläßt. Es ist interessant, daß sich die gleiche Durchströmung der Schale auch bei nicht filtrierenden Formen erhalten hat. So gibt CANNON (1926) in seiner Arbeit über die Ernährungseinrichtungen von *Pionocypris vidua*, die ein Schlammfresser ist, eine ganz übereinstimmende Beschreibung der Durchströmung des Schalenraumes und auch die Motoren dieser Strömung sind die gleichen, nämlich die ganz ähnlich ausgebildeten Exopoditen der Mandibeln und der 1. Maxillen. Interessant ist, daß auch *Pionocypris* beim Nahrungserwerb keine Auswahl durchführt, sondern alles aufnimmt, was in den Bereich der Wirkung ihrer Mundwerkzeuge gelangt. Wenn auch in den Details der Ausbildung und Arbeitsweise der Mundgliedmaßen ihrer Lebensweise entsprechende Unterschiede vorhanden sind, so sind doch dabei auch wieder so viele prinzipielle Ähnlichkeiten zu konstatieren, daß die filtrierende Tätigkeit von *Notodromas* und die schlammfressende Ernährungsweise von *Pionocypris* die engsten Beziehungen aufweisen und der eine Modus vom anderen leicht ableitbar erscheint. Auf einen näheren Vergleich will ich hier nicht näher eingehen.

Nach meiner Meinung, die ich schon des-öfteren dargelegt habe und auf die ich im Schlußabschnitte noch ausführlich zu sprechen kommen werde, ist eine filtrierende Fangapparat-tätigkeit die ursprüngliche Ernährungsweise sowohl der Urkrebse als auch der ursprünglicheren unter den rezenten Krebsen. Und so erscheint es mir von großer Bedeutung, daß hiermit nun auch für einen Ostrakoden eine eingehende Beschreibung eines solchen filtrierenden Fang-

apparates vorgelegt werden kann. Um die hier gegebene Darstellung zu einem den Stand unseres heutigen Wissens berücksichtigenden, abgerundeten Abschlusse zu bringen, ist es notwendig, diesen Fangapparat zu den bei den anderen Krebsgruppen bisher bekannt gewordenen in Beziehung zu setzen, um damit meine Anschauungen über die prinzipiellen Organisationsverhältnisse der Krustazeen weiter zu fundieren und auszubauen. Dieser Aufgabe soll der folgende Abschnitt gewidmet sein.

(Schluß im nächsten Heft.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Storch Otto

Artikel/Article: [Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen 355-394](#)